



# **Contrôle génétique de la résistance à la sécheresse chez l'épinette blanche**

**Mémoire**

**Jean-Philippe Laverdière**

**Maîtrise en sciences forestières - avec mémoire**  
Maître ès sciences (M. Sc.)

Québec, Canada

# **Contrôle génétique de la résistance à la sécheresse chez l'épinette blanche**

**Mémoire**

**Jean-Philippe Laverdière**

Sous la direction de :

Jean Bousquet, directeur de recherche  
Patrick Lenz, codirecteur de recherche

## Résumé

En contexte de changements climatiques anticipés, des épisodes de sécheresses de plus en plus intenses et fréquents affecteront la disponibilité en eau des espèces forestières boréales, poussant les améliorateurs des arbres à considérer l'adaptation aux stress hydriques comme une priorité. Nous avons utilisé un test comparatif de descendances d'épinette blanche (*Picea glauca* [Moench] Voss) de 19 ans issu de croisements polymixtes établi sur deux sites ayant subi des épisodes de sécheresses pour comparer le contrôle génétique et le potentiel d'amélioration pour la réponse à la sécheresse à ceux des caractères plus conventionnels liés à la croissance. Pour ce faire, nous avons utilisé l'approche de sélection par la génomique (SG) et celle de la sélection classique basée sur l'information du pedigree (SP). Le contrôle génétique pour les caractères de réponse à la sécheresse était un peu plus faible que pour ceux de la croissance, mais avec des gains génétiques estimés comparables, ce qui permet d'envisager l'utilisation de la SG dès le plus jeune âge. Nous avons observé des corrélations opposées sur les deux sites étudiés entre les caractères de résistance au stress hydrique et la croissance radiale des arbres, probablement parce que les épisodes de sécheresse n'étaient pas au même moment de la saison de croissance d'un site à l'autre. Toutefois, certains scénarios de sélection ont permis d'améliorer tous les caractères en sacrifiant très peu le gain en hauteur, qui est le caractère prioritaire ciblé pour cette espèce au Québec. Nos résultats suggèrent que l'intégration de la réponse à la sécheresse dans les programmes d'amélioration génétique de l'épinette blanche ne nécessite qu'un léger sacrifice pour les gains en croissance en hauteur, et que la précision au niveau des prédictions obtenues par l'approche de sélection conventionnelle ou par la génomique semble être négativement affectée par de plus faibles effectifs disponibles lors des analyses effectuées site par site lorsque les épisodes de stress hydriques varient d'un site à l'autre.

# Abstract

In the context of anticipated climate change, increasingly intense and frequent episodes of drought will affect water availability for boreal tree species, prompting tree breeders to consider adaptation to water stress as a priority. We used a 19-year-old comparative test of white spruce (*Picea glauca* [Moench] Voss) polycross progeny established on two sites affected by drought episodes to compare the genetic control and the potential for improvement of drought response with those of more conventional growth traits. To do this, we used genomic selection (GS) based on genomic profiles and traditional selection based on pedigree information only (PS). The genetic control for drought-response traits was somewhat weaker than for growth traits, but with comparable estimated genetic gains, which makes it possible to consider the use of GS at an early age. The accuracy of predicted breeding values for drought response traits was only slightly lower than that for growth traits. We observed opposite correlations on the two sites studied between water stress resistance traits and tree radial growth, likely because the water stress episodes occurred at different times during the growth season between sites. However, some selection scenarios made it possible to improve all traits while sacrificing very little on height gain, which is the priority trait targeted for this species in Quebec. Our results suggest that integrating drought response into white spruce breeding programs would require only a slight sacrifice in height growth, but that the accuracy of predictions obtained by the genomic or the conventional approach is negatively affected by the lower numbers of trees in site-specific analyses when the water stress episodes are different from site to site.

# Table des matières

Résumé.....	ii
Abstract.....	iii
Table des matières .....	iv
Liste des figures .....	vii
Liste des tableaux.....	ix
Liste des abréviations, sigles, acronymes .....	x
Remerciements .....	xi
Avant-propos.....	xii
Introduction.....	1
Dendrochronologie .....	1
Acclimatation, adaptation génétique et plasticité phénotypique.....	3
Acclimatation.....	3
Adaptation génétique.....	4
Plasticité phénotypique.....	4
La notion de facteur limitant .....	5
Effets d'un stress hydrique sur l'anatomie du bois et la physiologie de l'arbre .....	6
Caractéristiques modelant la réponse à la sécheresse.....	7
Un compromis entre mécanismes de défense et performances générales?.....	8
Les conditions climatiques de la provenance des individus .....	8
Caractéristiques associées aux composantes de résilience à la sécheresse.....	9
Programmes d'amélioration génétique.....	10
Génétique forestière.....	11
Sélection par la génomique.....	12
L'épinette blanche.....	14
Importance de l'étude .....	14
Objectifs et hypothèses de recherche.....	15
Bibliographie .....	17
Chapitre 1 - Détection de signaux de sécheresse et évaluation du potentiel d'amélioration de la résilience chez l'épinette blanche.....	22
1.1 Introduction.....	22
1.2 Matériels et méthodes.....	23
1.2.1 Aire d'étude .....	23
1.2.2 Données de cernes.....	24
1.2.3 Données climatiques.....	27
1.2.4 Corrélations entre l'accroissement annuel radial et le climat .....	27

1.2.5 Composantes de réponse à la sécheresse .....	28
1.2.6 Analyses statistiques.....	28
1.3 Résultats .....	30
1.3.1 Données de cernes.....	30
1.3.2 Données climatiques d'humidité .....	31
1.3.3 Corrélations entre la croissance et les facteurs climatiques .....	32
1.3.4 Détection d'années de stress hydrique potentiel.....	36
1.3.5 Analyses statistiques.....	37
1.4 Discussion .....	41
1.4.1 Diagnostics de sécheresse aux sites étudiés .....	41
1.4.2 Effet des caractères conventionnels sur la réponse à la sécheresse.....	42
1.4.5 Parcimonie au niveau des modèles statistiques .....	43
1.4.6 Contexte d'amélioration génétique de l'épinette blanche.....	44
1.5 Conclusions .....	44
1.6 Bibliographie.....	46
Chapitre 2 - Genetic control and genomic selection of drought response in a white spruce multi-site polycross test.....	49
2.1 Introduction.....	50
2.2 Material and methods.....	52
2.2.1 Study area.....	52
2.2.2 Tree-ring data .....	52
2.2.3 Climatic data.....	52
2.2.4 Correlations between radial growth and monthly water availability values .....	53
2.2.5 Components of tree resilience .....	53
2.2.6 Genotyping assay and paternity recovery .....	54
2.2.7 Individual-tree statistical model.....	54
2.2.8 Cross-validation, predictive ability, and accuracy.....	55
2.2.9 Phenotypic and genetic correlations between traits .....	56
2.2.10 Multi-trait genetic selection schemes and genetic gain .....	57
2.3 Results .....	57
2.3.1 Climate-growth relationships .....	57
2.2.2 Heritability estimates.....	61
2.3.3 Predictive ability and accuracy .....	62
2.3.4 Correlations between drought response traits and conventional traits .....	65
2.3.5 Genetic gain and selection schemes.....	66
2.4 Discussion .....	69
2.4.1 Correlations between radial growth and drought indices.....	69

2.4.2 Heritability estimates.....	70
2.4.3 Accuracy of models.....	70
2.4.4 Correlations between drought response traits and conventional traits .....	72
2.4.5 Genetic gain and multi-trait selection scenarios.....	73
2.5 Conclusions.....	75
2.6 References.....	77
Conclusion générale .....	81
Rappel des résultats.....	82
Chapitre 1.....	82
Chapitre 2.....	83
Portée opérationnelle.....	84
Limites de l'étude.....	85
Perspectives de recherche.....	85
Bibliographie .....	87
Annexe 1.....	90
Annex 2.....	91
Annex 3.....	92
Annex 4.....	93
Annex 5.....	94

# Liste des figures

Figure 1 (Introduction) : Représentation des composantes de résilience, de recouvrement et de résistance lors d'une période de stress hydrique pour deux individus aux comportements différents. L'individu illustré par le trait en bleu présente une résistance plus élevée que l'individu illustré par le trait en rouge. Cependant, sa période de recouvrement présente une hausse de croissance moindre par rapport à l'individu en rouge. Malgré leurs réponses différentes, leur résilience générale est semblable.....	3
Figure 2 (Introduction) : Représentation de l'effet de deux valeurs différentes d'héritabilité ( $h^2_A$ et $h^2_B$ ) sur les valeurs en croisement prédites. La différence $\Delta P$ fait référence à la différence phénotypique entre deux individus. La différence $\Delta A$ fait référence à la différence entre les valeurs en croisement pour ces deux individus. Inspiré de White et al. (2007). .....	12
Figure 1.1 : Localisation des sites d'étude .....	24
Figure 1.2 : Évolution générale du BAI (« basal area increment », ici en axe des Y l'accroissement annuel moyen en surface) pour les sites Normandin (a), Valcartier (b) et Watford (c). La chronologie moyenne (en bleu) a été générée à l'aide de la fonction chron du package dplR sous R utilisant la méthode de la moyenne robuste.....	26
Figure 1.3 : Valeur des index de croissance radiale après l'élimination de l'effet de l'âge pour les sites de Normandin (a), Valcartier (b) et Watford (c). La chronologie moyenne (en bleu) a été générée à l'aide de la fonction chron du package dplR utilisant la méthode de la moyenne robuste sous R. ....	31
Figure 1.4 : Valeurs mensuelles de « drought code » (DC), « soil moisture index » (SMI), de DC standardisées et de SMI standardisées pour les sites Normandin (respectivement a, d, g et j), Valcartier (respectivement b, e, h et k) et Watford (respectivement c, f, i et l). La valeur de l'année en abscisse se situe au centre de l'année, soit directement entre les mois de juin et de juillet. L'acronyme « std. » signifie « standardisé ». Les valeurs de SMI (graphiques d, e et f) présentent la différence entre la valeur maximale de SMI (100) et la valeur mensuelle. Des valeurs de DC et DC (std.) élevées représentent des conditions sèches. Des valeurs élevées de SMI et SMI (std.) représentent des conditions humides. Pour les valeurs standardisées, les conditions plus sèches que normales sont présentées par la couleur rouge et celles humides par la couleur bleue. ....	32
Figure 1.5 : Corrélations de Pearson entre l'accroissement radial (index) familial moyen et le « drought code » (DC) mensuel pour le site de Normandin. Les familles sont présentées par l'axe des x. Les mois sont indiqués par l'axe des y, les mois de l'année précédente dans la partie supérieure et les mois de l'année courante dans la partie inférieure. ....	33
Figure 1.6 : Corrélations de Pearson entre l'accroissement radial (index) familial moyen et le « soil moisture index » (SMI) mensuel pour le site Normandin. Les familles sont présentées par l'axe des x. Les mois sont indiqués par l'axe des y, les mois de l'année précédente dans la partie supérieure et les mois de l'année courante dans la partie inférieure. ....	34
Figure 1.7 : Corrélations de Pearson entre l'accroissement radial (index) familial moyen et le « drought code » (DC) mensuel pour le site Valcartier. Les familles sont présentées par l'axe des x. Les mois sont indiqués par l'axe des y, les mois de l'année précédente dans la partie supérieure et les mois de l'année courante dans la partie inférieure.....	34
Figure 1.8 : Corrélations de Pearson entre l'accroissement radial (index) familial moyen et le « soil moisture index » (SMI) mensuel pour le site Valcartier. Les familles sont présentées par l'axe des x. Les mois sont indiqués par l'axe des y, les mois de l'année précédente dans la partie supérieure et les mois de l'année courante dans la partie inférieure. ....	35
Figure 1.9 : Corrélations de Pearson entre l'accroissement radial (index) familial moyen et le « drought code » (DC) mensuel pour le site Watford. Les familles sont présentées par l'axe des x. Les mois sont indiqués	

par l'axe des y, les mois de l'année précédente dans la partie supérieure et les mois de l'année courante dans la partie inférieure.....	35
Figure 1.10 : Corrélations de Pearson entre l'accroissement radial (index) familial moyen et le « soil moisture index » (SMI) mensuel pour le site Watford. Les familles sont présentées par l'axe des x. Les mois sont indiqués par l'axe des y, les mois de l'année précédente dans la partie supérieure et les mois de l'année courante dans la partie inférieure. ....	36
Figure 1.11 : Prédiction de chacune des variables de réponse à la sécheresse en fonction des variables de DHP, hauteur et densité du bois à partir du modèle #8 incluant chacune de ces variables au site de Normandin. Les points représentent les observations. Les prédictions sont représentées par la courbe pleine et l'erreur type autour de l'estimation par les courbes pointillées. Les variables non significatives ne présentent pas de courbes de prédictions. ....	39
Figure 1.12 : Prédiction de la variable de résistance en fonction des variables de DHP, hauteur et densité du bois à partir du modèle #8 incluant chacune de ces variables au site de Watford. Les points représentent les observations. Les prédictions sont représentées par la courbe pleine et l'erreur type autour de l'estimation par les courbes pointillées. La variable densité n'était pas significative et ne présente donc pas de prédiction. ....	41
Figure 2.1: Basal area increment (BAI) indices for both Normandin (a) and Watford (b) sites. Mean chronology in blue was generated using the dplR package (see Material and methods).....	58
Figure 2.2: Drought code (DC) at the Normandin site (a) and at the Watford site (b) and scaled DC at both sites, respectively (c, d). Monthly DC values are covering the period 2004-2015. The position of the year on the x-axis corresponds to the separation between the months of June and July. ....	59
Figure 2.3: Pearson correlations between mean family basal area increment (BAI) indices and monthly drought code (DC) for the site Normandin. Families are presented on x-axis, months on y-axis. The preceding year months appear on the upper half, and the current year months, on the lower half.....	60
Figure 2.4: Pearson correlations between mean family basal area increment (BAI) indices and monthly drought code (DC) for the site Watford. Families are presented on x-axis, months on y-axis. The preceding year months appear on the upper half, and the current year months, on the lower half. ....	61
Figure 2.5: Predictive ability ( $PA$ ), predictive accuracy based on breeding values ( $PACC_{BV}$ ), predictive accuracy standardized by heritability estimated ( $PACC_{h^2}$ ) and theoretical accuracy ( $\hat{r}$ ) for each trait measured at site Normandin (respectively a, c, e) and g)) and site Watford (respectively b, d, f) and h)). Error bars on the histograms represent standard errors. See section 3.2.8 "Cross-validation, predictive ability and accuracy" for calculation methods. ....	64

# Liste des tableaux

Tableau 1 (Introduction) : Résumé et différences entre les concepts d'acclimatation, d'adaptation génétique et de plasticité phénotypique.....	5
Tableau 1.1 : Caractéristiques des sites d'étude .....	24
Tableau 1.2 : Modèles candidats pour chacune des composantes de réponse à la sécheresse. Les variables explicatives comprennent la hauteur de l'arbre (hauteur), le diamètre à hauteur de poitrine (DHP) et la densité moyenne du bois (densité).....	29
Tableau 1.3 : Informations relatives au critère d'Akaike pour chacun des modèles pour les caractères de réponse à la sécheresse au site de Normandin. Les valeurs de $\Delta AIC$ et d'AICwt sont calculées à partir des valeurs d'AIC correspondant à la variable réponse respective.....	38
Tableau 1.4 : Paramètre ( $\beta$ ), erreur type entre parenthèses et niveau de signification statistique relatifs à chacune des variables fixes pour le modèle #8 pour chacune des variables de réponse à la sécheresse au site de Normandin.....	39
Tableau 1.5 : Informations relatives au critère d'Akaike pour chacun des modèles pour les caractères de réponse à la sécheresse résistance au site de Watford. Les valeurs de $\Delta AIC$ et d'AICwt sont calculées à partir des valeurs d'AIC correspondant à la variable réponse respective. ....	40
Tableau 1.6 : Estimation ( $\beta$ ), erreur type (SE) et valeur de $P$ relatives à chacune de variables fixes pour le modèle 8 pour la variable de réponse résistance au site de Watford.....	40
Table 2.1: Description (units, age of trees at measurement), mean, standard deviation (SD) and coefficient of variation (CVP) of traits at both sites. Drought response traits (recovery, relative resilience, resilience, resistance) .....	54
Table 2.2: Pearson correlation coefficients between mean site basal area increment (BAI) indices and monthly drought code (DC) of preceding and current year for both sites. A confidence interval associated to a 0.05 p-value is shown. Significant correlations ( $P < 0.05$ ) are shown in bold font.....	60
Table 2.3: Individual narrow-sense heritability estimates ( $\hat{h}^2$ ) for each trait in both Normandin and Watford sites for ABLUP and GBLUP models. Standard error around the heritability is shown in parentheses. Significance level shown corresponds to that of the additive variance component ( $\hat{\sigma}^2_a$ ). ....	62
Table 2.4: Correlations between drought response and conventional traits using the GBLUP model. Results of the Normandin site are presented as the upper half of the table (a) and those of the Watford site as the lower half (b). For each site, genetic correlations are above the center line and phenotypic correlations below it. Standard errors are shown in parentheses along with significance level by asterisks. ....	66
Table 2.5: Expected genetic gains when selecting the 5% superior individuals for five different selection indices (SI) scenarios based on individual breeding values (BVs) for the Normandin (a) and Watford (b) sites. Selection traits are (1) DBH, (2) height, (3) wood density, (4) acoustic velocity, (5) recovery, (6) resistance, (7) resilience and (8) relative resilience. Genetic gain values are expressed as a percentage of the mean of the trait.....	68

# Liste des abréviations, sigles, acronymes

AIC : Critère d'information d'Akaike

ABLUP : Pedigree best linear unbiased prediction

BAI : Accroissement annuel radial en aire, en anglais : « basal area increment »

BLUP : Best linear unbiased prediction

DBH : Diameter at breast height

DC : Drought code

DHP : Diamètre à hauteur de poitrine

EBV : Estimated breeding value

GAM : Generalized additive model

GBLUP : Genomic best linear unbiased prediction

GEV : Genomic-estimated breeding value

GCM : Coupled general circulation model

GHG : Greenhouse gas

GS : Genomic selection

MFFP : Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs du Québec

MRN : Ministère des Ressources naturelles du Québec

PA : Predictive ability

PACC : Predictive accuracy

PS : Pedigree selection

QTL : Locus de traits quantitatifs

RCS : Regional curve standardization

SAM : Sélection assistée par marqueurs

SG : Sélection par la génomique

SMI : Soil moisture index

SP : Sélection basée sur le pedigree

# Remerciements

Le soutien financier de ce projet a été rendu possible par des contributions de Génome Canada et de Génome Québec via le grand projet de génomique Spruce-Up co-dirigé par les professeurs Jean Bousquet et Joerg Bolhmann, ainsi que par des contributions du Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada, de la Chaire de recherche du Canada en génomique forestière de l'Université Laval ainsi que du Centre canadien sur la fibre de bois de Ressources naturelles Canada.

J'aimerais d'abord remercier mon directeur de maîtrise le professeur Jean Bousquet, non seulement pour l'ensemble de la direction de ce projet et son financement, mais également pour tous les à-côtés comme les encouragements à aller à des symposia et y faire des présentations. Un énorme merci au codirecteur de ce projet, le Dr Patrick Lenz, chercheur au Centre canadien sur la fibre de bois, avec qui j'ai beaucoup échangé, notamment pour les analyses, et qui m'a beaucoup guidé depuis mon intégration dans le milieu de la recherche à la fin de mon baccalauréat. Vos deux présences ont mis une touche d'humanité à tous ces chiffres. J'ai toujours été conscient de la chance que j'ai eu de vous avoir croisés il y a quelques années.

J'aimerais remercier le Dr Jean Beaulieu, professeur invité à l'Université Laval, qui a su m'accompagner avant même ce projet de maîtrise pour plusieurs points techniques et d'avoir accepté d'évaluer et de commenter ce mémoire.

Mes remerciements s'adressent également au Dr Martin Perron de la Direction de la recherche forestière du Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs du Québec pour son appui à la réalisation de ce projet de recherche.

J'aimerais particulièrement remercier la Dre Claire Depardieu, chercheuse postdoctorale à la Chaire de recherche du Canada en génomique forestière, pour son aide et support pour l'analyse des données sur la croissance et le climat alors que je débutais ce projet, ainsi que M. Simon Nadeau du Centre canadien sur la fibre du bois pour son aide pour les analyses statistiques réalisées.

J'aimerais également remercier M. Rémi Saint-Amant du Service canadien des forêts qui m'a expliqué avec patience le fonctionnement de BioSIM.

J'aimerais finalement remercier ma famille, mes parents qui ont toujours voulu m'apporter un support incomparable lors de mes études et ma copine, qui m'a permis de garder un pied sur terre, spécialement dans cette dernière année de maîtrise-confinement hors du commun.

# **Avant-propos**

Ce mémoire est composé de deux chapitres, en plus d'une introduction et d'une conclusion générale. Les chapitres 1 et 2 constituent deux chapitres de résultats. Le chapitre 1 a été rédigé entièrement par l'auteur de ce mémoire, Jean-Philippe Laverdière. Le chapitre 2 a été rendu possible avec l'aide de la Dre Claire Depardieu de la Chaire de recherche du Canada en génomique forestière (Université Laval) pour l'analyse des relations entre la croissance et le climat, et de Simon Nadeau du Centre canadien sur la fibre de bois (Ressources naturelles Canada) pour les analyses de génétique quantitative.

# Introduction

Les forêts canadiennes, en particulier la forêt boréale, sont actuellement témoins, et le seront de plus en plus, de changements climatiques importants. La plupart des prédictions actuelles des changements climatiques ont été réalisées à partir de modèles de circulation générale (CGM, « coupled general circulation models ») qui simulent la réponse du système climatique à des facteurs à grandes échelles comme l'augmentation de la concentration en gaz à effet de serre (Price et al., 2013). Certains des changements notables observés sont la hausse de la concentration en dioxyde de carbone (CO<sub>2</sub>), de la température annuelle moyenne et même des précipitations annuelles pour certaines régions, qui peuvent être faussement associées à une hausse de la productivité des forêts (Price et al., 2013). Cependant, il est prédit que les événements de précipitations seront concentrés en périodes plus courtes, engendrant des épisodes climatiques extrêmes plus fréquents et intenses (IPCC, 2013), incluant des épisodes de sécheresse et de stress hydrique. Les épisodes climatiques extrêmes sont également attribués à la fonte des glaces et au réchauffement arctique, ce qui affaiblit le courant-jet (Kug et al., 2015; Overland et Wang, 2016), entraînant un déséquilibre du vortex polaire (Overland et Wang, 2016), un système plus fréquent de vents froids à mi-latitude qui se développe en hiver en raison du gradient latitudinal de température atmosphérique (Schoeberl et al., 1992; Johnes et Miller, 2019). L'instabilité du vortex polaire entraîne des conditions climatiques extrêmes (Schoeberl et al., 1992) comme des températures froides dans l'hémisphère du nord en fin d'automne, en fin d'hiver et au début du printemps (Kim et al., 2014; Overland et Wang, 2016; Kretschmer et al., 2018). Quant à elle, la période estivale sera témoin de périodes de sécheresse plus fréquentes (Price et al., 2013).

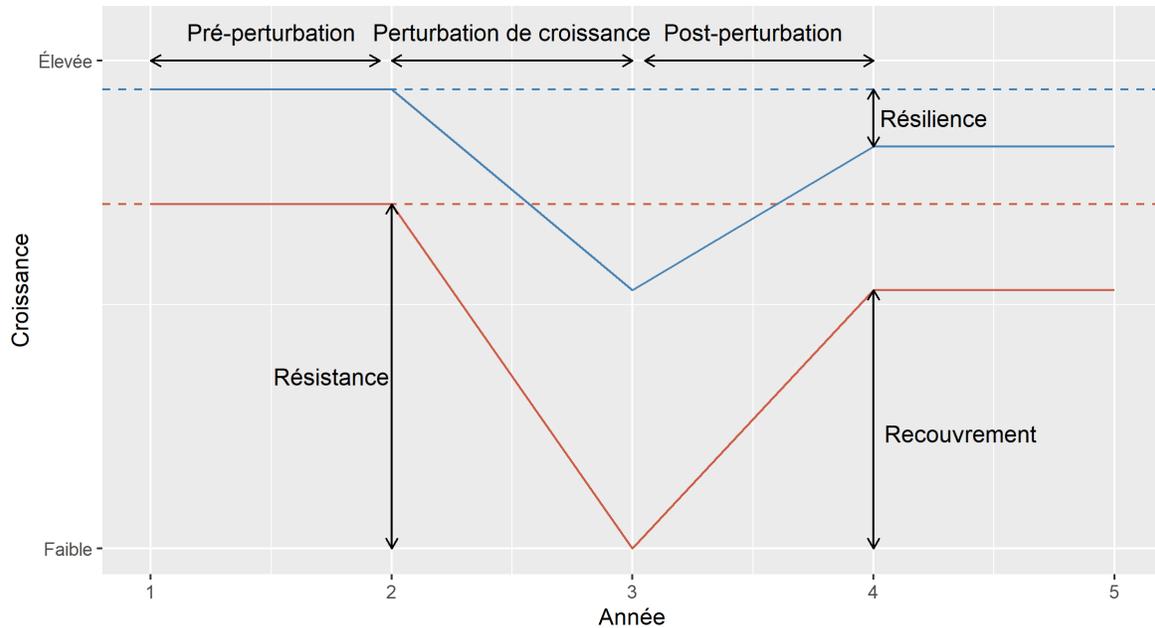
La hausse de la fréquence et de l'intensité des périodes de sécheresse affectera la productivité et la résilience des espèces de la forêt boréale (Price et al., 2013), le Québec n'étant pas une exception (Périé et al., 2014). L'impact sur les arbres peut être directement relié au climat, mais également à une compétition accrue d'espèces végétales davantage adaptées génétiquement aux nouvelles et futures conditions climatiques (Zhang et al., 2015). Alors qu'elle est déjà mésadaptée localement en raison de la hausse des températures moyennes (Andalo et al., 2005), l'épinette blanche (*Picea glauca* [Moench] Voss) est l'une des nombreuses espèces forestières qui seront affectées par les conditions climatiques futures. D'ici la fin du siècle, il est projeté que l'épinette blanche soit mésadaptée sur plus de 20% de son habitat québécois actuel, et les conditions climatiques devraient être moins favorables qu'actuellement sur près de 70% de son habitat québécois actuel (Périé et al., 2014).

## Dendrochronologie

En plus des problèmes reliés à la survie, la littérature montre que les événements de stress hydriques et de hautes températures peuvent impacter négativement la croissance des arbres, comme démontré pour l'épinette

blanche (Barber et al., 2000; Chen et al., 2017; Sang et al., 2019) et l'épinette noire (*Picea mariana* [Mill.] B.S.P) (Girardin et al., 2016). La dendrochronologie est utilisée pour associer des tendances climatiques à des tendances de croissance des arbres. La dendrochronologie est l'attribution d'années spécifiques à des cernes de croissance annuelle d'arbres (Amoroso et al., 2017). Lorsque l'analyse des cernes annuels est couplée à des données climatiques, le procédé de datation est également référé à de la dendroclimatologie (Hughes et al., 2011). Pour effectuer une analyse complète des relations entre la croissance et le climat, des étapes comme la datation des carottes de bois et le « detrending » (suppression de l'effet de l'âge dans la croissance) doivent être complétées (Grissino-Mayer, 2001). Divers types de courbes peuvent être utilisées dans un contexte de « detrending », soit : « cubic spline », « generalized additive models » (GAM) (Girardin et al., 2016), « regional curve standardization » (RCS), courbe exponentielle négative et plusieurs autres (Sullivan et al., 2016).

Dans l'optique de bien quantifier la réponse en croissance radiale des arbres aux conditions climatiques changeantes, Lloret et al. (2011) ont proposé quatre indices faisant référence à la réponse en croissance au stress hydrique : résistance, recouvrement, résilience et résilience relative. Ces composantes, dont les calculs exacts sont présentés au prochain chapitre, représentent des ratios de valeurs à différentes périodes relatives à une perturbation et certaines sont schématisées à la figure 1. Par exemple, la résistance correspond à la perte de croissance durant la période de perturbation par rapport à la période pré-perturbation, le recouvrement à la reprise de croissance post-perturbation par rapport à la croissance durant la période de perturbation et la résilience à la croissance post-perturbation par rapport à la croissance pré-perturbation. Les composantes de résistance et de recouvrement font donc référence à des réponses directes au stress alors que la résilience fait référence à la capacité à revenir à une performance initiale à la suite d'une perturbation. Les auteurs ont également défini la composante de résilience relative, qui fait appel aux trois périodes (pré-perturbation, perturbation et post-perturbation) et qui représente la résilience de l'arbre pondérée en fonction de sa perte de croissance au moment de la perturbation. Les noms résistance, recouvrement, résilience et résilience relative sont une traduction des termes en anglais proposés par Lloret et al. (2011) « resistance », « recovery », « resilience » et « relative resilience ».



**Figure 1 :** Représentation des composantes de résilience, de recouvrement et de résistance lors d'une période de stress hydrique pour deux individus aux comportements différents. L'individu illustré par le trait en bleu présente une résistance plus élevée que l'individu illustré par le trait en rouge. Cependant, sa période de recouvrement présente une hausse de croissance moindre par rapport à l'individu en rouge. Malgré leurs réponses différentes, leur résilience générale est semblable.

## Acclimatation, adaptation génétique et plasticité phénotypique

La réaction d'un ou plusieurs individus à des stimulus environnementaux peut dépendre de plusieurs facteurs. Avant même d'entrer en détail dans les processus liés aux espèces ligneuses et plus particulièrement à l'épinette blanche, il est important de distinguer trois concepts liés, mais fondamentalement différents : l'acclimatation, l'adaptation génétique et la plasticité. Le terme général « adaptation » a été utilisé maintes fois en littérature pour caractériser la réaction aux stimulus environnementaux d'êtres vivants et est certainement une référence au niveau « grand public ». Cependant, les deux prochaines sous-sections mettront en lumière les différences fondamentales entre ces concepts et permettront de bien comprendre les implications de chacun dans la réaction au stress hydrique. Un résumé de ceux-ci est également présent au tableau 1.

### Acclimatation

L'acclimatation représente une réaction phénotypique aux fluctuations temporelles et (ou) spatiales de l'environnement (Ramade, 2009). Ces changements se produisent au niveau de l'individu, mais également de la population et de la biocénose (l'ensemble du système biologique), et permettent de maintenir optimales les conditions internes des organismes face aux changements environnementaux grâce à des mécanismes de régulation. Plusieurs de ces mécanismes sont entre autres reliés aux changements environnementaux cycliques

(saisons). Un exemple d'acclimatation est l'existence de mécanismes de thermorégulation d'espèces à sang chaud qui permettent à ceux-ci de garder une température constante tout au long de l'année, même avec les changements climatiques saisonniers. Les arbres présentent également une forme d'acclimatation lors de l'arrêt de la croissance à la fin de l'été à la suite de la diminution du temps journalier d'ensoleillement. Bref, le processus d'acclimatation se manifeste par des changements phénotypiques rapides en réponse à des modifications environnementales. Ces changements seront réversibles, notamment quant aux réponses aux stimulus cycliques (saisonniers).

### Adaptation génétique

L'adaptation génétique quant à elle, est un processus de modification beaucoup plus lent que l'acclimatation. L'adaptation génétique se présente comme l'action conjuguée des facteurs écologiques environnementaux et de la sélection naturelle (Ramade, 2009). Elle a un rôle important dans l'accommodation des espèces aux conditions climatiques locales. Elle explique notamment l'apparition d'écotypes et la différenciation des espèces. L'adaptation génétique d'une espèce se forme de manière héréditaire, par la survie et la transmission de génotypes favorables aux conditions environnementales au fil des générations, les individus à l'adaptation défavorable étant désavantagés et ayant de la difficulté survivre ou à se reproduire et à transmettre leur génotype.

### Plasticité phénotypique

La notion de plasticité, ou de plasticité phénotypique, est intimement liée à celle de l'acclimatation. En effet, elle est reliée à la modification du phénotype face aux stimulus environnementaux (Munns, 2011), mais fait référence à la « capacité » de modification, ou à l'étendue d'expressions phénotypiques possibles (West-Eberhard, 2008), plutôt qu'à l'état de modification dans le cas de l'acclimatation. Même si le terme « plasticité phénotypique » fait référence au phénotype en premier plan, le génotype y joue un rôle très important. En effet, la plasticité phénotypique, en plus de l'acclimatation, résulte d'une modification de l'expression des gènes et du génotype (G) en fonction de l'environnement (E), soit l'interaction GxE (Munns, 2011). En résumé, la plasticité phénotypique, qui est en partie contrôlée par le génotype, est la capacité de la modification du phénotype en fonction de stimulus environnementaux et peut mener à une acclimatation à ces stimulus. Finalement, l'adaptation génétique est un processus qui s'échelonne sur une plus grande période temporelle et est surtout expliquée par la sélection naturelle et la transmission et la survie de génotypes favorables, ou les mieux adaptés, d'une génération à l'autre.

**Tableau 1** : Résumé et différences entre les concepts d'acclimatation, d'adaptation génétique et de plasticité phénotypique.

	Échelle temporelle	Processus impliqués
Acclimatation	Courte : Échelle de la vie d'un l'arbre	Mécanismes de régulation rapides qui répondent à des stimulus environnementaux
Adaptation génétique	Longue : Échelle des générations et des populations	Sélection naturelle : Transmission des génotypes favorables entre les générations
Plasticité phénotypique	Courte : Échelle de la vie d'un l'arbre	Étendue des valeurs phénotypiques possibles pour un caractère en réponse à des stimulus environnementaux

## La notion de facteur limitant

Pour étudier le comportement de la croissance d'arbres en période de sécheresse, quelques méthodes ont été proposées dans la littérature. Une première méthode consiste à contrôler directement le niveau d'humidité. Cette méthode permet d'analyser directement les réactions anatomiques et physiologiques du bois de différents apports en eau chez les arbres. Cette méthode a d'ailleurs été utilisée par Rossi et al. (2008) chez le sapin baumier (*Abies balsamea* [L.] Mill.) ainsi que par Deslauriers et al. (2014) et Balducci et al. (2015) chez l'épinette noire. Quoiqu'extrêmement puissante méthodologiquement, cette approche, nécessitant un contrôle de l'apport en eau, doit être effectuée en serre pour des individus très jeunes à cause de la limitation en espace disponible. Une seconde approche conventionnelle sera plutôt d'analyser la réponse en croissance d'arbres en forêt aux alentours d'une année caractérisée par des valeurs climatiques extrêmes quant aux des précipitations, à la température, à des indices d'humidité, ou encore en se basant directement sur des sécheresses officialisées. Cette approche a été largement utilisée, notamment par Montwé et al. (2016) dans une étude sur le pin tordu (*Pinus contorta* Dougl.), par Sang et al. (2019) chez l'épinette blanche et par Rosner et al. (2014) en analysant l'effet de la densité du bois sur la résistance à la sécheresse chez l'épinette de Norvège (*Picea abies* [L.] Karst). Finalement, une troisième approche consiste à déterminer la sensibilité, sous forme de corrélation, entre la croissance radiale et les fluctuations climatiques. Housset et al. (2018) ont d'ailleurs utilisé ces indices de sensibilité reliés à plusieurs variables climatiques pour déduire que la croissance radiale du pin blanc (*Pinus strobus* L.) était influencée par les températures basses au printemps et à l'automne en plus de périodes de chaleur et de sécheresses lors de l'été. Ces indices de sensibilité ont d'ailleurs été intégrés dans une analyse récente de résilience chez l'épinette blanche (Depardieu et al., 2020). Ces auteurs ont pu vérifier, avec des indices de sensibilités significatifs, que la croissance radiale des arbres répondait grandement aux variations du

taux d'humidité estival et ont ensuite pu détecter une période de sécheresse dans les données climatiques, se traduisant en des effets de stress hydrique conduisant à la réduction de la croissance.

Peu importe l'approche, ces méthodes d'analyse de l'effet d'un stress hydrique sur l'arbre ont toutes un point en commun : l'eau représente le facteur le plus limitant à la croissance des individus. Un facteur limitant est un facteur écologique, comme la température, l'humidité ou la pression atmosphérique, qui, en dessous d'une valeur minimale ou au-dessus d'une valeur maximale, ne répondra pas aux exigences d'une espèce ou de la biocénose (Ramade, 2009). D'ailleurs, plusieurs caractères des arbres répondent directement aux facteurs limitants alors qu'ils ne fluctuent pas pour des facteurs non limitants (Ramade, 2009). L'étude de la réponse à la sécheresse se penche donc sur l'effet de conditions d'humidité anormalement basses sur les arbres, et de quantités en eau insuffisantes pour répondre aux exigences normales de la croissance. D'ailleurs, l'approche de sensibilité climatique utilisée par Housset et al. (2018) et Depardieu et al. (2020) permet d'obtenir un signal de facteur limitant sur un site donné, en montrant qu'un ou des caractères de l'arbre fluctuent avec telle ou telle variable climatique. Cette approche, basée sur la croissance mesurée sur plusieurs années, ne peut cependant, à elle seule, détecter des années spécifiques de stress hydrique et doit être appuyée par un diagnostic précis d'épisodes de sécheresse.

## **Effets d'un stress hydrique sur l'anatomie du bois et la physiologie de l'arbre**

Rossi et al. (2008) ont analysé en détail la réaction anatomique du bois de sapins baumiers âgés de sept ans à une période de sécheresse de 20 jours durant la période de croissance de juin à juillet. Ces auteurs ont démontré qu'une période de sécheresse durant la période de croissance affecte l'élongation de la tige en hauteur. En ce qui concerne la croissance radiale, la formation du xylème, par exemple le nombre de cellules et l'épaisseur des parois de celles-ci ainsi que la période de différenciation des cellules, n'a été affectée que marginalement. Cependant, le diamètre des lumens, soit l'intérieur des cellules du xylème qui sert au transport de l'eau verticalement dans l'arbre (Bowyer et al., 2005) des arbres subissant le stress hydrique, était jusqu'à 50% inférieur au diamètre des lumens des arbres irrigués. Les individus soumis au stress ont toutefois repris une formation de cellules de xylème de taille comparable aux individus irrigués rapidement après la période de sécheresse, montrant une grande plasticité de la croissance radiale chez le sapin baumier. Même si cette plasticité est caractéristique à chacune des espèces forestières, les effets de la sécheresse sur la croissance radiale et la formation de cellules de xylème sont toutefois présents chez toutes les espèces, la sensibilité de la croissance radiale interannuelle au climat étant bien documentée autant pour l'épinette blanche (Rweyongeza et al., 2007; McGuire et al., 2010; Chen et al., 2017) que pour de nombreuses autres espèces résineuses (Moran et al., 2017; Isaac-Renton et al., 2018). La réduction de la grosseur des lumens des trachéides est d'ailleurs une réponse anatomique du bois pour prévenir la cavitation. Tyree et Zimmermann (2002) définissent la cavitation

comme la rupture d'un conduit d'eau sous la pression, laissant entrer de l'air dans ce conduit. La cavitation se produit lorsque la différence de pression entre l'eau de l'intérieur des trachéides, à pression fortement négative, et celle de l'air ambiant, est plus forte que la force capillaire, soit celle des parois des trachéides (Tyree et Zimmermann, 2002). En période de stress hydrique, la différence de pression peut être accentuée par la transpiration des feuilles.

De leur côté, Balducci et al. (2013) ont étudié l'effet d'une période de 32 jours, de mai à juin, d'un déficit hydrique et de la hausse de température sur la croissance de semis d'épinette noire de quatre ans. Les individus soumis au déficit extrême montraient une efficacité réduite de la translocation de l'eau dans les aiguilles, probablement en raison de la cavitation à l'intérieur de cellules du xylème. Ces individus ont également échoué à maintenir le même niveau de conductance stomatique, causé par la fermeture des stomates, et d'assimilation de CO<sub>2</sub>. Les individus retrouvaient toutefois des performances égales aux individus n'ayant pas subi de stress deux semaines après la fin du traitement. La phase de recouvrement chez les aiguilles se constituait en premier temps de la réhydratation des aiguilles et de la réouverture stomatique, et, en second temps, de la reprise du taux de photosynthèse maximal. Alors que Rossi et al. (2008) n'ont trouvé que des différences marginales quant à la formation du xylème du sapin baumier, l'expansion cambiale durant la période de sécheresse a été affectée négativement chez l'épinette noire (Balducci et al., 2013), entraînant une augmentation totale réduite de l'anneau de croissance. Dans leur étude, le début de la période de sécheresse a d'abord affecté l'élargissement des cellules, comme observé précédemment chez le sapin baumier par Rossi et al. (2008). La phase de sécheresse avancée a réduit la division cellulaire, ce qui n'avait été détecté que marginalement chez le sapin baumier, mais qui est en accord avec des résultats pour l'épinette de Norvège (Jyske et al., 2010).

## **Caractéristiques modelant la réponse à la sécheresse**

Comme mentionné à la section précédente, certaines caractéristiques comme la grosseur des lumens des trachéides et des éléments comme la production de cellules cambiales influencent la réponse à la sécheresse des conifères et y sont modifiées en période de stress. Ces caractéristiques très spécifiques ne sont toutefois pas nécessairement facilement mesurables. Dans les programmes d'amélioration génétique québécois, il est plutôt fréquent de mesurer des caractères aisément calculables et moins coûteux à générer en vue d'effectuer une sélection indirecte lorsque des centaines voire des milliers d'arbres sont candidats à la sélection. Par exemple, les données de croissance (hauteur et diamètre) sont beaucoup plus souvent mesurées que les caractères directement impliqués dans la réaction au stress hydrique. Sans avoir été intégrés directement dans les programmes d'amélioration, les caractères de qualité du bois comme la densité ou la rigidité du bois sont également fréquemment mesurés afin d'en mesurer les corrélations avec les dendrométriques, notamment. Comme il sera présenté aux prochaines sous-sections, ces caractères pourraient d'ailleurs être génétiquement reliés à la réaction au stress hydrique. En plus de la croissance et de la densité du bois, la provenance de

l'individu est une caractéristique qui semble également influencer son comportement au stress hydrique, indiquant une possible adaptation locale (Depardieu et al., 2020) (voir section « Les conditions climatiques de la provenance des individus » ci-bas).

### Un compromis entre mécanismes de défense et performances générales?

Lors d'un stress hydrique, les individus affectés auront comme réaction de diminuer l'élongation des cellules créées pour la croissance radiale. Ce mécanisme de réponse permet à l'arbre de diminuer la taille intérieure des trachéides pour éviter la cavitation. Dans ce sens, plusieurs études ont soulevé la possibilité que les individus à croissance généralement élevée soient les plus susceptibles de subir une baisse de croissance importante en période de stress en plus d'être les plus susceptibles de subir de la mortalité (Grote et al., 2016; Stovall et al., 2019). La densité du bois semble avoir un effet positif sur la réaction au stress hydrique chez les espèces résineuses. La croissance de l'arbre pourrait également y jouer un rôle indirect. En effet, il a été établi que la densité du bois est généralement négativement corrélée à la croissance radiale et en hauteur des arbres. Lenz et al. (2013) ont d'ailleurs recensé ces corrélations génétiques et phénotypiques négatives entre la densité du bois et les deux caractères de croissance, soit la hauteur et le diamètre à hauteur de poitrine, pour un test de pleins frères d'épinette blanche de 15 ans au Québec. En effet, un individu à croissance accrue possède généralement des trachéides à parois minces et grands lumens par rapport à un individu à croissance moindre (Bowyer et al., 2005), se traduisant ainsi par une densité du bois inférieure. Ces caractéristiques reflètent un transport efficace de l'eau à l'intérieur de l'arbre. En revanche, la densité du bois de l'arbre étant importante dans la résilience à la sécheresse et la résistance à la cavitation, il semble y avoir un compromis entre la croissance et la réponse au stress hydrique (Sánchez-Salguero et al., 2018). En ce sens, chez l'épinette de Norvège, les individus produisant un bois de faible densité étaient les plus sensibles à un épisode soudain de sécheresse (Rosner et al., 2014). Ces derniers auteurs ont d'ailleurs suggéré la densité du bois comme un caractère indicatif de la résistance à la sécheresse.

### Les conditions climatiques de la provenance des individus

Des études récentes sur le sujet indiquent que l'origine géographique de l'individu influence sa tolérance au stress hydrique. En effet, d'une position géographique à une autre, les conditions météorologiques peuvent varier de façon importante. Avec ses gradients généraux de températures s'accroissant du sud au nord et de précipitations annuelles décroissantes en s'éloignant vers l'intérieur, soit du fleuve Saint-Laurent et de l'océan Atlantique (Ministère de l'Environnement et de la Lutte contre les Changements climatiques, 2020), le Québec n'y fait pas exception et présente une palette météorologique variée sur son territoire. Vu la grande variabilité climatique sur le territoire, les espèces forestières, dont l'épinette blanche, se sont génétiquement adaptées au fil des générations à ces conditions climatiques locales variables d'un endroit à l'autre. D'ailleurs, Li et al. (1997) ont détecté une interaction génotype-environnement chez des épinettes blanches appartenant à 285 familles

provenant de 57 provenances différentes pour les caractères de hauteur et de débourrement. Les programmes d'amélioration génétique au Québec considèrent donc, depuis, cette forme d'adaptation génétique à l'environnement chez l'épinette blanche en distinguant deux zones de croisement et de déploiement distinctes des semences pour le reboisement, basées en grande partie sur la latitude (Beaulieu, 1996; Li et al., 1997). Ces deux zones correspondent aux sous-domaines bioclimatiques de l'érablière et celui de la sapinière à bouleau jaune.

La provenance des arbres semble aussi influencer l'expression des caractères relatifs à la réponse au stress hydrique. En effet, des différentes provenances d'épinette blanche au Québec, certaines ont pu s'adapter à des conditions de sécheresses récurrentes grâce à la pression de la sélection naturelle (Depardieu et al., 2020), contrairement à celles qui se seraient plus adaptées à des conditions d'humidité non limitantes avec de meilleures performances de croissance. En effet, aux environnements où les épisodes de sécheresse sont rares, la compétition pour la lumière est généralement plus importante que celle pour l'eau (Hartmann, 2011) et la sélection naturelle favorise alors, en moyenne, des individus affichant une croissance plus élevée pour avoir accès à cette lumière. Cependant, en conditions environnementales plus sèches, la sélection naturelle favorise davantage l'investissement dans des mécanismes de sécurité comme des systèmes de conduction d'eau résistants à la cavitation (Hacke et Sperry, 2001) menant à une résilience hydrique accrue (Helman et al., 2017). Comme indiqué ci-haut, cette différenciation a été notamment observée dans un test génécologique d'épinette blanche (Depardieu et al., 2020) ainsi que chez le sapin de Douglas (*Pseudotsuga menziesii*) (Montwé et al., 2015) et le pin blanc (Housset et al., 2018). Le compromis entre la grosseur des trachéides et la résistance à la cavitation est toutefois moins important pour la sécheresse que pour le froid (Hacke et Sperry, 2001; Darychuk et al., 2012). Et c'est la résistance à la cavitation au froid qui semble avoir le plus influencé la distribution des espèces forestières au Québec, puisque les facteurs climatiques comme la température ont le plus influencé la distribution des espèces forestières. Par exemple, les espèces conifériennes, plus adaptées au froid, notamment avec une résistance accrue à la cavitation due au froid, sont beaucoup plus présentes dans le nord du Québec que les essences feuillues nobles comme l'érable (*Acer sp.*) (Saucier et al., 2009).

## **Caractéristiques associées aux composantes de résilience à la sécheresse**

Alors que la littérature suggère un compromis entre la croissance générale de l'individu et sa résistance au stress hydrique, Lloret et al. (2011) ajoute que la réponse à la sécheresse est un processus complexe dont chacune des composantes est affectée différemment. En effet, la résistance serait grandement influencée par la compétition pour une ressource, l'eau étant une ressource souvent limitée, tandis que le recouvrement après stress serait plutôt relié au partitionnement des ressources (DeClerck et al., 2006). Ces éléments sont en concordance avec les derniers résultats chez l'épinette blanche, montrant que les individus les plus performants

en général auront une résistance moindre, mais un recouvrement plus élevé (Depardieu et al., 2020) et donc, que les individus qui subissent une importante baisse de croissance durant la période de stress ne subissent pas nécessairement de baisse de croissance à long terme. Les effets de la sécheresse à long terme sont toutefois bien connus et peuvent aller jusqu'à la mortalité dans les pires cas (Adams et al., 2009; Allen et al., 2010; DeSoto et al., 2020).

En proposant les composantes de résilience à la sécheresse (figure 1), Lloret et al. (2011) ont également pu analyser la résilience générale lors de différents épisodes et pour différentes tranches d'âge. Les résultats de Lloret et al. (2011) n'ont pas démontré de corrélation positive entre la résilience au stress hydrique entre les événements de sécheresse, écartant l'idée d'une implication purement génétique entre les différents événements de stress. De plus, les nouvelles cohortes d'individus analysés n'ont pas montré de performances supérieures lors des années de stress. Plusieurs auteurs appuient d'ailleurs le besoin de la migration assistée (transfert des semences) pour plusieurs espèces, dont l'épinette blanche, qui ne semble pas adaptée de façon optimale par rapport à la température locale (Andalo et al., 2005), et qui semble en recul par rapport aux conditions environnementales changeantes (Otis Prud'homme et al., 2017; Benomar et al., 2018). Avec le transfert des semences, les risques de maladaptation dans les reboisements peuvent ainsi être réduits par le choix de géotypes mieux adaptés aux conditions climatiques présentes et à celles anticipées pour le futur (Gray et al., 2016). Ceci soulève donc l'importance d'analyser la réponse à la sécheresse en vue de l'intégrer à l'amélioration génétique et développer des modèles de transfert des semences tenant compte des événements climatiques extrêmes comme les sécheresses qui seront de plus en plus fréquents et intenses. La grande variabilité de la résilience tant au niveau des réponses génétiques de différentes provenances et familles à un stress (Depardieu et al., 2020) qu'au niveau des différentes réponses d'un même individu à différents événements de sécheresse (Lloret et al., 2011), suggère que les conditions climatiques rencontrées sont le facteur le plus important pour expliquer la variation observée dans les réponses. Ainsi, la résilience des arbres à un stress hydrique pourrait varier considérablement d'un cas de sécheresse à l'autre.

## **Programmes d'amélioration génétique**

Les programmes d'amélioration génétique permettent de maintenir une diversité génétique dans les programmes de reboisement, d'améliorer la productivité des sites replantés tout en réduisant la pression de récolte sur les forêts naturelles, permettant d'optimiser l'utilisation des ressources génétiques dans une perspective de développement durable (Beaulieu, 1996). Beaulieu (1996) définit le but principal d'un programme d'amélioration génétique comme la sélection, dans une population de croisements, des géotypes favorables en fonction de caractères qualitatifs spécifiques, tout en maintenant une diversité génétique pour maintenir l'adaptation des espèces. Au Québec, les programmes d'amélioration génétique des arbres concernent les espèces commerciales principalement utilisées en reboisement comme les épinettes blanche, noire et de

Norvège, les pins blanc et gris (*Pinus banksiana* Lamb.), les mélèzes (*Larix sp.*) et les peupliers (*Populus sp.*) (Ministère des Ressources naturelles et Ressources naturelles Canada, 2000).

## Génétique forestière

Les valeurs en croisement sont grandement utilisées en amélioration génétique pour orienter les sélections. Dans le cas des valeurs générales en croisement, elles représentent la proportion de valeur génétique qui est transmise d'un parent à sa progéniture en le croisant aléatoirement avec tous les individus de la population (White et al., 2007). On peut aussi estimer des valeurs spécifiques en croisement selon qu'un parent est croisé à tel ou tel autre. Ainsi, pour un caractère donné, un individu dans une population donnée possède une valeur en croisement positive si sa progéniture démontre des valeurs phénotypiques (valeurs observables) supérieures à la moyenne des autres descendants pour ce même caractère. La notion d'héritabilité est de son côté intrinsèque au calcul des valeurs en croisement. L'héritabilité est un paramètre permettant de représenter la part de la variation découlant du contrôle génétique : l'influence de l'hérédité dans les valeurs phénotypiques. Les valeurs phénotypiques sont les valeurs observables, comme le diamètre d'un arbre ou sa hauteur totale. La variance phénotypique peut se modéliser comme suit (White et al., 2007) :

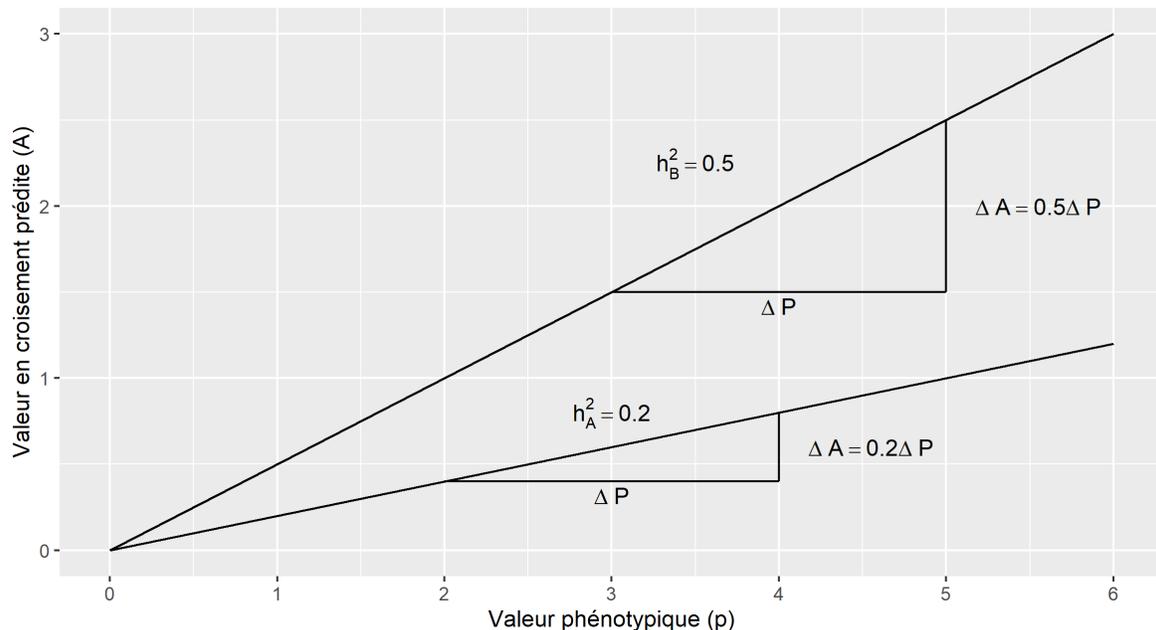
$$\sigma^2_P = \sigma^2_G + \sigma^2_{GE} + \sigma^2_E \quad (1)$$

où  $\sigma^2_P$  représente la variance phénotypique,  $\sigma^2_G$  la variance génétique et  $\sigma^2_E$  la variance due à l'environnement. La variance génétique est souvent séparée en deux composantes,  $\sigma^2_A$ , la variance génétique additive, et  $\sigma^2_I$  la variance génétique non additive, qui correspond aux effets non linéaires, soit la dominance et l'épistasie, ainsi que  $\sigma^2_{GE}$ , qui est l'interaction entre les parties génétique et environnementale dans l'expression du phénotype. Certains génotypes peuvent donc mieux performer dans certains environnements par rapport à d'autres génotypes, alors que ce n'est pas le cas pour d'autres environnements. Ce concept est connu comme l'interaction génotype x environnement (GxE). L'héritabilité, une mesure de l'importance du contrôle génétique sur un caractère donné, se calcule comme le rapport de la variance génétique sur la variance phénotypique totale. Il est possible d'intégrer l'effet génétique non additif au calcul de l'héritabilité si le dispositif expérimental le permet, mais dans la présente étude, nous utiliserons l'héritabilité au sens strict qui se calcule comme suit :

$$h^2 = \sigma^2_A / (\sigma^2_A + \sigma^2_I + \sigma^2_E) \quad (2)$$

Ce calcul de l'héritabilité ne comprend que la variance génétique additive au numérateur alors que la variance non additive peut être absorbée dans la variance phénotypique totale. La notion d'héritabilité est très importante au pour la prédiction de valeurs de croisement. Par exemple, pour un caractère phénotypique qui serait contrôlé à 100% par les gènes (héritabilité = 1), la valeur en croisement d'un individu serait directement reliée à son

phénotype; la différence par rapport à la moyenne de la population serait directement transmise à sa progéniture. Or, cette valeur en croisement est directement proportionnelle à l'héritabilité d'un caractère, soit son contrôle génétique. Ce concept est illustré à la figure 2.



**Figure 2 :** Représentation de l'effet de deux valeurs différentes d'héritabilité ( $h_A^2$  et  $h_B^2$ ) sur les valeurs en croisement prédites. La différence  $\Delta P$  fait référence à la différence phénotypique entre deux individus. La différence  $\Delta A$  fait référence à la différence entre les valeurs en croisement pour ces deux individus. Inspiré de White et al. (2007).

### Sélection par la génomique

L'amélioration génétique des arbres s'est longtemps basée sur l'information parentale (le pedigree) pour capter la variabilité génétique des caractères et est connue sous le terme de sélection basée sur le pedigree (SP). Pour chaque individu, ce type de sélection se base sur une méthode d'estimation de paramètres statistiques connue sous l'acronyme ABLUP (« pedigree-based best linear unbiased prediction »), qui reconstruit la part théorique du génome qui est partagée par chaque individu d'une population seulement à partir de l'identité des parents (apparemment) et en rassemblant ces informations dans une matrice A (Wright, 1922). L'utilisation de l'information génétique précise est apparue en premier lieu avec la sélection assistée par marqueurs (SAM). Cette approche se base sur les loci de caractères quantitatifs (QTL, « quantitative trait loci »), des sections du génome grandement corrélées à la variation d'un caractère phénotypique. Pour plusieurs caractères et plusieurs espèces, des cartes de QTL ont été construites, notamment en agriculture (Kirst et al., 2004) mais aussi chez les épinettes (Pelgas et al., 2011; Lind et al., 2014). Même si des effets majeurs pour des QTL ont été trouvés, l'utilisation contrainte aux marqueurs significatifs faisait que cette méthode semblait surestimer l'importance de l'effet de chaque QTL et de sous-estimer leur nombre (Grattapaglia et al., 2018). De même, seule une faible

proportion de la variation phénotypique totale pouvait être expliquée par l'ensemble des QTL détectés. Or, le développement de la technologie de génotypage à grand débit a permis le génotypage d'individus, soit la compilation de marqueurs génétiques couvrant la plus grande partie ou l'ensemble du génome, à un coût de plus en plus faible. Ce progrès technologique a supporté le développement de la sélection par la génomique (SG) (Meuwissen et al., 2001), qui consiste à modéliser l'ensemble des QTL affectant un caractère, qu'ils soient significatifs ou pas, à l'aide de marqueurs d'ADN répartis sur l'ensemble du génome. Contrairement à la SAM, la SG utilise de l'information génétique couvrant l'ensemble du génome et non des parties spécifiques. La SG s'est avérée être une alternative puissante à la SP (Beaulieu et al., 2014; Park et al., 2016).

Différentes méthodes statistiques ont été proposées permettant l'estimation des effets d'un grand nombre de marqueurs généralement plus élevé que le nombre d'observations. La méthode « ridge regression » ou des méthodes bayésiennes en sont des exemples et ont été appliquées chez les arbres (Resende et al., 2012; Beaulieu et al., 2014). Une autre approche de SG fréquemment utilisée en foresterie se base sur des modèles linéaires mixtes et permet la prédiction de valeurs en croisement ou génétiques basées sur les informations génomiques. Elle est référée par l'acronyme GBLUP (« genomic-based best linear unbiased prediction »), en contraste avec ABLUP qui se base sur la matrice du pedigree connu entre les individus. Elle consiste à remplacer l'information provenant du pedigree (la matrice d'apparentement théorique, A) par la matrice d'apparentement génétique réel (G), basée sur les empreintes génomiques (VanRaden 2008). Les outils liés à la SG ont d'ailleurs montré de grandes performances pour ce qui est de la précision des prédictions des valeurs en croisement chez l'épinette blanche, tant au niveau de la reconstitution parentale que l'intégration de la méthode GBLUP dans l'analyse (Lenz et al., 2020).

Une approche de SG se met en place en quatre étapes (Lebedev et al., 2020): (1) le génotypage et le phénotypage d'une population d'établissement des modèles de SG à partir d'arbres de la population de croisements; (2) la génération de modèles de prédictions par la génomique à partir desquels le phénotype peut être prédit à partir du génotype multilocus; (3) la validation des modèles sur une population « test » qui n'est pas incluse dans la population pour construire les modèles; et (4) l'application du modèle pour la prédiction de valeurs en croisement génomiques d'individus non phénotypés (Beaulieu et al., 2014). Les mêmes profils génomiques issus du génotypage peuvent être utilisés pour autant de phénotypes que nécessaire (Park et al., 2016), contrairement à la MAS dont les marqueurs sont spécifiques à chacun des caractères. Ainsi, alors que le génotypage fût autrefois très limitant au niveau économique et technique pour la SG, ce sont maintenant les caractères phénotypiques complexes comme la résistance aux maladies et insectes ou la résistance aux facteurs abiotiques comme la sécheresse, qui limitent souvent l'analyse de SG en raison des coûts prohibitifs de phénotypage pour de grands nombres d'arbres (Lebedev et al., 2020). Les tests de descendance instaurés dans les programmes d'amélioration génétique peuvent être utilisés pour construire et valider des modèles de

SG lorsque le génotype des individus est donc disponible. Les individus ayant les valeurs en croisement génomiques les plus intéressantes peuvent ainsi être utilisés, par exemple, pour de futurs croisements, l'établissement de vergers à grains ou pour la propagation clonale (Park et al., 2016; Grattapaglia et al., 2018).

## **L'épinette blanche**

L'épinette blanche (*Picea glauca* [Moench] Voss) est une espèce d'arbres dont l'habitat naturel transcontinental couvre outre l'Alaska, le territoire canadien jusqu'en Terre-Neuve-et-Labrador à l'exception de la côte du Pacifique (Burns et Honkala, 1990; Farrar, 2017). C'est une espèce clé de la forêt boréale, importante pour l'industrie canadienne du bois pour la production des pâtes et papiers, mais également pour l'industrie du sciage en raison de ses propriétés mécaniques supérieures (Middleton et Zhang, 2009; Farrar, 2017). Elle est reboisée des provinces maritimes jusqu'à l'Alberta, et à raison de plus de 30 millions de plants annuellement au Québec en forêt publique (Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, 2016). L'épinette blanche sera une des nombreuses espèces forestières qui seront affectées par les changements climatiques en forêt boréale, spécifiquement par l'augmentation des températures (Benomar et al., 2018) et la hausse de la fréquence des épisodes climatiques extrêmes (Andalo et al., 2005), en particulier au sud de sa distribution géographique actuelle (Chhin et Wang, 2008; Rainville et al., 2014; Lu et al., 2019). Les informations générées par cette étude amélioreront les connaissances actuellement peu approfondies en ce qui a trait à la génétique dans la réponse et la résilience de la croissance radiale aux conditions de sécheresse. L'amélioration génétique de l'épinette blanche s'est historiquement majoritairement basée sur les caractères de survie après plantation, phénologie, croissance en hauteur et diamètre (Beaulieu, 1996), production en volume de bois (Hasegawa et al., 2020) et sur la qualité du bois (Lenz et al., 2013). Pour la qualité du bois, la vitesse acoustique gagne en intérêt comme façon indirecte de mesurer et d'améliorer certaines composantes comme le module d'élasticité relié à la rigidité du bois et l'angle des microfibrilles (Lenz et al., 2013; Despôts et al., 2017). La résilience de l'espèce aux facteurs biotiques (Beaulieu et al., 2020) et abiotiques (Depardieu et al., 2020) est un élément important qui est visé pour être intégré au programme d'amélioration génétique québécois à la suite des conditions environnementales qui sont de plus en plus changeantes. Les gains potentiels apportés par l'amélioration de ces caractères, spécifiquement ceux de résilience aux conditions de sécheresse, ne sont toutefois pas connus.

## **Importance de l'étude**

Les changements climatiques influenceront de plus en plus la croissance des arbres de la forêt boréale, avec des épisodes de stress hydriques de plus en plus intenses et fréquents. L'étude de la réponse à la sécheresse générera de nouvelles connaissances pour l'épinette blanche, notamment en ce qui a trait au contrôle génétique, aux relations que ces caractères entretiennent avec les caractères conventionnels en amélioration génétique et au développement de scénarios d'amélioration à caractères multiples. Cette étude permettra de produire des

connaissances pour améliorer la résilience du secteur forestier québécois face aux changements climatiques, en préserver sa productivité et d'apporter de nouvelles informations aux améliorateurs génétiques de l'épinette blanche. Cette espèce est très importante dans le secteur forestier, elle est reboisée de l'Alberta aux provinces maritimes, avec des programmes d'amélioration génétique dans chacune de celles-ci et des puces de génotypage sont maintenant disponibles pour cette espèce. Même si cette étude se concentre sur un dispositif québécois, elle aura tout de même des répercussions pour cette espèce au niveau canadien.

## **Objectifs et hypothèses de recherche**

L'objectif principal de ce mémoire est d'évaluer, dans un dispositif de croisements d'arbres supérieurs établis sur différents sites, l'ampleur de la variation génétique pour les caractères de réponse à la sécheresse chez l'épinette blanche et d'étudier les liens qui existent entre cette réponse et les caractères conventionnels qui ont historiquement été l'objet du programme d'amélioration génétique de cette espèce. Ceci vise à déterminer si le contrôle génétique est important dans la réponse des individus aux stress hydriques et s'il est également possible d'instaurer l'amélioration directe ou indirecte de ces caractères. Cette étude sur la résilience de l'épinette blanche aux stress hydriques aidera donc les améliorateurs à considérer ces caractères dans leurs stratégies de sélection et, ainsi, être plus efficaces à déployer des semis aptes à faire face aux conditions climatiques futures. Plusieurs sous-objectifs sous-tendent l'atteinte de l'objectif principal.

Le premier sous-objectif est de type méthodologique et exploratoire. Il consiste à détecter des signaux de stress hydriques dans un ou plusieurs des sites du dispositif étudié. Ce sous-objectif sera atteint en comparant les données de croissance radiale et les données climatiques disponibles pour chaque site en vue de détecter un ralentissement de croissance causé par des conditions de stress hydrique. Le travail présenté dans le premier chapitre de ce mémoire consiste en la réalisation de ce sous-objectif. Certains aspects de la méthodologie seront toutefois utilisés dans le deuxième chapitre pour l'analyse comme telle des composantes génétiques de la résistance aux stress hydriques. Aucune hypothèse n'a été émise pour ce sous-objectif d'analyse exploratoire.

Le second sous-objectif de recherche consiste à quantifier le contrôle génétique (par des valeurs d'héritabilité) de divers caractères relatifs à la réponse à la sécheresse (recouvrement, résistance, résilience et résilience relative) à l'aide de profils génomiques disponibles pour chaque individu issu des croisements contrôlés. Ce sous-objectif sera traité au deuxième chapitre de ce mémoire en intégrant les profils génomiques des individus à l'intérieur de modèles statistiques linéaires mixtes et en évaluant l'importance de la composante génétique sur la variation présente chez les caractères de réponse à la sécheresse. Les valeurs d'héritabilité seront également comparées avec celles des caractères conventionnels qui sont généralement plus étudiés. Notre hypothèse est que les individus étudiés devraient présenter un contrôle génétique pour la réponse à la sécheresse de faible à modéré en considérant que les composantes de réponse à la sécheresse sont liées à la croissance radiale, dont

le contrôle génétique est lui-même de faible à modéré. De plus, Depardieu et al. (2020) ont également mis en lumière à partir de l'étude d'un test de provenances/descendances d'épinette blanche établi sur un site que le contrôle génétique était de faible à modéré pour les composantes de réponse à la sécheresse. En nous basant sur la dernière hypothèse et le fait que notre étude se base sur des descendances issues de croisements, nous croyons que les héritabilités pour les composantes de réponse à la sécheresse devraient être au moins comparables à celles pour les caractères conventionnels. De plus, nous estimons que les gains génétiques devraient être palpables pour les caractères de réponse à la sécheresse en plus de ceux pour les caractères conventionnels. Finalement, nous émettons l'hypothèse, pour les caractères de réponse à la sécheresse, que ce contrôle génétique et ces gains pourraient varier d'un site à l'autre si ces derniers sont affectés par des épisodes de sécheresse différents.

Le troisième et dernier sous-objectif de recherche est de quantifier les liens phénotypiques et génétiques (par des corrélations phénotypiques et génétiques) entre les caractères de réponse à la sécheresse et les caractères relatifs à la croissance et de caractéristiques du bois en plus de comparer différents scénarios de sélection multicaractères et d'évaluer la précision des valeurs obtenues. Cet objectif sera également traité au deuxième chapitre de ce mémoire en intégrant les profils génomiques à l'intérieur de modèles linéaires mixtes. Nous croyons que les individus au bois le plus dense et à la croissance moindre (tant radiale qu'en hauteur) seront ceux qui performeront le mieux en période de sécheresse, se basant sur un possible compromis entre les performances générales et la résistance à la cavitation (Hacke et Sperry, 2001). Cependant, dans un milieu à épisodes de sécheresse récurrentes durant la période de croissance des arbres, l'hypothèse, quoique peu approfondie, que les individus répondant le mieux aux périodes de sécheresse auront une croissance totale cumulée supérieure, a d'ailleurs été soulevée par Lloret et al. (2011) et Depardieu et al. (2020). Dans un cas à sécheresses répétitives ou à différentes périodes de la saison de croissance, les corrélations avec les caractères de croissance pourraient donc être inversées. Finalement, vu l'hypothèse émise du contrôle génétique de faible à modéré, nous croyons que les modèles de prédiction par la génomique seront légèrement moins précis pour la réponse à la sécheresse que pour les caractères plus conventionnels au contrôle génétique modéré.

## Bibliographie

- Adams, H. D., Guardiola-Claramonte, M., Barron-Gafford, G. A., Villegas, J. C., Breshears, D. D., Zou, C. B., Troch, P. A., et Huxman, T. E. (2009). Temperature sensitivity of drought-induced tree mortality portends increased regional die-off under global-change-type drought. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106: 7063-7066. doi:10.1073/pnas.0901438106
- 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., Zhang, Z., Castro, J., Demidova, N., Lim, J.-H., Allard, G., Running, S. W., Semerci, A., et 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. doi:10.1016/j.foreco.2009.09.001
- Amoroso, M. M., Daniels, L. D., Baker, P. J., et Camarero, J. J. (Éds.). (2017). *Dendroecology*. 1 éd. Vol. 231: Springer International Publishing.
- Andalo, C., Beaulieu, J., et Bousquet, J. (2005). The impact of climate change on growth of local white spruce populations in Québec, Canada. *Forest Ecology and Management*, 205: 169-182. doi:10.1016/j.foreco.2004.10.045
- Balducci, L., Deslauriers, A., Giovannelli, A., Beaulieu, M., Delzon, S., Rossi, S., et Rathgeber, C. B. (2015). How do drought and warming influence survival and wood traits of *Picea mariana* saplings? *Journal of Experimental Botany*, 66: 377-389. doi:10.1093/jxb/eru431
- Balducci, L., Deslauriers, A., Giovannelli, A., Rossi, S., et Rathgeber, C. B. (2013). Effects of temperature and water deficit on cambial activity and woody ring features in *Picea mariana* saplings. *Tree Physiology*, 33: 1006-1017. doi:10.1093/treephys/tpt073
- Barber, V. A., Juday, G. P., et Finney, B. P. (2000). Reduced growth of Alaskan white spruce in the twentieth century from temperature-induced drought stress. *Nature*, 405: 668-673. doi:10.1038/35015049
- Beaulieu, J. (1996). Breeding program and strategy for white spruce in Quebec. Natural Resources Canada. Québec, 25 p.
- Beaulieu, J., Doerksen, T. K., MacKay, J., Rainville, A., et Bousquet, J. (2014). Genomic selection accuracies within and between environments and small breeding groups in white spruce. *BMC Genomics*, 15: 1048. doi:10.1186/1471-2164-15-1048
- Beaulieu, J., Nadeau, S., Ding, C., Celedon, J. M., Azaiez, A., Ritland, C., Laverdiere, J. P., Deslauriers, M., Adams, G., Fullarton, M., Bohlmann, J., Lenz, P., et Bousquet, J. (2020). Genomic selection for resistance to spruce budworm in white spruce and relationships with growth and wood quality traits. *Evolutionary Applications*, 13: 2704-2722. doi:10.1111/eva.13076
- Benomar, L., Lamhamedi, M. S., Pepin, S., Rainville, A., Lambert, M. C., Margolis, H. A., Bousquet, J., et Beaulieu, J. (2018). Thermal acclimation of photosynthesis and respiration of southern and northern white spruce seed sources tested along a regional climatic gradient indicates limited potential to cope with temperature warming. *Annals of Botany* 121: 443-457. doi:10.1093/aob/mcx174
- Bowyer, J. L., Shmulsky, R., et Haygreen, J. G. (2005). *Le bois et ses usages*. Centre collégial de développement de matériel didactique (Éd). 4 éd. Montréal (Québec). 528 p.
- Burns, R. M., et Honkala, B. H. (1990). Silvics of North America : Volume 1. Conifers. *Silvics of North America*. De [http://www.na.fs.fed.us/spfo/pubs/silvics\\_manual/table\\_of\\_contents.htm](http://www.na.fs.fed.us/spfo/pubs/silvics_manual/table_of_contents.htm) [Consulté le 04/06/2019]
- Chen, L., Huang, J.-G., Stadt, K. J., Comeau, P. G., Zhai, L., Dawson, A., et Alam, S. A. (2017). Drought explains variation in the radial growth of white spruce in western Canada. *Agricultural and Forest Meteorology*, 233: 133-142. doi:10.1016/j.agrformet.2016.11.012
- Chhin, S., et Wang, G. G. (2008). Climatic response of *Picea glauca* seedlings in a forest-prairie ecotone of western Canada. *Annals of Forest Science*, 65: 207. doi:10.1051/forest:2007090
- Darychuk, N., Hawkins, B. J., et Stoehr, M. (2012). Trade-offs between growth and cold and drought hardiness in subarctic Douglas-fir. *Canadian Journal of Forest Research*, 42: 1530-1541. doi:10.1139/x2012-092

- DeClerck, F. A. J., Barbour, M. G., et Sawyer, J. O. (2006). Species Richness and Stand Stability in Conifer Forests of the Sierra Nevada. *Ecology*, 87: 2787-2799. doi:10.1890/0012-9658(2006)87[2787:Srassi]2.0.Co;2
- Depardieu, C., Girardin, M. P., Nadeau, S., Lenz, P., Bousquet, J., et Isabel, N. (2020). Adaptive genetic variation to drought in a widely distributed conifer suggests a potential for increasing forest resilience in a drying climate. *New Phytologist*, 227: 427-439. doi:10.1111/nph.16551
- Deslauriers, A., Beaulieu, M., Balducci, L., Giovannelli, A., Gagnon, M. J., et Rossi, S. (2014). Impact of warming and drought on carbon balance related to wood formation in black spruce. *Annals of Botany* 114: 335-345. doi:10.1093/aob/mcu111
- DeSoto, L., Cailleret, M., Sterck, F., Jansen, S., Kramer, K., Robert, E. M. R., Aakala, T., Amoroso, M. M., Bigler, C., Camarero, J. J., Cufar, K., Gea-Izquierdo, G., Gillner, S., Haavik, L. J., Heres, A. M., Kane, J. M., Kharuk, V. I., Kitzberger, T., Klein, T., Levanic, T., Linares, J. C., Makinen, H., Oberhuber, W., Papadopoulos, A., Rohner, B., Sanguesa-Barreda, G., Stojanovic, D. B., Suarez, M. L., Villalba, R., et Martinez-Vilalta, J. (2020). Low growth resilience to drought is related to future mortality risk in trees. *Nature Communications*, 11: 545. doi:10.1038/s41467-020-14300-5
- Despouts, M., Perron, M., et DeBlois, J. (2017). Rapid assessment of wood traits for large-scale breeding selection in *Picea mariana* [Mill.] B.S.P. *Annals of Forest Science*, 74: 53. doi:10.1007/s13595-017-0646-x
- Farrar, J. L. (2017). Les arbres du Canada. Les Éditions Fides (Éd.). 500 p.
- Girardin, M. P., Bouriaud, O., Hogg, E. H., Kurz, W., Zimmermann, N. E., Metsaranta, J. M., de Jong, R., Frank, D. C., Esper, J., Buntgen, U., Guo, X. J., et Bhatti, J. (2016). No growth stimulation of Canada's boreal forest under half-century of combined warming and CO2 fertilization. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 113: E8406-E8414. doi:10.1073/pnas.1610156113
- Grattapaglia, D., Silva-Junior, O. B., Resende, R. T., Cappa, E. P., Muller, B. S. F., Tan, B., Isik, F., Ratcliffe, B., et El-Kassaby, Y. A. (2018). Quantitative Genetics and Genomics Converge to Accelerate Forest Tree Breeding. *Frontiers in Plant Science* 9: 1693. doi:10.3389/fpls.2018.01693
- Gray, L. K., Hamann, A., John, S., Rweyongeza, D., Barnhardt, L., et Thomas, B. R. (2016). Climate change risk management in tree improvement programs: selection and movement of genotypes. *Tree Genetics and Genomes*, 12: 23. doi:10.1007/s11295-016-0983-1
- Grissino-Mayer, H. D. (2001). Evaluating Crossdating Accuracy: A Manual and Tutorial for the Computer Program COFECHA. *TREE-RING RESEARCH*, 57: 205-221.
- Grote, R., Gessler, A., Hommel, R., Poschenrieder, W., et Priesack, E. (2016). Importance of tree height and social position for drought-related stress on tree growth and mortality. *Trees*, 30: 1467-1482. doi:10.1007/s00468-016-1446-x
- Hacke, U. G., et Sperry, J. S. (2001). Functional and ecological xylem anatomy. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 4: 97-115. doi:10.1078/1433-8319-00017
- Hartmann, H. (2011). Will a 385 million year-struggle for light become a struggle for water and for carbon? - How trees may cope with more frequent climate change-type drought events. *Global Change Biology*, 17: 642-655. doi:10.1111/j.1365-2486.2010.02248.x
- Hasegawa, M., Savard, M., Lenz, P. R. N., Duchateau, E., Gélinas, N., Bousquet, J., et Achim, A. (2020). White spruce wood quality for lumber products: priority traits and their enhancement through tree improvement. *Forestry*, 93: 16-37. doi:10.1093/forestry/cpz050
- Helman, D., Lensky, I. M., Yakir, D., et Osem, Y. (2017). Forests growing under dry conditions have higher hydrological resilience to drought than do more humid forests. *Global Change Biology*, 23: 2801-2817. doi:10.1111/gcb.13551
- Housset, J. M., Nadeau, S., Isabel, N., Depardieu, C., Duchesne, I., Lenz, P., et Girardin, M. P. (2018). Tree rings provide a new class of phenotypes for genetic associations that foster insights into adaptation of conifers to climate change. *New Phytologist*, 218: 630-645. doi:10.1111/nph.14968
- Hughes, M. K., Swetnam, T. W., and Diaz, H. F. (Éds). (2011). Dendroclimatology. *Developments in Paleoenvironmental Research*. Vol. 11. 368 p.

- IPCC. (2013). Climate change 2013 the physical science basis: Working Group I contribution to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. Cambridge, United Kingdom et New York, NY, USA.
- Isaac-Renton, M., Montwé, D., Hamann, A., Spiecker, H., Cherubini, P., et Treydte, K. (2018). Northern forest tree populations are physiologically maladapted to drought. *Nature Communications*, 9: 5254. doi:10.1038/s41467-018-07701-0
- Johnes, J., et Miller, B. (2019). Polar vortex: Your questions answered. De <https://www.cnn.com/2019/01/28/us/polar-vortex-explained-wxc/index.html> [Consulté le 01/12/2019]
- Jyske, T., Holtta, T., Makinen, H., Nojd, P., Lumme, I., et Spiecker, H. (2010). The effect of artificially induced drought on radial increment and wood properties of Norway spruce. *Tree Physiology*, 30: 103-115. doi:10.1093/treephys/tpp099
- Kim, B. M., Son, S. W., Min, S. K., Jeong, J. H., Kim, S. J., Zhang, X., Shim, T., et Yoon, J. H. (2014). Weakening of the stratospheric polar vortex by Arctic sea-ice loss. *Nature Communications*, 5: 4646. doi:10.1038/ncomms5646
- Kirst, M., Myburg, A., et Sederoff, R. (2004). Genetic Mapping in Forest Trees: Markers, Linkage Analysis and Genomics. Setlow, J. K. (Éd.), *Genetic Engineering: Principles and Methods*, 105-141. Boston, MA: Springer US.
- Kretschmer, M., Coumou, D., Agel, L., Barlow, M., Tziperman, E., et Cohen, J. (2018). More-Persistent Weak Stratospheric Polar Vortex States Linked to Cold Extremes. *Bulletin of the American Meteorological Society*, 99: 49-60. doi:10.1175/bams-d-16-0259.1
- Kug, J.-S., Jeong, J.-H., Jang, Y.-S., Kim, B.-M., Folland, C. K., Min, S.-K., et Son, S.-W. (2015). Two distinct influences of Arctic warming on cold winters over North America and East Asia. *Nature Geoscience*, 8: 759-762. doi:10.1038/ngeo2517
- Lebedev, V. G., Lebedeva, T. N., Chernodubov, A. I., et Shestibratov, K. A. (2020). Genomic Selection for Forest Tree Improvement: Methods, Achievements and Perspectives. *Forests*, 11: 1190. doi:10.3390/f11111190
- Lenz, P., Auty, D., Achim, A., Beaulieu, J., et Mackay, J. (2013). Genetic improvement of white spruce mechanical wood traits—early screening by means of acoustic velocity. *Forests*, 4: 575-594. doi:10.3390/f4030575
- Lenz, P. R. N., Nadeau, S., Azaiez, A., Gerardi, S., Deslauriers, M., Perron, M., Isabel, N., Beaulieu, J., et Bousquet, J. (2020). Genomic prediction for hastening and improving efficiency of forward selection in conifer polycross mating designs: an example from white spruce. *Heredity*, 124: 562-578. doi:10.1038/s41437-019-0290-3
- Li, P., Beaulieu, J. et Bousquet, J. (1997) Genetic structure and patterns of genetic variation among populations in eastern white spruce (*Picea glauca*). *Canadian Journal of Forest Research*, 27: 189-198. doi: 10.1139/x96-159
- Lind, M., Kallman, T., Chen, J., Ma, X.-F., Bousquet, J., Morgante, M., Zaina, G., Karlsson, B., Elfstrand, M., Lascoux, M., et Stenlid, J. (2014) A *Picea abies* linkage map based on SNP markers identifying QTLs for four aspects of resistance to *Heterobasidion parviporum* infection. *PLoS ONE*, 9: e101049. doi: 10.1371/journal.pone.0101049
- Lloret, F., Keeling, E. G., et Sala, A. (2011). Components of tree resilience: effects of successive low-growth episodes in old ponderosa pine forests. *Oikos*, 120: 1909-1920. doi:10.1111/j.1600-0706.2011.19372.x
- Lu, P., Parker, W. C., Colombo, S. J., et Skeates, D. A. (2019). Temperature-induced growing season drought threatens survival and height growth of white spruce in southern Ontario, Canada. *Forest Ecology and Management*, 448: 355-363. doi:10.1016/j.foreco.2019.06.022
- McGuire, A. D., Ruess, R. W., Lloyd, A., Yarie, J., Clein, J. S., et Juday, G. P. (2010). Vulnerability of white spruce tree growth in interior Alaska in response to climate variability: dendrochronological, demographic, and experimental perspectives. *Canadian Journal of Forest Research*, 40: 1197-1209. doi:10.1139/x09-206
- Meuwissen, T. H. E., Hayes, B. J., et Goddard, M. E. (2001). Prediction of total genetic value using genome-wide dense marker maps. *Genetics*, 157: 1819-1829.

- Middleton, G. R., et Zhang, S. Y. (2009). Characterizing the wood attributes of Canadian tree species: A thirty-year chronicle. *The Forestry Chronicle*, 85: 392-400. doi:10.5558/ffc85392-3
- Ministère de l'Environnement et de la Lutte contre les Changements climatiques. (2020). Normales climatiques du Québec 1981 - 2010. De <http://www.environnement.gouv.qc.ca/climat/normales/index.asp> [Consulté le 11/06/2019]
- Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs. (2016). Monographie du secteur des plants forestiers au Québec. Bibliothèque et Archives nationales du Québec. 34 p.
- Ministère des Ressources naturelles, et Ressources naturelles Canada. (2000). L'amélioration génétique des arbres au Québec. Gouvernement du Québec. 26 p.
- Montwé, D., Isaac-Renton, M., Hamann, A., et Spiecker, H. (2016). Drought tolerance and growth in populations of a wide-ranging tree species indicate climate change risks for the boreal north. *Global Change Biology*, 22: 806-815. doi:10.1111/gcb.13123
- Montwé, D., Spiecker, H., et Hamann, A. (2015). Five decades of growth in a genetic field trial of Douglas-fir reveal trade-offs between productivity and drought tolerance. *Tree Genetics and Genomes*, 11: 29. doi:10.1007/s11295-015-0854-1
- Moran, E., Lauder, J., Musser, C., Stathos, A., et Shu, M. (2017). The genetics of drought tolerance in conifers. *New Phytologist*, 216: 1034-1048. doi:10.1111/nph.14774
- Munns, R. (2011). Chapter 1 - Plant Adaptations to Salt and Water Stress: Differences and Commonalities. In Turkan, I. (Éd.), *Advances in Botanical Research*, Vol. 57: 1-32: Academic Press.
- Otis Prud'homme, G., Lamhamedi, M. S., Benomar, L., Rainville, A., DeBlois, J., Bousquet, J., et Beaulieu, J. (2018). Ecophysiology and Growth of White Spruce Seedlings from Various Seed Sources along a Climatic Gradient Support the Need for Assisted Migration. *Front Plant Sci*, 8: 2214. doi:10.3389/fpls.2017.02214
- Overland, J. E., et Wang, M. (2016). Recent Extreme Arctic Temperatures are due to a Split Polar Vortex. *Journal of Climate*, 29: 5609-5616. doi:10.1175/jcli-d-16-0320.1
- Park, Y.-S., Beaulieu, J. et Bousquet, J. (2016). Multi-varietal forestry integrating genomic selection and somatic embryogenesis. Park, Y.-S., Bonga, J. et Moon, H.K. (Éds). *Vegetative Propagation of Forest Trees*. 302-322. National Institute of Forest Science, Seoul, South Korea.
- Pelgas, B., Bousquet, J., Meirmans, P.G., Ritland, K., et Isabel, N. (2011) QTL mapping in white spruce: gene maps and genomic regions underlying adaptive traits across pedigrees, years and environments. *BMC Genomics*, 12: 145.
- Périé, C., de Blois, S., Lambert, M. C., et Casajus, N. (2014). Effets anticipés des changements climatiques sur l'habitat des espèces arborescentes au Québec. Québec
- Price, D. T., Alfaro, R. I., Brown, K. J., Flannigan, M. D., Fleming, R. A., Hogg, E. H., Girardin, M. P., Lakusta, T., Johnston, M., McKenney, D. W., Pedlar, J. H., Stratton, T., Sturrock, R. N., Thompson, I. D., Trofymow, J. A., et Venier, L. A. (2013). Anticipating the consequences of climate change for Canada's boreal forest ecosystems. *Environmental Reviews*, 21: 322-365. doi:10.1139/er-2013-0042
- Rainville, A., Beaulieu, J., Langevin, L., Logan T. et Lambert M.-C. (2014). Prédire l'effet des changements climatiques sur le volume marchand des principales espèces résineuses plantées au Québec, grâce à la génétique forestière. Gouvernement du Québec, Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, Direction de la recherche forestière, Mémoire de recherche No 174. 58 p.
- Ramade, F. (2009). Éléments d'écologie : Écologie fondamentale. Dundod (Éd.), 4 éd. Paris. 704 p.
- Resende, M. F. Jr., Munoz, P., Resende, M. D., Garrick, D. J., Fernando, R. L., Davis, J. M., Jokela, E. J., Martin, T. A., Peter, G. F. et Kirst, M. (2012). Accuracy of genomic selection methods in a standard data set of loblolly pine (*Pinus taeda* L.). *Genetics*, 190: 1503-1510. doi: 10.1534/genetics.111.137026
- Rosner, S., Světlík, J., Andreassen, K., Børja, I., Dalsgaard, L., Evans, R., Karlsson, B., Tollefsrud, M. M., et Solberg, S. (2014). Wood density as a screening trait for drought sensitivity in Norway spruce. *Canadian Journal of Forest Research*, 44: 154-161. doi:10.1139/cjfr-2013-0209
- Rossi, S., Simard, S., Rathgeber, C. B. K., Deslauriers, A., et De Zan, C. (2008). Effects of a 20-day-long dry period on cambial and apical meristem growth in *Abies balsamea* seedlings. *Trees*, 23: 85-93. doi:10.1007/s00468-008-0257-0

- Rweyongeza, D. M., Yang, R. C., Dhir, N. K., Barnhardt, L. K., et Hansen, C. (2007). Genetic Variation and Climatic Impacts on Survival and Growth of White Spruce in Alberta, Canada. *Silvae Genetica*, 56: 117-127. doi:10.1515/sg-2007-0018
- Sánchez-Salguero, R., Camarero, J. J., Rozas, V., Génova, M., Olano, J. M., Arzac, A., Gazol, A., Caminero, L., Tejedor, E., de Luis, M., et 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. doi:10.1111/jbi.13202
- Sang, Z., Sebastian-Azcona, J., Hamann, A., Menzel, A., et Hacke, U. (2019). Adaptive limitations of white spruce populations to drought imply vulnerability to climate change in its western range. *Evolutionary Applications*, 12: 1850-1860. doi:10.1111/eva.12845
- Saucier, J.-P., Grondin, P., Robitaille, A., Gosselin, J., Morneau, C., Richard, P. J. H., Brisson, J., Sirois, L., Leduc, A., Morin, H., Thiffault, É., Gauthier, S., Lavoie, C., et Payette, S. (2009). Écologie forestière. Éditions MultiMondes (Éd.), *Manuel de foresterie*, 2 éd. : 165-316. Québec.
- Schoeberl, M. R., Lait, R., Newman, P. A., et Rosenfield, J. E. (1992). The structure of the polar vortex. *JOURNAL OF GEOPHYSICAL RESEARCH*, 97: 7859-7882.
- Stovall, A. E. L., Shugart, H., et Yang, X. (2019). Tree height explains mortality risk during an intense drought. *Nature Communications*, 10: 4385. doi:10.1038/s41467-019-12380-6
- Sullivan, P. F., Pattison, R. R., Brownlee, A. H., Cahoon, S. M. P., et Hollingsworth, T. N. (2016). Effect of tree-ring detrending method on apparent growth trends of black and white spruce in interior Alaska. *Environmental Research Letters*, 11. doi:10.1088/1748-9326/11/11/114007
- Tyree, M. E., et Zimmermann, M. H. (Éds). (2002). *Xylem Structure and the Ascent of Sap*. 2 éd.: Springer, Berlin, Heidelberg.
- VanRaden, P. M. (2008). Efficient methods to compute genomic predictions. *Journal of Dairy Science*, 91: 4414-4423. doi:10.3168/jds.2007-0980
- West-Eberhard, M. J. (2008). Phenotypic Plasticity. Jørgensen S. E. et Fath B. D. (Éds.), *Encyclopedia of Ecology* (pp. 2701-2707). Oxford: Academic Press.
- White, T. L., Adams, W. T., et Neale, D. B. (Éds). (2007). *Forest genetics*: CAB International. 702 p.
- Wright, S. (1922). Coefficients of Inbreeding and Relationship. *The American Naturalist*, 56: 330-338. doi:10.1086/279872
- Zhang, J., Huang, S., et He, F. (2015). Half-century evidence from western Canada shows forest dynamics are primarily driven by competition followed by climate. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112: 4009-4014. doi:10.1073/pnas.1420844112

# Chapitre 1 - Détection de signaux de sécheresse et évaluation du potentiel d'amélioration de la résilience chez l'épinette blanche

## 1.1 Introduction

Les conditions climatiques autour du globe sont en période d'intenses perturbations. Des éléments comme la hausse de la concentration en gaz carbonique dans l'atmosphère (IPCC, 2013), causés principalement par l'action humaine de plus en plus importante, contribuent à ces perturbations climatiques. La hausse de température annuelle moyenne a été largement propagée comme étant une des conséquences principales. Cependant, les forêts boréales seront également soumises à des périodes d'extrêmes climatiques de plus en plus intenses et fréquents (IPCC, 2013). Ces périodes extrêmes se caractérisent notamment par des sécheresses estivales, causées par la concentration des périodes de précipitations jumelées à des températures élevées. Ces épisodes climatiques sont considérés comme étant un facteur beaucoup plus important que les valeurs annuelles moyennes dans la dynamique forestière (Germain et Lutz, 2020) alors que Price et al. (2013) soulèvent également que la hausse de température annuelle couplée à l'augmentation de la concentration de gaz carbonique et à la hausse des précipitations annuelles pourraient être, de façon erronée, perçues comme favorisant l'augmentation de la croissance forestière en forêt boréale. D'ailleurs, des réductions de croissance en période de sécheresse et des épisodes de mortalité sont prévus pour des environnements forestiers qui ne sont présentement pas limités par la disponibilité en eau (Allen et al., 2010).

L'épinette blanche (*Picea glauca* [Moench] Voss) est une espèce forestière boréale qui sera affectée par ces perturbations climatiques. Cette espèce est très importante économiquement au Québec et au Canada notamment pour son bois de qualité supérieure (Middleton et Zhang, 2009). Au Québec, il est reboisé à raison de plus de 30 millions de plants annuellement (Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, 2016) ; ces plants provenant de programmes d'amélioration génétique. Ces programmes ont généralement visé l'amélioration des caractères de survie après plantation et de croissance en hauteur et diamètre (Beaulieu, 1996), pour ensuite intégrer la qualité du bois (Lenz et al., 2013) et la production en volume (Hasegawa et al., 2020). Ce n'est que récemment que les composantes de résilience aux stress biotiques (Beaulieu et al., 2020) et abiotiques (Depardieu et al., 2020) ont l'objet de recherches pour cette espèce. La résilience aux stress est un élément qui est visé pour être intégré dans une approche multicaractère déjà entamée pour l'épinette blanche (Perron et al., 2020).

L'objectif principal de ce chapitre, de type exploratoire, consiste à détecter, si présents, des signaux suggérant que la croissance radiale d'individus d'épinette blanche établis dans un dispositif de test au champ répliqué sur différents sites a été impactée par un épisode de conditions de sécheresse accrue depuis la plantation des arbres. Nous voulions également déterminer si les caractères conventionnels peuvent avoir un effet sur la réponse à la sécheresse dans un contexte d'amélioration génétique. Nous avons ainsi étudié les conditions de croissance annuelles pour détecter de possibles ralentissements de croissance radiale associés à des valeurs climatiques de sécheresse élevées. Nous avons également analysé la réaction générale de l'ensemble des années de croissance aux conditions climatiques de l'année courante, mais également de l'année précédente, afin de déterminer si l'accès à l'eau était un facteur limitant sur les sites étudiés. Finalement, nous avons utilisé une approche par modèle linéaire mixte et de comparaison de modèles pour déterminer si les caractères conventionnels de sélection utilisés en amélioration génétique de l'épinette blanche peuvent avoir une influence sur la réaction au stress hydrique dans un contexte d'amélioration multicaractères. Ce chapitre constitue donc une base méthodologique pour le chapitre suivant, qui approfondit davantage les aspects génétiques.

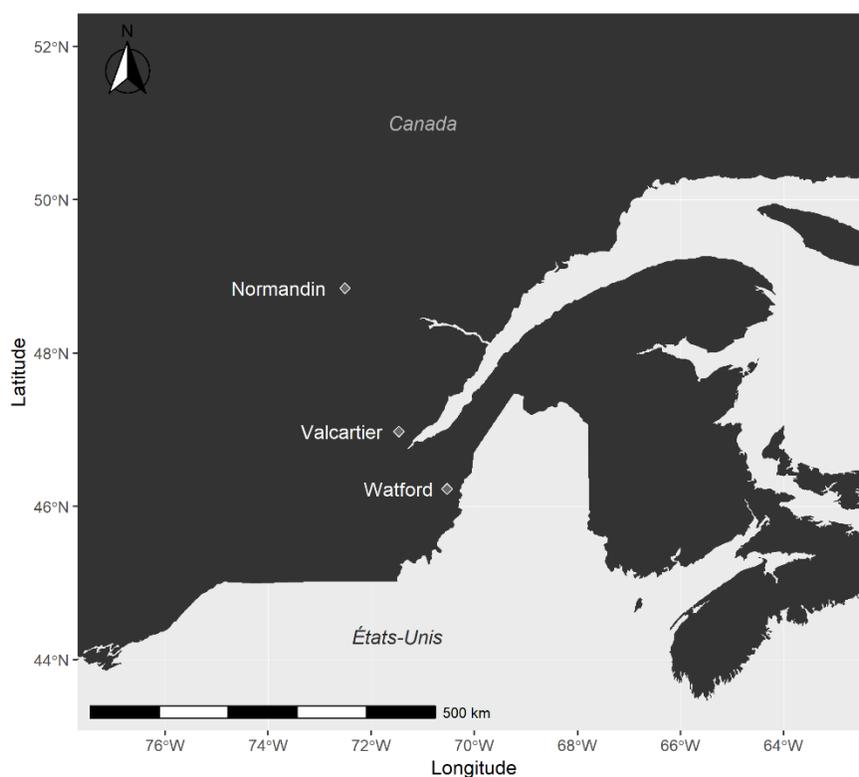
## **1.2 Matériels et méthodes**

### **1.2.1 Aire d'étude**

L'étude est réalisée à partir de données recueillies dans un test de croisement polycross d'épinette blanche répliqué sur trois sites (tableau 1.1 et figure 1.1). Ils sont situés à Normandin, Valcartier et Watford. Le design expérimental consiste en des blocs complets aléatoires avec quatre blocs par site. Quatre parcelles monoarbre par bloc et famille ont été plantées suivant un plan interloqué pour permettre des éclaircies systématiques. Cette étude comprend un sous-ensemble aléatoire de 38 familles sur un total de 97 présentes dans le test. Des échantillons de bois ont été recueillis à hauteur de poitrine (1.3m) en 2015 après la saison de croissance. Les sites de Normandin, Valcartier et Watford comprenaient respectivement un total de 281, 280 et 279 individus pour ces 38 familles. Toutes les familles comprenaient entre 6 et 9 individus par site, à l'exception des familles 2421 et 2254 à Normandin et 2461 et 2254 à Valcartier qui comprenaient respectivement 3, 2, 5 et 4 individus.

**Tableau 1.1** : Caractéristiques des sites d'étude.

Site	Coordonnées géographiques	Élévation (m)	Année d'établissement	Espacement initial	Domaine bioclimatique
Normandin	48°50'39" N 72°30'43" W	122	1997	2.0m x 2.0m	Sapinière à bouleau jaune
Valcartier	46°58'30" N 71°28'11" W	212	1996	1.5m x 1.8m	Érablière à tilleul
Watford	46°13'48" N 70°31'54" W	300	1997	2.0m x 2.0m	Érablière à bouleau jaune



**Figure 1.1** : Localisation des sites d'étude.

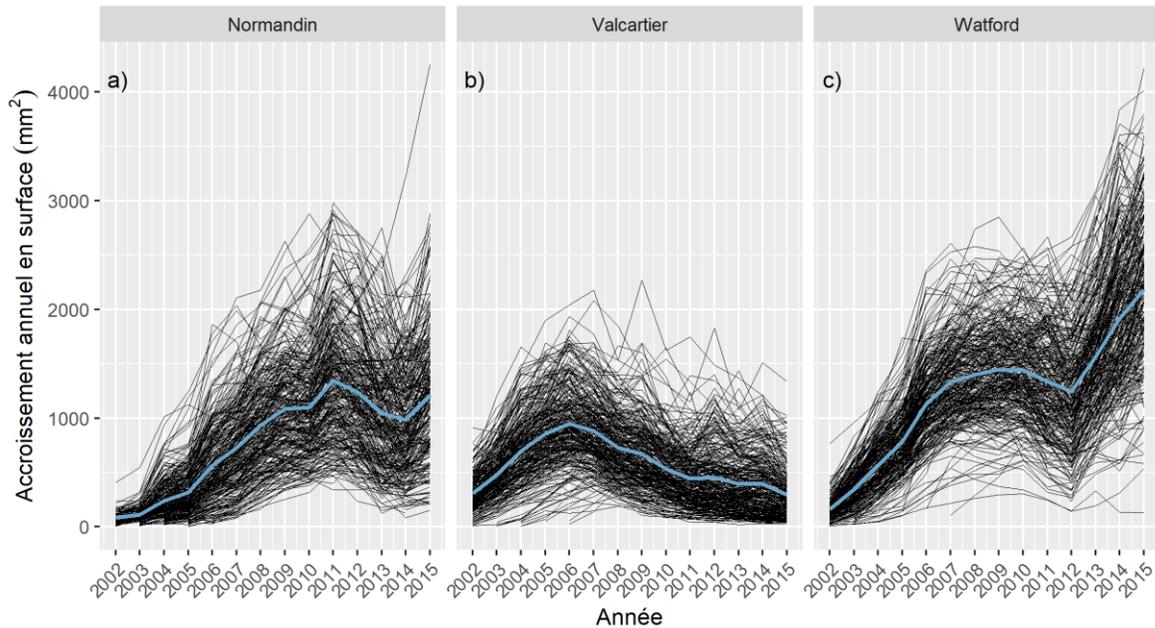
### 1.2.2 Données de cernes

La largeur des cernes et la densité du bois ont été mesurées à l'aide des échantillons de bois traités par un appareil à rayons X Quintek situé au Centre de foresterie des Laurentides (Sainte-Foy, Québec, Canada). L'accroissement annuel en aire (BAI, « basal area increment ») a été déduit des données de largeur de cernes.

### 1.2.2.1 Datation des échantillons

Avant d'analyser la réaction de la croissance des arbres au climat, la datation de chacun des cernes annuels a été effectuée. Les dendrochronologistes obtiennent habituellement la datation sur des échantillons de bois d'arbres morts dont la dernière année de croissance est inconnue. La datation est effectuée en ajustant la plage de croissance couverte par l'échantillon en question à un modèle de croissance prédéterminé par un ensemble d'échantillons correctement datés. Dans ce projet, les échantillons étaient *a priori* tous bien datés puisque la dernière année de croissance est connue, soit 2015. Or, il est possible que certains cernes aient été perdus en retirant à la main l'écorce lors des mesures de densité du bois aux rayons X. La datation peut être effectuée visuellement, en comparant les courbes de croissances individuelles à l'ensemble, ou à l'aide d'une méthode d'interdatation (« cross-dating »). L'interdatation consiste à calculer la corrélation entre les valeurs de croissance de chaque échantillon avec l'ensemble dont il fait partie, ou un ensemble externe (Holmes, 1983). C'est une méthode efficace pour évaluer si chaque échantillon est bien situé dans le temps.

L'interdatation a été effectuée à l'aide du logiciel COFECHA (Holmes, 1983), avec tous les paramètres laissés aux configurations par défaut. Les échantillons ont été comparés en trois sous-ensembles correspondant aux trois sites pour prendre en compte les tendances de croissance différentes entre ces derniers. COFECHA signale tous les arbres dont la courbe de croissance présente une corrélation inférieure à 0.2 avec la courbe de croissance générale. Les arbres qui n'ont pas été signalés par le logiciel ont été considérés comme bien datés. Les arbres signalés ont ensuite été individuellement inspectés pour ensuite être soit: 1) laissés aux dates préalablement établies; 2) replacés dans le temps s'il semblait y avoir des cernes manquants; ou 3) retirés de l'analyse si les courbes de croissance ne semblaient pas pouvoir s'ajuster à la tendance du site. La croissance radiale en surface annuelle individuelle et moyenne pour les trois sites est présentée à la figure 1.2.



**Figure 1.2 :** Évolution générale du BAI (« basal area increment », ici en axe des Y l'accroissement annuel moyen en surface) pour les sites Normandin (a), Valcartier (b) et Watford (c). La chronologie moyenne (en bleu) a été générée à l'aide de la fonction *chron* du package *dplR* sous R utilisant la méthode de la moyenne robuste.

#### 1.2.2.2 Élimination de l'effet de l'âge (« *detrending* »)

Afin de pouvoir établir une relation entre la croissance radiale et le climat, l'effet de l'âge a dû être éliminé des courbes de croissance des arbres (Sullivan et al., 2016). Les deux sources d'effets de l'âge sur la croissance sont reliées, premièrement, à l'impact des processus physiologiques et développementaux sur la production de bois qui varie selon l'âge et, deuxièmement, à l'impact de l'accroissement de la taille de la tige (Sullivan et al., 2016). En effet, l'accroissement annuel radial a tendance à évoluer d'année en année, avec une croissance minimale dans les premières années (Bowman et al., 2013), ce qui est représenté pour les arbres à l'étude à la figure 1.2. Ainsi, il est important d'éliminer cet effet pour ne pas biaiser la croissance en fonction de la variation de l'âge. Il est préférable de travailler avec des valeurs oscillant autour d'une courbe de croissance conventionnelle. Ceci est particulièrement crucial dans des analyses faisant intervenir le climat (dendroclimatologie) et que la variation interannuelle est le point d'intérêt.

Dans cette étude, l'élimination de l'effet de l'âge a été effectuée à l'aide de la fonction *detrend* du package *dplR* (Bunn, 2010) sous R (R Core Team, 2019). Ce package, dédié à la dendrochronologie, a été largement utilisé pour retirer l'effet de l'âge de données de croissance d'arbres (Griesbauer et Green, 2012; Chen et al., 2017; Housset et al., 2018). Une courbe de type « cubic spline » avec un paramètre de fréquence (*f*) de 0.7 a été appliquée à chacun des arbres. Les résidus extraits étaient de type « index », soit le rapport des valeurs brutes sur les valeurs prédites par la courbe « spline ». Ceux-ci se distinguent des résidus habituellement utilisés, soit

la différence entre les valeurs brutes et les valeurs prédites par la « spline », par le fait qu'ils sont toujours positifs.

En plus de l'élimination de l'effet de l'âge dans les séries de croissances, l'autocorrélation temporelle de premier ordre entre les accroissements annuels a été vérifiée à l'aide des résumés générés par la fonction *RwlInfo* du package *detrender* (Campelo, 2012).

### 1.2.3 Données climatiques

Afin de cibler de potentielles années de stress hydrique, des données climatiques ont été générées à partir de BioSIM 11 (Régnière et al., 2017). BioSIM utilise l'information fournie par les stations météorologiques avoisinantes aux sites d'étude pour simuler les conditions climatiques à des positions spécifiques par interpolation. Les stations météorologiques utilisées sont celles du Gouvernement du Canada (Government of Canada, 2019). Pour évaluer le niveau de sécheresse pendant la période étudiée, plusieurs variables climatiques mensuelles ont été étudiées. Les indices relatifs à l'humidité « Drought Code » (DC) et « Soil Moisture Index » (SMI) ont été générés à partir des variables climatiques conventionnelles (température moyenne, température maximale moyenne et précipitations totales). Le DC informe sur la quantité d'eau qui est entreposée dans les sols (Girardin et Wotton, 2009) et a été largement utilisé dans la gestion des feux. Des valeurs élevées de DC reflètent des conditions sèches. Le SMI représente la quantité d'eau disponible dans la partie du sol occupée par les racines des arbres (Hogg et al., 2013). Une valeur élevée de SMI reflète des conditions humides.

### 1.2.4 Corrélations entre l'accroissement annuel radial et le climat

L'analyse de réponse de la croissance au climat a été effectuée à l'aide de corrélations entre les valeurs de croissance radiale sans effet de l'âge et les valeurs des indices climatiques des mois de l'année de croissance et de l'année précédant la croissance. Les corrélations ont été calculées avec la fonction *dcc* du package *treeclim* (Zang et Biondi, 2015) sous R et les valeurs de *P* associées aux valeurs de corrélations ont été obtenues, à partir de la même fonction, par « bootstrap » classique (simulation de données ayant les mêmes caractéristiques que celles en entrée), à l'aide de 1000 simulations par valeur de corrélation. Les corrélations étaient de type Pearson. Le seuil de signification statistique a été établi à  $\alpha = 0.05$ . Les données de croissance en entrée étaient la chronologie moyenne, pour chaque famille et chaque site, des valeurs d'accroissement en aire sans effet de l'âge (index). Les chronologies moyennes par famille ont été générées à l'aide de la fonction *chron* du package *dplR* (Bunn, 2010) utilisant la moyenne de type robuste. Les mois analysés sont ceux de mai à septembre des années courantes et précédentes des saisons de croissance.

### 1.2.5 Composantes de réponse à la sécheresse

Afin de quantifier la réaction au stress hydrique des individus, les composantes de résilience (Lloret et al., 2011) ont été calculées à l'aide de la fonction *res.comp* du package R *pointRes* pour quantifier la réponse de la croissance à la période de stress hydrique. Puisqu'une des composantes porte « résilience » comme nom, nous utiliserons le terme « réponse » pour référer à l'ensemble des composantes ainsi qu'au comportement général de l'arbre à la sécheresse. La méthode de calcul des différentes composantes est:

$$\text{Recouvrement} = \text{PostDr}/\text{Dr} \quad (1.1)$$

$$\text{Résistance} = \text{Dr}/\text{PreDr} \quad (1.2)$$

$$\text{Recouvrement} = \text{PostDr}/\text{PreDr} \quad (1.3)$$

$$\text{Résilience relative} = (\text{PostDr} - \text{Dr})/\text{PreDr} \quad (1.4)$$

où *Dr* représente la croissance durant la période de stress hydrique, *PreDr* représente la croissance moyenne avant la période de stress hydrique et *PostDr* représente la croissance moyenne après la période de stress hydrique. Le recouvrement représente la reprise de croissance après la période de stress. Des valeurs élevées de recouvrement reflètent une reprise de croissance accrue par rapport à la croissance durant la période de stress. La résistance représente la perte de croissance associée à la période de stress. Des valeurs élevées de résistance reflètent une perte de croissance moindre. La résilience représente la capacité à atteindre le niveau de croissance précédant la période de stress. Des valeurs élevées de résilience reflètent une croissance poststress élevée par rapport à la croissance préstress. Finalement, la résilience relative est la résilience pondérée en fonction des changements de performances à la suite du stress. Les noms des quatre derniers caractères sont informels. Les termes recouvrement, résistance, résilience et résilience relative proviennent des noms de caractères anglais « recovery », « resistance », « resilience » et « relative resilience » respectivement selon Lloret et al. (2011). La période pour *PostDr* a été définie à trois ans et la période pour *PreDr* à deux ans. Alors que les corrélations entre la croissance radiale et le climat sont basées sur les valeurs de croissances sans effet de l'âge, les composantes de réponse à la sécheresse ont été calculées à partir des valeurs de BAI brutes.

### 1.2.6 Analyses statistiques

Les composantes de réponse à la sécheresse ont été calculées en 2010 pour le site Normandin et en 2012 pour Watford dans l'optique d'une analyse statistique (voir les résultats pour les diagnostics de sécheresses). L'approche de comparaison de modèles par le critère d'information d'Akaike (AIC) a été utilisée pour comparer l'efficacité de différents modèles et ainsi expliquer la variabilité des composantes de réponse à la sécheresse.

Cette approche a été utilisée en vue de déterminer si les caractères généralement utilisés dans le programme l'amélioration génétique de l'épinette blanche au Québec, soit la hauteur, le diamètre à hauteur de poitrine et la densité du bois, peuvent expliquer une partie de la variation observée dans la réponse à la sécheresse dans une optique de sélection génétique indirecte. L'analyse statistique a été exécutée sous R. La normalité de la distribution des composantes de réponse à la sécheresse a été vérifiée pour chacun des sites à l'aide d'un test Shapiro-Wilk. Les corrélations entre les variables explicatives (hauteur, diamètre et densité du bois) ont également été calculées à l'aide de la fonction *cor* et sont présentées en annexe. Le dispositif utilisé, en blocs complets aléatoires, permettait de créer des modèles statistiques par site comprenant l'effet aléatoire du bloc et l'effet aléatoire génétique additif. Les différents modèles, présentés au tableau 1.2, ont été construits en suivant cette logique: (1) la partie aléatoire, constituée des effets bloc et génétique additif (add), reste constante; (2) la partie fixe est constituée d'une de toutes les combinaisons de caractères possibles parmi la hauteur, le diamètre et la densité du bois; et (3) le modèle nul (aucun effet fixe) est inclus.

Les variables de diamètre, hauteur et densité du bois seront respectivement référées comme DHP, hauteur et densité. Ces dernières terminologies feront donc directement référence à ces caractères et non, par exemple, à la hauteur ou la densité d'un peuplement forestier ou tout autre contexte qui pourrait être une source de confusion.

**Tableau 1.2 :** Modèles candidats pour chacune des composantes de réponse à la sécheresse. Les variables explicatives comprennent la hauteur de l'arbre (hauteur), le diamètre à hauteur de poitrine (DHP) et la densité moyenne du bois (densité).

No. de modèle	Effets fixes	Effets aléatoires
1 (nul)		Bloc + Add
2	DHP	Bloc + Add
3	Hauteur	Bloc + Add
4	Densité	Bloc + Add
5	DHP + Hauteur	Bloc + Add
6	DHP + Densité	Bloc + Add
7	Hauteur + Densité	Bloc + Add
8	DHP + Hauteur + Densité	Bloc + Add

De cette manière, chacune des variables fixes est incluse dans quatre modèles. En contexte d'inférence multimodèles, les combinaisons entre les variables explicatives auraient probablement été formées de manière plus détaillée. Or, l'objectif de cette analyse est plutôt la comparaison des valeurs d'AIC, en particulier pour le modèle #8. Nous avons donc intégré toutes les combinaisons possibles. Les modèles ont tous été générés à l'aide du package ASReml-R v4.1 (Butler et al., 2017). La matrice de relations génomiques entre les individus (G) a été générée à l'aide de la fonction *A.mat* du package rrBLUP (Endelman, 2012), ce qui équivaut à

l'équation décrite par VanRaden (2008). Les valeurs d'AIC associées aux modèles ont été utilisées pour générer les poids d'AIC de chacun des modèles ( $AICwt_i$ ) à l'aide de l'équation:

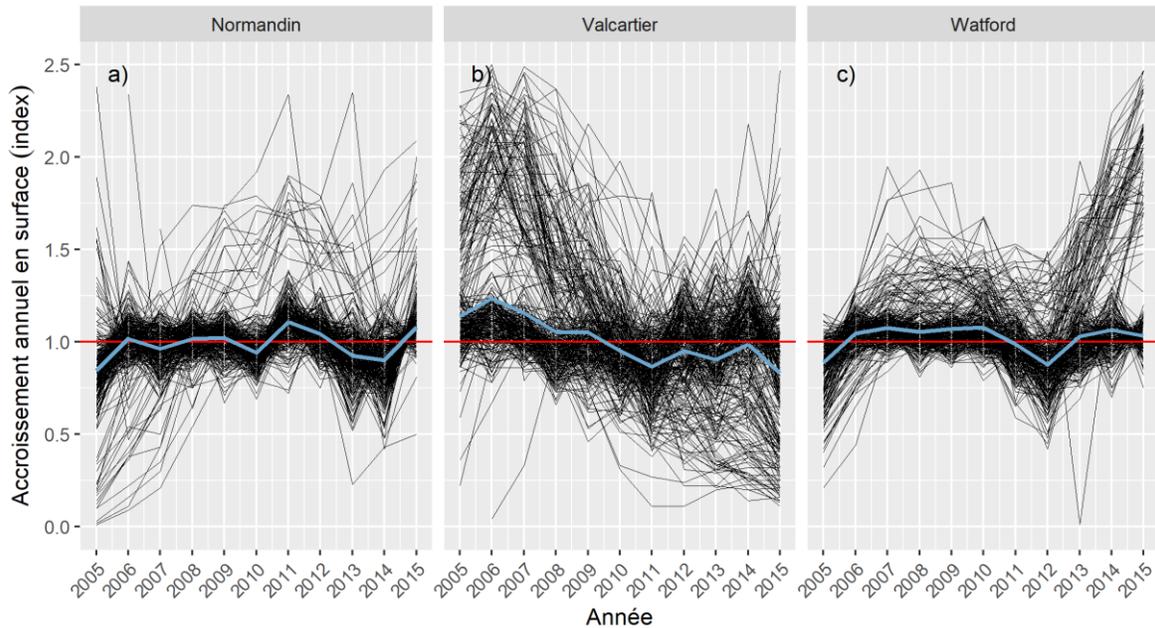
$$AICwt_i = \frac{e^{-\Delta AIC_i/2}}{\sum_{mod=1}^8 e^{-\Delta AIC_{mod}/2}} \quad (1.5)$$

où  $\Delta AIC_i$  est la différence entre l'AIC du modèle  $i$  et l'AIC du modèle avec la plus faible valeur d'AIC. Puisque l'amélioration génétique pour l'épinette blanche au Québec est principalement basée sur la croissance en hauteur et que les caractères de croissance radiale et de densité du bois sont également utilisés, le modèle #8 comprenant ces trois caractères est celui qui a été retenu pour évaluer l'effet des variables sur les composantes de réponse à la sécheresse. Les estimations des paramètres ( $\beta$ ) des modèles et de leurs erreurs types ont directement été extraites des modèles. Les valeurs de  $P$  associées aux estimations de chacun des paramètres ont été calculées à l'aide d'un test Wald à l'aide de la fonction *wald* du package ASReml-R. Finalement, des prédictions pour chacun des caractères de réponse à la sécheresse et les erreurs types de ces prédictions ont été produites à partir de la fonction *predict* du même package. Les prédictions ont été effectuées sur l'étendue complète de chacune des variables explicatives DHP, hauteur et densité.

## 1.3 Résultats

### 1.3.1 Données de cernes

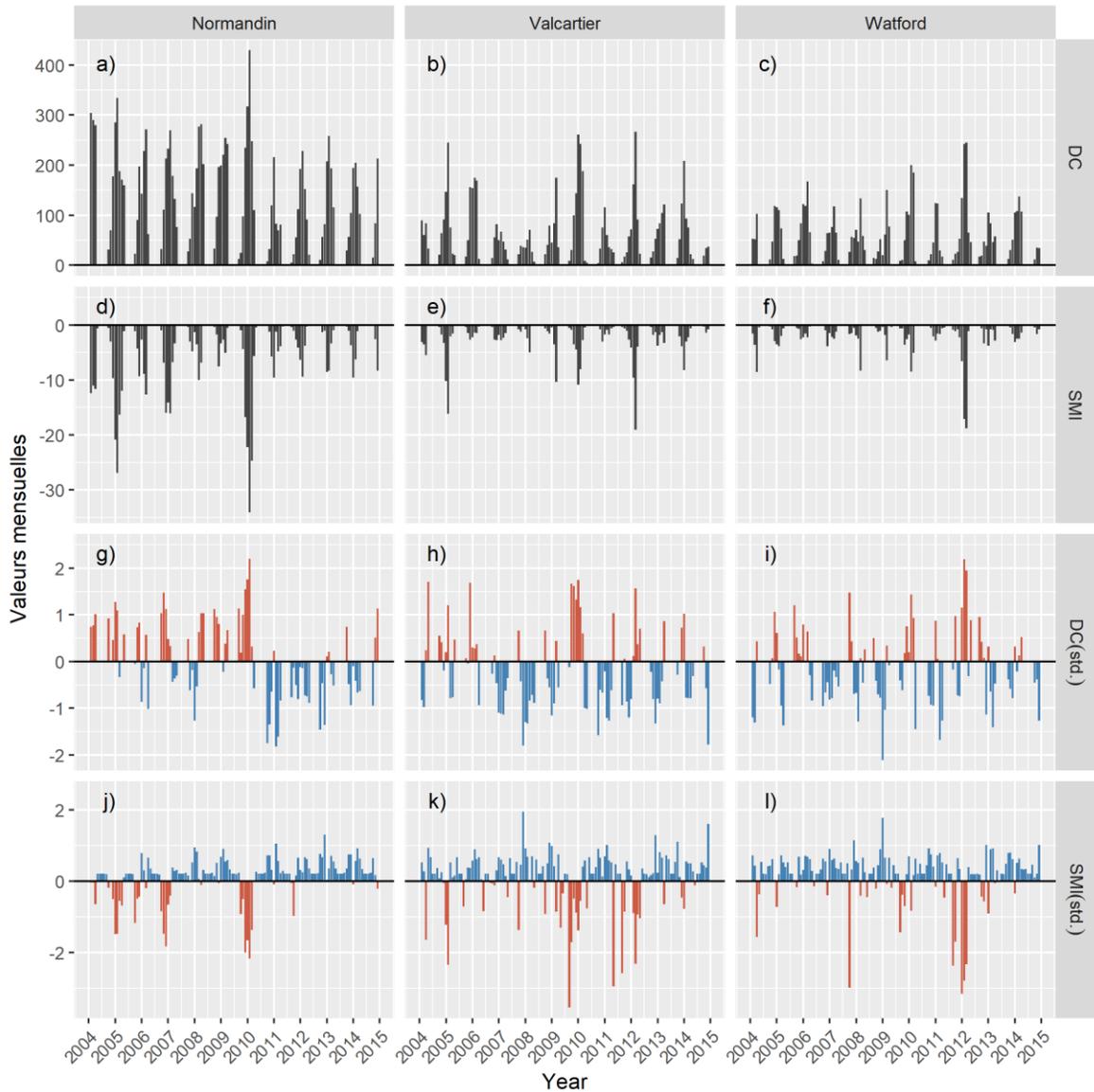
Après l'élimination de l'effet de l'âge, l'autocorrélation temporelle moyenne de premier ordre entre les valeurs de croissance a été vérifiée pour chacun des sites. Les autocorrélations de premier ordre étaient de -0.182 pour le site de Normandin, 0.203 pour le site de Valcartier et 0.058 pour le site de Watford. Il n'y avait donc pas de forte corrélation positive évidente pour les années consécutives. L'autocorrélation de premier ordre n'a donc pas été ajustée et les données de croissance sans l'effet de l'âge ont été traitées ainsi. Les courbes de croissances individuelles sans effet de l'âge sont présentées à la figure 1.3.



**Figure 1.3 :** Valeur des index de croissance radiale après l'élimination de l'effet de l'âge pour les sites de Normandin (a), Valcartier (b) et Watford (c). La chronologie moyenne robuste (en bleu) a été générée à l'aide de la fonction *chron* du package *dplR* sous R.

### 1.3.2 Données climatiques d'humidité

Les données de DC et SMI mensuels bruts ainsi que standardisés sont présentées à la figure 1.4. Les données standardisées permettent de bien distinguer des conditions plus sèches qu'à l'habitude, notamment au printemps et à l'automne, ces données étant éclipsées par celles estivales dans les valeurs brutes. D'un autre côté, les valeurs brutes permettent d'avoir une valeur absolue d'indice d'humidité. En premier lieu, sur le site de Normandin, on observait des conditions sèches en 2010, les valeurs standardisées présentant des conditions plus sèches qu'à l'habitude sur une période de quelques mois consécutifs et les valeurs brutes présentant notamment une valeur de DC maximale et de SMI minimale pour cette même année. Au site de Valcartier, l'année 2010 présentait également des valeurs standardisées plus sèches qu'en moyenne, mais ce site ne présentait pas de valeurs brutes de DC ou de SMI importantes, ni en 2010 ni pour toute autre année, comme c'était le cas pour Normandin. Finalement, le site de Watford, quoi que généralement plus humide que celui de Normandin pour ce qui est des valeurs brutes générales, comme c'est le cas pour le site de Valcartier, présentait toutefois des valeurs standardisées élevées de DC et faibles de SMI pour l'année 2012 et des valeurs brutes maximales de DC et minimales de SMI lors de cette période.

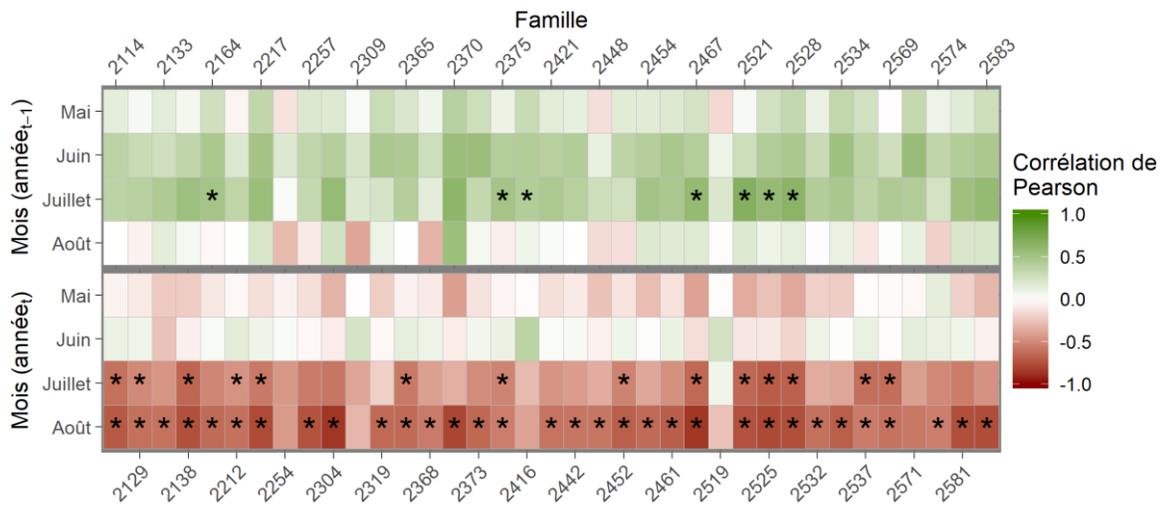


**Figure 1.4 :** Valeurs mensuelles de « drought code » (DC), « soil moisture index » (SMI), de DC standardisées et de SMI standardisées pour les sites Normandin (respectivement a, d, g et j), Valcartier (respectivement b, e, h et k) et Watford (respectivement c, f, i et l). La valeur de l'année en abscisse se situe au centre de l'année, soit directement entre les mois de juin et de juillet. L'acronyme « std. » signifie « standardisé ». Les valeurs de SMI (graphiques d, e et f) présentent la différence entre la valeur maximale de SMI (100) et la valeur mensuelle. Des valeurs de DC et DC (std.) élevées représentent des conditions sèches. Des valeurs élevées de SMI et SMI (std.) représentent des conditions humides. Pour les valeurs standardisées, les conditions plus sèches que normales sont présentées par la couleur rouge et celles humides par la couleur bleue.

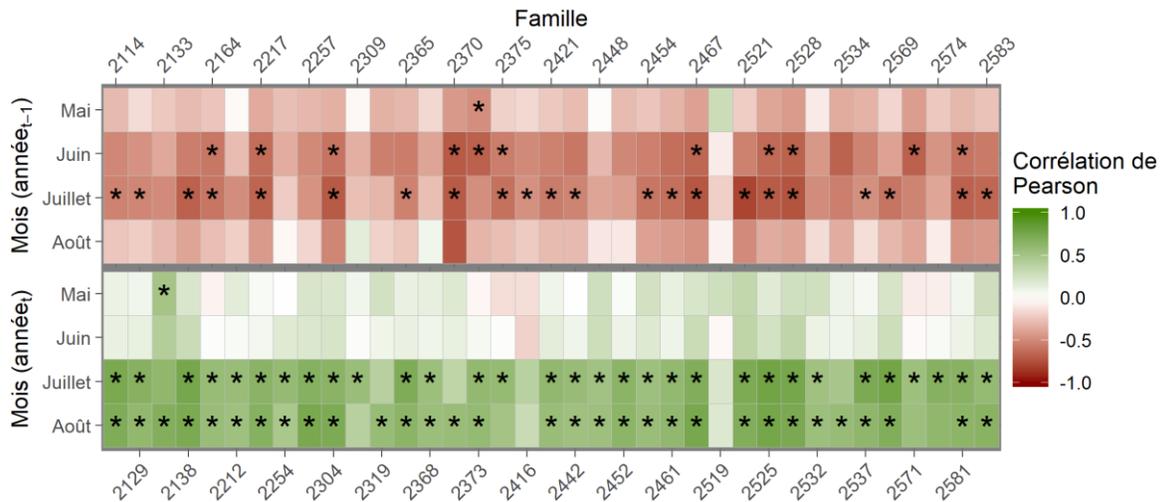
### 1.3.3 Corrélations entre la croissance et les facteurs climatiques

Les valeurs de corrélations entre les accroissements annuels (BAI) et les indices d'humidité de « drought code » (DC) et « soil moisture index » (SMI) sont présentées aux figures 1.5 (DC) et 1.6 (SMI) pour le site de Normandin, 1.7 (DC) et 1.8 (SMI) pour le site de Valcartier et 1.9 (DC) et 1.10 (SMI) pour le site de Watford. Le site de

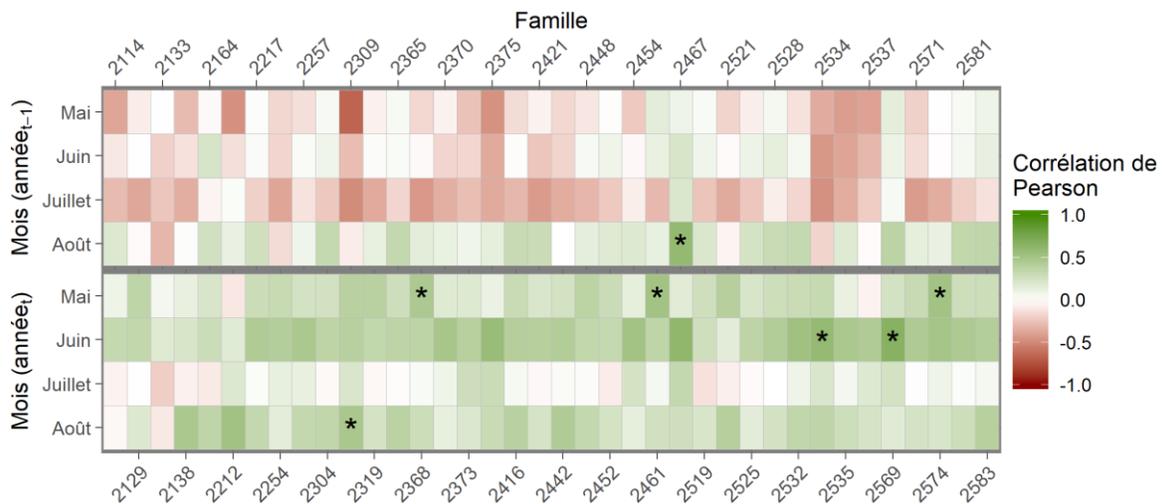
Normandin présentait des corrélations significatives entre la croissance radiale et les variables d'humidité pour la plupart des familles, ce qui suggère que la croissance des arbres est limitée par l'humidité et y répond grandement à ce site. On peut d'ailleurs observer d'importantes corrélations négatives entre le DC des mois de juillet et août de l'année courante et le BAI. Le site de Valcartier, d'un autre côté, ne présentait presque aucune corrélation significative entre la croissance et les variables d'humidité, ce qui suggère que la croissance radiale des arbres sur ce site ne répond pas aux fluctuations habituelles du taux d'humidité. Finalement, le site de Watford présentait des corrélations semblables au site de Normandin, mais de façon moins importante. En effet, seulement le mois de juillet courant présentait une tendance de corrélations significatives pour la plupart des familles.



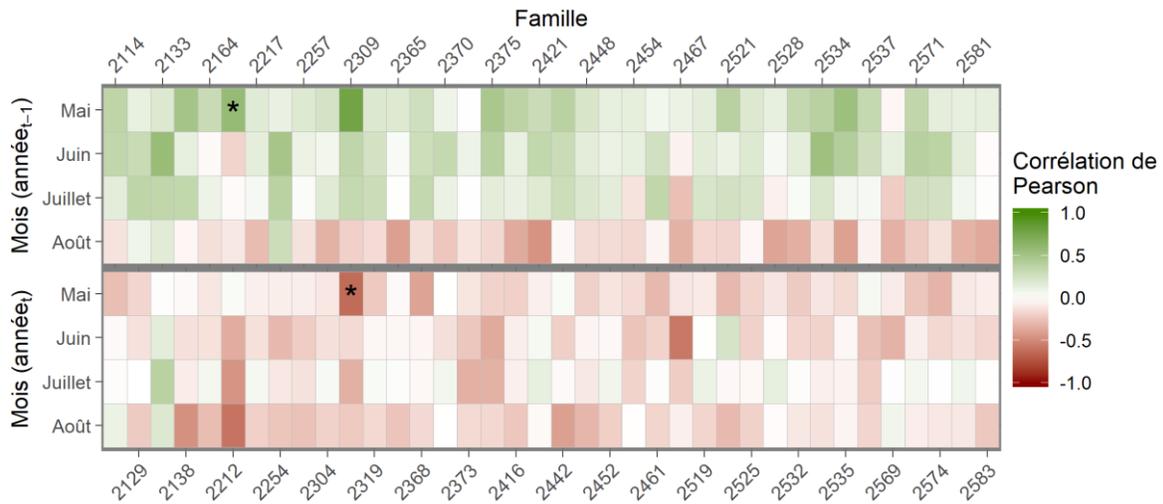
**Figure 1.5 :** Corrélations de Pearson entre l'accroissement radial (index) familial moyen et le « drought code » (DC) mensuel pour le site de Normandin. Les familles sont présentées par l'axe des x. Les mois sont indiqués par l'axe des y, les mois de l'année précédente dans la partie supérieure et les mois de l'année courante dans la partie inférieure.



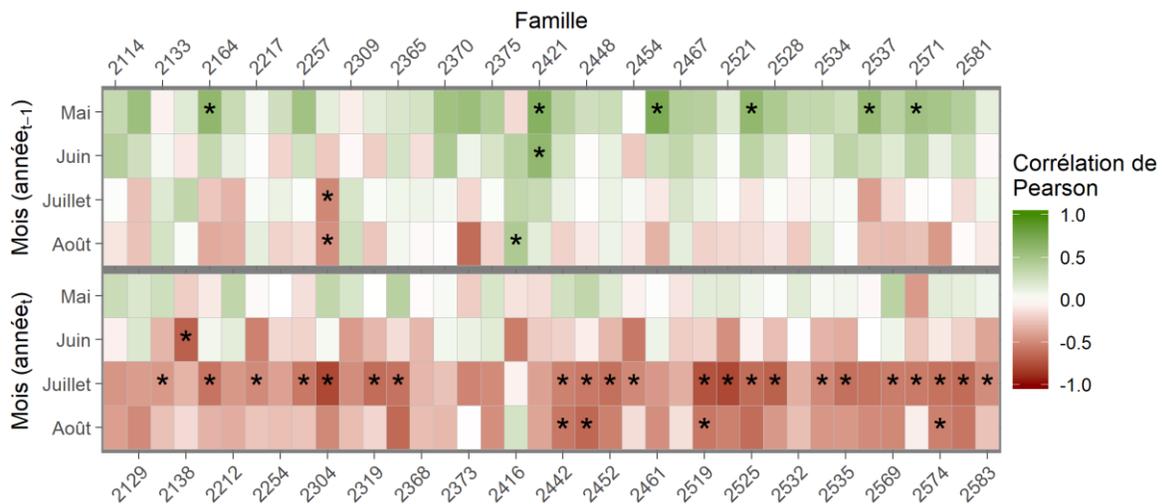
**Figure 1.6 :** Corrélations de Pearson entre l'accroissement radial (index) familial moyen et le « soil moisture index » (SMI) mensuel pour le site Normandin. Les familles sont présentées par l'axe des x. Les mois sont indiqués par l'axe des y, les mois de l'année précédente dans la partie supérieure et les mois de l'année courante dans la partie inférieure.



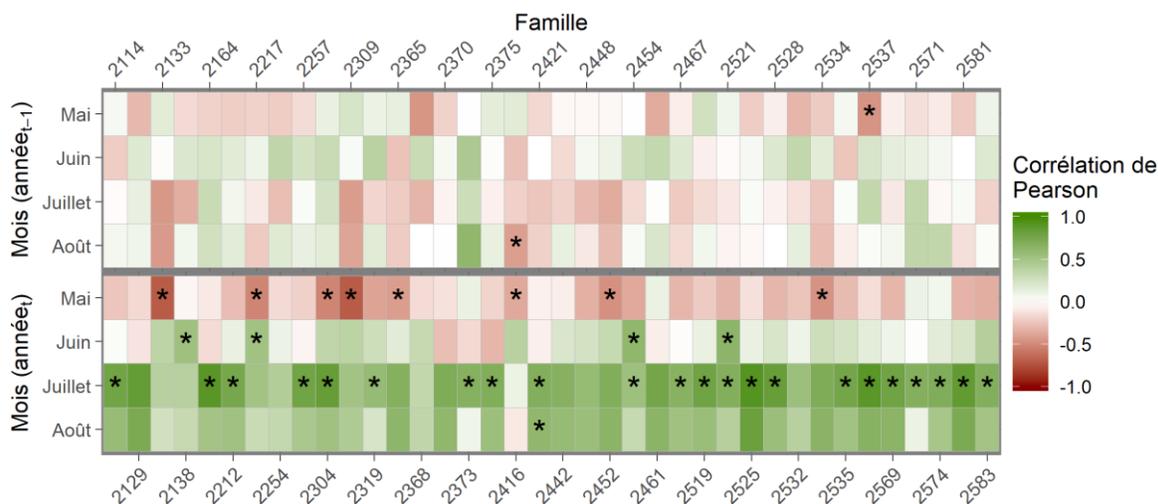
**Figure 1.7 :** Corrélations de Pearson entre l'accroissement radial (index) familial moyen et le « drought code » (DC) mensuel pour le site Valcartier. Les familles sont présentées par l'axe des x. Les mois sont indiqués par l'axe des y, les mois de l'année précédente dans la partie supérieure et les mois de l'année courante dans la partie inférieure.



**Figure 1.8 :** Corrélations de Pearson entre l'accroissement radial (index) familial moyen et le « soil moisture index » (SMI) mensuel pour le site Valcartier. Les familles sont présentées par l'axe des x. Les mois sont indiqués par l'axe des y, les mois de l'année précédente dans la partie supérieure et les mois de l'année courante dans la partie inférieure.



**Figure 1.9 :** Corrélations de Pearson entre l'accroissement radial (index) familial moyen et le « drought code » (DC) mensuel pour le site Watford. Les familles sont présentées par l'axe des x. Les mois sont indiqués par l'axe des y, les mois de l'année précédente dans la partie supérieure et les mois de l'année courante dans la partie inférieure.



**Figure 1.10** : Corrélations de Pearson entre l'accroissement radial (index) familial moyen et le « soil moisture index » (SMI) mensuel pour le site Watford. Les familles sont présentées par l'axe des x. Les mois sont indiqués par l'axe des y, les mois de l'année précédente dans la partie supérieure et les mois de l'année courante dans la partie inférieure.

### 1.3.4 Détection d'années de stress hydrique potentiel

Pour chacun des sites, un diagnostic quant à la présence ou l'absence d'un stress hydrique a ensuite été réalisé. Cette étape permet d'éliminer le ou les sites ne faisant pas objet de ce facteur climatique potentiel, ne permettant pas le calcul des composantes de réponse à la sécheresse et leur modélisation.

#### 1.3.4.1 Normandin

Normandin était le site qui a présenté le plus d'évidences d'avoir subi un stress hydrique parmi les sites étudiés. Premièrement, les corrélations significatives pour la majorité des familles entre la croissance radiale et les variables d'humidité (section 1.3.3) suggèrent que ce site a été affecté par cette variable climatique. De plus, les valeurs brutes de DC et SMI durant la période analysée reflétaient des conditions générales plus sèches sur ce site que sur les deux autres. Finalement, l'année 2010 a démontré des valeurs maximales de DC et minimales de SMI et un ralentissement de croissance, détectable dans la courbe moyenne de croissance brute (figure 1.2) mise en évidence dans la courbe moyenne sans effet de l'âge (figure 1.3), suggérant la présence d'un stress hydrique cette année-là.

#### 1.3.4.2 Valcartier

Le site de Valcartier ne semble pas avoir subi de stress hydrique lors de la période étudiée. Premièrement, les corrélations entre la croissance radiale et le DC et le SMI étaient faibles et non significatives, suggérant que la croissance n'était pas limitée par une carence en humidité à ce site. De plus même si les données de croissance sans effet de l'âge fluctuaient d'une année à l'autre (figure 1.3), la courbe de croissance moyenne brute montrait peu de fluctuation d'année en année (figure 1.2). Finalement, les valeurs de DC et de SMI brutes et

standardisées ne présentaient pas de conditions anormalement élevées pour une année au cours de laquelle la croissance aurait ralenti. Ce site n'a donc pas subi de stress hydrique.

#### *1.3.4.3 Watford*

Finalement, comme pour le site de Normandin, les corrélations entre la croissance radiale familiale et les variables de DC et SMI pour le site de Watford suggèrent que la croissance radiale au niveau familial était limitée par la disponibilité en eau, du moins au cours du mois de juillet courant, contrairement au site de Normandin où la disponibilité en eau des mois de juillet et août courants semblait limiter la croissance radiale. L'année 2012 présentait des valeurs de SMI et de DC standardisées caractéristiques de conditions sèches en plus de présenter des valeurs de DC maximales et de SMI minimales pour la période étudiée. Nous croyons donc que, comme pour le site de Normandin, puisque les corrélations entre le DC et le SMI et la croissance radiale étaient significatives pour le mois de juillet courant, les conditions climatiques anormalement élevées auraient engendré un stress pour la croissance radiale en 2012. Cette année représente également un plateau minimum pour l'accroissement radial autour de cette période, entre autres en raison de l'application d'une éclaircie en 2012 et de la reprise de croissance par la suite. D'ailleurs, puisque les composantes de réponse à la sécheresse de recouvrement, de la résilience et de la résilience relative considèrent toutes la période après le stress hydrique dans leur calcul, celles-ci n'ont pas été générées pour ne pas confondre plusieurs traitements dans la même analyse.

### 1.3.5 Analyses statistiques

#### *1.3.5.1 Normandin*

Les AIC,  $\Delta$ AIC et poids d'AIC (AICwt) des 8 modèles relatifs à chacune des composantes de réponse à la sécheresse pour le site de Normandin sont présentés au tableau 1.3. Le modèle #8 se classait dernier pour ce qui est du poids d'AIC pour toutes les composantes de réponse à la sécheresse à l'exception de la variable résistance, se classant à la quatrième position, mais présentant tout de même un poids négligeable (AICwt = 0.00). Le modèle considérant seulement la variable DHP présentait constamment un poids d'Akaike élevée pour les caractères réponse de recouvrement, de résistance et de résilience relative (AICwt respectifs de 0.61, 0.90 et 0.26) alors qu'il avait un poids négligeable pour la résistance (AICwt de 0.02). Finalement, le modèle nul se classait aux positions élevées 2, 1 et 1 avec des poids d'AIC considérables (AICwt respectifs de 0.18, 0.89 et 0.53) pour les variables de réponses de recouvrement, de résilience et de résilience relative.

Les paramètres, leurs erreurs types et les niveaux de signification statistique des variables fixes du modèle #8 pour chacune des composantes de réponse à la sécheresse sont présentés au tableau 1.4. Les paramètres significatifs ( $P < 0.05$ ) se résument à un effet positif du DHP ( $\beta = 0.03$ ) sur le recouvrement, des effets négatifs du DHP ( $\beta = -0.07$ ) et de la densité ( $\beta = -0.03$ ) sur la résistance, un effet négatif de la densité ( $\beta = -0.05$ ) sur la

résilience ainsi qu'un effet positif du DHP ( $\beta = 0.02$ ) sur la résilience relative. Les effets des variables sur la résistance sont également présentés sous forme de prédictions à la figure 1.11.

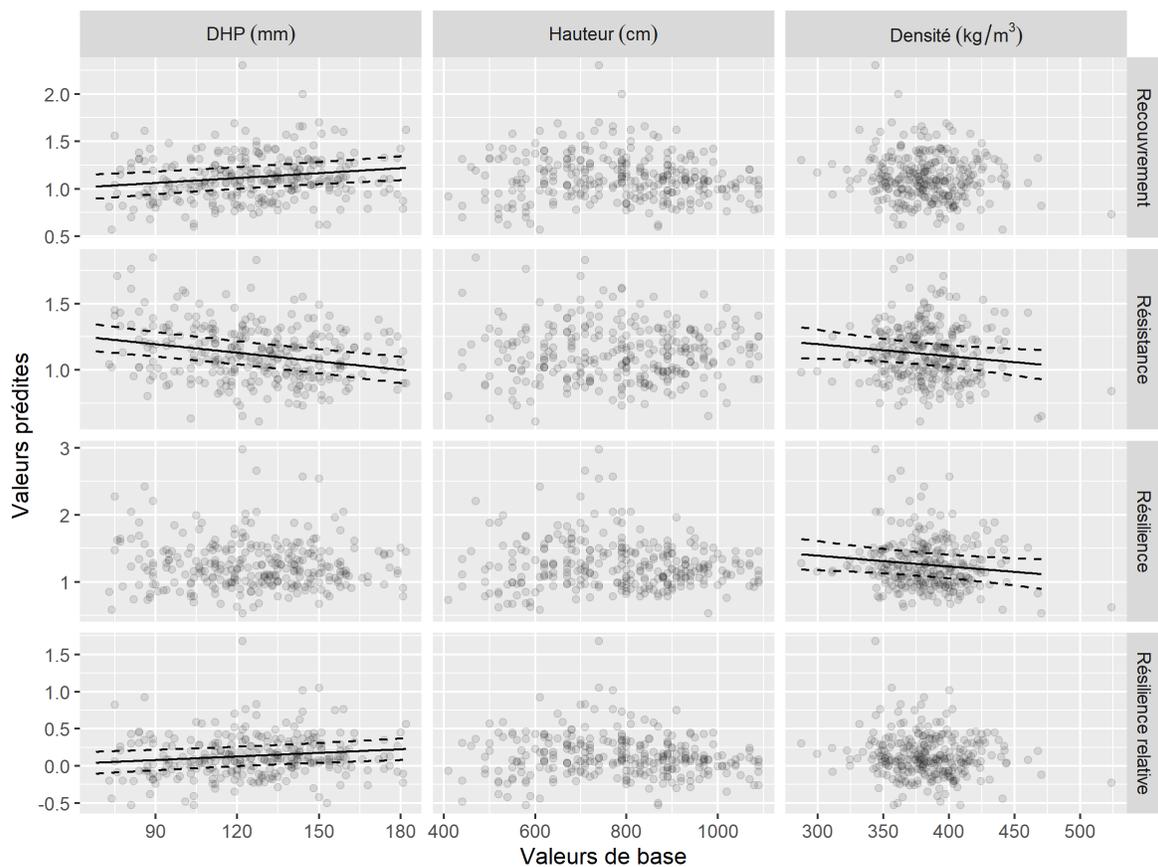
**Tableau 1.3** : Informations relatives au critère d'Akaike pour chacun des modèles pour les caractères de réponse à la sécheresse au site de Normandin. Les valeurs de  $\Delta AIC$  et d'AICwt sont calculées à partir des valeurs d'AIC correspondant à la variable réponse respective.

No. de modèle	Effets fixes	AIC	$\Delta AIC$	AICwt
<b>Var. réponse : recouvrement</b>				
2	DHP	-574.98	0.00	0.61
1	Nul	-572.48	2.49	0.18
3	Hauteur	-572.11	2.86	0.15
4	Densité	-568.33	6.65	0.02
5	DHP + Hauteur	-568.01	6.97	0.02
6	Densité + DHP	-567.35	7.63	0.01
7	Densité + Hauteur	-566.19	8.78	0.01
8	Densité + DHP + Hauteur	-560.52	14.45	0.00
<b>Var. réponse : résistance</b>				
2	DHP	-641.67	0.00	0.90
6	Densité + DHP	-636.66	5.01	0.07
5	DHP + Hauteur	-634.34	7.33	0.02
8	Densité + DHP + Hauteur	-629.61	12.06	0.00
1	Nul	-629.05	12.62	0.00
3	Hauteur	-625.87	15.80	0.00
4	Densité	-620.22	21.45	0.00
7	Densité + Hauteur	-617.22	24.44	0.00
<b>Var. réponse : résilience</b>				
1	Nul	-323.40	0.00	0.89
4	Densité	-317.96	5.44	0.06
3	Hauteur	-316.16	7.23	0.02
2	DHP	-316.10	7.30	0.02
6	Densité + DHP	-312.27	11.13	0.00
7	Densité + Hauteur	-310.66	12.74	0.00
5	DHP + Hauteur	-310.25	13.15	0.00
8	Densité + DHP + Hauteur	-306.78	16.62	0.00
<b>Var. réponse : résilience relative</b>				
1	Nul	-476.53	0.00	0.53
2	DHP	-475.09	1.45	0.26
3	Hauteur	-473.66	2.87	0.13
4	Densité	-472.27	4.26	0.06
5	DHP + Hauteur	-468.22	8.31	0.01
6	DHP + Densité	-468.14	8.39	0.01
7	Hauteur + Densité	-468.05	8.48	0.01
8	DHP + Hauteur + Densité	-461.43	15.10	0.00

**Tableau 1.4** : Paramètre ( $\beta$ ), erreur type entre parenthèses et niveau de signification statistique<sup>a</sup> relatifs à chacune des variables fixes pour le modèle #8 pour chacune des variables de réponse à la sécheresse au site de Normandin.

	Recouvrement	Résistance	Résilience	Résilience relative
Densité	-0.01 (0.01)	-0.03 (0.01)***	-0.05 (0.02)***	-0.02 (0.02)
DHP	0.03 (0.02)***	-0.07 (0.02)***	-0.05 (0.03)	0.02 (0.02)**
Hauteur	0.02 (0.02)	0.02 (0.02)	0.04 (0.03)	0.02 (0.03)

<sup>a</sup> Niveau de signification statistique : \*  $P < 0.05$  | \*\*  $P < 0.01$  | \*\*\*  $P < 0.001$



**Figure 1.11** : Prédiction de chacune des variables de réponse à la sécheresse en fonction des variables de DHP, hauteur et densité du bois à partir du modèle #8 incluant chacune de ces variables au site de Normandin. Les points représentent les observations. Les prédictions sont représentées par la courbe pleine et l'erreur type autour de l'estimation par les courbes pointillées. Les variables non significatives ne présentent pas de courbes de prédictions.

### 1.3.5.2 Watford

Les AIC,  $\Delta$ AIC et poids d'AIC (AICwt) des 8 modèles relatifs à la variable réponse résistance pour le site de Watford sont présentés au tableau 1.5. Le modèle #8 se classait troisième pour ce qui est du poids d'AIC, mais avec un poids faible (AICwt = 0.02). Comme pour le site de Normandin, les modèles comprenant la variable DHP présentaient un poids d'AIC élevé, étant les deux modèles les plus parcimonieux (AICwt de 0.84 pour le modèle comprenant le DHP et la hauteur et 0.13 pour le modèle comprenant seulement le DHP). Finalement, le modèle nul se classait au rang 7 avec un AICwt de 0.00.

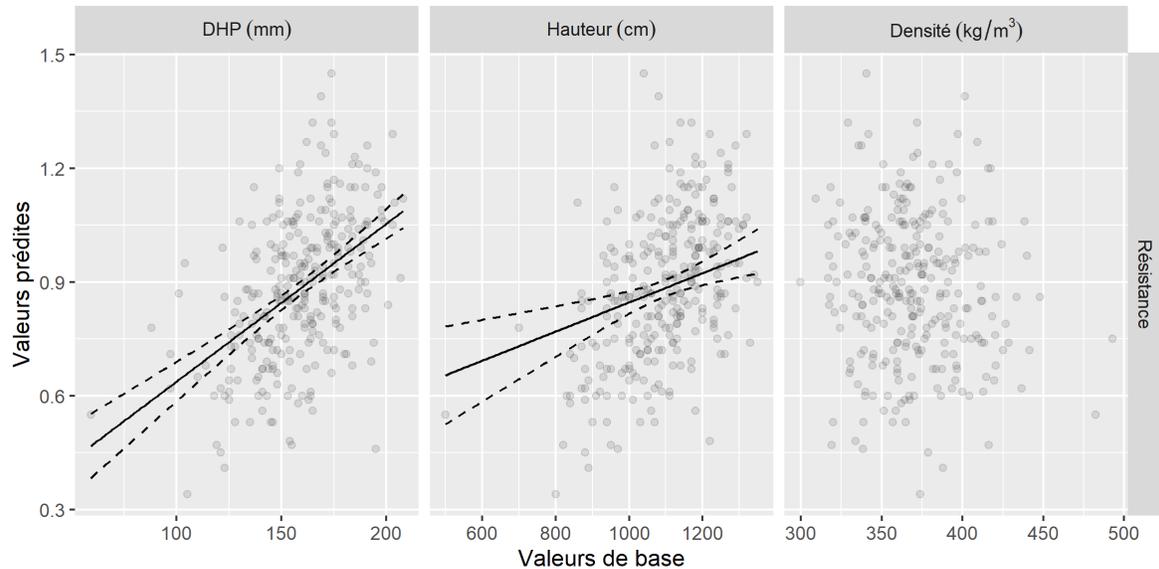
**Tableau 1.5 :** Informations relatives au critère d'Akaike pour chacun des modèles pour les caractères de réponse à la sécheresse résistance au site de Watford. Les valeurs de  $\Delta$ AIC et d'AICwt sont calculées à partir des valeurs d'AIC correspondant à la variable réponse respective.

No. de modèle	Effets fixes	AIC	$\Delta$ AIC	AICwt
<b>Var. réponse : résistance</b>				
5	DHP + Hauteur	-735.06	0.00	0.84
2	DHP	-731.28	3.78	0.13
8	Densité + DHP + Hauteur	-727.80	7.26	0.02
3	Hauteur	-724.48	10.57	0.00
6	Densité + DHP	-724.16	10.90	0.00
7	Densité + Hauteur	-715.72	19.34	0.00
1	Nul	-658.14	76.92	0.00
4	Densité	-652.24	82.81	0.00

Les paramètres, leurs erreurs types et les valeurs de  $P$  des variables fixes du modèle #8 pour chacune des composantes de réponse à la sécheresse sont présentés au tableau 1.6. Les estimations significatives ( $P < 0.05$ ) se résument à un effet positif du DHP ( $\beta = 0.07$ ) et de la hauteur ( $\beta = 0.05$ ) sur la résistance. Les effets des caractères DHP, hauteur et densité sur la résistance sont également présentés sous forme de prédictions à la figure 1.12.

**Tableau 1.6 :** Paramètre ( $\beta$ ), erreur type (SE) et valeur de  $P$  relatives à chacune de variables fixes pour le modèle 8 pour la variable de réponse résistance au site de Watford.

	$\beta$	SE	P
Densité	0.02	0.01	0.181
DHP	0.07	0.02	0.000
Hauteur	0.05	0.01	0.000



**Figure 1.12** : Prédiction de la variable de résistance en fonction des variables de DHP, hauteur et densité du bois à partir du modèle #8 incluant chacune de ces variables au site de Watford. Les points représentent les observations. Les prédictions sont représentées par la courbe pleine et l'erreur type autour de l'estimation par les courbes pointillées. La variable densité n'était pas significative et ne présente donc pas de prédiction.

## 1.4 Discussion

### 1.4.1 Diagnostics de sécheresse aux sites étudiés

Le site de Normandin semblait *a priori* présenter un ralentissement de croissance radiale en 2010 associé à des indices d'humidité caractéristiques de conditions sèches. Les corrélations fortes et positives entre la croissance radiale et le taux d'humidité sont venues appuyer cet élément en suggérant que ce site est limité par la disponibilité en eau des mois de juillet et août de l'année de croissance. La limitation de l'eau disponible sur ce site couplée à une période aux indices de sécheresse élevée suggère que les arbres sur ce site aient subi un stress hydrique à l'année 2010. Certaines études suggèrent qu'une sécheresse peut impacter négativement la croissance radiale sur quelques années, Babst et al. (2012) ayant d'ailleurs trouvé un effet direct du climat d'août à octobre sur la croissance de l'année suivante de forêts en Europe. Ainsi, il serait normal d'obtenir des corrélations négatives entre le DC de l'année précédente et la croissance radiale et des corrélations inversées au niveau du SMI. Or, le site Normandin présentait des corrélations fortement négatives entre le SMI des mois de juin et juillet de l'année précédente et la croissance radiale courante. Ce comportement ne se répétant toutefois pas de façon importante pour le DC puisque quelques familles présentaient des corrélations positives entre le DC du mois de juillet précédant et la croissance radiale courante, nous croyons que ces corrélations négatives entre le SMI de l'année précédente et la croissance radiale courante constituent une conséquence de l'utilisation d'une courbe de type « spline » au paramètre  $f = 0.7$ . En effet, plusieurs études dendrochronologiques ont utilisé une courbe au paramètre  $f = 0.5$  (Housset et al., 2016; Chen et al., 2017; Harvey et al., 2019), plus

rigide. Nous pensons que la courbe souple au  $f = 0.07$ , quoique plus adaptée aux individus jeunes utilisés, peut avoir causé un index (croissance radiale sans effet de l'âge) généralement élevé aux années qui précèdent et suivent une période de creux de croissance.

Le site de Valcartier, d'un autre côté, ne présentait pas de baisse de croissance considérable couplée à une période aux conditions sèches. De plus les corrélations faibles et non significatives entre le climat et la croissance radiale annuelle suggéraient la disponibilité en eau n'était pas limitée sur ce site et, qu'ainsi, celui-ci n'a pas connu d'épisode de stress hydrique influençant négativement la croissance radiale des individus analysés. L'espacement initial diminué entre les arbres à ce site par rapport aux deux autres sites pourrait avoir accru la compétition entre les individus et ainsi diminué les effets environnementaux visibles sur la croissance. Finalement, comme pour le site de Normandin, le site de Watford semblait limité par la disponibilité en eau au mois de juillet de l'année de croissance. Ainsi, la présence d'une croissance diminuée en 2012 synchronisée avec des valeurs de SMI bas et de DC élevées suggère un stress hydrique à ce site cette année-là. Compte tenu de la réalisation d'une éclaircie en 2012, seule la variable de résistance n'a pu être générée puisqu'elle n'est pas affectée par la période suivant l'éclaircie.

#### 1.4.2 Effet des caractères conventionnels sur la réponse à la sécheresse

Des trois caractères conventionnels étudiés pour le site de Normandin (DHP, hauteur et densité), le DHP est le caractère ayant le plus d'effets significatifs sur les composantes de réponse à la sécheresse. Ce résultat est également accompagné d'un effet négatif de la densité sur la résistance. Alors que l'effet négatif de la croissance radiale (DHP) sur la résistance est en accord avec le concept de compromis entre croissance et résistance à la sécheresse (Grote et al., 2016; Stovall et al., 2019), la littérature suggère plutôt une résistance accrue des individus au bois dense (Rosner et al., 2014), une taille plus grande des parois des trachéides relativement à celle du lumen favorisant une résistance à la cavitation (Hacke et Sperry, 2001). L'effet négatif à la fois du DHP et de la densité sur la résistance est donc surprenant. Finalement, la croissance radiale générale (DHP) avait un effet positif sur le recouvrement et la résilience relative. Depardieu et al. (2020) avaient également découvert une récupération accrue des individus à croissance élevée pour un test de descendances d'épinette blanche. Ces auteurs avaient également suggéré, comme Lloret et al. (2011), que la croissance radiale totale peut être un bon moyen d'améliorer indirectement pour la réponse à la sécheresse, en particulier dans les environnements à sécheresses récurrentes où les effets de stress hydriques affectent la croissance radiale totale.

Pour le site de Watford, il a été possible, à l'aide du modèle intégrant les caractères de hauteur, DHP et de densité du bois (#8), de détecter un effet positif à la fois de la hauteur et le diamètre sur la résistance au stress observé chez un individu. En contexte de période de sécheresse, ceci serait contradictoire avec les résultats observés pour le site de Normandin et le concept de compromis entre la croissance et la résistance à la

sécheresse. D'ailleurs, Sohn et al. (2012) n'ont détecté aucun effet positif de la hauteur d'épinettes de Norvège sur leur résistance au stress hydrique en étudiant l'interaction entre la hauteur des arbres et l'effet de l'éclaircie sur la croissance en période de sécheresse. Au contraire, le site de Watford présentait un effet important de la grosseur de l'arbre, autant en hauteur que radiale, sur sa résistance. Ces résultats contradictoires quant à la résistance suggèrent donc que les composantes de réponse à la sécheresse sont extrêmement sensibles aux différences entre les stress hydriques, notamment leur intensité (Lloret et al., 2011). D'ailleurs, les deux sites diffèrent quant à la disponibilité en eau, celle-ci semblant être davantage limitée au site de Normandin que celui de Watford, vu les corrélations plus importantes entre les variables climatiques du mois d'août et la croissance ainsi que les valeurs de DC généralement plus élevées au site de Normandin. Finalement, les deux sites ont subi des stress hydriques à des périodes quelque peu différentes cours de la saison de croissance. En effet, les valeurs climatiques standardisées suggèrent une période d'assèchement très tôt en saison sur le site de Normandin alors que c'est davantage le cas en juillet pour le site de Watford. La réponse au stress hydrique semble également diminuer avec l'âge des espèces forestières (Ding et al., 2017; Hember et al., 2017). Ces deux sites ont toutefois subi des stress à seulement deux années d'intervalle. L'objectif de ce chapitre n'étant que d'évaluer s'il y a un potentiel d'influencer sur la réponse à la sécheresse par la sélection des caractères conventionnels, les relations entre ces caractères seront approfondies au prochain chapitre avec les corrélations génétiques et phénotypiques entre caractères.

#### 1.4.5 Parcimonie au niveau des modèles statistiques

Bien que le modèle statistique intégrant les caractères de hauteur, DHP et hauteur (#8) de l'effet des trois caractères de hauteur, DHP et densité du bois sur les composantes de réponse à la sécheresse présentait des effets significatifs pour plusieurs des paramètres, les variables utilisées ne sont probablement pas celles qui expliquent le mieux la variation des composantes de la sécheresse. En effet, le modèle considéré comme « nul », sans effet fixe, avait un classement relativement élevé pour la plupart des variables réponses, même que ce modèle avait le poids AIC le plus élevé pour les variables réponses résilience et résilience relative sur le site de Normandin. Il a également le deuxième poids le plus élevé pour la variable réponse résistance sur ce site. Ceci est fort probablement dû au fait que les caractères de hauteur, diamètre et densité du bois (ceux de diamètre et densité plus précisément, qui avaient un effet significatif dans les modèles à Normandin), sont reliés à certaines caractéristiques anatomiques influençant la réponse au stress hydrique comme la grosseur des lumens et l'épaisseur des parois des trachéides (Tyree et Zimmermann, 2002) qui sont caractéristiques d'une résistance accrue à la cavitation. D'ailleurs, Depardieu et al. (2020) ont intégré la grosseur des lumens et l'épaisseur des parois des trachéides dans leur analyse de différenciation de la réponse à la sécheresse de plusieurs populations d'épinette blanche québécoises. L'intégration de ces variables de cette analyse aurait probablement

éclipsé les caractères utilisés pour expliquer efficacement la variation au niveau des composantes de réponse à la sécheresse.

#### 1.4.6 Contexte d'amélioration génétique de l'épinette blanche

Comme mentionné précédemment, le modèle analysé utilisant le DHP, la hauteur et la densité du bois comme variables explicatives n'était pas le plus parcimonieux pour expliquer la réponse à la sécheresse et le modèle nul avait un poids d'AIC considérable pour trois des quatre variables de réponse. Dans un contexte où l'objectif serait d'améliorer la réponse à la sécheresse à tout prix, ces résultats suggèrent que la sélection indirecte à partir des caractères utilisés dans le modèle #8 ne serait probablement pas la plus efficace. Cependant, historiquement, les caractères de croissance (hauteur et diamètre) ont grandement été utilisés pour l'amélioration génétique des arbres au Québec. De plus, la densité du bois, ainsi que récemment la vitesse acoustique, sont deux autres caractères facilement mesurables et permettent d'améliorer la qualité et la croissance des arbres à des coûts relativement bas. Cependant, le modèle utilisé intégrant les trois caractères de hauteur, DHP et de densité du bois ne semble pas le plus efficace pour améliorer la réponse au stress hydrique de l'épinette blanche au Québec en comparaison avec des modèles plus parcimonieux que nous avons pu mettre en évidence. Ce modèle démontre toutefois un effet significatif du diamètre de l'arbre et de la densité du bois sur quelques-uns des caractères de réponse au stress hydrique.

L'aspect soulevé plus tôt voulant que la réaction au niveau de la croissance radiale dépende de plusieurs facteurs dont l'intensité de la sécheresse suggère que ce stress ne peut être considéré comme étant similaire d'un site à l'autre à des périodes différentes. En effet, le cas échéant, les différents sites d'un même dispositif peuvent être à des âges ou même des stades de développement différents. De plus, la nature même du stress est différente d'un événement de sécheresse à l'autre, notamment par son intensité ou son occurrence durant la saison de croissance. Griesbauer et al. (2021) ont similairement soulevé l'importance de considérer les facteurs écologiques à l'échelle du site pour étudier la réponse des forêts au climat. Ceci pourrait causer des complications au niveau statistique dans un dispositif répliqué sur plusieurs sites en nécessitant une analyse site par site plutôt qu'à sites combinés. Cet aspect sera approfondi au prochain chapitre.

## 1.5 Conclusions

En guise de conclusion, cette étude a permis de détecter un signal de sécheresse sur deux des trois sites analysés. Le site de Normandin présentait un ralentissement de croissance évident associé à des indices de DC élevés et de SMI bas en 2010 alors que les corrélations significatives entre la croissance et le climat indiquaient que la disponibilité en eau était un facteur limitant sur ce site. Ces corrélations significatives suggèrent très fortement que la baisse de croissance en 2010 soit directement reliée aux indices d'humidité faibles pour cette année-là. L'analyse par modélisation a permis de faire ressortir un effet négatif significatif du

diamètre de l'arbre sur la résistance au stress hydrique et un effet positif de celui-ci sur le recouvrement après stress. Ces résultats sont contraires à l'effet positif du DHP sur la résistance pour le site de Watford, qui a également subi un stress hydrique à la suite des conditions d'humidité faibles en 2012 et sa réponse générale en croissance au gradient d'humidité. Les relations entre le caractère de résistance et les caractères d'amélioration génétique conventionnels ne sont toutefois pas identiques à celles observées sur le site de Normandin. Ces résultats suggèrent que l'amélioration des caractères conventionnels peut avoir un effet sur la réponse à la sécheresse de l'épinette blanche, mais que les composantes de réponse à la sécheresse sont intrinsèques à chacun des épisodes de sécheresse et peuvent différer d'un épisode à l'autre, en particulier sur des sites différents. Ainsi, on peut conclure qu'une analyse de l'impact de la sécheresse naturelle ne pourrait être facilement effectuée dans un dispositif expérimental répliqué sur plusieurs sites si les épisodes de sécheresse sont différents et qu'une récurrence des différents temps de sécheresse pendant la saison de croissance sur l'ensemble de sites permettrait de mieux faire ressortir les dénominateurs communs de réactions aux stress hydriques.

## 1.6 Bibliographie

- 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., Zhang, Z., Castro, J., Demidova, N., Lim, J.-H., Allard, G., Running, S. W., Semerci, A., et 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. doi:10.1016/j.foreco.2009.09.001
- Babst, F., Carrer, M., Poulter, B., Urbinati, C., Neuwirth, B., et Frank, D. C. (2012). 500 years of regional forest growth variability and links to climatic extreme events in Europe. *Environmental Research Letters*, 7: 045705. doi:10.1088/1748-9326/7/4/045705
- Barber, V. A., Juday, G. P., et Finney, B. P. (2000). Reduced growth of Alaskan white spruce in the twentieth century from temperature-induced drought stress. *Nature*, 405: 668-673. doi:10.1038/35015049
- Beaulieu, J. (1996). Breeding program and strategy for white spruce in Quebec. Natural Resources Canada. Québec, 25 p.
- Beaulieu, J., Nadeau, S., Ding, C., Celedon, J. M., Azaiez, A., Ritland, C., Laverdiere, J. P., Deslauriers, M., Adams, G., Fullarton, M., Bohlmann, J., Lenz, P., et Bousquet, J. (2020). Genomic selection for resistance to spruce budworm in white spruce and relationships with growth and wood quality traits. *Evolutionary Applications*, 13: 2704-2722. doi:10.1111/eva.13076
- Bowman, D. M., Brienen, R. J., Gloor, E., Phillips, O. L., et Prior, L. D. (2013). Detecting trends in tree growth: not so simple. *Trends in Plant Science* 18: 11-17. doi:10.1016/j.tplants.2012.08.005
- Bunn, A. G. (2010). Statistical and visual crossdating in R using the dplR library. *Dendrochronologia*, 28: 251-258. doi:10.1016/j.dendro.2009.12.001
- Butler, D.G., Cullis, B.R., Gilmour, A.R. et Gogel, B. (2017). ASReml-R Reference Manual Version 4 ASReml estimates variance components under a general linear mixed model by residual maximum likelihood (REML). Hemel Hempstead, UK: VSN International Ltd.
- Campelo, F., García-González, I., Nabais, C. (2012). detrendeR – a graphical user interface to process and visualize tree-ring data using R. *Dendrochronologia*, 30: 57-60. doi: 10.1016/j.dendro.2011.01.010
- Chen, L., Huang, J.-G., Stadt, K. J., Comeau, P. G., Zhai, L., Dawson, A., et Alam, S. A. (2017). Drought explains variation in the radial growth of white spruce in western Canada. *Agricultural and Forest Meteorology*, 233: 133-142. doi:10.1016/j.agrformet.2016.11.012
- Depardieu, C., Girardin, M. P., Nadeau, S., Lenz, P., Bousquet, J., et Isabel, N. (2020). Adaptive genetic variation to drought in a widely distributed conifer suggests a potential for increasing forest resilience in a drying climate. *New Phytologist*, 227: 427-439. doi:10.1111/nph.16551
- Ding, H., Pretzsch, H., Schütze, G., et Rotzer, T. (2017). Size-dependence of tree growth response to drought for Norway spruce and European beech individuals in monospecific and mixed-species stands. *Plant Biology* 19: 709-719. doi:10.1111/plb.12596
- Endelman, J.B. et Jannink, J.-L. (2012). Shrinkage estimation of the realized relationship matrix. *G3 Genes|Genome|Genetics*, 2:1405–1413
- Germain, S. J., et Lutz, J. A. (2020). Climate extremes may be more important than climate means when predicting species range shifts. *Climatic Change*, 163: 579-598. doi:10.1007/s10584-020-02868-2
- Girardin, M. P., et Wotton, B. M. (2009). Summer Moisture and Wildfire Risks across Canada. *Journal of Applied Meteorology and Climatology*, 48: 517-533. doi:10.1175/2008jamc1996.1
- Government of Canada. (2019). Historical Data. De [https://climate.weather.gc.ca/historical\\_data/search\\_historic\\_data\\_e.html](https://climate.weather.gc.ca/historical_data/search_historic_data_e.html) [Consulté le 01/06/2019]
- Griesbauer, H. P., et Green, D. S. (2012). Geographic and temporal patterns in white spruce climate–growth relationships in Yukon, Canada. *Forest Ecology and Management*, 267: 215-227. doi:10.1016/j.foreco.2011.12.004
- Griesbauer, H., DeLong, S. C., Rogers, B., et Foord, V. (2021). Growth sensitivity to climate varies with soil moisture regime in spruce–fir forests in central British Columbia. *Trees*, 35: 649-669. doi:10.1007/s00468-020-02066-8

- Grote, R., Gessler, A., Hommel, R., Poschenrieder, W., et Priesack, E. (2016). Importance of tree height and social position for drought-related stress on tree growth and mortality. *Trees*, 30: 1467-1482. doi:10.1007/s00468-016-1446-x
- Hacke, U. G., et Sperry, J. S. (2001). Functional and ecological xylem anatomy. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 4: 97-115. doi:10.1078/1433-8319-00017
- Harvey, J. E., Smiljanic, M., Scharnweber, T., Buras, A., Cedro, A., Cruz-Garcia, R., Drobyshev, I., Janecka, K., Jansons, A., Kaczka, R., Klisz, M., Laanelaid, A., Matisons, R., Muffler, L., Sohar, K., Spyt, B., Stolz, J., van der Maaten, E., van der Maaten-Theunissen, M., Vitas, A., Weigel, R., Kreyling, J., et Wilmking, M. (2019). Tree growth influenced by warming winter climate and summer moisture availability in northern temperate forests. *Global Change Biology*: 2505-2518. doi:10.1111/gcb.14966
- Hassegawa, M., Savard, M., Lenz, P. R. N., Duchateau, E., Gélinas, N., Bousquet, J., et Achim, A. (2020). White spruce wood quality for lumber products: priority traits and their enhancement through tree improvement. *Forestry*, 93: 16-37. doi:10.1093/forestry/cpz050
- Hember, R. A., Kurz, W. A., et Coops, N. C. (2017). Relationships between individual-tree mortality and water-balance variables indicate positive trends in water stress-induced tree mortality across North America. *Global Change Biology*, 23: 1691-1710. doi:10.1111/gcb.13428
- Hogg, E. H., Barr, A. G., et Black, T. A. (2013). A simple soil moisture index for representing multi-year drought impacts on aspen productivity in the western Canadian interior. *Agricultural and Forest Meteorology*, 178-179: 173-182. doi:10.1016/j.agrformet.2013.04.025
- Holmes, R. (1983). COMPUTER-ASSISTED QUALITY CONTROL IN TREE-RING DATING AND MEASUREMENT. *TREE-RING BULLETIN*.
- Housset, J. M., Carcaillet, C., Girardin, M. P., Xu, H., Tremblay, F., et Bergeron, Y. (2016). In situ Comparison of Tree-Ring Responses to Climate and Population Genetics: The Need to Control for Local Climate and Site Variables. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 4: 143. doi:10.3389/fevo.2016.00123
- Housset, J. M., Nadeau, S., Isabel, N., Depardieu, C., Duchesne, I., Lenz, P., et Girardin, M. P. (2018). Tree rings provide a new class of phenotypes for genetic associations that foster insights into adaptation of conifers to climate change. *New Phytologist*, 218: 630-645. doi:10.1111/nph.14968
- IPCC. (2013). Climate change 2013 the physical science basis: Working Group I contribution to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. Cambridge, United Kingdom et New York, NY, USA:
- Lenz, P., Auty, D., Achim, A., Beaulieu, J., et Mackay, J. (2013). Genetic improvement of white spruce mechanical wood traits—early screening by means of acoustic velocity. *Forests*, 4: 575-594. doi:10.3390/f4030575
- Lloret, F., Keeling, E. G., et Sala, A. (2011). Components of tree resilience: effects of successive low-growth episodes in old ponderosa pine forests. *Oikos*, 120: 1909-1920. doi:10.1111/j.1600-0706.2011.19372.x
- Middleton, G. R., et Zhang, S. Y. (2009). Characterizing the wood attributes of Canadian tree species: A thirty-year chronicle. *The Forestry Chronicle*, 85: 392-400. doi:10.5558/tfc85392-3
- Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs. (2016). Monographie du secteur des plants forestiers au Québec. Bibliothèque et Archives nationales du Québec. 34 p.
- Perron, M., Lenz, P. R. N., Desponts, M., Mottet, M.-J., Isabel, N., Beaulieu, J., et Bousquet, J. (2020). À l'aube d'une révolution : décoder le génome des arbres pour mieux aborder l'avenir Avis de recherche forestière. Vol. 133. Québec: Direction de la recherche forestière, Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs du Québec. 2 p.
- Price, D. T., Alfaro, R. I., Brown, K. J., Flannigan, M. D., Fleming, R. A., Hogg, E. H., Girardin, M. P., Lakusta, T., Johnston, M., McKenney, D. W., Pedlar, J. H., Stratton, T., Sturrock, R. N., Thompson, I. D., Trofymow, J. A., et Venier, L. A. (2013). Anticipating the consequences of climate change for Canada's boreal forest ecosystems. *Environmental Reviews*, 21: 322-365. doi:10.1139/er-2013-0042
- R Core Team. (2019). R: A language and environment for statistical computing (Version 3.5.1). Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
- Ramade, F. (2009). Éléments d'écologie : Écologie fondamentale. Dundod (Éd.), 4 éd. Paris. 704 p.

- Régnière, J., Saint-Amant, R., Béchard, A., et Moutaoufik, A. (2017). BioSIM 11 – Manuel d'utilisation. Québec: Ressources naturelles Canada, Service canadien des forêts, Centre de foresterie des Laurentides.
- Rosner, S., Světlík, J., Andreassen, K., Børja, I., Dalsgaard, L., Evans, R., Karlsson, B., Tollefsrud, M. M., et Solberg, S. (2014). Wood density as a screening trait for drought sensitivity in Norway spruce. *Canadian Journal of Forest Research*, 44: 154-161. doi:10.1139/cjfr-2013-0209
- Sohn, J. A., Kohler, M., Gessler, A., et Bausch, J. (2012). Interactions of thinning and stem height on the drought response of radial stem growth and isotopic composition of Norway spruce (*Picea abies*). *Tree Physiology*, 32: 1199-1213. doi:10.1093/treephys/tps077
- Stovall, A. E. L., Shugart, H., et Yang, X. (2019). Tree height explains mortality risk during an intense drought. *Nature Communications*, 10: 4385. doi:10.1038/s41467-019-12380-6
- Sullivan, P. F., Pattison, R. R., Brownlee, A. H., Cahoon, S. M. P., et Hollingsworth, T. N. (2016). Effect of tree-ring detrending method on apparent growth trends of black and white spruce in interior Alaska. *Environmental Research Letters*, 11. doi:10.1088/1748-9326/11/11/114007
- Tyree, M. E., et Zimmermann, M. H. (Éds). (2002). Xylem Structure and the Ascent of Sap. 2 éd.: Springer, Berlin, Heidelberg.
- VanRaden, P. M. (2008). Efficient methods to compute genomic predictions. *Journal of Dairy Science*, 91: 4414-4423. doi:10.3168/jds.2007-0980
- Zang, C., et Biondi, F. (2015). treeclim: an R package for the numerical calibration of proxy-climate relationships. *Ecography*, 38: 431-436. doi:10.1111/ecog.01335

## **Chapitre 2 - Genetic control and genomic selection of drought response in a white spruce multi-site polycross test**

Ce chapitre présente un texte sous forme d'article en anglais qui n'a pas encore été soumis à une revue au moment du dépôt. Certains éléments présentés dans les précédents chapitres y sont inclus.

This chapter presents an article in English that has not been submitted to a journal yet. Some elements presented in previous chapters are included.

Co-auteurs/co-authors: Jean-Philippe Laverdière<sup>1</sup>, Patrick Lenz<sup>1,2</sup>, Simon Nadeau<sup>2</sup>, Martin Perron<sup>1,3</sup>, Claire Depardieu<sup>1</sup>, Jean Bousquet<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Canada Research Chair for Forest Genomics, Institute for Systems and Integrative Biology, Université Laval, Québec, QC, G1V 0A6, Canada

<sup>2</sup>Natural Resources Canada, Canadian Forest Service, Canadian Wood Fibre Centre, 1055 rue du P.E.P.S., P.O. Box 10380, Stn. Sainte-Foy, Québec, QC, G1V 4C7, Canada

<sup>3</sup>Direction de la recherche forestière, Ministère des Forêts, de la Faune et des Parc du Québec, 2700 rue Einstein, Québec, QC, G1P 3W8, Canada

## 2.1 Introduction

The boreal forest is being and will be even more the target of important climate changes. Most of our knowledge on climate change comes from coupled general circulation models (CGM) that simulate the large-scale response of the climate system to fluctuating factors such as increasing greenhouse gas (GHG) concentrations (IPCC, 2013). Some of the projected future changes are the rise of the mean annual temperature, carbon dioxide (CO<sub>2</sub>) concentration and annual precipitation for some regions, which could mistakenly lead to projected increased forests productivity (Price et al., 2013; D'Orangeville et al., 2018) when only considering these mean annual parameters. Nevertheless, precipitation events are projected to be constrained in shorter periods, leading to increasing intensity and frequency of climatic extremes (IPCC, 2013) such as droughts and heat waves while synchronized with high temperature. Extreme climatic events are therefore projected to be an important driver of the boreal forest compared to average conditions (Germain and Lutz, 2020). Other extreme events can also be attributed to rising polar temperature that weakens the jet stream (Kug et al., 2015; Overland and Wang, 2016) and therefore creates fluctuation of the lower latitude of the polar vortex (Overland and Wang, 2016). These special climatic conditions will affect adaptive capacity and productivity of boreal forest's tree species (Price et al., 2013). The consequences will be a direct outcome of climate or a consequence from increased competition from newly more adapted species (Zhang et al., 2015). Forest growth reductions are projected alongside tree mortality and die-off, even in environments that are currently not water-limited (Allen et al., 2010).

White spruce (*Picea glauca* [Moench] Voss) is a boreal forest cornerstone tree species which transcontinental native habitat that ranges from Newfoundland and Labrador to Alaska (Burns and Honkala, 1990; Farrar, 2017) will be affected by extreme climatic events. It is intensively reforested and is highly important to the Canadian wood industry for pulp and lumber production and is valued for its superior wood mechanical properties (Middleton and Zhang, 2009; Farrar, 2017). Dendrochronological studies underlined the negative impact of current growing season dry conditions as well as previous year dry conditions on radial growth of white spruce (Barber et al., 2000; Chen et al., 2017; Sang et al., 2019) as for many other tree species (Girardin et al., 2016; Gazol et al., 2017; Hogg et al., 2017; Housset et al., 2018). However, a recent study (Depardieu et al., 2020) highlighted the existence of local genetic adaptation to drought in white spruce that was linked to the climate from which seed sources originate, thus indicating genetic variation of drought response. Still, by the end of the century, white spruce is projected to be highly unsuited on 20% of its current habitat in Quebec, and 70% of it should be under less suitable climatic conditions (Périé et al., 2014). This indicates the need to look further into the genetic variation of drought response for this species. To improve general knowledge on tree response to more frequent drought events, Lloret et al. (2011) proposed several indices that quantify growth responses at specific periods. These indices quantify growth loss due to a drought event, growth increase after the event as

well as the general capacity of trees to reach pre-disturbance growth level. The proposed indices were used as drought response traits in this study on white spruce.

White spruce is the subject of an important genetic improvement program in Quebec (Beaulieu, 1996). Still, tree response to drought has not been a priority for the genetic improvement of reforestation stock. Traits that have been the traditional focus for genetic improvement of this species are survival rate after plantation, height and diameter growth, phenology, and wood mechanical properties (Beaulieu, 1996). However, Canadian tree breeding programs are expanding their breeding objectives to integrate resilience to biotic and abiotic factors. For example, accuracy of predictions for breeding values has been studied while selecting for weevil resistance, growth, and wood quality for the introduced Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) in Quebec (Lenz et al., 2020b), and for spruce budworm resistance, growth and wood quality in white spruce in New Brunswick (Beaulieu et al., 2020). The use of an augmented number of breeding objectives in conifer breeding programs reflects a desire to restock forests with fast growing and high-quality material that is also well adapted to future climatic conditions. Genomic selection (GS) is one powerful tool that could help integrate rapidly drought response to spruce breeding programs (Park et al., 2016).

GS has been proven to be an accurate tool (Lenz et al., 2020b) with increased benefits (Chamberland et al., 2020) to complement pedigree selection in white spruce breeding programmes by reducing much the tree breeding cycles. GS uses dense genetic marker information instead of pedigree-based information to more accurately assess individuals' relatedness and genetic variability. There is an opportunity to use genomic profiles to estimate more precisely the genetic control for drought response and understand the genetic links with more conventional traits given the importance to look further into multi-trait selection in white spruce. The changing climate conditions urge tree breeders toward the rapid integration of drought response in their breeding and selection scenarios because of the evidence of diminished growth during drought but also the poorer survival rate of less resilient trees to previous drought events (DeSoto et al., 2020).

The main objective of this study was to quantify the genetic control for drought response in an advanced-breeding population of white spruce established on two sites and derived from a polycross mating design. The specific objectives were to: (1) quantify the heritability of drought response traits, (2) evaluate the predictive accuracy of genomic selection models, (3) assess the genetic relationships between these traits and more conventional traits (diameter at breast height, tree height, wood density, and acoustic velocity as a proxy for wood stiffness) and (4) understand the implications of conventional and genomic selection schemes on the expected genetic gains obtained for drought response and in multi-trait selection schemes. By doing so, we aimed at providing data to tree breeders to inform them on the potential for enhancing drought response in white spruce and the consequences of improving these traits on more conventional traits.

## 2.2 Material and methods

### 2.2.1 Study area

This study was conducted in a polycross test replicated on two sites: in Normandin (N 48°50'39", W 72°30'43", elevation: 122 m), Quebec, located in the balsam fir-yellow birch bioclimatic domain, and Watford (N 46°13'48", W 70°31'54", elevation: 300m), located in the sugar maple-yellow birch bioclimatic domain. The test was established in 1997 from 2-year-old seedlings raised in Laurentian Forestry Center greenhouse (Quebec City, Quebec) from February to June 1995 and then moved to the Valcartier Forest Experiment Station nursery. The experimental design consists of a randomized complete block with four blocks. Four trees per block and family were planted in single tree plots following an interlocked design to allow for systematic thinning. The initial spacing between trees was 2.0m x 2.0m. This study gathered a sample of 38 of the 97 families used in the test. At the time of crossing, the polymix contained an equal volume of pollen from 19 fathers. Wood cores were extracted from trees at age 18 since plantation (2015) from the south-facing side of the trees and then stored in a freezer, conditioned to 7% moisture, and then cut to a 1.68 mm thickness for X-ray analyses. Diameter at breast height (DBH), tree height and acoustic velocity (as measured by the Hitman ST300 tool, Fibre-gen, New Zealand) were measured at age 19 (2016). Acoustic velocity is an accurate proxy for wood stiffness in standing trees (Lenz et al., 2013). This study gathered a total of 281 trees at Normandin and 279 at Watford following the cross-dating operation (see section 2.2.2). There were generally 6 to 9 trees per family at each site, to the exception of families #2421 and #2254 at Normandin and #2461 and #2254 at Watford which respectively gathered 3, 2, 5 and 4 trees.

### 2.2.2 Tree-ring data

Ring width and wood density were measured using a Quintek X-Ray measurement system at the Laurentian Forestry Center from the wood cores extracted in 2015. Annual basal area increment (BAI) was inferred from ring width values. Dating validation of cores ring-width chronologies was performed using COFECHA (Holmes, 1983). Every core chronology whose correlation with its own site was below 0.2 was visually checked. These cores were then either shifted to a matching dating or removed from analyses. Individual detrending of ring series was performed on BAI with a 0.7 frequency response (f) spline curve using dplR package (Bunn, 2010) under R (R Core Team, 2019). Yearly growth indices (the ratios of raw values over the values of the detrending curves) were then extracted from the spline curve. Both sites raw and detrended mean values as well as raw growth curves for both sites are presented in the appendix section (respectively at Annex 2 and Annex 3).

### 2.2.3 Climatic data

Climatic data were generated using BioSIM 11 (Régnière et al., 2017). BioSIM uses climatic data from nearest weather stations to simulate weather conditions and indices at chosen locations. The climatic variables from

1985 to 2015 mean temperature, mean maximum temperature and total precipitations were used to simulate moisture-related monthly Drought Code (DC) and Soil Moisture Index (SMI). Each variable was grouped, for each year, by month and then scaled using R to catch climatic variation relative to the month. These climatic variables were then graphically compared to the test mean growth trend to locate a year where a growth loss was associated to dry conditions. Since DC and SMI values were highly correlated ( $r = 0.72$ ) and both indices led to similar conclusions, we decided to only show data and results regarding DC in this study.

#### 2.2.4 Correlations between radial growth and monthly water availability values

To assess the general relationship between radial growth and water availability, we calculated the correlation between detrended BAI and monthly DC values for both current and preceding year. Site and family robust mean chronologies were generated using the "chron" function of the dplR package. The correlations between the mean chronology and DC values were calculated at the site level as well as family within site level using the "dcc" function of the treeclim package. It generates correlation values, standard errors and p-values using a bootstrap approach. From this analysis, no conclusions were made strictly based on the families whose number of individuals were smaller (families #2421 and #2254 at Normandin and #2461 and #2254 at Watford).

#### 2.2.5 Components of tree resilience

Lloret's components of tree resilience (Lloret et al., 2011) were generated using the pointRes R package (van der Maaten-Theunissen et al., 2015) to quantify growth response to drought stress. Since one of the components is also named "resilience", we will not refer to these components along the term "resilience" but rather "response". This will eliminate some sources of confusion. The different drought response components calculation methods are:

$$Recovery = PostDr/Dr \quad (2.1)$$

$$Resistance = Dr/PreDr \quad (2.2)$$

$$Resilience = PostDr/PreDr \quad (2.3)$$

$$Relative\ resilience = (PostDr - Dr)/PreDr \quad (2.4)$$

where  $Dr$  stands for drought period growth,  $PreDr$  for pre-drought period mean growth and  $PostDr$  for post-drought period mean growth. All calculations have been made using BAI. Resistance represents the growth loss associated with the drought period. Higher values of resistance reflect a small growth loss. Recovery represents the growth upturn after the drought stress. Higher values of recovery reflect a high growth gain after drought. Resilience represents the capacity to reach pre-drought performance after the disturbance. Higher values of

resilience reflect a higher post-drought performance compared to pre-drought performance. Relative resilience is the resilience weighted by the performance changes during perturbation. The post-drought period was set to 3 years and the pre-drought period to 2 years to avoid stress years to be cut off. A summary of all traits included in this study is presented in Table 2.1. The  $CV_p$  presented in this table corresponds to the relative phenotypic variability of the trait (standard deviation divided by the mean of the trait times 100).

**Table 2.1:** Description (units, age of trees at measurement), mean, standard deviation (SD) and coefficient of variation ( $CV_p$ ) of traits at both sites. Drought response traits (recovery, relative resilience, resilience, resistance).

Trait <sup>a</sup>	Units	Normandin site				Watford site			
		Age	Mean	SD	$CV_p$ (%)	Age	Mean	SD	$CV_p$ (%)
Recovery <sup>b</sup>		13-16	1.1	0.2	21.3				
Relative resilience		11-16	0.1	0.3	219.6				
Resilience		11-16	1.3	0.4	28.8				
Resistance		11-13	1.1	0.2	18.6	13-15	0.9	0.2	21.8
Height	cm	19	784.5	157.9	20.1	19	1094.2	126.8	11.6
DBH	mm	19	126.2	24.8	19.6	19	159.1	22.6	14.2
Acoustic velocity	km/s	19	3.0	0.4	13.4	19	3.2	0.4	11.2
Wood density	kg/m <sup>3</sup>	18	383.1	29.0	7.6	18	369.7	30.0	8.1
EW density	kg/m <sup>3</sup>	18	342.6	25.8	7.5	18	327.4	24.5	7.5
LW density	kg/m <sup>3</sup>	18	636.0	43.2	6.8	18	651.5	43.9	6.7
EW area	mm <sup>2</sup>	18	9158.1	3890.5	42.5	18	14534.8	4378.2	30.1
LW area	mm <sup>2</sup>	18	1522.2	586.9	38.6	18	2246.7	598.2	26.6

<sup>a</sup> Measured traits, in descending order, refer to recovery, relative resilience, resilience, resistance, tree height, diameter at breast height, acoustic velocity, average wood density, average earlywood density, average latewood density, earlywood total basal area and latewood total basal area.

<sup>b</sup> See equations 2.1 to 2.4 for recovery, relative resilience, resilience, and resistance traits calculation.

## 2.2.6 Genotyping assay and paternity recovery

Data regarding genomic profiles and paternity recovery from these profiles was produced by Lenz et al. (2020a). A list of 4091 single nucleotide polymorphisms (SNPs) per tree was used for a genomic analysis (GBLUP method). Pedigree data was used for a conventional pedigree analysis (ABLUP method).

## 2.2.7 Individual-tree statistical model

An individual-tree linear mixed model (known as *Animal model*) was fitted using ASReml-R v.4.1 (Butler et al., 2017) using the conventional pedigree-based relationships matrix (ABLUP method). This matrix was computed using the "Ainverse" function from the ASReml-R package. The realized additive genomic relationship matrix (G) was generated using the "A.mat" function from the rrBLUP package (Endelman, 2012), which is the equivalent to the equation described by VanRaden (VanRaden, 2008). Each site was analyzed separately. An individual-tree linear mixed model was fitted per site and per trait and goes as:

$$y = \mu + Z_1 a + Z_2 b + e \quad (2.5)$$

where  $y$  is the phenotype,  $\mu$  is the mean,  $a$  is the random additive genetic effect, where  $a \sim N(0, \sigma^2_a G)$ ,  $b$  is the random block effect, where  $b \sim N(0, \sigma^2_b)$ , and  $e$  is the random residual error term, where  $e \sim N(0, \sigma^2_e)$ .  $Z_1$  and  $Z_2$  are incidence matrices respectively corresponding to  $a$  and  $b$ . For each trait, narrow-sense heritability was calculated as:

$$\hat{h}^2 = \frac{\hat{\sigma}^2_a}{\hat{\sigma}^2_a + \hat{\sigma}^2_e} \quad (2.6)$$

Standard errors of heritability estimates were obtained using the delta method implemented inside the "pin" function of the nadiv R package (Wolak, 2012). EBVs (estimated breeding values) for the ABLUP method and GEBVs (genomic-estimated breeding values) for the GBLUP method, were obtained from the best linear unbiased predictions (BLUPs) of the random additive effect ( $a$ ).

### 2.2.8 Cross-validation, predictive ability, and accuracy

The efficiency of GS models for predictions were evaluated using a cross-validation (CV) approach. The offspring dataset was randomly split into 10 folds containing approximately 10% of the individuals of each family, then containing 10% of the total individuals' pool. For each round of CV, 9 of the 10 folds were used for model training, using the individual tree model at equation 2.5, to predict the breeding values of the remaining fold. This procedure was repeated ten times, for a total of 100 models run for each trait. The predictive ability (PA) was calculated as:

$$PA = r(y^*, y) \quad (2.7)$$

the Pearson correlation coefficient between predicted ( $y^*$ ) and actual ( $y$ ) phenotypes. Predictive accuracy (PACC) was also calculated using different methods. Predictive accuracy based on breeding values was calculated as:

$$PACC_{BV} = r(EBV, BV) \quad (2.8)$$

the correlation, for each trait, between  $EBV$ , the genomic-based or pedigree-based breeding values obtained from cross-validation models using ABLUP and GBLUP methods, and  $BV$ , the reference breeding values, considered as "true", obtained from the individual-tree model at equation 2.5 from the corresponding ABLUP or GBLUP method.  $PACC_{BV}$  values were also compared to PACC values based on heritability values which were calculated as:

$$PACC_{h^2} = PA/\sqrt{\hat{h}^2} \quad (2.9)$$

$\hat{h}^2$  corresponding to the single trait heritability value obtained from equation 2.6. For  $PACC_{h^2}$  resulting from both ABLUP and GBLUP method, we used the  $\hat{h}^2$  estimates resulting from the GBLUP method. Finally, a theoretical accuracy ( $\hat{r}_i$ ) was also calculated, not using the cross-validation method above, but using the individual-tree model (equation 2.5) breeding values. The theoretical accuracy of the breeding value, for each individual and each trait, was calculated as:

$$\hat{r}_i = \sqrt{1 - SE_i^2 / ((1 + F_i) \hat{\sigma}_a^2)} \quad (2.10)$$

where  $SE_i$  corresponds to the standard error of the breeding value of the  $i^{\text{th}}$  individual obtained from equation 2.5 for a specific trait and  $F_i$  is the inbreeding coefficient of the  $i^{\text{th}}$  individual. The value of  $F_i$  was obtained using the G-matrix diagonal elements, which are equal to  $1 + F_i$ . For each trait,  $\hat{r}_i$  values were averaged across all individuals to obtain a single mean  $\hat{r}$  theoretical accuracy value.

## 2.2.9 Phenotypic and genetic correlations between traits

To assess genetic links between drought-related traits and DBH, height, acoustic velocity and wood density, traits were paired one to each other in an identical bivariate model as the univariate one (equation 2.5), as:

$$\begin{bmatrix} y_i \\ y_j \end{bmatrix} = \mu t + Z_1 a(t) + Z_2 b(t) + e \quad (2.11)$$

where  $y_i$  and  $y_j$  correspond to a stacked vector of phenotypic values for traits  $i$  and  $j$ .  $\mu t$  is the mean of each trait.  $a(t)$  is the random additive genetic effect nested within trait, with  $a(t) \sim N(0, G \otimes V_a)$ ,  $b(t)$  is the random block effect within trait, with  $b(t) \sim N(0, I_b \otimes V_b)$  and  $e$  is the residual error, with  $e \sim N(0, I_e \otimes V_e)$ . The  $I_b$  and  $I_e$  matrices are identity matrices. The  $V_a$ ,  $V_b$  and  $V_e$  matrices are  $2 \times 2$  variance-covariance matrices defined by correlations between traits and unique variances for each trait. The genetic correlation between traits was directly obtained from the parameter  $r_a$  of model 2.5, while phenotypic correlation ( $\hat{r}_p$ ) between traits was calculated as:

$$\hat{r}_{p(i,j)} = \frac{\widehat{COV}(i,j)_p}{\sqrt{\hat{\sigma}_{pi}^2 \hat{\sigma}_{pj}^2}} = \frac{\hat{r}_b \sqrt{\hat{\sigma}_{bi}^2 \hat{\sigma}_{bj}^2} + \hat{r}_a \sqrt{\hat{\sigma}_{ai}^2 \hat{\sigma}_{aj}^2} + \hat{r}_e \sqrt{\hat{\sigma}_{ei}^2 \hat{\sigma}_{ej}^2}}{\sqrt{(\hat{\sigma}_{bi}^2 \hat{\sigma}_{ai}^2 \hat{\sigma}_{ei}^2)(\hat{\sigma}_{bj}^2 \hat{\sigma}_{aj}^2 \hat{\sigma}_{ej}^2)}} \quad (2.12)$$

where  $\widehat{COV}(i,j)_p$  is the estimated phenotypic covariance between traits and  $\hat{\sigma}_{pi}^2$ ,  $\hat{\sigma}_{bi}^2$ ,  $\hat{\sigma}_{ai}^2$ , and  $\hat{\sigma}_{ei}^2$  are the estimates of phenotypic, block, additive and residual variance components for trait  $i$  (also for trait  $j$ ). The significance of the genetic correlation was tested with a likelihood-ratio test with one degree of freedom between

the full model (equation 2.11) and a reduced model assuming that  $\hat{r}_a$  is equal to 0. The significance of the phenotypic correlation was tested with a likelihood-ratio test with three degrees of freedom between the full model (equation 2.11) and a reduced model assuming that  $\hat{r}_b$ ,  $\hat{r}_a$  and  $\hat{r}_e$  are all equal to 0.

### 2.2.10 Multi-trait genetic selection schemes and genetic gain

Maximum expected genetic gains for each trait were calculated as the mean of the top 5% estimated breeding values (EBVs). Estimated genetic gain in a context of multi-trait selection was based on a selection index (SI) calculated as:

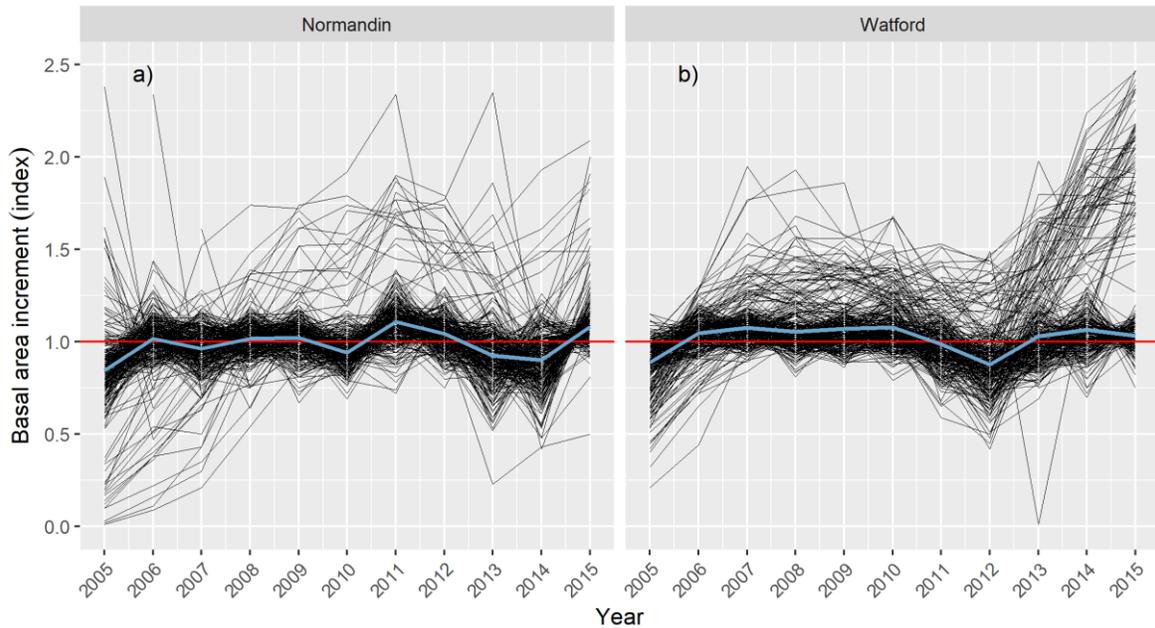
$$SI = w_1 * DBH_{EBV} + w_2 * Height_{EBV} + w_3 * Wood\ density_{EBV} + w_4 * ST300_{EBV} + w_5 * Recovery_{EBV} + w_6 * Relative\ resilience_{EBV} + w_7 * Resilience_{EBV} + w_8 * Resistance_{EBV} \quad (2.13)$$

where  $DBH_{EBV}$ ,  $Height_{EBV}$ ,  $Wood\ density_{EBV}$ ,  $ST300_{EBV}$ ,  $Recovery_{EBV}$ ,  $Relative\ resilience_{EBV}$ ,  $Resilience_{EBV}$  and  $Resistance_{EBV}$  are BLUP EBVs for the corresponding trait and  $w_i$  are the corresponding relative weight given to each trait.  $w_i$  takes a value between 0 and 1 and  $\sum_{i=1}^8 w_i = 1$ . For each SI calculated, the corresponding genetic gain for each trait was calculated as the mean of the EBVs of the top 5% SI. Since Quebec's white spruce genetic improvement program is highly focused on height growth, selection models generally chosen had a greater weight on this trait to respond to the program needs. In the first place, the other selection traits used were DBH, wood density and acoustic velocity since growth and wood quality traits are generally measured in most tests. A total of five multi-trait selection scenarios were generated this way. The first scenario (S1) focused on height only with  $w_2 = 1$  in the SI. The second (S2) and third (S3) selection scenarios respectively integrated resistance and resilience ( $w_i = 0.2$ ) alongside with height ( $w_2 = 0.8$ ). Finally, the fourth and fifth selection scenarios respectively integrated resistance (S4) and resilience (S5), with  $w_i = 0.2$ , but alongside with both height ( $w_2 = 0.6$ ) and wood density ( $w_3 = 0.2$ ). For all scenarios, the SI focused on height ( $w_2$  between 0.6 and 1). These scenarios allow evaluating the impact, especially on height, of gradually integrating drought response as well as wood density in the scenarios. We chose to integrate only resistance and resilience in the calculation to constrain the number of scenarios.

## 2.3 Results

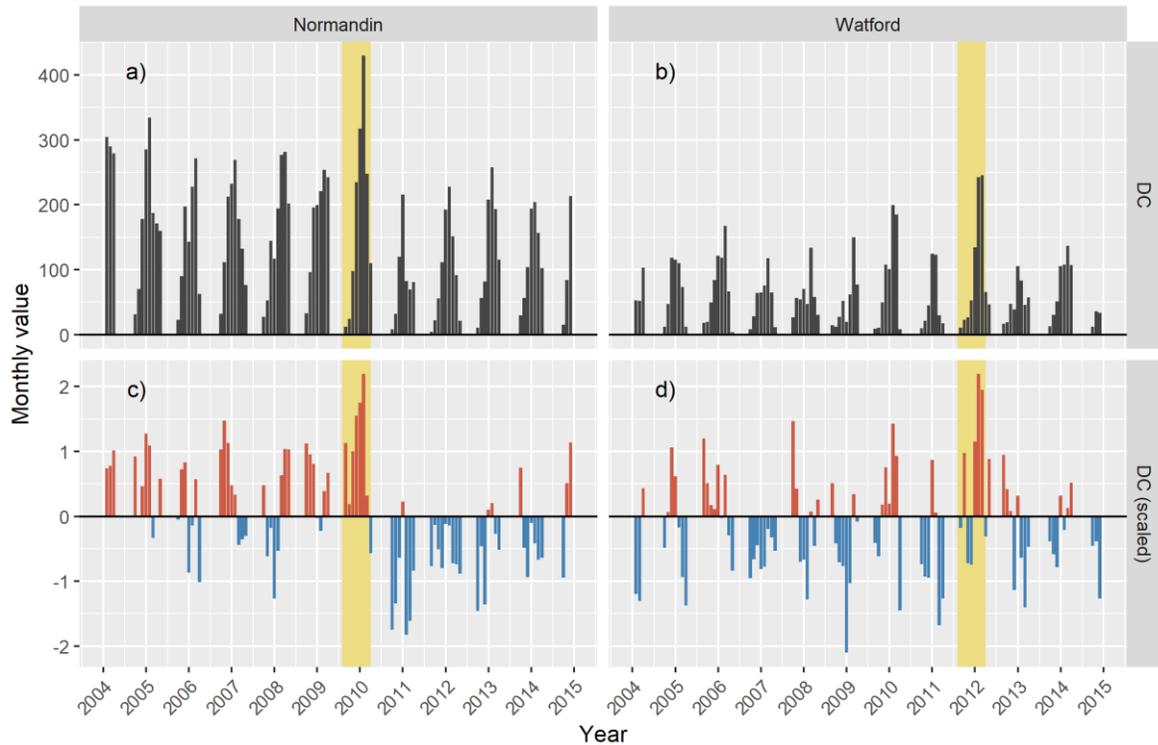
### 2.3.1 Climate-growth relationships

To evaluate the drought-stress response of the trees, simulated climatic data and radial growth were first compared to determine whether dry conditions have taken place. Sites mean detrended growth values are presented in Figure 2.1 for both sites. Raw and scaled DC values for both sites are presented in Figure 2.2.



**Figure 2.1:** Basal area increment (BAI) indices for both Normandin (a) and Watford (b) sites. Mean chronology in blue was generated using the `dplR` package (see Material and methods).

For the Normandin site, 2010 presented higher than usual DC values during the summer. These dry conditions were matching a radial growth slowdown the same year. Therefore, 2010 was the year from which drought response traits were calculated to quantify genetic control in drought stress for this site. On the other hand, growth at the Watford site showed a similar trend in year 2012 with a growth slowdown coupled to dry conditions. Resistance was therefore calculated based on a 2012 stress for that site. However, thinning of the Watford test plantation was conducted after the 2012 growth season. Since we did not want to mix the drought and thinning treatments in the same response traits, we only generated the resistance component, which does not consider the post-drought period that corresponds to the post-thinning period.



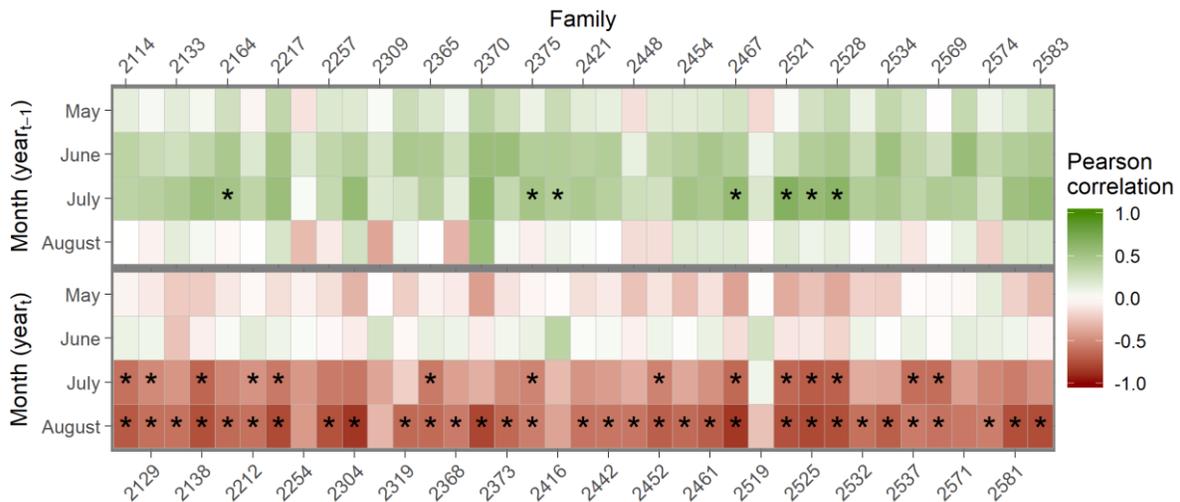
**Figure 2.2:** Drought code (DC) at the Normandin site (a) and at the Watford site (b) and scaled DC at both sites, respectively (c, d). Monthly DC values are covering the period 2004-2015. The position of the year on the x-axis corresponds to the separation between the months of June and July.

To understand the reaction of radial growth to water availability fluctuations and therefore make sure that growth slowdowns observed were indeed due to dry conditions, BAI was correlated to previous and current year's months of May, June, July, and August DC values using a bootstrap approach. These correlations were estimated at the site level and are presented in Table 2.2. The correlations obtained showed, for both sites, no significant effect of any previous year monthly DC values on radial growth. However, in Normandin site, there was a significant negative effect of current months of July and August DC on radial growth, with respective correlation values of -0.55 and -0.73. At Watford, on the other hand, there was a significant negative effect (correlation of -0.62) of current month of July DC value on BAI. To assess the basic genetic differences in growth relationship with drought, bootstrapped correlations between DC and BAI was also obtained at the family level. Correlations between family growth chronologies and site DC for current and previous years are presented in Figure 2.3 for the Normandin site and in Figure 2.4 for the Watford site. The family correlations are in accordance with previously found site correlations. The negative correlations between BAI and current July and August DC values were still significant for a high number of families at the Normandin site and current July at the Watford site. There is an absence of significance or lower correlation values for these months at the family level, for example for families 2309 and 2519 at the Normandin site and several others at the Watford site. This suggests

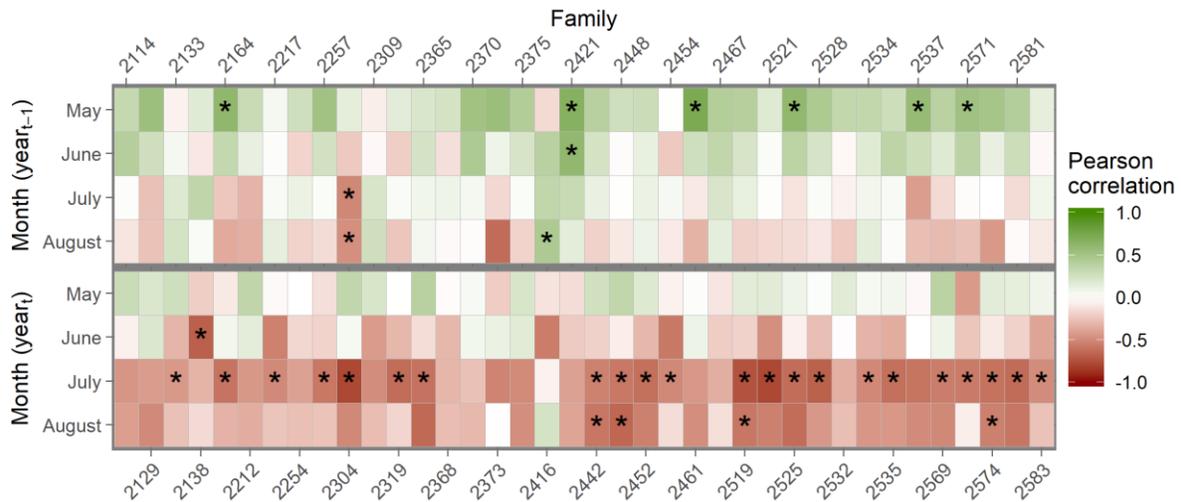
genetic differentiation in radial growth and climate relationship that will be further investigated in statistical models.

**Table 2.2:** Pearson correlation coefficients between mean site basal area increment (BAI) indices and monthly drought code (DC) of preceding and current year for both sites. A confidence interval associated to a 0.05 p-value is shown. Significant correlations ( $P < 0.05$ ) are shown in bold font.

Month	Normandin site		Watford site	
	Correlation	Confidence interval	Correlation	Confidence interval
<b>Previous year</b>				
May	0.20	[-0.51, 0.70]	0.41	[-0.22, 0.81]
June	0.45	[-0.47, 0.85]	0.20	[-0.57, 0.64]
July	0.50	[-0.12, 0.87]	-0.05	[-0.68, 0.74]
August	0.07	[-0.80, 0.72]	-0.12	[-0.81, 0.37]
<b>Current year</b>				
May	-0.17	[-0.70, 0.50]	0.17	[-0.48, 0.63]
June	0.03	[-0.64, 0.62]	-0.18	[-0.78, 0.64]
July	<b>-0.55</b>	<b>[-0.84, -0.03]</b>	<b>-0.62</b>	<b>[-0.81, -0.36]</b>
August	<b>-0.73</b>	<b>[-0.95, -0.29]</b>	-0.49	[-0.93, 0.30]



**Figure 2.3:** Pearson correlations between mean family basal area increment (BAI) indices and monthly drought code (DC) for the site Normandin. Families are presented on x-axis, months on y-axis. The preceding year months appear on the upper half, and the current year months, on the lower half.



**Figure 2.4:** Pearson correlations between mean family basal area increment (BAI) indices and monthly drought code (DC) for the site Watford. Families are presented on x-axis, months on y-axis. The preceding year months appear on the upper half, and the current year months, on the lower half.

## 2.2.2 Heritability estimates

To assess the genetic control of drought response traits, the additive genetic effect component from individual tree models was used to calculate heritability values for each trait. Heritability estimates are presented for both sites in Table 2.3. For the Normandin site, the height, DBH, acoustic velocity and wood density traits all had similar individual narrow-sense heritability values, and so for both ABLUP and GBLUP methods. Heritability values for these traits ranged from  $\hat{h}^2 = 0.41$  for acoustic velocity using the GBLUP method to  $\hat{h}^2 = 0.47$  for height also using the GBLUP method (the most heritable trait using this method). Earlywood density and latewood density heritability estimates were very different. Earlywood density was the most heritable trait using the ABLUP method ( $\hat{h}^2$  of 0.50, and 0.44 using GBLUP). Latewood density was the least heritable trait using both methods for the Normandin site ( $\hat{h}^2$  of 0.13 and 0.16 for ABLUP and GBLUP methods, respectively). Earlywood area ( $\hat{h}^2$  of 0.36 for both ABLUP and GBLUP) and latewood area ( $\hat{h}^2$  of 0.34 and 0.44 for ABLUP and GBLUP methods, respectively) were similar and just slightly less heritable than height, DBH, acoustic velocity and wood density. Drought response traits, on the other hand, were generally less heritable than the other traits analyzed. Recovery and relative resilience both showed a  $\hat{h}^2$  of 0.28 using the ABLUP method, while the GBLUP method heritability estimates decreased to 0.21 and 0.22, respectively. Resilience was slightly less heritable than the previous two traits ( $\hat{h}^2$  of 0.24 and 0.20 for ABLUP and GBLUP, respectively). Resistance was the least heritable of the drought response traits ( $\hat{h}^2$  of 0.14 and 0.16 for ABLUP and GBLUP, respectively) and the second less heritable after latewood density. For the Watford site, density traits, consisting of wood density ( $\hat{h}^2$  of 0.50 and 0.41 for ABLUP and GBLUP respectively), earlywood density ( $\hat{h}^2$  of 0.49 and 0.41 for ABLUP and GBLUP, respectively) and latewood density ( $\hat{h}^2$  of 0.33 and 0.41 for ABLUP and GBLUP,

respectively) were generally more heritable than radial growth traits, consisting of DBH ( $\hat{h}^2$  of 0.31 and 0.32 for ABLUP and GBLUP, respectively), earlywood area ( $\hat{h}^2$  of 0.25 and 0.27 for ABLUP and GBLUP, respectively) and latewood area ( $\hat{h}^2$  of 0.31 and 0.34 for ABLUP and GBLUP, respectively). Acoustic velocity was the most heritable trait for the Watford site ( $\hat{h}^2$  of 0.64 and 0.60 for ABLUP and GBLUP, respectively). Height showed a  $\hat{h}^2$  of 0.45 and 0.46 for ABLUP and GBLUP, respectively. Resistance, the only drought response trait calculated at the Watford site because of the fall 2012 thinning of the test plantation, was the least heritable trait at this site ( $\hat{h}^2$  of 0.22 and 0.26 for ABLUP and GBLUP, respectively). There was no pattern in the differences of heritability estimates between the ABLUP and GBLUP methods. However, standard errors around the estimates were always equal to or lower when using the GBLUP method.

**Table 2.3:** Individual narrow-sense heritability estimates<sup>a</sup> ( $\hat{h}^2$ ) for each trait for both Normandin and Watford sites for the ABLUP and GBLUP models<sup>b</sup>. Standard error around the heritability is shown in parentheses. Significance level<sup>c</sup> shown corresponds to that of the additive variance component ( $\hat{\sigma}^2_a$ ).

Trait	Normandin site		Watford site	
	ABLUP	GBLUP	ABLUP	GBLUP
Recovery	0.28 (0.12)***	0.21 (0.10)**		
Relative resilience	0.28 (0.12)***	0.22 (0.10)***		
Resilience	0.24 (0.11)**	0.20 (0.10)**		
Resistance	0.14 (0.10)*	0.16 (0.10)*	0.22 (0.11)**	0.26 (0.11)**
Height	0.44 (0.14)***	0.47 (0.12)***	0.45 (0.13)***	0.46 (0.12)***
DBH	0.43 (0.14)***	0.45 (0.12)***	0.31 (0.13)**	0.32 (0.12)***
Acoustic velocity	0.46 (0.14)***	0.41 (0.12)***	0.64 (0.14)***	0.60 (0.12)***
Wood density	0.44 (0.14)***	0.42 (0.12)***	0.50 (0.14)***	0.41 (0.12)***
EW density	0.50 (0.14)***	0.44 (0.12)***	0.49 (0.14)***	0.41 (0.12)***
LW density	0.13 (0.10)	0.16 (0.10)*	0.33 (0.13)**	0.41 (0.12)***
EW area	0.36 (0.14)**	0.36 (0.12)***	0.25 (0.12)**	0.27 (0.11)***
LW area	0.34 (0.13)***	0.44 (0.13)***	0.31 (0.12)***	0.34 (0.11)***

<sup>a</sup> Narrow-sense heritability was calculated from equation 2.6

<sup>b</sup> The model fitted is described in equation 2.5

<sup>c</sup> Level of statistical significance: \*  $P < 0.05$  | \*\*  $P < 0.01$  | \*\*\*  $P < 0.001$

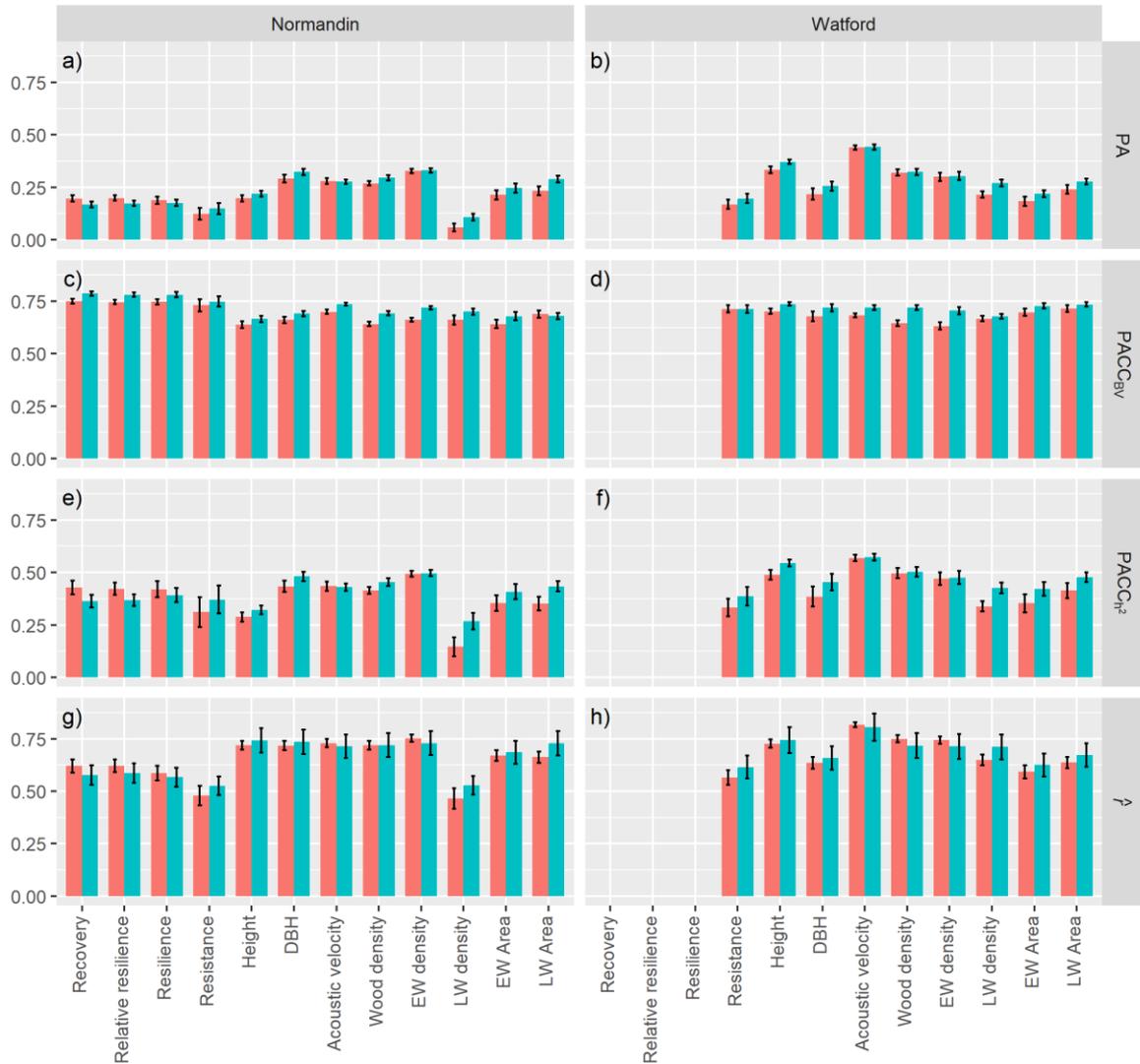
<sup>d</sup> See table 2.1 for a full description of the traits

### 2.3.3 Predictive ability and accuracy

Predictive ability ( $PA$ ), predictive accuracy based on breeding values ( $PACC_{BV}$ ), predictive accuracy based on heritability values ( $PACC_{h^2}$ ) and theoretical accuracy ( $\hat{r}$ ) of the estimated breeding values for each trait were evaluated. We did so for both pedigree-based (ABLUP) and genomic-based (GBLUP) methods using a cross-validation approach. These values are presented in Figure 2.5. For the Normandin site,  $PA$  values obtained for conventional traits DBH, acoustic velocity and wood density, as well as for earlywood density were generally higher ( $PA$  from 0.22 to 0.33 using GBLUP) than for the four drought response traits ( $PA$  of 0.15 to 0.18 using

GBLUP). Earlywood and latewood area traits were somewhere in between the two last categories of traits, with  $PA$  values of 0.25 and 0.29 (GBLUP). Height had slightly lower  $PA$  values than other conventional traits (0.22 for GBLUP) while latewood density had the lowest values (0.11 with GBLUP).  $PACC_{h^2}$  values were higher than  $PA$  values, but the same differences observed between traits for  $PA$  values was also observed for  $PACC_{h^2}$  values. DBH, acoustic velocity, wood density and earlywood density traits still had the highest values ( $PACC_{h^2}$  values ranging from 0.43 to 0.50 for GBLUP). Latewood density still had the lowest values ( $PACC_{h^2}$  of 0.27 for GBLUP). Drought response traits had, on the other hand, had  $PACC_{h^2}$  values closer to DBH, acoustic velocity and wood density (0.36 to 0.36 for GBLUP) than what was observed for  $PA$ . This was due to the lower heritability estimates for these traits (see the table 2.6 for heritability values and equation 2.9 for  $PACC_{h^2}$  calculation). Earlywood and latewood area traits had  $PACC_{h^2}$  values similar to those obtained for drought response traits. ABLUP and GBLUP methods showed similar pattern between traits for both  $PA$  and  $PACC_{h^2}$ . Still, for both  $PA$  and  $PACC_{h^2}$ , the GBLUP method resulted in slightly higher values for all traits except recovery, relative resilience, and resilience. Theoretical accuracy ( $\hat{r}$ ) values showed a pattern similar to the one obtained with  $PA$  and  $PACC_{h^2}$ . Drought response traits showed lower theoretical accuracies than conventional traits. For the Watford site, on the other hand, there was slightly less variation among traits. Acoustic velocity showed the highest  $PA$  values (0.44 for the GBLUP method), followed by height (0.37).  $PA$  values for DBH were lower at the Watford site (0.26 for GBLUP) than at the Normandin site.  $PA$  values obtained for the resistance trait were the lowest (0.20 for GBLUP) while those of other traits varied between 0.22 to 0.32 (GBLUP).  $PACC_{h^2}$  values were higher at the Watford site than the Normandin site for all traits except for trait DBH ( $PACC_{h^2}$  of 0.45 for GBLUP) with the GBLUP method. The pattern of between-traits differences for  $PACC_{h^2}$  at the Watford site was the same as it was for  $PA$ .  $PACC_{h^2}$  values obtained with the GBLUP method ranged between 0.39 for the resistance trait and 0.57 for acoustic velocity. ABLUP and GBLUP methods also showed a similar pattern among traits for both  $PA$  and  $PACC_{h^2}$  on the Watford site. For both sites,  $PACC_{BV}$  values were higher than those obtained using the other three accuracy indicators for drought response traits. These values were systematically more accurate for drought response traits than for other traits, ranging from 0.75 to 0.79, using the GBLUP method at the Normandin site. At this latter site, the resistance trait showed a  $PACC_{BV}$  value of 0.71 using the GBLUP method, which was similar to the other traits studied at this site. Finally, there was no consistent difference between the patterns observed from using the ABLUP and GBLUP methods regarding the four accuracy estimates calculated. Only  $PACC_{BV}$  showed higher accuracies using GBLUP methods for all traits and for both sites.

ABLUP GBLUP



**Figure 2.5:** Predictive ability ( $PA$ ), predictive accuracy based on breeding values ( $PACC_{BV}$ ), predictive accuracy standardized by heritability estimates ( $PACC_{h^2}$ ) and theoretical accuracy ( $\hat{r}$ ) for each trait measured at site Normandin (respectively a), c), e) and g)) and site Watford (respectively b), d), f) and h)). Error bars on the histograms represent standard errors. See section 2.2.8 “Cross-validation, predictive ability and accuracy” for calculation methods.

### 2.3.4 Correlations between drought response traits and conventional traits

To assess the relationship between drought response traits and conventional traits before considering multi-trait selection scenarios, phenotypic and genetic correlations between these traits were investigated. Since correlations between the traits used as conventional traits have already been studied for white spruce (Lenz et al., 2013), the complete correlation tables are presented in the appendix section (Annex 4 for Normandin and Annex 5 for Watford). The one presented in this section summarizes the genetic and phenotypic correlations between drought response and conventional traits (Table 2.4). Only two significant genetic correlations were detected at the Normandin site. Hence, latewood area showed negative correlations with resilience (-0.57) and resistance (-0.68). However, the number of significant phenotypic correlations was larger than that of genetic correlations. Height had negative phenotypic correlations with recovery (-0.13) and relative resilience (0.14) and had a marginally positive correlation with resistance (0.03). Note that even though the reduced models resulted in significant correlations for some traits with height, the standard errors were still high for these estimates. DBH had a positive phenotypic correlation with recovery (0.16) and a negative one with resistance (-0.29). Wood density showed a negative phenotypic correlation with recovery (-0.13). Finally, earlywood and latewood area showed negative phenotypic correlations with resistance (-0.20 and -0.15, respectively). At the Watford site, height showed a significant positive genetic correlation with resistance (0.58). Traits with a significant phenotypic correlation with resistance were height (0.48), DBH (0.48), earlywood area (0.41) and latewood area (0.32). Three of the last four phenotypic correlations (DBH, earlywood area and latewood area) were in the opposite direction of the phenotypic correlations with the trait resistance as recorded at the Normandin site, where they were negative. This is suggestive of different physiological processes taking place between the two test sites (see Discussion).

**Table 2.4:** Correlations between drought response and conventional traits<sup>a</sup> using the GBLUP model<sup>b</sup>. Results of the Normandin site are presented as the upper half of the table (a) and those of the Watford site as the lower half (b). For each site, genetic correlations are above the center line and phenotypic correlations below it. Standard errors are shown in parentheses along with significance level by asterisks<sup>c</sup>.

<b>a) Normandin</b>								
Trait	Height	DBH	Acoustic velocity	Wood density	EW density	LW density	EW area	LW area
Recovery	0.39 (0.25)	0.23 (0.27)	-0.17 (0.29)	-0.30 (0.27)	-0.22 (0.27)	0.38 (0.39)	0.17 (0.31)	-0.16 (0.32)
Relative resilience	0.43 (0.24)	0.19 (0.28)	-0.14 (0.29)	-0.36 (0.26)	-0.27 (0.26)	0.30 (0.39)	0.14 (0.30)	-0.21 (0.31)
Resilience	0.34 (0.27)	-0.14 (0.30)	-0.08 (0.30)	-0.42 (0.26)	-0.31 (0.27)	-0.07 (0.40)	-0.13 (0.33)	-0.57* (0.28)
Resistance	0.02 (0.33)	-0.50 (0.27)	0.08 (0.33)	-0.32 (0.32)	-0.21 (0.31)	-0.56 (0.39)	-0.48 (0.31)	-0.68** (0.22)
Recovery	-0.13** (0.20)	0.16** (0.06)	-0.20 (0.14)	-0.13* (0.08)	-0.08 (0.08)	0.05 (0.07)	0.13* (0.07)	0.01 (0.08)
Relative resilience	-0.14** (0.19)	0.12 (0.06)	-0.21 (0.14)	-0.12 (0.08)	-0.07 (0.08)	0.05 (0.07)	0.09 (0.07)	-0.02 (0.08)
Resilience	-0.09 (0.18)	-0.08 (0.07)	-0.12 (0.13)	-0.13 (0.07)	-0.11 (0.08)	0.00 (0.07)	-0.01 (0.07)	-0.10 (0.08)
Resistance	0.03* (0.18)	-0.29*** (0.06)	0.08 (0.12)	-0.01 (0.06)	-0.02 (0.06)	-0.02 (0.06)	-0.20** (0.06)	-0.15*** (0.09)
<b>b) Watford</b>								
Traits	Height	DBH	Acoustic velocity	Wood density	EW density	LW density	EW area	LW area
Resistance	0.58** (0.19)	0.47 (0.24)	0.07 (0.25)	0.20 (0.26)	0.26 (0.26)	0.15 (0.29)	0.41 (0.27)	0.36 (0.26)
Resistance	0.48*** (0.05)	0.48*** (0.05)	0.12 (0.07)	-0.04 (0.07)	-0.02 (0.07)	0.10 (0.07)	0.41*** (0.05)	0.32*** (0.06)

<sup>a</sup> See table 2.1 for a full description of the traits

<sup>b</sup> The model fitted for each combination of traits is described in equation 2.11

<sup>c</sup> Level of statistical significance: \*  $P < 0.05$  | \*\*  $P < 0.01$  | \*\*\*  $P < 0.001$

### 2.3.5 Genetic gain and selection schemes

To investigate the effect of selecting for conventional traits on drought resilience traits and integrating those in selection scenarios, maximum genetic gain for individual traits were estimated as well as for several multi-trait selection scenarios. They are presented in Table 2.5. Of the conventional traits (DBH, height, wood density and acoustic velocity) at the Normandin site, the higher potential gain was for DBH (19.28% with GBLUP method) followed by height (12.8%), acoustic velocity (11.2%) and wood density (7.4%). Because its mean is close to zero (see Table 2.1), relative resilience showed a higher potential genetic gain at 133.3%. The other drought response traits maximum genetic gains in decreasing order were resilience (16.5%), recovery (12.2%) and

resistance (7.4%). Conventional traits showed no apparent pattern of difference in maximum genetic gains between the ABLUP and GBLUP methods and for drought response traits, only the resistance trait showed lower maximum genetic gains using ABLUP. From all the scenarios generated, scenarios S4 and S5, which integrate wood density, were the only ones showing a positive genetic gain for every trait while generating a near maximal gain for height, and so for both ABLUP and GBLUP. Scenario S5 (selecting for height at 0.6, wood density at 0.2 and resilience at 0.2) resulted in superior genetic gains for traits DBH, recovery and resilience for both ABLUP and GBLUP compared to scenario S4. This latter scenario includes resistance instead of resilience. For the Watford site, wood density still had the lowest maximal genetic gain (7.5% using GBLUP). Gains for DBH and height were very similar (10.0%) and acoustic velocity had the highest maximum gain of the conventional traits (13.9%). Resistance had the highest maximum genetic gain with 14.7% using GBLUP. Acoustic velocity had the highest maximum gain (14.0%) using ABLUP. Positive genetic gains were also observed for all traits on the Watford site when using S4. Compared to S1, which only focuses on height, S4 showed a little decrease in gain for DBH and height, but it resulted in a considerable gain for resistance, especially using the GBLUP method.

**Table 2.5:** Expected genetic gains when selecting the 5% superior individuals for five different selection indices (SI) scenarios based on individual breeding values (BVs) for the Normandin (a) and Watford (b) sites. Selection traits are (1) DBH, (2) height, (3) wood density, (4) acoustic velocity, (5) recovery, (6) resistance, (7) resilience and (8) relative resilience. Genetic gain values are expressed as a percentage of the mean of the trait.

<b>a) Normandin site</b>								
Selection index (SI)	DBH (%)	Height (%)	Wood density (%)	Acoustic velocity (%)	Recovery (%)	Relative resilience (%)	Resilience (%)	Resistance (%)
<b>ABLUP</b>								
Maximum genetic gain	19.2	12.5	7.8	11.8	16.0	168.5	19.8	6.7
S1 ( $w_2 = 1$ )	6.1	12.5	-0.5	2.7	1.6	15.8	1.8	0.4
S2 ( $w_2 = 0.8, w_8 = 0.2$ )	6.5	12.3	-0.6	2.4	1.3	14.1	2.8	1.4
S3 ( $w_2 = 0.8, w_7 = 0.2$ )	6.8	12.0	-0.7	1.0	4.3	44.0	5.8	1.7
S4 ( $w_2 = 0.6, w_3 = 0.2, w_8 = 0.2$ )	4.9	12.2	0.6	3.2	1.6	17.0	3.5	1.7
S5 ( $w_2 = 0.6, w_3 = 0.2, w_7 = 0.2$ )	6.4	11.9	0.7	2.8	3.8	38.9	5.5	1.7
<b>GBLUP</b>								
Maximum genetic gain	19.3	12.8	7.4	11.2	12.2	133.3	16.5	7.4
S1 ( $w_2 = 1$ )	9.1	12.8	-0.9	-0.2	1.4	11.3	-0.3	-1.1
S2 ( $w_2 = 0.8, w_8 = 0.2$ )	7.2	12.5	-1.0	0.8	1.1	15.1	2.3	1.0
S3 ( $w_2 = 0.8, w_7 = 0.2$ )	7.7	12.4	-1.0	0.6	2.3	24	3.3	1.1
S4 ( $w_2 = 0.6, w_3 = 0.2, w_8 = 0.2$ )	5.8	12.2	1.9	1.9	1.0	10.8	1.1	0.3
S5 ( $w_2 = 0.6, w_3 = 0.2, w_7 = 0.2$ )	7.0	12.2	1.4	1.7	2.2	23.4	2.5	0.5
<b>b) Watford site</b>								
Selection index (SI)	DBH (%)	Height (%)	Wood Density (%)	Acoustic velocity (%)	Recovery (%)	Relative resilience (%)	Resilience (%)	Resistance (%)
<b>ABLUP</b>								
Maximum genetic gain	8.6	8.5	8.7	14.0				12.7
S1 ( $w_2 = 1$ )	6.7	8.5	-0.3	1.1				3.0
S2 ( $w_2 = 0.8, w_8 = 0.2$ )	7.0	7.7	-1.2	1.4				8.3
S4 ( $w_2 = 0.6, w_3 = 0.2, w_8 = 0.2$ )	5.0	7.4	2.4	3.9				7.4
<b>GBLUP</b>								
Maximum genetic gain	10.0	10.0	7.5	13.9				14.7
S1 ( $w_2 = 1$ )	7.9	10.0	0.1	1.9				3.8
S2 ( $w_2 = 0.8, w_8 = 0.2$ )	8.0	9.4	-0.1	1.2				9.2
S4 ( $w_2 = 0.6, w_3 = 0.2, w_8 = 0.2$ )	7.2	8.7	0.1	1.5				10.8

<sup>a</sup> The model fitted for each trait to calculate breeding values is described in equation 2.5

<sup>b</sup> Index selection formula is presented in equation 2.13

<sup>c</sup> See table 2.1 for a full description of the traits

## 2.4 Discussion

### 2.4.1 Correlations between radial growth and drought indices

Both test sites were limited by the current summer water availability. This is in accordance with previous studies using a similar bootstrapped correlation approach between water availability index and radial growth (Chen et al., 2017; Depardieu et al., 2020) for white spruce. Normandin's heatmap (Figure 2.3) showed several negative and significant correlations between families BAI and monthly DC at months of July and August of the current year. These correlations at the family level are also observed at the site level and suggest that water availability is a limiting factor to radial growth for these months at this site. While water availability is driving the current year's radial growth at this site, the 2010 growth slowdown alongside the maximum DC values for this year indicates that a sizable drought stress occurred in 2010 at the Normandin site. On the other hand, some positive and significant correlations were observed between previous year month of July DC and family-level BAI. While the previous year results are not a trend for most of the families as well as at the site level, they are quite counter-intuitive considering that dry conditions are known to negatively affect the next year's radial growth (Babst et al., 2012), also known as a carry-over effect. This way, one should expect negative correlations between BAI and current, but also previous year monthly DC values, as found for a white spruce provenance/progeny test (Depardieu et al., 2020). Positive correlations would reflect the opposite effect; an increase of radial growth the year following dry conditions.

These surprising results may be caused by the use of a spline with a frequency response ( $f$ ) of 0.7. Many studies have used a stiffer  $f = 0.5$  splines to remove age effect in tree ring series (Housset et al., 2016; Chen et al., 2017; Harvey et al., 2019). However, this last value seems to better comply with older material. Indeed, the young trees used here showed an important age trend that. After visual inspection of several detrending methods, the trend was more efficiently captured by a smoother spline ( $f = 0.7$ ) than the stiffer, often used in other studies. This method may have the disadvantage of generating higher index values around a year of growth slowdown compared to a stiffer spline that may allow multi-year trends from the increased stiffness. Then, the positive correlation between BAI and previous year DC might be caused by the use of a smoother spline than other studies may have used. On the other hand, at the Watford site, significant correlations between BAI and DC were observed for the current month of July, but not August. These results suggest that water availability was not as a general limiting factor as it was at the Normandin site. However, the minimum BAI index value in 2012 was coupled with a maximum value for DC for several months, suggesting that individuals at Watford should also have suffered a drought stress, water availability being a limiting factor in 2012. Overall, these partially conflicting results indicate that the detected drought events occurring on different years between sites were not the same. Also, coupled with site-specific characteristics and/or developmental stage of the material, a physiologically different response might have been observed between sites.

### 2.4.2 Heritability estimates

As expected, following the results of Depardieu et al. (2020) from the study of a provenance/progeny test of white spruce, we found a significant genetic control in radial growth response to drought. Using the GBLUP method, the heritability estimates obtained here were marginally lower for recovery, relative resilience, and resilience traits, which had respective heritability values of 0.21, 0.22 and 0.20 at the Normandin site, compared to conventional traits related to cumulative growth and wood traits. These estimates were quite higher using the ABLUP method. However, drought response traits showed heritability values lower than those for most of the other traits studied for both GBLUP and ABLUP methods. This difference was larger at the Normandin site, where heritability values were around 0.20 for GBLUP method and reached higher for three of the four components of drought response with ABLUP. Higher heritabilities are often obtained using the ABLUP method (Beaulieu et al., 2020) because of the less-biased estimation of relatedness between individuals with the GBLUP approach, including taking into account Mendelian sampling (de Almeida Filho et al., 2019). Indeed, for both sites and most traits, the use of GBLUP lead to a better accuracy in heritability estimates than those derived from ABLUP, with standard errors equal or lower than those obtained with the ABLUP method.

The heritability estimates obtained in this study were higher for height, wood density, acoustic velocity and DBH than those reported by Lenz et al. (2020a). These authors relied on the complete polycross test replicated on both the Normandin and Watford sites, but also on a third site, Valcartier (N46°58'30", W 71°28'11"), which was not characterized by a drought episode thus not included in the present study. Their model including the site effect showed lower heritability values across all three sites. However, the single-site analysis conducted in this study, because of different drought episodes observed between sites, forced the use of approximately three times fewer trees. This may have decreased the accuracy of ABLUP and GBLUP models. The slightly lower heritability estimates of drought response traits compared to conventional growth and wood traits were expected considering the narrow periods of drought episodes used for their calculations. On the other hand, conventional traits (height, DBH, wood density and acoustic velocity) consist of a cumulative effect over many years. Of these, the resistance component was the least heritable growth response trait to drought at the Normandin site where the four components of growth response could be evaluated (see Table 2.3). This result conforms with the observations of Depardieu et al. (2020) where the resistance component was also the least heritable among the four growth response traits to drought in a provenance/progeny test relying on open-pollinated families.

### 2.4.3 Accuracy of models

The predictive ability and accuracy were generally lower for the drought response traits than for the conventional ones. These results were expected considering the slightly lower genetic control observed for drought response traits. However, Lenz et al. (2020a) reported slightly higher  $PA$  and  $PACC_{h^2}$  values for conventional traits using the same white spruce polycross test with all its three sites. Using a multi-site analysis combining data from both

the Normandin and Watford sites, but also from a third site, these authors have found  $PA$  values ranging from 0.28 to 0.45 for height, DBH, acoustic velocity and wood density, and  $PACC_{h^2}$  values ranging from 0.61 to 0.70, estimates obtained with the GBLUP method. In comparison with the same method, we obtained a maximum  $PA$  value of 0.32 (for DBH) and a maximum  $PACC_{h^2}$  value of 0.48 (for DBH) at the Normandin site. While the Watford site showed higher maximum values, these values still did not reach those found by Lenz et al. (2020a). It is thus likely that the reduced number of trees used in our study, 281 at the Normandin site and 279 at the Watford site, compared to their 892 trees for the combined-site analysis, might explain the slightly lower accuracies found in the present study. As discussed below, we chose not to include a "site" effect due to the different nature of the drought events at both sites and therefore use an analysis separating the sites. By inclusion of a site effect in their statistical models (Lenz et al., 2020a), their models also differed from ours by the fixed block effect while in our analyses, it was considered as random.

Theoretical accuracies ( $\hat{r}$ ), showed a similar trend to  $PA$  and  $PACC_{h^2}$  values. The theoretical accuracy is completely independent of the cross-validation approach and is rather based on breeding values and their standard errors from the individual-tree statistical model (equation 2.5). While  $\hat{r}$  values were generally higher than those from both  $PA$  and  $PACC_{h^2}$ , a slight decrease in accuracy was also observed for drought response traits compared to conventional ones. For the Normandin site,  $\hat{r}$  values were similar between the trait height and the three other conventional traits (DBH, wood density and acoustic velocity). They were lower for height using  $PA$  and  $PACC_{h^2}$  accuracy estimators. Finally,  $PACC_{BV}$  values were largely higher than the three previous accuracy estimators for both sites.  $PACC_{BV}$  is not based on  $PA$  values, as it is for  $PACC_{h^2}$ , but it is rather the correlation between the breeding values obtained with the cross-validation models and the "true" breeding values obtained from the models at equation 2.5. This accuracy estimator showed a constant trend for the GBLUP method, with slightly higher accuracy values for all traits on both sites. However, we found a contradicting pattern with this accuracy estimator such that a higher accuracy was obtained for drought response traits as well as low variation among all traits, which was not the case for all other three accuracy estimators. Since  $PA$ ,  $PACC_{h^2}$  and  $\hat{r}$  values showed similar patterns while using both cross-validation and theoretical approaches, we therefore concluded that the use of  $PACC_{BV}$  may not have been appropriate for our experiment since it largely overestimated the accuracy of GS models for drought response traits compared to conventional traits.

The use of the GBLUP method instead of the ABLUP did not cause a uniform improvement in accuracy regarding  $PA$ ,  $PACC_{h^2}$  and  $\hat{r}$ . ABLUP and GBLUP resulted in very similar accuracy values for all traits. While the use of GBLUP resulted in constantly higher values of accuracy as estimated by  $PACC_{BV}$ , we previously discussed above about its overestimation of the accuracy of models predicting drought response traits and should not raise conclusions based on these accuracy estimates.

#### 2.4.4 Correlations between drought response traits and conventional traits

The negative correlation observed between the trait resistance and DBH at the Normandin site was expected and is in accordance with the explanation that lower lumen diameter. This results from lower cell expansion and lower xylem expansion (Bowyer et al., 2005), inhibits greater cavitation resistance following drought events (Tyree and Zimmermann, 2002). The low and non-significant effects of wood density on drought response traits at both sites are also quite surprising given the reported positive effect it has on drought resistance (Rosner et al., 2014). Also, the opposite correlations found from one site to another indicate the complexity of studying different drought episodes differing in time and space. Indeed, Lloret et al. (2011) suggested that the fluctuations in drought responses may be more closely related to the intensity of drought episodes than genetic variation between individuals. It therefore raises the need to evaluate site-specific characteristics while studying growth response to drought (Griesbauer et al., 2021). Seedlings are reported to be more vulnerable to drought (Domec et al., 2004), and this vulnerability tends to decrease with the development of the root system. While our study covered two drought events that differed only by two years in stand development, this period might have been long enough to allow for the closure of the forest cover at the Watford plantation. This period may have allowed trees from the site Watford to develop their root system, though stand density might have increased the impacts of the drought due to higher competition effects at this site (Clark et al., 2016; Bottero et al., 2017; Gleason et al., 2017). The experimental design used in this study did not allow us to test if these factors could impact the growth response to drought, but it is likely that many factors are interacting with the natural resistance to drought including the age of the trees and the site-specific conditions.

Also, because the drought episodes were different between sites, in part because of their occurrence in different years as previously discussed, we could not consider including a general site effect in our models to test for genotype x environment (GxE) effects. Thus, only single-site analyses could be conducted. In doing so and because not all drought response traits could be evaluated for the two sites because of thinning of the plantation at the Watford site in the fall of 2012 following the drought event affecting this site, we could only estimate GxE effects on the resistance component of drought response by mean of a non-parametric Spearman correlation performed on family ranks between the two sites. The correlation obtained (0.10) was low and not significant, indicating a different growth response of families for the resistance component between the two sites and the two drought events. While this preliminary result may not be encouraging for tree breeders, the full testing of GxE effects for growth response to drought would ideally require the testing of all four growth response traits using more sites afflicted by same and different drought episodes at different ages. This is especially true given that the GxE estimate provided here was for the resistance component of drought response, which was the least heritable response trait compared to the three others at the Normandin site (Table 2.3). It is in agreement with previous heritability estimates based on open-pollinated families (Depardieu et al., 2020). This result is also in

line with the general observation that growth traits are usually more affected than wood traits by GxE effects in white spruce (Beaulieu et al., 2014).

In addition to conventional improvement traits (height, DBH, acoustic velocity and wood density), this study also considered earlywood and latewood differentiation in wood density and basal area components. The objective was to assess the potential of including separate earlywood and latewood components in selection schemes for a better improvement of drought response in radial growth. However, earlywood and latewood components were less correlated with drought response traits compared to their cumulative equivalents (DBH and wood density). For example, phenotypic correlations at the site Normandin between resistance and EW area (-0.20) and LW area (-0.15) were both lower than for DBH (-0.29). The same pattern was observed for the trait recovery with a larger phenotypic correlation with DBH than with EW and LW basal area. While these correlations were the opposite for the trait resistance at the site Watford (respectively 0.41 and 0.32 for EW and LW basal area), they were still smaller with DBH. These results suggest that the integration of earlywood and latewood basal area components might not be useful compared to the use of conventional traits to explain the variation observed in drought response traits. In addition, earlywood and latewood density traits showed no significant phenotypic nor genetic correlations with any of these traits and were generally similar, while wood density only showed a significant phenotypic correlation with the trait recovery at the Normandin site (-0.13). These results also suggest that earlywood and latewood components might not be useful for consideration in selection scenarios given that they also require additional measuring efforts compared to not discriminating between them.

#### 2.4.5 Genetic gain and multi-trait selection scenarios

The high estimate of genetic gain obtained for the trait relative resilience was probably caused by its mean largely closer to 0 than for the other traits, even than for the other resilience components, which were closer to 1 than 0. While it might be interesting to look at the potential genetic gain for this trait in multi-trait selection scenarios, from a practical perspective, it might not be very useful to consider it in a breeding program given the complexity of its calculation compared to the three other resilience components. Indeed, while some studies have integrated relative resilience in their analysis (Gazol et al., 2018; Isaac-Renton et al., 2018; Depardieu et al., 2020), others have only considered resistance, recovery and resilience components (Ding et al., 2017; Kohler et al., 2019).

One of the limitations of this study is that the main site of interest, i.e., Normandin, for which we could calculate all the resilience components, has not suffered an extreme growth reduction in 2010. Of the several possible causes for this, the young age of the material might have caused its limited growth reduction. Indeed, instead of observing a downfall in the annual BAI curve in 2010, we only observed a plateau followed by a growth recovery, therefore indicating a reduction of the impact of the drought episode on resistance and recovery values. It seems

like the trees at the Normandin site, during the drought episode, were still in an increasing annual BAI status, while those at site Watford had reached a plateau when the drought stress occurred. Again, this emphasizes that droughts might affect sites differentially from year to year and even within the same growing season, and that non-genetic variation related to physiology and age of the tested material might not facilitate the detection of genetic variation. These differences may thus have affected the estimations of genetic gain. A more serious growth decline during a drought period, as observed in an older white spruce provenance/progeny test by Depardieu et al. (2020), might increase differences due to genetic variation among individuals and therefore, affect the ability to select favourable genotypes. While this study did not aim at specifically quantifying the phenotypic response of growth to drought, this limitation raises the need to be careful while using the resilience components with young material that is still fluctuating in radial growth.

Regarding the selection scenarios, a scenario integrating both wood density and a resilience component along with height seemed to result in the best improvement overall for the drought events analyzed. While we found a negative phenotypic correlation between diameter growth (DBH) and resistance for the Normandin site, height growth was poorly correlated with resistance for this site and positively correlated with it at the Watford site. This pattern allows selecting for height, usually the priority trait for improvement of white spruce, while only slightly affecting drought resistance (at Normandin) or even improving it (at Watford). The negative correlation between wood density and both radial and height growth has been well documented for this species (Lenz et al., 2013) and it is the result of increased tracheid diameter and length compared to its wall thickness (Bowyer et al., 2005). These relationships have also been observed in the present study (see Annex 4 and Annex 5 provided at the end of this thesis). Therefore, the scenario S1 considering only tree height, showed a reduction of wood density at the Normandin site and a small increase but quasi-null at the Watford site. The integration of either resistance or resilience to drought along with height showed an improvement for drought response, but no effect or even a negative impact on the wood density gain. The best multi-trait scenario of improvement was therefore to integrate either resistance or resilience and wood density with tree height. The genetic gain obtained for wood density was still modest for scenarios S4 and S5, but quite in line with expectations for a weight of 0.6 on tree height. All drought response traits had a positive gain with these scenarios. Finally, even when selecting for wood density as well as for resistance or resilience and therefore, giving up a 0.4 weight in the selection index, tree height still had a significant genetic gain with scenarios S4 and S5. For example, S4 using the GBLUP method allowed a 12.2% out of the maximum 12.9% genetic gain at the Normandin site and an 8.7% out of the maximum 10.0% at the Watford site for tree height.

One should remain critical when inspecting genetic gains regarding drought response. While we found a similar maximum genetic gain for drought response traits when compared to conventional traits (when excluding relative resilience as discussed above), their long-term impact appears to be quite different. Indeed, these response

components as we calculated them, only regard radial growth of 5 of the 18 total years that we observed using the cumulative rings in the DBH trait. The genetic gains found for drought response in this study might not be as impressive on cumulative long-term radial growth as for selecting directly for DBH. But we already discussed that drought events of higher impact on radial growth, such as those documented by Depardieu et al. (2020) for white spruce or Montwé et al. (2016) for lodgepole pine (*Pinus contorta*), might implicate increased genetic gains in cumulative growth when selecting for drought response traits. Also, even a moderate selection for drought resistance should increase long-term radial growth in the context of increasing frequency and intensity of drought events whose effects are cumulative on radial growth. Drought events temporarily in close proximity whose first recovery period is overlapped by a second growth slowdown have already been observed. Increasing drought impacts over the last 50 years and the possibility of facing shorter delays between droughts than the recovery time (Schwalm et al., 2017), put into perspective the importance of studying growth response of boreal tree species to drought events before suffering important economic losses that could have been partially avoided by planting more drought-resilient trees. Finally, with the constantly decreasing costs of genotyping and the shortening of breeding cycles times, GS can become a powerful tool regarding the rapid integration of adaptative traits to extreme climatic events very early in the breeding cycles. While a single selection scenario permitted an improvement for all traits on both study sites, some contradicting correlations found in this study raise the need to investigate drought effects on several sites and at different ages for white spruce and likely for other boreal tree species. The need of better geographic and age coverages regarding how adaptative traits vary in their expression has already been raised (Aubin et al., 2016). The use of national forest inventories to study tree-ring data regarding the relationships between growth and climate over broad spatial scales (Duchesne et al., 2017) is likely a worthwhile option to address this issue.

## 2.5 Conclusions

The increasing frequency and intensity of drought events due to global climate change urge tree breeders to integrate drought response in tree breeding programs to prevent future forested stock from important growth slowdown and economic loss. This study has highlighted possible paths to consider drought response in multi-trait genetic improvement of white spruce using genomic selection. The detection of drought stress on two sites of a white spruce polycross test allowed us to find a significant genetic control for all drought resilience components, even if heritability estimates were slightly lower than those found for more conventional traits such as DBH, height, wood density and acoustic velocity. As for genomic selection, the predictive ability and accuracy of models were slightly lower for drought response traits. The slightly low accuracy values obtained for all traits studied appears to be the consequence of constrained number of trees by single-site analyses due to different drought events between sites. From the selection scenarios tested, the integration of wood density and a drought response trait such as resistance or resilience along with tree height seems to be the best compromise for an

overall improvement while sacrificing very little on tree height. This consists of a significant step toward the integration of drought response in genetic improvement of white spruce using genomic selection, particularly in advanced breeding programs where gains in growth productivity have already been obtained and need to be protected. Our study still points at the need of testing for different drought events and in particular, severe episodes geographically widespread so to consider multi-site GS and *GxE* interactions, and thus improve the accuracy of predictive models for drought response traits.

## 2.6 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., Gonzalez, P., Fensham, R., Zhang, Z., Castro, J., Demidova, N., Lim, J.-H., Allard, G., Running, S. W., Semerci, A., and 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. doi:10.1016/j.foreco.2009.09.001
- Aubin, I., Munson, A. D., Cardou, F., Burton, P. J., Isabel, N., Pedlar, J. H., Paquette, A., Taylor, A. R., Delagrangé, S., Kebli, H., Messier, C., Shipley, B., Valladares, F., Kattge, J., Boisvert-Marsh, L., and McKenney, D. (2016). Traits to stay, traits to move: a review of functional traits to assess sensitivity and adaptive capacity of temperate and boreal trees to climate change. *Environmental Reviews*, 24: 164-186. doi:10.1139/er-2015-0072
- Babst, F., Carrer, M., Poulter, B., Urbinati, C., Neuwirth, B., and Frank, D. C. (2012). 500 years of regional forest growth variability and links to climatic extreme events in Europe. *Environmental Research Letters*, 7: 045705. doi:10.1088/1748-9326/7/4/045705
- Barber, V. A., Juday, G. P., and Finney, B. P. (2000). Reduced growth of Alaskan white spruce in the twentieth century from temperature-induced drought stress. *Nature*, 405: 668-673. doi:10.1038/35015049
- Beaulieu, J. (1996). Breeding program and strategy for white spruce in Quebec. Natural Resources Canada. Québec, 25 p.
- Beaulieu, J., Doerksen, T.K., Mackay, J., Rainville, J., and Bousquet, J. (2014). Genomic selection accuracies within and between environments and small breeding groups in white spruce. *BMC Genomics* 15: 1048. doi:10.1186/1471-2164-15-1048
- Beaulieu, J., Nadeau, S., Ding, C., Celedon, J. M., Azaiez, A., Ritland, C., Laverdiere, J. P., Deslauriers, M., Adams, G., Fullarton, M., Bohlmann, J., Lenz, P., and Bousquet, J. (2020). Genomic selection for resistance to spruce budworm in white spruce and relationships with growth and wood quality traits. *Evolutionary Applications*, 13: 2704-2722. doi:10.1111/eva.13076
- Bottero, A., D'Amato, A. W., Palik, B. J., Bradford, J. B., Fraver, S., Battaglia, M. A., Asherin, L. A., and Bugmann, H. (2017). Density-dependent vulnerability of forest ecosystems to drought. *Journal of Applied Ecology*, 54: 1605-1614. doi:10.1111/1365-2664.12847
- Bowman, D. M., Brienens, R. J., Gloor, E., Phillips, O. L., and Prior, L. D. (2013). Detecting trends in tree growth: not so simple. *Trends in Plant Science* 18: 11-17. doi:10.1016/j.tplants.2012.08.005
- Bowyer, J. L., Shmulsky, R., and Haygreen, J. G. (2005). Le bois et ses usages. Centre collégial de développement de matériel didactique (Ed). 4 ed. Montréal (Québec). 528 p.
- Bunn, A. G. (2010). Statistical and visual crossdating in R using the dplR library. *Dendrochronologia*, 28: 251-258. doi:10.1016/j.dendro.2009.12.001
- Burns, R. M., and Honkala, B. H. (1990). Silvics of North America : Volume 1. Conifers. *Silvics of North America*. Retrieved from [http://www.na.fs.fed.us/spfo/pubs/silvics\\_manual/table\\_of\\_contents.htm](http://www.na.fs.fed.us/spfo/pubs/silvics_manual/table_of_contents.htm) [Accessed on 06/04/2019]
- Butler, D.G., Cullis, B.R., Gilmour, A.R. and Gogel, B. (2017). ASReml-R Reference Manual Version 4 ASReml estimates variance components under a general linear mixed model by residual maximum likelihood (REML). Hemel Hempstead, UK: VSN International Ltd.
- Chamberland, V., Robichaud, F., Perron, M., Gélinas, N., Bousquet, J., and Beaulieu, J. (2020). Conventional versus genomic selection for white spruce improvement: a comparison of costs and benefits of plantations on Quebec public lands. *Tree Genetics and Genomes*, 16: 17. doi:10.1007/s11295-019-1409-7
- Chen, L., Huang, J.-G., Stadt, K. J., Comeau, P. G., Zhai, L., Dawson, A., and Alam, S. A. (2017). Drought explains variation in the radial growth of white spruce in western Canada. *Agricultural and Forest Meteorology*, 233: 133-142. doi:10.1016/j.agrformet.2016.11.012
- Clark, J. S., Iverson, L., Woodall, C. W., Allen, C. D., Bell, D. M., Bragg, D. C., D'Amato, A. W., Davis, F. W., Hersh, M. H., Ibanez, I., Jackson, S. T., Matthews, S., Pederson, N., Peters, M., Schwartz, M. W., Waring, K. M., and Zimmermann, N. E. (2016). The impacts of increasing drought on forest dynamics,

- structure, and biodiversity in the United States. *Global Change Biology*, 22: 2329-2952. doi:10.1111/gcb.13160
- de Almeida Filho, J. E., Guimaraes, J. F. R., Fonsceca, E. S. F., Vilela de Resende, M. D., Munoz, P., Kirst, M., and de Resende Junior, M. F. R. (2019). Genomic Prediction of Additive and Non-additive Effects Using Genetic Markers and Pedigrees. *G3 Genes|Genome|Genetics*, 9: 2739-2748. doi:10.1534/g3.119.201004
- Depardieu, C., Girardin, M. P., Nadeau, S., Lenz, P., Bousquet, J., and Isabel, N. (2020). Adaptive genetic variation to drought in a widely distributed conifer suggests a potential for increasing forest resilience in a drying climate. *New Phytologist*, 227: 427-439. doi:10.1111/nph.16551
- DeSoto, L., Cailleret, M., Sterck, F., Jansen, S., Kramer, K., Robert, E. M. R., Aakala, T., Amoroso, M. M., Bigler, C., Camarero, J. J., Cufar, K., Gea-Izquierdo, G., Gillner, S., Haavik, L. J., Heres, A. M., Kane, J. M., Kharuk, V. I., Kitzberger, T., Klein, T., Levanic, T., Linares, J. C., Makinen, H., Oberhuber, W., Papadopoulos, A., Rohner, B., Sanguesa-Barreda, G., Stojanovic, D. B., Suarez, M. L., Villalba, R., and Martinez-Vilalta, J. (2020). Low growth resilience to drought is related to future mortality risk in trees. *Nature Communications*, 11: 545. doi:10.1038/s41467-020-14300-5
- Ding, H., Pretzsch, H., Schütze, G., and Rotzer, T. (2017). Size-dependence of tree growth response to drought for Norway spruce and European beech individuals in monospecific and mixed-species stands. *Plant Biology* 19: 709-719. doi:10.1111/plb.12596
- Domec, J.C., Warren, J., Meinzer, M., Brooks, F., Coulombe, C., Coulombe, J. and Coulombe, R. (2004). Native root xylem embolism and stomatal closure in stands of Douglas-fir and ponderosa pine: mitigation by hydraulic redistribution. *Oecologia*, 141: 7-16. doi: 10.1007/s00442-004-1621-4
- D'Orangeville, L., Houle, D., Duchesne, L., Phillips, R. P., Bergeron, Y., and Kneeshaw, D. (2018). Beneficial effects of climate warming on boreal tree growth may be transitory. *Nature Communications*, 9: 3213. doi:10.1038/s41467-018-05705-4
- Duchesne, L., D'Orangeville, L., Ouimet, R., Houle, D., and Kneeshaw, D. (2017). Extracting coherent tree-ring climatic signals across spatial scales from extensive forest inventory data. *PLoS One*, 12: e0189444. doi:10.1371/journal.pone.0189444
- Endelman, J.B. and Jannink, J.-L. (2012). Shrinkage estimation of the realized relationship matrix. *G3 Genes|Genome|Genetics*, 2:1405–1413
- Farrar, J. L. (2017). *Les arbres du Canada*. Les Éditions Fides (Ed.). 500 p.
- Gazol, A., Camarero, J. J., Anderegg, W. R. L., and Vicente-Serrano, S. M. (2017). Impacts of droughts on the growth resilience of Northern Hemisphere forests. *Global Ecology and Biogeography*, 26: 166-176. doi:10.1111/geb.12526
- Gazol, A., Camarero, J. J., Vicente-Serrano, S. M., Sanchez-Salguero, R., Gutierrez, E., de Luis, M., Sanguesa-Barreda, G., Novak, K., Rozas, V., Tiscar, P. A., Linares, J. C., Martin-Hernandez, N., Martinez Del Castillo, E., Ribas, M., Garcia-Gonzalez, I., Silla, F., Camison, A., Genova, M., Olano, J. M., Longares, L. A., Hevia, A., Tomas-Burguera, M., and Galvan, J. D. (2018). Forest resilience to drought varies across biomes. *Global Change Biology*, 24: 2143-2158. doi:10.1111/gcb.14082
- Germain, S. J., and Lutz, J. A. (2020). Climate extremes may be more important than climate means when predicting species range shifts. *Climatic Change*, 163: 579-598. doi:10.1007/s10584-020-02868-2
- Girardin, M. P., Bouriaud, O., Hogg, E. H., Kurz, W., Zimmermann, N. E., Metsaranta, J. M., de Jong, R., Frank, D. C., Esper, J., Buntgen, U., Guo, X. J., and Bhatti, J. (2016). No growth stimulation of Canada's boreal forest under half-century of combined warming and CO2 fertilization. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 113: E8406-E8414. doi:10.1073/pnas.1610156113
- Gleason, K. E., Bradford, J. B., Bottero, A., D'Amato, A. W., Fraver, S., Palik, B. J., Battaglia, M. A., Iverson, L., Kenefic, L., and Kern, C. C. (2017). Competition amplifies drought stress in forests across broad climatic and compositional gradients. *Ecosphere*, 8: e01849. doi:10.1002/ecs2.1849
- Griesbauer, H., DeLong, S. C., Rogers, B., and Foord, V. (2021). Growth sensitivity to climate varies with soil moisture regime in spruce–fir forests in central British Columbia. *Trees*, 35: 649-669. doi:10.1007/s00468-020-02066-8

- Harvey, J. E., Smiljanic, M., Scharnweber, T., Buras, A., Cedro, A., Cruz-Garcia, R., Drobyshev, I., Janecka, K., Jansons, A., Kaczka, R., Klisz, M., Laanelaid, A., Matisons, R., Muffler, L., Sohar, K., Spyt, B., Stolz, J., van der Maaten, E., van der Maaten-Theunissen, M., Vitas, A., Weigel, R., Kreyling, J., and Wilmking, M. (2019). Tree growth influenced by warming winter climate and summer moisture availability in northern temperate forests. *Global Change Biology*: 2505-2518. doi:10.1111/gcb.14966
- Hember, R. A., Kurz, W. A., and Coops, N. C. (2017). Relationships between individual-tree mortality and water-balance variables indicate positive trends in water stress-induced tree mortality across North America. *Global Change Biology*, 23: 1691-1710. doi:10.1111/gcb.13428
- Hogg, E. H., Michaelian, M., Hook, T. I., and Undershultz, M. E. (2017). Recent climatic drying leads to age-independent growth reductions of white spruce stands in western Canada. *Global Change Biology*, 23: 5297-5308. doi:10.1111/gcb.13795
- Holmes, R. (1983). COMPUTER-ASSISTED QUALITY CONTROL IN TREE-RING DATING AND MEASUREMENT. *TREE-RING BULLETIN*.
- Housset, J. M., Carcaillet, C., Girardin, M. P., Xu, H., Tremblay, F., and Bergeron, Y. (2016). In situ Comparison of Tree-Ring Responses to Climate and Population Genetics: The Need to Control for Local Climate and Site Variables. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 4: 143. doi:10.3389/fevo.2016.00123
- Housset, J. M., Nadeau, S., Isabel, N., Depardieu, C., Duchesne, I., Lenz, P., and Girardin, M. P. (2018). Tree rings provide a new class of phenotypes for genetic associations that foster insights into adaptation of conifers to climate change. *New Phytologist*, 218: 630-645. doi:10.1111/nph.14968
- IPCC. (2013). Climate change 2013 the physical science basis: Working Group I contribution to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA:
- Isaac-Renton, M., Montwé, D., Hamann, A., Spiecker, H., Cherubini, P., and Treydte, K. (2018). Northern forest tree populations are physiologically maladapted to drought. *Nature Communications*, 9: 5254. doi:10.1038/s41467-018-07701-0
- Kohler, M., Kunz, J., Herrmann, J., Hartmann, P., Jansone, L., Puhlmann, H., von Wilpert, K., and Bauhus, J. (2019). The Potential of Liming to Improve Drought Tolerance of Norway Spruce [*Picea abies* (L.) Karst.]. *Frontiers in Plant Science* 10: 382. doi:10.3389/fpls.2019.00382
- Kug, J.-S., Jeong, J.-H., Jang, Y.-S., Kim, B.-M., Folland, C. K., Min, S.-K., and Son, S.-W. (2015). Two distinct influences of Arctic warming on cold winters over North America and East Asia. *Nature Geoscience*, 8: 759-762. doi:10.1038/ngeo2517
- Lenz, P., Auty, D., Achim, A., Beaulieu, J., and Mackay, J. (2013). Genetic improvement of white spruce mechanical wood traits—early screening by means of acoustic velocity. *Forests*, 4: 575-594. doi:10.3390/f4030575
- Lenz, P. R. N., Nadeau, S., Azaiez, A., Gerardi, S., Deslauriers, M., Perron, M., Isabel, N., Beaulieu, J., and Bousquet, J. (2020a). Genomic prediction for hastening and improving efficiency of forward selection in conifer polycross mating designs: an example from white spruce. *Heredity*, 124: 562-578. doi:10.1038/s41437-019-0290-3
- Lenz, P. R. N., Nadeau, S., Mottet, M. J., Perron, M., Isabel, N., Beaulieu, J., and Bousquet, J. (2020b). Multi-trait genomic selection for weevil resistance, growth, and wood quality in Norway spruce. *Evolutionary Applications*, 13: 76-94. doi:10.1111/eva.12823
- Lloret, F., Keeling, E. G., and Sala, A. (2011). Components of tree resilience: effects of successive low-growth episodes in old ponderosa pine forests. *Oikos*, 120: 1909-1920. doi:10.1111/j.1600-0706.2011.19372.x
- Middleton, G. R., and Zhang, S. Y. (2009). Characterizing the wood attributes of Canadian tree species: A thirty-year chronicle. *The Forestry Chronicle*, 85: 392-400. doi:10.5558/tfc85392-3
- Montwé, D., Isaac-Renton, M., Hamann, A., and Spiecker, H. (2016). Drought tolerance and growth in populations of a wide-ranging tree species indicate climate change risks for the boreal north. *Global Change Biology*, 22: 806-815. doi:10.1111/gcb.13123
- Overland, J. E., and Wang, M. (2016). Recent Extreme Arctic Temperatures are due to a Split Polar Vortex. *Journal of Climate*, 29: 5609-5616. doi:10.1175/jcli-d-16-0320.1

- Park, Y.-S., Beaulieu, J. and Bousquet, J. (2016). Multi-varietal forestry integrating genomic selection and somatic embryogenesis. Park, Y.-S., Bonga, J. and Moon, H.K. (Eds). *Vegetative Propagation of Forest Trees*. 302-322. National Institute of Forest Science, Seoul, South Korea.
- Périé, C., de Blois, S., Lambert, M. C., and Casajus, N. (2014). Effets anticipés des changements climatiques sur l'habitat des espèces arborescentes au Québec. Québec
- Price, D. T., Alfaro, R. I., Brown, K. J., Flannigan, M. D., Fleming, R. A., Hogg, E. H., Girardin, M. P., Lakusta, T., Johnston, M., McKenney, D. W., Pedlar, J. H., Stratton, T., Sturrock, R. N., Thompson, I. D., Trofymow, J. A., and Venier, L. A. (2013). Anticipating the consequences of climate change for Canada's boreal forest ecosystems. *Environmental Reviews*, 21: 322-365. doi:10.1139/er-2013-0042
- R Core Team. (2019). R: A language and environment for statistical computing (Version 3.5.1). Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
- Régnière, J., Saint-Amant, R., Béchard, A., and Moutaoufik, A. (2017). BioSIM 11 – Manuel d'utilisation. Québec: Ressources naturelles Canada, Service canadien des forêts, Centre de foresterie des Laurentides.
- Rosner, S., Světlík, J., Andreassen, K., Børja, I., Dalsgaard, L., Evans, R., Karlsson, B., Tollefsrud, M. M., and Solberg, S. (2014). Wood density as a screening trait for drought sensitivity in Norway spruce. *Canadian Journal of Forest Research*, 44: 154-161. doi:10.1139/cjfr-2013-0209
- Sang, Z., Sebastian-Azcona, J., Hamann, A., Menzel, A., and Hacke, U. (2019). Adaptive limitations of white spruce populations to drought imply vulnerability to climate change in its western range. *Evolutionary Applications*, 12: 1850-1860. doi:10.1111/eva.12845
- Schwalm, C. R., Anderegg, W. R. L., Michalak, A. M., Fisher, J. B., Biondi, F., Koch, G., Litvak, M., Ogle, K., Shaw, J. D., Wolf, A., Huntzinger, D. N., Schaefer, K., Cook, R., Wei, Y., Fang, Y., Hayes, D., Huang, M., Jain, A., and Tian, H. (2017). Global patterns of drought recovery. *Nature*, 548: 202-205. doi:10.1038/nature23021
- Tyree, M. E., and Zimmermann, M. H. (Eds). (2002). *Xylem Structure and the Ascent of Sap*. 2 ed.: Springer, Berlin, Heidelberg.
- van der Maaten-Theunissen, M., van der Maaten, E., and Bouriaud, O. (2015). pointRes: An R package to analyze pointer years and components of resilience. *Dendrochronologia*, 35: 34-38. doi:10.1016/j.dendro.2015.05.006
- VanRaden, P. M. (2008). Efficient methods to compute genomic predictions. *Journal of Dairy Science*, 91: 4414-4423. doi:10.3168/jds.2007-0980
- Wolak, M. E. (2012). nadv : an R package to create relatedness matrices for estimating non-additive genetic variances in animal models. *Methods in Ecology and Evolution*, 3: 792-796. doi:10.1111/j.2041-210X.2012.00213.x
- Zhang, J., Huang, S., and He, F. (2015). Half-century evidence from western Canada shows forest dynamics are primarily driven by competition followed by climate. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112: 4009-4014. doi:10.1073/pnas.1420844112

## Conclusion générale

Les conditions climatiques autour du globe sont actuellement en plein bouleversement. Certaines modifications qui sont observées et le seront encore plus sont l'augmentation des températures et précipitations annuelles sous nos latitudes, en raison de l'augmentation de la concentration en gaz carbonique dans l'atmosphère (IPPC, 2013). Ces caractéristiques grossières et moyennes, prises isolément, constituent des éléments qui favorisent la croissance forestière. Cependant, ces dernières, en plus d'avoir été démontrées comme des effets très transitoires (D'Orangeville et al., 2018), vont laisser place à des épisodes d'extrêmes climatiques plus fréquents et plus sévères, qui devraient davantage gérer la dynamique de la forêt boréale future (Germain et Lutz, 2020). Les impacts des changements climatiques seront nombreux, mais l'augmentation de la fréquence et de l'intensité des épisodes de sécheresse retient l'intérêt. La disponibilité en eau estivale est un facteur très important de contrôle de la croissance des arbres (Chen et al., 2017; Housset et al., 2018). Les effets des épisodes de sécheresses sur les espèces de la forêt boréale ont été largement documentés à l'aide d'approches dendrochronologiques et se manifestent en ralentissement de la croissance (Barber et al., 2000; Balducci et al., 2013) jusqu'à la mortalité (Allen et al., 2010; DeSoto et al., 2020). Pour mieux quantifier la réponse de la croissance des espèces forestières aux conditions de sécheresse, Lloret et al. (2011) ont proposé des composantes de résistance, recouvrement, résilience et résilience relative. Alors que ces composantes ont récemment été intégrées dans une analyse de la diversité génétique dans un test de provenances/descendances d'épinette blanche (Depardieu et al., 2020), le contexte génétique quant à la réponse à la sécheresse et les liens qu'entretiennent ces caractères avec les caractères conventionnels restent toutefois peu documentés en fonction de l'intégration de ces nouveaux critères dans les programmes d'amélioration génétique.

L'épinette blanche est une des espèces qui seront affectées par ces épisodes de sécheresses. Cette espèce est importante pour l'industrie forestière canadienne pour son bois aux propriétés mécaniques supérieures (Middleton et Zhang, 2009). Cette espèce est reboisée des Maritimes à l'Alberta, où elle fait l'objet d'un programme d'amélioration génétique dans la plupart des provinces. L'épinette blanche est le sujet d'un programme avancé d'amélioration génétique au Québec. Les caractères d'intérêt pour cette espèce ont longtemps été ceux de productivité en croissance (Beaulieu, 1996) alors que la qualité du bois a également été ciblée plus récemment (Lenz et al., 2013; Beaulieu et al., 2014). Les conditions environnementales changeantes ont récemment poussé les améliorateurs à intégrer la résilience aux stress biotiques (Beaulieu et al., 2020) et abiotiques (Depardieu et al., 2020) dans leur stratégie d'amélioration génétique de l'espèce.

Ce projet de recherche visait donc à étudier le contexte génétique entourant la réponse à la sécheresse et ainsi améliorer la banque de connaissance et les outils disponibles aux améliorateurs de l'épinette blanche. À plus

grande échelle, le reboisement à partir de semis davantage adaptés aux conditions futures permettra à l'industrie forestière québécoise d'être plus résiliente économiquement face aux changements climatiques.

Ce mémoire se composait de deux chapitres d'analyses, les chapitres 1 et 2. Le chapitre 1 avait comme objectif de: (1) déterminer, par l'évaluation de données climatiques et de courbes de croissance radiale, si les sites d'un dispositif d'épinette blanche avaient subi des stress hydriques et (2) évaluer, par une approche de comparaison de modèles, si les caractères conventionnels d'amélioration utilisés pour l'épinette blanche peuvent expliquer une partie de la variation de la réponse à la sécheresse. Le chapitre 2, davantage axé sur l'aspect génétique de la réponse à la sécheresse, avait pour objectifs (1) de quantifier le contrôle génétique des composantes de réponse à la sécheresse; (2) d'évaluer la précision de l'approche de sélection par génomique pour ces caractères; (3) de quantifier les corrélations phénotypiques et génétiques que les caractères de réponse à la sécheresse ont avec les caractères conventionnels; et (4) quantifier le gain génétique potentiel de la réponse à la sécheresse dans un contexte de sélection multicritères.

## **Rappel des résultats**

### **Chapitre 1**

Un test génécologique dit de croisements polycross de 18 ans a été utilisé pour évaluer le contrôle génétique et l'efficacité de la sélection par la génomique pour l'amélioration de la réponse à la sécheresse de l'épinette blanche. Le test analysé était répliqué sur trois sites au Québec : Normandin (N48°50'39", W72°30'43"), Valcatier (N46°58'30", W71°28'11") et Watford (N46°13'48", W70°31'54). Des valeurs d'indices d'humidité (« Drought code », DC, et « Soil moisture index », SMI) ont été obtenues pour chacun des sites par extrapolation à partir des stations météorologiques les plus proches (BIOSIM). Les années 2010 à Normandin et 2012 à Watford ont subi des conditions plus sèches qu'à la normale (Drought code élevé et SMI bas) et les arbres qui y poussent ont montré des creux dans leurs courbes de croissance radiale sans effet de l'âge. Les fortes corrélations significatives entre la croissance moyenne radiale annuelle et les indices d'humidité des mois de juillet et d'août courants laissent sous-entendre que les creux de croissance en 2010 à Normandin et 2012 à Watford étaient bel et bien causés par la faible disponibilité en eau et constituent donc des stress hydriques. En plus de l'objectif de détection de périodes de stress hydrique sur les sites étudiés, le chapitre 2 de ce mémoire avait comme objectif d'évaluer le potentiel d'amélioration génétique de la réponse à la sécheresse par l'amélioration des caractères plus conventionnels en amélioration génétique de cette espèce: la hauteur de l'arbre, le diamètre à hauteur de poitrine (DHP) et la densité du bois. Le modèle statistique contenant ces trois variables en effets fixes et les caractères de réponse à la sécheresse en variables réponses ont montré un effet significatif du DHP et de la densité du bois sur certains des caractères de réponse au stress hydrique à Normandin alors que le DHP et la hauteur avaient un effet sur la résistance au stress hydrique à Watford. L'effet

opposé du DHP sur la résistance au stress hydrique de l'arbre entre les deux sites suggère que différents facteurs peuvent intervenir lors de stress hydriques différents. En effet, les périodes de sécheresse différaient quant à leur intensité, les indices de sécheresses étant plus élevés en 2010 à Normandin qu'en 2012 à Watford. De plus, le site de Normandin présentait des conditions sèches dès mars, jusqu'en juillet en 2010, alors que les conditions sèches se sont présentées de mai à août en 2012 à Watford. Finalement, ayant été mis en place lors de la même année en 1997, ces deux tests ont subi les stress hydriques à des âges différents, les arbres à Normandin étant âgés de 13 ans, alors qu'ils étaient âgés de 15 ans à Normandin. Il est donc apparu que ces facteurs différents peuvent moduler la réponse à la sécheresse, facteur qui n'est pas simple à cerner.

## Chapitre 2

En utilisant le même dispositif qu'au chapitre 1, nous avons étudié le contrôle génétique de la réponse à la sécheresse ainsi que l'application de la sélection par la génomique pour ces caractères dans un contexte multicritères. Nous avons trouvé un contrôle génétique de faible à modéré pour les caractères de réponse à la sécheresse. Les valeurs d'héritabilité pour ceux-ci variaient de 0.16 à 0.26 entre les deux sites, en comparaison à 0.41 à 0.60 pour les traits conventionnels (DHP, hauteur, densité du bois et vitesse acoustique) en utilisant l'approche d'apparentement basée sur les profils génomiques des arbres (GBLUP). La composante génétique additive était significative pour l'ensemble des caractères. C'est la composante de résistance qui affichait la valeur d'héritabilité la plus faible parmi les quatre variables de réponse à la sécheresse ayant pu toutes être évaluées pour le site de Normandin. L'approche d'apparentement basée sur le pedigree (ABLUP) a résulté en des valeurs d'héritabilités généralement plus élevées, mais l'apparentement estimé à partir des profils génomiques (GBLUP) a mieux cerné l'apparentement réel entre les individus et donc, a permis de mieux estimer la composante de variance génétique des caractères, ce qui a résulté en des estimations d'héritabilité moins biaisées et à la baisse (de Almeida Filho et al., 2019; Lenz et al., 2020a). Le contrôle génétique de faible à modéré obtenu pour les caractères de réponse à la sécheresse était attendu puisque ces caractères étaient calculés à partir de la croissance radiale, un caractère généralement moins héritable que la croissance en hauteur, tel qu'observé au site de Watford.

Nous avons également évalué la précision des prédictions des modèles de sélection par la génomique. Les caractères de réponses à la sécheresse présentaient une précision légèrement moindre par rapport aux caractères conventionnels, et ce, pour trois des quatre indicateurs évalués. Les prédictions des modèles pour les caractères conventionnels ont également été comparées à celles obtenues par Lenz et al. (2020a) qui ont appliqué des modèles de sélection par génomique pour les caractères conventionnels (DHP, hauteur, densité du bois et vitesse acoustique) dans une analyse à sites combinés, avec un nombre d'individus s'élevant à 892 sur trois sites. Les précisions plus élevées obtenues par ces auteurs nous indiquent qu'une analyse des caractères de réponse à une sécheresse spécifique à un site amène une réduction de la précision des modèles

de sélection par la génomique à la suite de l'utilisation d'un nombre total d'individus moindre (281 pour le site Normandin et 279 pour le site Watford) avec l'approche par sites séparés. Les méthodes ABLUP et GBLUP affichaient des précisions comparables.

Les gains génétiques maximaux estimés pour les deux sites pour les caractères de réponse à la sécheresse étaient comparables à ceux obtenus pour les caractères conventionnels. Les scénarios de sélection analysés ont été formulés pour évaluer l'effet de l'introduction modérée de la densité du bois et d'un caractère de réponse à la sécheresse aux côtés de la hauteur des arbres, le caractère actuellement prioritaire pour l'amélioration génétique de cette espèce. Alors que nous avons trouvé des corrélations opposées entre les caractères d'un site à l'autre, notamment entre la hauteur de l'arbre et sa résistance au stress hydrique, nous avons déterminé qu'un scénario de sélection donnant un poids de 60% à la hauteur, 20% à la densité du bois et 20% à la résistance à la sécheresse permettait une amélioration de tous les caractères tout en ne nécessitant qu'un léger sacrifice dans les gains en hauteur par rapport à un scénario monocritère sélectionnant à 100% pour la hauteur. En effet, nous avons comme hypothèse que ces gains génétiques étaient comparables pour les caractères de réponse à la sécheresse par rapport aux caractères conventionnels et qu'ils pouvaient différer pour les deux événements. L'importance relative de ce gain par rapport à la croissance totale a toutefois été discutée. Les corrélations opposées entre les deux sites allaient contre nos hypothèses et soulèvent l'importance d'étudier en profondeur l'interaction *GxE* pour les caractères de réponse à la sécheresse, tant au niveau des sites que temporel.

## **Portée opérationnelle**

Les résultats obtenus constituent des avancements très significatifs quant au potentiel d'intégration de la réponse à la sécheresse dans le programme avancé d'amélioration génétique de l'épinette blanche au Québec puisque les objectifs prioritaires visent à améliorer la résistance aux stress abiotiques et biotiques dans la nouvelle génération, tout en préservant les gains en productivité de croissance et de qualité du bois. De plus, cette étude représentait la première étude d'intégration de ces caractères adaptatifs reliés à des stress abiotiques dans une approche de sélection par la génomique pour cette espèce. L'intégration modérée des composantes de réponse à la sécheresse en plus de la densité du bois aux côtés de la croissance en hauteur pourrait être un scénario envisageable au Québec pour l'épinette blanche si les gains génétiques proposés pour l'ensemble des caractères répondent aux besoins des améliorateurs. En plus de la prise en compte de ce scénario intégrant la réponse à la sécheresse, nous recommandons d'harmoniser les scénarios de sélection multicaractères avec les résultats récemment obtenus en sélection par la génomique chez l'épinette blanche par Beaulieu et al. (2020) pour la résistance à la tordeuse des bourgeons de l'épinette, ainsi que ceux de Lenz et al. (2020a) visant l'intégration de la production en volume.

## Limites de l'étude

Une des limitations de cette étude a été causée par la réalisation d'une éclaircie en 2012 dans le test de Watford. Ainsi, trois des quatre composantes de réponse à la sécheresse (recouvrement, résilience et résilience relative) n'ont pu être considérées puisque le traitement d'éclaircie a influencé la croissance radiale après la période de sécheresse. Alors que l'analyse effectuée nous a permis de générer des scénarios de sélection qui permettaient d'améliorer autant les caractères conventionnels que les composantes de réponse à la sécheresse sur les deux sites, les caractères de recouvrement, de résilience et de résilience relative n'ont toutefois pas pu être vérifiés pour le site de Watford.

Enfin une limitation qui est commune pour la plupart des études d'amélioration génétique des arbres est l'âge du matériel analysé. En effet, les sécheresses observées aux deux sites sont survenues aux âges de 13 et de 15 ans des dispositifs. Les résultats obtenus pourraient peut-être concorder avec ceux des observations de peuplements plus âgés, mais nous devons toutefois restreindre les présentes conclusions au matériel d'épinette blanche à l'âge juvénile. Comme discuté précédemment, la modification de la réponse à la sécheresse avec l'âge pourrait constituer un enjeu potentiel (Domec et al., 2004; Ding et al., 2017).

## Perspectives de recherche

Nous croyons que cette étude a mis en lumière la possibilité d'intégrer la résilience à la sécheresse dans un contexte d'amélioration génétique considérant plusieurs caractères à la fois à l'aide de la sélection par la génomique. Les épisodes de stress hydriques distincts ont toutefois présenté des relations différentes entre le caractère de résistance à la sécheresse et les caractères traditionnels. Cette étude n'a pas permis de détecter la cause de cette différence parce que les épisodes de sécheresse étaient fondamentalement différents entre les deux sites. Plusieurs aspects influençant la réponse à la sécheresse étaient en effet différents d'un site à l'autre et d'un épisode de sécheresse à un autre dans cette étude. Des auteurs ont rapporté que la résilience diminuait avec l'âge chez l'épinette de Norvège (Ding et al., 2017). Le matériel utilisé étant relativement jeune dans notre étude, l'écart de deux ans des périodes de stress hydriques entre les deux sites peut ainsi avoir influencé la plasticité des individus plus matures en fonction d'une physiologie en changement chez les arbres, en plus d'avoir favorisé la fermeture du couvert, pouvant donc modifier l'effet d'un épisode de sécheresse. Alors que des auteurs ont détecté un effet positif de la compétition entre les individus sur la résistance à la sécheresse du sapin Douglas (*Pseudotsuga menziesii*), d'autres s'entendent plutôt sur l'amélioration du recouvrement après un stress hydrique à la suite d'une éclaircie qui stimule la croissance (Sohn et al., 2012; Sohn et al., 2016), ce qui a été effectué sur le site de Watford à la suite de l'épisode de sécheresse noté à cet endroit. Finalement, en proposant les composantes de réponse à la sécheresse, Lloret et al. (2011) n'a pu trouver de corrélation positive entre les résiliences d'un épisode de stress hydrique à l'autre pour les mêmes individus. Même si nous avons

observé un contrôle génétique significatif des différents caractères pour chacun des épisodes de sécheresse, les corrélations opposées entre la résistance au stress et les traits conventionnels sur les des deux sites ainsi que les résultats de ces derniers auteurs suggèrent que la réponse au stress hydrique dépende fortement des conditions intrinsèques à chaque épisode de sécheresse. Il serait notamment d'intérêt de poursuivre les analyses d'interactions génotype x environnement pour l'ensemble des composantes de la réaction de la croissance à la sécheresse en analysant plus de sites et différentes sécheresses afin de découvrir si de telles interactions existent de façon générale, comme celle détectée dans cette étude pour la composante de résistance via le calcul d'une corrélation sur les rangs familiaux entre les deux sites d'étude. Un tel dispositif, quoiqu'ambitieux, permettrait aussi d'analyser les réactions de la croissance à la sécheresse à différents âges.

Ces différents éléments mettent en lumière la nécessité d'analyser davantage la réponse à la sécheresse avant de pouvoir l'intégrer de manière efficace dans le programme avancé d'amélioration génétique de l'épinette blanche. L'architecture génomique de la résilience à la sécheresse a d'ailleurs été récemment étudiée pour cette espèce (Depardieu et al., 2021) et constitue un avancement significatif à ce sujet. Tout de même, les pistes inexplorées de recherche en génétique de la réponse à la sécheresse sont nombreuses. Alors que nous savons que la réaction phénotypique à la sécheresse fluctue en fonction de l'âge ou de la densité d'un peuplement ou d'une plantation d'arbres, il serait intéressant d'évaluer si les relations génétiques existant entre les caractères de réponse à la sécheresse et les caractères conventionnels fluctuent également ou si elles sont plutôt stables.

Les sécheresses ne seront pas les seuls épisodes climatiques extrêmes qui affecteront plus fréquemment les espèces forestières au Québec. Par exemple, les gelées tardives au printemps peuvent affecter le débourrement et la croissance annuelle, même si leur fréquence varie avec les changements climatiques et l'instabilité accrue du climat à différents endroits sur la planète (Zohner et al., 2020). Alors que l'on cherche à reboiser à l'aide de génotypes adaptés aux conditions climatiques futures, l'utilisation de la migration assistée via le transfert ordonné de sources des semences en fonction de leur adaptation génétique aux nouvelles conditions locales doit se faire en s'assurant que les plants reboisés ne subissent pas de dommages à la suite d'épisodes climatiques extrêmes comme les gelées printanières ou automnales (Li et al., 1993; Lu et Man, 2011), principalement au jeune âge. L'approche d'amélioration considérant simultanément plusieurs caractères devient certainement un outil puissant pour l'amélioration génétique en contexte d'adaptation aux changements climatiques (Beaulieu et al., 2020; Lenz et al., 2020b). Et pour ce faire, la sélection par la génomique est parfaitement adaptée puisqu'elle permet à faible coût le criblage de milliers d'arbres par génotypage en bas âge, ce qui permet le repérage de multiples individus aux différentes qualités souhaitées sans avoir à procéder au phénotypage souvent onéreux à un âge avancé (Park et al., 2016).

## Bibliographie

- 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., Zhang, Z., Castro, J., Demidova, N., Lim, J.-H., Allard, G., Running, S. W., Semerci, A., et 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. doi:10.1016/j.foreco.2009.09.001
- Balducci, L., Deslauriers, A., Giovannelli, A., Rossi, S., et Rathgeber, C. B. (2013). Effects of temperature and water deficit on cambial activity and woody ring features in *Picea mariana* saplings. *Tree Physiology*, 33: 1006-1017. doi:10.1093/treephys/tpt073
- Barber, V. A., Juday, G. P., et Finney, B. P. (2000). Reduced growth of Alaskan white spruce in the twentieth century from temperature-induced drought stress. *Nature*, 405: 668-673. doi:10.1038/35015049
- Beaulieu, J. (1996). Breeding program and strategy for white spruce in Quebec. Natural Resources Canada. Québec, 25 p.
- Beaulieu, J., Doerksen, T. K., MacKay, J., Rainville, A., et Bousquet, J. (2014). Genomic selection accuracies within and between environments and small breeding groups in white spruce. *BMC Genomics*, 15: 1048. doi:10.1186/1471-2164-15-1048
- Beaulieu, J., Nadeau, S., Ding, C., Celedon, J. M., Azaiez, A., Ritland, C., Laverdiere, J. P., Deslauriers, M., Adams, G., Fullarton, M., Bohlmann, J., Lenz, P., et Bousquet, J. (2020). Genomic selection for resistance to spruce budworm in white spruce and relationships with growth and wood quality traits. *Evolutionary Applications*, 13: 2704-2722. doi:10.1111/eva.13076
- Chen, L., Huang, J.-G., Stadt, K. J., Comeau, P. G., Zhai, L., Dawson, A., et Alam, S. A. (2017). Drought explains variation in the radial growth of white spruce in western Canada. *Agricultural and Forest Meteorology*, 233: 133-142. doi:10.1016/j.agrformet.2016.11.012
- de Almeida Filho, J. E., Guimaraes, J. F. R., Fonsceca, E. S. F., Vilela de Resende, M. D., Munoz, P., Kirst, M., et de Resende Junior, M. F. R. (2019). Genomic Prediction of Additive and Non-additive Effects Using Genetic Markers and Pedigrees. *G3 Genes|Genome|Genetics*, 9: 2739-2748. doi:10.1534/g3.119.201004
- Domec, J.C., Warren, J., Meinzer, M., Brooks, F., Coulombe, C., Coulombe, J. et Coulombe, R. (2004). Native root xylem embolism and stomatal closure in stands of Douglas-fir and ponderosa pine: mitigation by hydraulic redistribution. *Oecologia*, 141: 7-16. doi: 10.1007/s00442-004-1621-4
- Depardieu, C., Girardin, M. P., Nadeau, S., Lenz, P., Bousquet, J., et Isabel, N. (2020). Adaptive genetic variation to drought in a widely distributed conifer suggests a potential for increasing forest resilience in a drying climate. *New Phytologist*, 227: 427-439. doi:10.1111/nph.16551
- Depardieu, C., Gerardi, S., Nadeau, S., Parent, G. J., Mackay, J., Lenz, P., Lamothe, M., Girardin, M. P., Bousquet, J., et Isabel, N. (2021). Connecting tree-ring phenotypes, genetic associations and transcriptomics to decipher the genomic architecture of drought adaptation in a widespread conifer. *Molecular Ecology*, 00: 1-20. doi:10.1111/mec.15846
- DeSoto, L., Cailleret, M., Sterck, F., Jansen, S., Kramer, K., Robert, E. M. R., Aakala, T., Amoroso, M. M., Bigler, C., Camarero, J. J., Cufar, K., Gea-Izquierdo, G., Gillner, S., Haavik, L. J., Heres, A. M., Kane, J. M., Kharuk, V. I., Kitzberger, T., Klein, T., Levanić, T., Linares, J. C., Mäkinen, H., Oberhuber, W., Papadopoulos, A., Rohner, B., Sanguesa-Barreda, G., Stojanovic, D. B., Suarez, M. L., Villalba, R., et Martínez-Vilalta, J. (2020). Low growth resilience to drought is related to future mortality risk in trees. *Nature Communications*, 11: 545. doi:10.1038/s41467-020-14300-5
- Ding, H., Pretzsch, H., Schütze, G., et Rotzer, T. (2017). Size-dependence of tree growth response to drought for Norway spruce and European beech individuals in monospecific and mixed-species stands. *Plant Biology* 19: 709-719. doi:10.1111/plb.12596
- D'Orangeville, L., Houle, D., Duchesne, L., Phillips, R. P., Bergeron, Y., et Kneeshaw, D. (2018). Beneficial effects of climate warming on boreal tree growth may be transitory. *Nature Communications*, 9: 3213. doi:10.1038/s41467-018-05705-4

- Germain, S. J., et Lutz, J. A. (2020). Climate extremes may be more important than climate means when predicting species range shifts. *Climatic Change*, 163: 579-598. doi:10.1007/s10584-020-02868-2
- Housset, J. M., Nadeau, S., Isabel, N., Depardieu, C., Duchesne, I., Lenz, P., et Girardin, M. P. (2018). Tree rings provide a new class of phenotypes for genetic associations that foster insights into adaptation of conifers to climate change. *New Phytologist*, 218: 630-645. doi:10.1111/nph.14968
- IPCC. (2013). Climate change 2013 the physical science basis: Working Group I contribution to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. Cambridge, United Kingdom et New York, NY, USA.
- Lenz, P. R. N., Nadeau, S., Azaiez, A., Gerardi, S., Deslauriers, M., Perron, M., Isabel, N., Beaulieu, J., et Bousquet, J. (2020a). Genomic prediction for hastening and improving efficiency of forward selection in conifer polycross mating designs: an example from white spruce. *Heredity*, 124: 562-578. doi:10.1038/s41437-019-0290-3
- Lloret, F., Keeling, E. G., et Sala, A. (2011). Components of tree resilience: effects of successive low-growth episodes in old ponderosa pine forests. *Oikos*, 120: 1909-1920. doi:10.1111/j.1600-0706.2011.19372.x
- Li, P., Beaulieu, J., Corriveau, A., et Bousquet, J. (1993). Genetic variation in juvenile growth and phenology in a white spruce provenance-progeny test. *Silvae Genetica*, 42: 52-60.
- Lu, P., et Man, R. (2011). Assessment of assisted migration effects on spring bud flush in white spruce (*Picea glauca* [Moench] Voss) seedlings. *The Forestry Chronicle*, 87: 391-397. doi:10.5558/tfc2011-029
- Middleton, G. R., et Zhang, S. Y. (2009). Characterizing the wood attributes of Canadian tree species: A thirty-year chronicle. *The Forestry Chronicle*, 85: 392-400. doi:10.5558/tfc85392-3
- Park, Y.-S., Beaulieu, J. et Bousquet, J. (2016). Multi-varietal forestry integrating genomic selection and somatic embryogenesis. Park, Y.-S., Bonga, J. et Moon, H.K. (Éds). *Vegetative Propagation of Forest Trees*. 302-322. National Institute of Forest Science, Seoul, South Korea.
- Sohn, J. A., Saha, S., et Bauhus, J. (2016). Potential of forest thinning to mitigate drought stress: A meta-analysis. *Forest Ecology and Management*, 380: 261-273. doi:10.1016/j.foreco.2016.07.046
- Stovall, A. E. L., Shugart, H., et Yang, X. (2019). Tree height explains mortality risk during an intense drought. *Nature Communications*, 10: 4385. doi:10.1038/s41467-019-12380-6
- Sullivan, P. F., Pattison, R. R., Brownlee, A. H., Cahoon, S. M. P., et Hollingsworth, T. N. (2016). Effect of tree-ring detrending method on apparent growth trends of black and white spruce in interior Alaska. *Environmental Research Letters*, 11. doi:10.1088/1748-9326/11/11/114007
- Tyree, M. E., et Zimmermann, M. H. (Éds). (2002). *Xylem Structure and the Ascent of Sap*. 2 éd.: Springer, Berlin, Heidelberg.
- van der Maaten-Theunissen, M., van der Maaten, E., et Bouriaud, O. (2015). pointRes: An R package to analyze pointer years and components of resilience. *Dendrochronologia*, 35: 34-38. doi:10.1016/j.dendro.2015.05.006
- VanRaden, P. M. (2008). Efficient methods to compute genomic predictions. *Journal of Dairy Science*, 91: 4414-4423. doi:10.3168/jds.2007-0980
- West-Eberhard, M. J. (2008). Phenotypic Plasticity. Jørgensen S. E. et Fath B. D. (Éds.), *Encyclopedia of Ecology* (pp. 2701-2707). Oxford: Academic Press.
- White, T. L., Adams, W. T., et Neale, D. B. (Éds). (2007). *Forest genetics*: CAB International. 702 p.
- Wolak, M. E. (2012). nadv : an R package to create relatedness matrices for estimating non-additive genetic variances in animal models. *Methods in Ecology and Evolution*, 3: 792-796. doi:10.1111/j.2041-210X.2012.00213.x
- Wright, S. (1922). Coefficients of Inbreeding and Relationship. *The American Naturalist*, 56: 330-338. doi:10.1086/279872
- Zang, C., et Biondi, F. (2015). treeclim: an R package for the numerical calibration of proxy-climate relationships. *Ecography*, 38: 431-436. doi:10.1111/ecog.01335
- Zhang, J., Huang, S., et He, F. (2015). Half-century evidence from western Canada shows forest dynamics are primarily driven by competition followed by climate. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112: 4009-4014. doi:10.1073/pnas.1420844112

Zohner, C. M., Mo, L., Renner, S. S., Svenning, J. C., Vitasse, Y., Benito, B. M., Ordonez, A., Baumgarten, F., Bastin, J. F., Sebald, V., Reich, P. B., Liang, J., Nabuurs, G. J., de-Miguel, S., Alberti, G., Anton-Fernandez, C., Balazy, R., Brandli, U. B., Chen, H. Y. H., Chisholm, C., Cienciala, E., Dayanandan, S., Fayle, T. M., Frizzera, L., Gianelle, D., Jagodzinski, A. M., Jaroszewicz, B., Jucker, T., Kepfer-Rojas, S., Khan, M. L., Kim, H. S., Korjus, H., Johannsen, V. K., Laarmann, D., Lang, M., Zawila-Niedzwiecki, T., Niklaus, P. A., Paquette, A., Pretzsch, H., Saikia, P., Schall, P., Seben, V., Svoboda, M., Tikhonova, E., Viana, H., Zhang, C., Zhao, X., et Crowther, T. W. (2020). Late-spring frost risk between 1959 and 2017 decreased in North America but increased in Europe and Asia. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 117: 12192-12200. doi:10.1073/pnas.1920816117

# Annexe 1

Corrélations de Pearson entre les variables explicatives utilisées pour former les modèles comparatifs pour les composantes de réponse à la sécheresse.

	DHP	Hauteur	Densité
DHP	-	-	-
Hauteur	0.65	-	-
Densité	-0.46	-0.23	-

## Annex 2

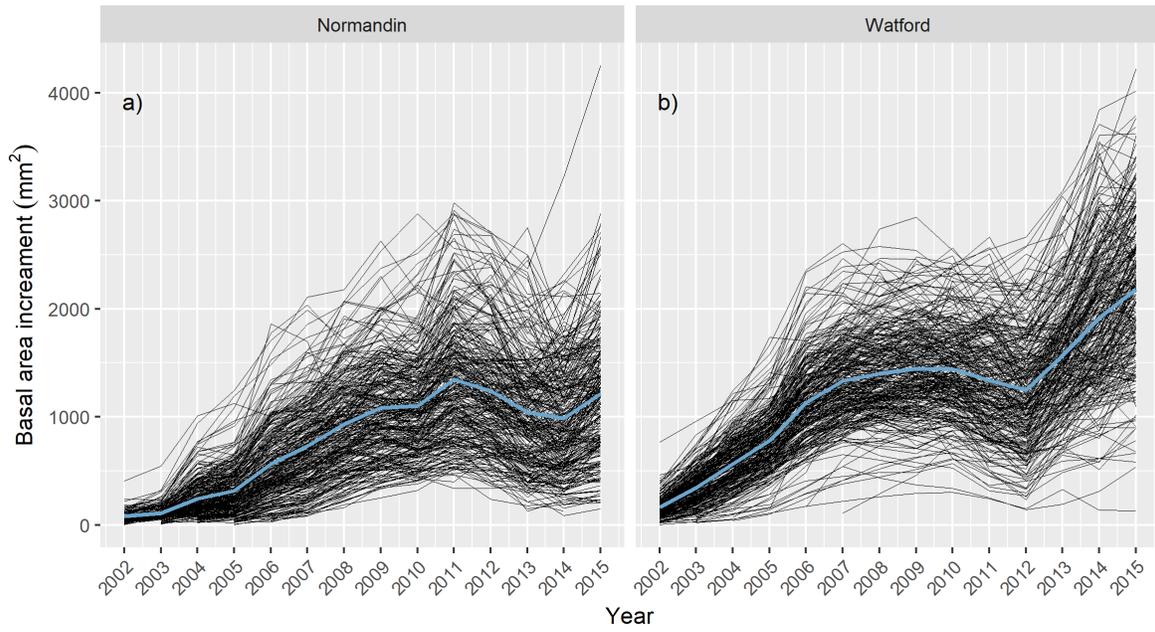
Mean and standard deviation values for both raw and detrended basal area increment (BAI) values at sites Normandin (a) and Watford (b)

<b>a) Normandin</b>				
Year	Raw BAI		Detrended BAI	
	Mean	SD	Mean	SD
2003	101.57	64.52	1.15	4.65
2004	220.95	172.55	1.07	1.12
2005	298.63	210.72	0.84	0.37
2006	542.84	332.04	1.02	0.20
2007	711.13	381.19	0.96	0.15
2008	920.30	408.25	1.02	0.12
2009	1066.31	445.80	1.02	0.14
2010	1075.04	446.88	0.94	0.16
2011	1319.44	550.59	1.11	0.19
2012	1213.44	526.98	1.04	0.15
2013	1022.38	500.52	0.93	0.20
2014	965.65	495.49	0.90	0.17
2015	1191.79	576.17	1.08	0.16

<b>b) Watford</b>				
Year	Raw BAI		Detrended BAI	
	Mean	SD	Mean	SD
2003	340.70	162.50	0.83	0.55
2004	560.49	227.42	0.89	0.24
2005	774.28	273.59	0.89	0.15
2006	1116.75	368.71	1.04	0.11
2007	1320.69	396.48	1.07	0.13
2008	1386.53	411.14	1.05	0.16
2009	1437.72	426.38	1.07	0.15
2010	1430.16	423.98	1.08	0.14
2011	1324.89	487.98	0.99	0.15
2012	1235.06	509.26	0.88	0.18
2013	1547.97	519.95	1.03	0.23
2014	1904.92	660.67	1.07	0.32
2015	2179.88	680.79	1.03	0.43

## Annex 3



Individual annual basal area increments (BAI) for Normandin (a) and Watford (b). Mean growth curve is added in blue.

## Annex 4

Genetic (above the diagonal) and phenotypic (below the diagonal) correlations between all traits<sup>a</sup> studied for site Normandin using the GBLUP model<sup>b</sup>. Standard errors are shown in parentheses along with significance level by asterisks<sup>c</sup>.

Trait	Recovery	Relative resilience	Resilience	Resistance	Height	DBH	Acoustic velocity	Wood density	EW density	LW density	EW area	LW area
Recovery	-	†	0.78** (0.15)	-0.06 (0.39)	0.39 (0.25)	0.23 (0.27)	-0.17 (0.29)	-0.30 (0.27)	-0.22 (0.27)	0.38 (0.39)	0.17 (0.31)	-0.16 (0.32)
Relative resilience	†	-	0.84** (0.11)	0.06 (0.39)	0.43 (0.24)	0.19 (0.28)	-0.14 (0.29)	-0.36 (0.26)	-0.27 (0.26)	0.30 (0.39)	0.14 (0.30)	-0.21 (0.31)
Resilience	0.74*** (0.05)	0.81*** (0.04)	-	0.58 (0.26)	0.34 (0.27)	-0.14 (0.30)	-0.08 (0.30)	-0.42 (0.26)	-0.31 (0.27)	-0.07 (0.40)	-0.13 (0.33)	-0.57* (0.28)
Resistance	-0.03 (0.11)	0.07 (0.11)	0.64*** (0.07)	-	0.02 (0.33)	-0.50 (0.27)	0.08 (0.33)	-0.32 (0.32)	-0.21 (0.31)	-0.56 (0.39)	-0.48 (0.31)	-0.68** (0.22)
Height	-0.13** (0.20)	-0.14** (0.19)	-0.09 (0.18)	0.03** (0.18)	-	0.65** (0.14)	†	0.10 (0.24)	0.10 (0.23)	†	0.64** (0.16)	0.63** (0.15)
DBH	0.16** (0.06)	0.12 (0.06)	-0.08 (0.07)	-0.29*** (0.06)	0.47*** (0.09)	-	-0.09 (0.24)	-0.38 (0.21)	-0.34 (0.21)	-0.10 (0.33)	†	0.96*** (0.04)
Acoustic velocity	-0.20 (0.14)	-0.21 (0.14)	-0.12 (0.13)	0.08 (0.12)	†	-0.10 (0.06)	-	0.33 (0.22)	0.28 (0.22)	0.41 (0.31)	-0.06 (0.26)	0.04 (0.25)
Wood density	-0.13* (0.08)	-0.12 (0.08)	-0.13 (0.07)	-0.01 (0.06)	-0.21** (0.08)	-0.37*** (0.06)	0.09* (0.09)	-	†	0.57 (0.22)	-0.35 (0.23)	0.02 (0.25)
EW density	-0.08 (0.08)	-0.07 (0.08)	-0.11 (0.08)	-0.02 (0.06)	-0.22** (0.09)	-0.31*** (0.06)	0.03 (0.10)	†	-	0.39 (0.26)	-0.33 (0.23)	-0.02 (0.25)
LW density	0.05 (0.07)	0.05 (0.07)	0.00 (0.07)	-0.02 (0.06)	†	-0.16* (0.06)	0.16*** (0.08)	0.95*** (0.12)	0.54*** (0.05)	-	-0.07 (0.37)	0.23 (0.39)
EW area	0.13* (0.07)	0.09 (0.07)	-0.01 (0.07)	-0.20** (0.06)	0.51*** (0.06)	†	-0.01 (0.08)	-0.43*** (0.05)	-0.36*** (0.06)	-0.17* (0.06)	-	0.93** (0.05)
LW area	0.01 (0.08)	-0.02 (0.08)	-0.10 (0.08)	-0.15*** (0.09)	0.51*** (0.06)	0.85*** (0.02)	0.04 (0.09)	-0.18** (0.07)	-0.20 (0.07)	-0.19** (0.06)	0.87*** (0.02)	-

<sup>a</sup> See table 3.1 for a full description of the traits

<sup>b</sup> The model fitted for each combination of traits is described in equation 3.11

<sup>c</sup> Level of statistical significance: \*  $P < 0.05$  | \*\*  $P < 0.01$  | \*\*\*  $P < 0.001$  | † convergence failed

## Annex 5

Genetic (above the diagonal) and phenotypic (below the diagonal) correlations between all traits<sup>a</sup> studied for site Watford using the GBLUP model<sup>b</sup>. Standard errors are shown in parentheses along with significance level by asterisks<sup>c</sup>.

Trait	Resistance	Height	DBH	Acoustic velocity	Wood density	EW density	LW density	EW area	LW area
Resistance	-	0.58** (0.19)	0.47 (0.24)	0.07 (0.25)	0.20 (0.26)	0.26 (0.26)	0.15 (0.29)	0.41 (0.27)	0.36 (0.26)
Height	0.48*** (0.05)	-	0.84*** (0.09)	0.30 (0.19)	-0.34 (0.21)	-0.27 (0.22)	0.10 (0.23)	0.87*** (0.10)	0.46** (0.19)
DBH	0.48*** (0.05)	0.67*** (0.04)	-	-0.06 (0.23)	-0.65** (0.17)	-0.67** (0.17)	-0.42 (0.24)	0.99*** (0.03)	0.69** (0.15)
Acoustic velocity	0.12 (0.07)	0.19** (0.07)	-0.11 (0.07)	-	0.32 (0.19)	0.30 (0.19)	0.54** (0.16)	-0.03 (0.25)	-0.05 (0.22)
Wood density	-0.04 (0.07)	-0.08 (0.07)	-0.36*** (0.06)	0.27*** (0.07)	-	†	0.87*** (0.08)	-0.72** (0.16)	-0.30 (0.23)
EW density	-0.02 (0.07)	-0.05 (0.07)	-0.30*** (0.06)	0.24*** (0.07)	†	-	0.76** (0.11)	-0.76** (0.16)	-0.49** (0.21)
LW density	0.10 (0.07)	0.18** (0.07)	-0.12 (0.06)	0.38*** (0.06)	0.84*** (0.06)	0.64*** (0.04)	-	-0.52* (0.23)	0.06 (0.27)
EW area	0.41*** (0.05)	0.60*** (0.04)	0.90*** (0.01)	-0.12 (0.07)	-0.40*** (0.06)	-0.33*** (0.06)	-0.09 (0.07)	-	0.76** (0.12)
LW area	0.32*** (0.06)	0.43*** (0.05)	0.66*** (0.04)	-0.09 (0.07)	0.01 (0.07)	-0.06 (0.07)	-0.07 (0.06)	0.69*** (0.03)	-

<sup>a</sup> See table 3.1 for a full description of the traits

<sup>b</sup> The model fitted for each combination of traits is described in equation 3.11

<sup>c</sup> Level of statistical significance: \*  $P < 0.05$  | \*\*  $P < 0.01$  | \*\*\*  $P < 0.001$  | † convergence failed