Table des matières

Résumé ..... *iii*

Abstract ..... *iv*

Table des matières ..... *v*

Liste des tableaux ..... *vii*

Liste des figures ..... *viii*

Liste des abréviations ..... *x*

Remerciements ..... *xi*

Avant-propos ..... *xiii*

Introduction générale *1*
Objectifs et hypothèses de recherche **6**
Objectifs 6
Hypothèses 6
Références **7**

Chapitre 1- Revue de littérature *11*
1.1 Introduction **11**
1.1.1 Changements climatiques observés et prévus 11
1.1.2 Adaptation et différenciation des populations 14
1.2 Migration assistée **16**
1.2.1 Définitions 16
1.2.2 Débat éthique 18
1.2.3 Risques de déplacement 18
1.2.4 Connaissances requises 20
1.2.5 Élaboration de plans de migration assistée 23
1.2.6 L'étude des transferts de semences 26
1.2.7 Exemples d'application de migration assistée au Canada 31
1.3 La migration assistée au Québec **32**
1.3.1 Essences du Québec 32
1.3.2 L'épinette blanche 33
1.3.3 Études de migration assistée au Québec 34
1.3.4 L'avenir de la migration assistée au Québec 36
1.4 Conclusion **37**
1.5 Références **39**

Chapitre 2 - Ecophysiology and growth of white spruce seedlings from various seed sources along a climatic gradient support the need for assisted migration *48*
Résumé **49**
Abstract **50**
2.1 Introduction **51**
2.2 Material and Methods **54**
2.2.1 Vegetative material 54
2.2.2 Planting sites 55
2.2.3 Climatic data 57

2.2.4 Characterization of the soil on the planting sites 57
2.2.5 Initial characterization of white spruce seedlings..... 58
2.2.6 Growth, root morphology and allocation of biomass..... 58
2.2.7 Mineral nutrition and carbon allocation..... 59
2.2.8 Gas exchange..... 59
2.2.9 Specific leaf area, nutrient use efficiency (NUE) and water use efficiency (WUE) 60
2.2.10 Statistical analyses 60
2.3 Results 63
2.3.1 Soil characterization..... 63
2.3.2 Growth characteristics of progeny from white spruce seed orchards four years after planting..... 64
2.3.3 Mineral nutrition and evolution in nutrient status..... 70
2.3.4 Photosynthetic traits before budbreak 74
2.4 Discussion 76
2.4.1 Growth and performance of different white spruce seed sources grown under contrasted environmental conditions..... 76
2.4.2 Carbon allocation and nutritional status of seedlings..... 80
2.4.3 Photosynthetic traits before bud break 81
2.5 Conclusions and implications for assisted migration 82
2.6 Acknowledgement..... 83
2.7 Références..... 84

Chapitre 3 - Conclusion générale 89
3.1 Sommaire des résultats 89
3.2 Portée opérationnelle..... 94
3.3 Limites de l'étude 95
3.4 Perspectives de recherche 96
3.5 Références..... 99

Annexe 1 102

Annexe 2 103

Annexe 3 104

Annexe 4 105

Liste des tableaux

TABLEAU 1.1 : EXEMPLES D'INTERACTIONS G X E POUR DIFFÉRENTES ESSENCES FORESTIÈRES. EXTRAIT DE TABLEAU DE LI ET AL. (2017). 22
TABLEAU 1.2 : EXEMPLES SUPPLÉMENTAIRES D'ÉTUDES DE TRANSFERT DE SEMENCES AU CANADA ET AILLEURS EN AMÉRIQUE DU NORD. 30
TABLEAU 2.1: COMPARISON OF SOIL CHARACTERISTICS OF THE THREE PLANTING SITES LOCATED ALONG A CLIMATIC GRADIENT. 63
TABLEAU 2.2. DIFFERENCE IN THE LEVEL OF PHOTOSYNTHETIC TRAITS OF SEEDLINGS FROM THE EIGHT SEED ORCHARDS AS A FUNCTION OF THE THREE PLANTING SITES LOCATED ALONG A CLIMATIC GRADIENT. 74
TABLEAU 2.3. PEARSON CORRELATION COEFFICIENTS (R)[A] OF AVERAGE SEED ORCHARD PHOTOSYNTHETIC TRAITS MEASURED AFTER THE FOURTH GROWING SEASON ON THREE PLANTING SITES LOCATED ALONG A CLIMATIC GRADIENT (N=24). 75

Liste des figures

FIGURE 1.1 : AUGMENTATIONS DE TEMPÉRATURE (EN HAUT À DROITE) ET DES PRÉCIPITATIONS (EN BAS À DROITE) POUR L'AMÉRIQUE DU NORD SELON LES SCÉNARIOS RCP2,6 ET RCP8,5 ET SELON L'HORIZON 2046-2065 ET 2081-2100 PAR RAPPORT AUX MOYENNES DE 1986-2005. TIRÉ DU 5E RAPPORT DU GIEC (2014). 13
FIGURE 1.2 : REPRÉSENTATION DE L'EFFET DU DÉPLACEMENT DU CLIMAT SUR LES POPULATIONS ADAPTÉES LOCALEMENT. ADAPTÉ DE AITKEN (2014). 15
FIGURE 1.3 : STRATÉGIES ET ÉCHELLES D'INTERVENTION DE LA MIGRATION ASSISTÉE ET REPRÉSENTATION GRAPHIQUE DES DISTANCES DE DÉPLACEMENT. 17
FIGURE 1.4 : AIRE DE DISTRIBUTION DE L'ÉPINETTE BLANCHE (TIRÉE DE: HTTP://AIMFC.RNCAN.GC.CA/FR) 34
FIGURE 2.1: LOCATION, COORDINATES AND CLIMATIC DATA FOR THE THREE PLANTING SITES (WATFORD, ASSELIN AND DEVILLE) SIMULATING A CLIMATIC GRADIENT AND EIGHT WHITE SPRUCE SEED ORCHARDS THAT WERE USED AS SEED SOURCES IN THIS STUDY. FOR SO1-1 TO SO1-6, LATITUDE, LONGITUDE AND ELEVATION OF THE SEED ORCHARDS ARE THOSE OF CENTROID OF SELECTED TREES THAT MAKE UP THE ORCHARDS. THE CLIMATIC DATA CORRESPONDS TO THOSE OF THE SAME CENTROIDS FOR THE PERIOD 1981-2010. FOR SEED ORCHARDS SO2-1 AND SO2-2, ONLY LATITUDINAL AND LONGITUDINAL DATA OF ORCHARD LOCATIONS ARE PRESENTED BECAUSE THE ORCHARDS WERE COMPOSED OF TREES REPRESENTING MULTIPLE WIDESPREAD PROVENANCES FROM QUÉBEC AND ONTARIO IN CANADA. 56
FIGURE 2.2. HEIGHT GROWTH AS A FUNCTION OF SEED ORCHARD AND FOREST PLANTING SITE AT THE END OF THE FOURTH GROWING SEASON (N=768 SEEDLINGS PER SEED ORCHARD AND N=2048 SEEDLINGS PER SITE FOR A TOTAL OF 6144 SEEDLINGS). THE MEANS (± STANDARD ERROR) WITH THE SAME LETTER ARE NOT CONSIDERED TO BE SIGNIFICANTLY DIFFERENT ACCORDING TO A TUKEY TEST AT A = 0.05. 65
FIGURE 2.3. CUMULATIVE HEIGHT GROWTH CURVES REPRESENTING THE GROWTH OF SEEDLINGS FROM EIGHT SEED ORCHARDS ON THE ASSELIN (INTERMEDIATE), WATFORD (SOUTH) AND DEVILLE (NORTH) FOREST SITES DURING FOUR GROWING SEASONS AFTER OUTPLANTING, AND THEIR ASSOCIATED EQUATIONS (ASSELIN SITE IN BLACK AND THE WATFORD AND DEVILLE SITES IN BLUE, NOT SIGNIFICANTLY DIFFERENT). EACH POINT FOR TIME 0 CORRESPONDS TO THE AVERAGE FOR EACH SEED ORCHARD (N=15) JUST BEFORE PLANTING AND EACH OTHER POINT REPRESENTS THE AVERAGE OF AN EXPERIMENTAL UNIT (ORCHARD/BLOCK/SITE; N=63). 66
FIGURE 2.4. MEAN DISTRIBUTION OF THE DRY MASS FROM THE SEEDLING PARTS (ADVENTITIOUS ROOTS, ROOTS, BRANCHES & STEMS AND NEEDLES) AS A FUNCTION OF SEED ORCHARD AND PLANTING SITE (N=96). FOR THE SAME PART OF THE SEEDLING, THE MEANS WITH THE SAME LETTER ARE NOT CONSIDERED TO BE SIGNIFICANTLY DIFFERENT ACCORDING TO A TUKEY TEST AT A = 0.05. 67
FIGURE 2.5: EXAMPLES OF THE OBSERVATIONS AND CLASSIFICATION CONDUCTED ON THE ROOTS, DRIED AND CLEANED OF FINE ROOTS, OF SEEDLINGS FROM DIFFERENT SEED ORCHARDS GROWN ON THE THREE PLANTATION STUDY SITES. THE FIRST COLUMN SHOWS THE PRESENCE/ABSENCE OF ADVENTITIOUS ROOTS (ADVENTITIOUS ROOTS ARE SEPARATED FROM THE ROOT MASS BY A WHITE LINE); (A) MANY ADVENTITIOUS ROOTS, (B) ONE ADVENTITIOUS ROOT AND (C) NO ADVENTITIOUS ROOTS. SECOND COLUMN SHOWS ROOT ORIENTATION; (D) EQUAL DISTRIBUTION ON EACH SIDE, (E) TENDENCY TOWARDS ONE SIDE AND (F) ONLY ONE SIDE. THIRD COLUMN SHOWS EXAMPLES OF ROOT DEFORMATION; (H) LROOT, (I) SWOLLEN ROOT AND (J) J-ROOT. 69

FIGURE 2.6: EXAMPLES OF THE DIFFERENCES IN COMPLETE INTACT ROOT SYSTEMS (NOT DRIED AND WITH FINE ROOTS) AS A FUNCTION OF PLANTATION STUDY SITES. THE COLUMNS REPRESENT THE FOREST SITES OF WATFORD (SOUTH), ASSELIN (INTERMEDIATE) AND DEVILLE (NORTH), RESPECTIVELY, AND THE ROWS REPRESENT THE SEED ORCHARDS SO1-4 (UPPER) AND SO1-2 (LOWER)..... 70
FIGURE 2.7 AVERAGE DISTRIBUTION BETWEEN SEEDLING PARTS (ADVENTITIOUS ROOTS, ROOTS, SHOOTS WITHOUT NEEDLES AND NEEDLES) AS A FUNCTION OF SEED ORCHARD AND PLANTING SITE (N=96) FOR (A) CARBON, (B) NITROGEN, (C) PHOSPHORUS, (D) POTASSIUM, (E) CALCIUM AND (D) MAGNESIUM CONTENTS. FOR THE SAME SEEDLING PART, MEANS WITH THE SAME LETTER ARE CONSIDERED NOT TO BE SIGNIFICANTLY DIFFERENT ACCORDING TO A TUKEY TEST AT A = 0.05..... 72
FIGURE 2.8: VECTOR ANALYSIS OF THE EVOLUTION OF NUTRITIONAL STATUS FOR NITROGEN (A) AND POTASSIUM (B) IN ABOVEGROUND PARTS OF SEEDLINGS FROM EACH SEED ORCHARD GROWING AT THE NORTHERLY SITE OF DEVILLE. THE REFERENCE POINT (100) REPRESENTS THE INITIAL CHARACTERIZATION JUST BEFORE OUTPLANTING, WHEREAS THE FINAL COORDINATES OF EACH VECTOR REPRESENT THE NUTRITIONAL STATUS OF SEEDLINGS FROM EACH SEED ORCHARD AFTER FOUR GROWING SEASONS ON THE PLANTING SITE WITH RESPECT TO THE REFERENCE POINT. 73

Liste des abréviations

A_{Max}: Photosynthèse à lumière saturante
A_n: Photosynthèse nette
CCMF : Conseil canadien des ministres des forêts
$C.E.C_{Total}$: Capacité d'échange cationique totale
DRF : Direction de la recherche forestière, Québec
DGPSPF: Direction générale de la production de semences et de plants forestiers
DM : masse sèche
FAO : Organisation des Nations Unies pour l'alimentation et l'agriculture
GIEC : Groupe d'experts intergouvernementaux sur l'évolution du climat
g_s: Conductance stomatique
G x E : Interaction entre la génétique et l'environnement
GMC: Modèle de circulation générale
H: Hauteur
MFFP : Ministère des forêts de la faune et des parcs, Québec
NUE : Efficience d'utilisation des éléments nutritifs
PAR : Rayonnement phostosynthétique actif
PNUE : Efficience d'utilisation de l'azote photosynthétique
PPUE : Efficience d'utilisation du phosphore
RCP : Representative Concentration Pathways
SLA : Surface foliaire spécifique (cm^2/g)
SO: Verger à graine
VPD: Déficit de pression de vapeur
V/V : Volume\Volume
WUE: Efficience d'utilisation de l'eau

Remerciements

Le soutien financier de ce projet a été assuré par une subvention du Fonds de Recherche du Québec – Nature et Technologies (FRQNT) accordée à l'équipe dirigée par le professeur Jean Beaulieu et regroupant messieurs Mohammed S. Lamhamedi, André Rainville et le professeur Jean Bousquet.

Ce projet de maitrise a pu être réalisé grâce au concours de plusieurs personnes. Ainsi, j'aimerais tout d'abord remercier mon directeur de recherche, Dr. Jean Beaulieu, professeur invité à l'Université Laval et chercheur émérite du Centre canadien sur la fibre de bois de Ressources naturelles Canada, et mon co-directeur, Dr. Mohammed S. Lamhamedi, chercheur émérite à la Direction de la recherche forestière (DRF) du ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs (MFFP) et professeur associé à l'Université Laval pour m'avoir permis de poursuivre mes études de deuxième cycle. Vous avez été d'une aide absolument exemplaire. Votre disponibilité, vos conseils et vos encouragements m'ont permis d'apprivoiser la recherche scientifique et d'acquérir, au cours de mon cheminement, une panoplie de nouvelles connaissances et d'outils qui me seront utiles pour les années à venir. J'ai eu la chance d'avoir deux directeurs ayant à cœur ma réussite et qui ont su, grâce à leur disponibilité et leur générosité, m'y faire parvenir avec brio.

J'aimerais également remercier Dr. Lahcen Benomar, chercheur postdoctoral à l'Université Laval, pour ses conseils et son appui tout au long de mon projet. Il a été d'une grande disponibilité et d'une aide inestimable lors de mes nombreuses interrogations en plus de m'assister pour mes échantillonnages sur le terrain. Merci également à la Dre Marie Coyea de l'Université Laval, pour son support et sa disponibilité.

Un grand merci au professeur Jean Bousquet de la Faculté de foresterie, de géographie et de géomatique et à André Rainville, chercheur à la DRF pour leur grande collaboration au projet. Également, un merci tout spécial à Josianne DeBlois de la DRF au MFFP pour sa grande disponibilité et son aide précieuse pour les analyses statistiques.

Je veux aussi remercier l'équipe de la DRF du MFFP, Denis Langlois, Carol De Blois et le personnel du Laboratoire de chimie organique et inorganique et plus particulièrement Mario

Rapport-Gratuit.com

Renaud qui m’a grandement aidé lors des différentes manipulations et de mes passages au laboratoire du MFFP.

Je remercie également le professeur Steeve Pepin, du Département des sols et génie agroalimentaire et madame Debra-Christiansen Stowe de Takuvik pour leur aide dans la rédaction de mes documents. Également, merci à Guillaume Racine, Jaimie Vincent et Pascale Fillion pour leur aide sur le terrain.

Finalement, j’aimerais remercier mes parents pour leurs supports et encouragements constants depuis le tout début et Anne pour sa présence, son écoute et son soutien.

Avant-propos

Ce mémoire de maîtrise est constitué de deux chapitres, dont le deuxième chapitre, « Ecophysiology and growth of white spruce seedlings from various seed sources along a climatic gradient support the need for assisted migration » a été soumis à la revue *Frontiers in plant science* le 21 septembre 2017 et accepté pour publication le 18 décembre 2017 (sous presse). Guillaume Otis Prud'homme en est le principal auteur. Il a effectué la récolte et la saisie des données, leurs analyses statistiques et leurs interprétations. La rédaction de l'article a également été entièrement faite par l'étudiant, avec un suivi constant des co-auteurs Jean Beaulieu, Mohammed Lamhamedi et Lahcen Benomar. Les co-auteurs André Rainville, Josianne DeBlois et Jean Bousquet ont également contribué au projet et à la conception de l'article et Josianne DeBlois, a aussi participé à l'analyse statistique des données. Cette étude a été financée par une subvention octroyée à Jean Beaulieu, Mohammed Lamhamedi, André Rainville et Jean Bousquet par le programme « Partenariat sur l'aménagement et l'environnement forestiers » du Fonds de Recherche Nature et Technologies (FRQNT). Un support additionnel majeur a également été fourni à Mohammed Lamhamedi et André Rainville par la Direction de la recherche forestière du ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs (MFFP). André Rainville a participé à l'élaboration du dispositif expérimental par la conception des tests génétiques, l'approvisionnement des semences et l'établissement et le maintien des sites de plantations. Le laboratoire de chimie organique et inorganique de la DRF a effectué les analyses de sols et des éléments nutritifs dans les tissus. Mohammed Lamhamedi et son équipe ont installé les stations météo sur les sites de plantations pour l'acquisition des données environnementales.

Rapport-gratuit.com
LE NUMERO 1 MONDIAL DU MÉMOIRES

Introduction générale

L'industrie forestière au Canada est très importante économiquement, générant à elle seule 1,25% du produit intérieur brut (PIB) réel (Gouvernement du Canada, 2016a). Le Canada est le leadeur mondial dans la balance commerciale (exportations) des produits forestiers, qui atteignait, en 2013, un total de 19,3 milliards de dollars. Cependant, avec les changements climatiques prévus dans l'hémisphère nord, le secteur forestier canadien pourrait être assujetti à des conséquences négatives majeures, notamment une diminution significative de la productivité des principales essences commerciales.

En effet, la forêt boréale du Canada subira, selon le Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat, des variations environnementales plus importantes que la moyenne mondiale en ce qui concerne la température et les précipitations (GIEC, 2014a). Ainsi, déjà en 2100, on prévoit des augmentations de température atteignant jusqu'à 6°C, selon le scénario RCP8.5 (GIEC, 2014c), accompagnées d'une augmentation générale des précipitations. Au Québec, l'organisme Ouranos prévoit des augmentations similaires pour les années 2071-2100, alors que les températures annuelles moyennes pourraient augmenter entre 4°C et 7°C, étant de plus en plus importantes à mesure que l'on monte vers le Nord québécois. Le régime des précipitations annuelles devrait également augmenter de façon générale pour la province, mais des périodes de sècheresse en été pourraient être observées dans le sud du Québec (Ouranos, 2015).

L'ampleur et la rapidité de ces changements engendrent plusieurs incertitudes quant à la capacité d'adaptation du secteur forestier. Durant les derniers millénaires, les espèces d'arbres des régions boréales ont su s'adapter ou migrer au rythme des changements climatiques (Davis et Shaw, 2001). Ce processus a mené à des adaptations locales et à une différenciation des populations le long de gradients climatiques à l'intérieur de l'aire de distribution des espèces forestières (Aitken et al., 2008; Aitken et Whitlock, 2013). Or, les projections climatiques générées par les différents groupes d'experts (e.g. GIEC, 2014a; Ouranos, 2015) suggèrent que le rythme des changements climatiques durant le prochain siècle sera beaucoup plus rapide que ce qui a déjà été observé, celui-ci étant jusqu'à dix fois supérieur aux capacités de migration des essences forestières (Aitken et al., 2008; Gouvernement du Canada, 2016b). Ceci entrainerait inévitablement des difficultés d'adaptation et de migration des essences forestières face aux changements climatiques

(Davis et Shaw, 2001). En effet, les niches climatiques correspondant aux essences forestières se déplaceront vers le nord ou en plus haute altitude, entrainant un décalage entre les populations adaptées localement et leurs conditions optimales de croissance, causant ainsi des mésadaptations (Williamson et al., 2009; Gray et al., 2011). De plus, l'augmentation d'évènements climatiques extrêmes menant à la hausse de la fréquence et de l'intensité des feux, des sècheresses ou encore des infestations d'insectes pourrait grandement affecter la survie et la productivité des forêts du Canada (Williamson et al., 2009; Allen et al., 2010). C'est pourquoi les gouvernements du Canada et des différentes provinces tentent d'aider les intervenants du secteur forestier à atténuer les effets des changements climatiques grâce à l'acquisition de nouvelles connaissances sur les capacités d'adaptation des arbres aux stress environnementaux (Johnston, 2009; Edwards et al., 2015). Ces connaissances pourraient ainsi permettre de réduire la vulnérabilité de nos forêts, mais également potentiellement permettre, à long terme, de tirer profit des changements climatiques, notamment grâce à l'allongement des conditions favorables lors de la saison de croissance (Andalo et al., 2005). En effet, les études sur la productivité des forêts observée depuis le milieu du 20ième siècle semblent montrer que les régions n'ayant pas connu de limitations des précipitations ont vu leur productivité augmenter (Boisvenue et Running, 2006). Cette tendance est observable à l'échelle canadienne, alors que dans l'ouest, où le régime des précipitations a diminué, on observe une baisse de la production (Ma et al., 2012; Girardin et al., 2016) et à l'est des Grands Lacs, où les précipitations sont restées abondantes, on observe un gain (Girardin et al., 2016) ou aucun changement (Ma et al., 2012) de production. Cette différence de précipitations occasionnerait des stress hydriques plus importants dans l'Ouest et ainsi un taux de mortalité (4,9%) supérieur à celui ayant cours dans les régions de l'Est (1,9%) (Peng et al., 2011). De plus, cette même tendance est trouvée dans les modèles de prédiction de croissance pour les années 2050 et 2100 (Price et al., 2013).

Une des solutions présentement à l'étude à l'échelle internationale (FAO, 2014; GIEC, 2014b) et au Canada (Johnston, 2009; Pedlar et al., 2011; Pedlar et al., 2012; Ste-Marie, 2014) pour maintenir ou augmenter la production des forêts est la migration assistée, qui consiste à déplacer une espèce ou une population forestière vers un territoire où le climat anticipé correspond à celui auquel elle est actuellement adaptée (Ledig et Kitzmiller, 1992; Mueller et Hellmann, 2008). Plusieurs études ont déjà été effectuées au Canada pour connaître l'impact d'un transfert de sources de semences sur les performances en

croissance (hauteur, diamètre et survie) pour des espèces forestières comme le pin tordu (*Pinus contorta* Dougl. ex Loud) (e.g. Wang et al., 2006; O'Neill et al., 2008; Wang et al., 2010), le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michaux.) (e.g. Gray et al., 2011; Hamann et al., 2011; Schreiber et al., 2013), le pin gris (*Pinus banksiana* (Lamb.)) (e.g. Savva et al., 2007; Thomson et Parker, 2008; Pedlar et McKenney, 2017), l'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) (e.g. Beaulieu et al., 2004; Thomson et al., 2009; Pedlar et McKenney, 2017) ou encore de l'épinette blanche (*Picea glauca* [Moench] Voss) (e.g. Andalo et al., 2005; Beaulieu et Rainville, 2005; Lu et al., 2014; Gray et al., 2016). De plus, certaines provinces ont déjà commencé à mettre en application la migration assistée sur leur territoire comme le Québec qui utilise les modèles de transfert de Beaulieu et al., (2004) et Mátyás et Yeatman (1992) pour effectuer des transferts semences de l'épinette noire et le pin gris vers le nord (Carles et Rainville, communication personnelle), la Colombie-Britannique qui a fixé des distances de transfert maximales pour le pin tordu, l'épinette d'intérieur (*Picea glauca* [Moench] Voss, *P. engelmannii* Parry ex Engelm.) ou encore le Douglas taxifolié (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) (O'Neill et al., 2008; O'Neill et al., 2017) par exemple, et l'Alberta pour les peupliers faux-trembles et l'aulne rouge (*Alnus rubra* Bong) (Gray et al., 2011; Pedlar et al., 2011). Les provinces de l'Ontario (Eskelin et al., 2011; Newaz et al., 2017) et du Québec (Benomar et al., 2015, 2016, 2017; Villeneuve et al., 2016; Lamhamedi et al., 2017) sont activement impliquées dans la mise en place d'une stratégie de migration assistée efficiente et sont en train de peaufiner leurs modèles de transfert d'espèces commerciales (Thomson et al., 2009 (Ontario); Rainville et al., 2014 (Québec)), telles que le pin gris, l'épinette noire et l'épinette blanche avec des recherches sur la contribution relative de la génétique et de la plasticité phénotypique sur la performance de traits morpho-physiologiques des plants pour établir des distances de transfert optimales en termes de risques d'acclimatation et d'adaptation.

Au Québec, l'épinette blanche figure parmi les essences résineuses commerciales les plus utilisées dans les programmes de reboisement (Beaulieu et al., 2009; Rainville et al., 2014). Elle est également celle dont le programme génétique est le plus avancé (Mullin et al., 2011). En effet, plus de 98% des semences utilisées pour le reboisement proviennent de vergers à graines de première et deuxième générations établis depuis les années 1980 (Lamhamedi et Carles, 2012). Andalo et al. (2005) ont établi un premier modèle de transfert de sources de semences pour l'épinette blanche, basé sur les résultats de tests de provenances âgés d'une vingtaine d'années. Un second modèle a plus tard été construit

pour représenter les conditions climatiques des lieux d'origine des sources de semences à l'aide d'un ensemble de variables climatiques correspondant aux normales climatiques de la période 1941-1970. Ce modèle, jumelé à un modèle d'indice de qualité de site biophysique (Beaulieu et al., 2011), à une table de rendement en plantation (Prégent et al., 2010) ainsi qu'à des données climatiques prédites par divers modèles de circulation générale et de scénario climatiques permet d'obtenir des prédictions de rendement en volume marchand (m^3/ha) jusqu'à la fin du siècle (Rainville et al., 2014).

Ces modèles de transfert ont pour but de prédire la performance des plants selon le climat projeté ou encore selon la différence de climat entre deux sites. Bien qu'ils représentent des avancées majeures dans l'élaboration d'un plan de migration assistée pour le Québec, ces modèles ne prennent pas en compte spécifiquement certains éléments important pouvant affecter la survie et la performance des plants (Isaac- Renton et al., 2014), notamment les traits physiologiques régissant la tolérance aux sècheresses et au froid. Il est connu que la croissance est un caractère qui est fortement associé à la génétique des plants (degré d'adaptation et de plasticité) et à l'environnement (fertilité, sol, eau, température, précipitations, etc.) (Li et al., 2017). Or, pour réduire les risques associés à la migration assistée, il apparaît crucial d'inclure la réponse de certains processus morpho-physiologiques aux modèles de transfert (e.g. traits photosynthétiques, phénologie, tolérance au gel et à la sècheresse, acclimatation thermique, nutrition minérale, etc.) pour mieux évaluer, et ultimement optimiser, la performance des essences forestières en fonction des changements climatiques anticipés (Lamhamedi et al., 2017). L'évaluation de ces traits durant la phase juvénile des plants forestiers, après leur mise en terre, est également nécessaire puisque la phase d'établissement constitue la période la plus critique en raison de la susceptibilité des plants aux stress environnementaux et à leurs interactions multiples (Lamhamedi et Bernier, 1994; Grossnickle, 2000). Finalement, les effets directs des facteurs non climatiques (propriété du sol, fertilité, mycorhizes, etc.) sur l'adaptation des populations à l'environnement local devraient également être considérés puisque ces derniers sont souvent négligés dans les modèles de transfert, bien que leur importance ait déjà été démontrée (Lafleur et al., 2010; Kranabetter et al., 2015; Pickles et al., 2015).

C'est dans cette optique que ce projet, portant sur la variation de traits morpho-physiologiques de différentes sources génétiques de l'épinette blanche dans un contexte de

migration assistée, a été mis en place. Des plants issus de huit vergers à graines d'épinette blanche les plus utilisés pour le reboisement de cette essence au Québec ont été mis en terre dans neuf sites répartis à raison de trois sites le long de trois transects latitudinaux. Les plantations établies sur les trois sites situés sur le transect appalachien et couvrant un gradient de normales de température de 1,7°C ont été utilisées dans le cadre de ce mémoire de maîtrise. Après quatre ans de croissance dans les trois sites de plantation, des mesures de croissance, d'allocation de biomasse, de nutrition minérale et de photosynthèse avant débourrement ont été prises sur les plants des huit vergers et ont permis d'évaluer l'importance relative de la contribution génétique (verger à graines) et de la plasticité (site de plantation) dans la variation observée chez ces caractères, puis de vérifier si la présence d'une interaction génotype * environnement pouvait être observée. Ces informations contribueront à approfondir les connaissances sur l'impact des changements climatiques sur la performance des plants d'épinette blanche, et éventuellement, à la détermination de distances de transfert optimales des sources génétiques dans un contexte de mise en place de la migration assistée dans les programmes de reboisement futurs.

Le premier chapitre de ce mémoire de recherche se consacre à une revue de littérature sur la migration assistée et porte sur les différentes définitions de celle-ci, sur les risques qui lui sont associés, sur les connaissances requises pour sa mise en place et sur l'élaboration d'un plan de migration assistée avec quelques exemples d'application. La migration assistée dans le contexte québécois est également discutée.

Le deuxième chapitre présente les résultats de recherche d'une étude sur l'évaluation de la performance de différentes sources génétiques d'épinette blanche le long d'un gradient climatique dans un contexte de migration assistée. Les résultats obtenus après quatre ans en plantation sur la croissance, l'allocation de la biomasse, la nutrition minérale et la photosynthèse avant débourrement y sont présentés. Finalement, le troisième chapitre est consacré à la conclusion générale qui résume les différents résultats obtenus et qui présente les impacts et les limitations de la présente étude tout en proposant des recommandations pour les recherches futures.

Objectifs et hypothèses de recherche

Objectifs

1) Modéliser l'évolution de la croissance juvénile de huit sources génétiques d'épinette blanche utilisées actuellement dans le programme de reboisement du Québec. La croissance juvénile est observée dans trois sites de plantation suivant un gradient climatique, et ce, au cours des quatre premières années en plantation.

2) Quantifier l'allocation du carbone réellement dosé et de la biomasse des différentes sources génétiques d'épinette blanche testées, ainsi que l'évolution de leur statut nutritionnel selon les sites de plantation.

3) Évaluer la réponse de la photosynthèse avant débourrement des huit sources génétiques d'épinette blanche évaluées sur les trois sites de plantation.

Hypothèses

1- Les sources génétiques d'épinette blanche auront des performances morpho-physiologiques différentes en réponse aux différences climatiques observées le long du gradient climatique.

   a. Tous autres facteurs étant égaux, la croissance devrait augmenter en suivant le gradient climatique des sites de plantation du nord vers le sud, c'est-à-dire du plus froid au plus chaud.

   b. Le rapport des parties racinaires sur les parties aériennes devrait diminuer selon le gradient de température du nord vers le sud.

   c. Le statut nutritif devrait s'améliorer en fonction du gradient de température, soit du nord vers le sud.

   d. La réponse de la photosynthèse avant débourrement devrait varier significativement selon les sites et les sources génétiques testées.

Références

Aitken, S.N., et Whitlock, M.C. (2013). Assisted gene flow to facilitate local adaptation to climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 44(1)**,** 367-388.

Aitken, S.N., Yeaman, S., Holliday, J.A., Wang, T., et Curtis-McLane, S. (2008). Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. *Evolutionary Applications* 1(1)**,** 95-111.

Allen, C.D., Macalady, A.K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., et al. (2010). A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management* 259(4)**,** 660-684.

Andalo, C., Beaulieu, J., et Bousquet, J. (2005). The impact of climate change on growth of local white spruce populations in Quebec, Canada. *Forest Ecology and Management* 205(1)**,** 169-182.

Beaulieu, J., Daoust, G., Deshaies, A., Lamhamedi, M.S., Rainville, A., et Tourigny, M. (2009). "Amélioration génétique des arbres, gestion des vergers à graines et de semences, et production de plants forestiers.," in *Manuel de foresterie, 2e édition,* ed. É. Multimondes. (Québec: Ordre des Ingénieurs Forestiers du Québec, Ouvrage collectif), 1095-1146.

Beaulieu, J., Perron, M., et Bousquet, J. (2004). Multivariate patterns of adaptive genetic variation and seed source transfer in *Picea mariana*. *Canadian Journal of Forest Research* 34(3)**,** 531-545.

Beaulieu, J., et Rainville, A. (2005). Adaptation to climate change: Genetic variation is both a short- and a long-term solution. *The Forestry Chronicle* 81(5)**,** 704-709.

Beaulieu, J., Raulier, F., Prégent, G., et Bousquet, J. (2011). Predicting site index from climatic, edaphic, and stand structural properties for seven plantation-grown conifer species in Quebec. *Canadian Journal of Forest Research* 41(4)**,** 682-693.

Benomar, L., Lamhamedi, M., Pepin, S., Rainville, A., Lambert, M.-C., Margolis, H., et al. (2017). 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* (sous presse).

Benomar, L., Lamhamedi, M.S., Rainville, A., Beaulieu, J., Bousquet, J., et Margolis, H.A. (2016). Genetic adaptation vs. ecophysiological plasticity of photosynthetic-related traits in young Picea glauca trees along a regional climatic gradient. *Frontiers in Plant Science* 7(48)**,** 1-15.

Benomar, L., Lamhamedi, M.S., Villeneuve, I., Rainville, A., Beaulieu, J., Bousquet, J., et al. (2015). Fine-scale geographic variation in photosynthetic-related traits of *Picea glauca* seedlings indicates local adaptation to climate. *Tree Physiology* 35(8)**,** 864-878.

Boisvenue, C., et Running, S.W. (2006). Impacts of climate change on natural forest productivity–evidence since the middle of the 20th century. *Global Change Biology* 12(5)**,** 862-882.

Davis, M.B., et Shaw, R.G. (2001). Range shifts and adaptive responses to Quaternary climate change. *Science* 292(5517)**,** 673-679.

Edwards, J., Pearce, C., Ogden, A., et Williamson, T. (2015). Changements climatiques et aménagement forestier durable au Canada: guide d'évaluation de la vulnérabilité et d'intégration des mesures d'adaptation dans le processus décisionnel. 166 p.

Eskelin, N., Parker, W.C., Colombo, S.J., et Lu, P. (2011). Assessing assisted migration as a climate change adaptation strategy for Ontario's forests: project overview and

bibliography. *Climate Change Research Report-Ontario Forest Research Institute* (CCRR-19).

FAO (2014). "The State of the World's Forest Genetic Resources. Commission on Genetic Resources for Food and Agriculture". Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, Italy, 277 pp.).

GIEC (2014a). "Changements climatiques 2014: Rapport de synthèse. Contribution des Groupes de travail I, II et III au cinquième Rapport d'évaluation du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat [Sous la direction de l'équipe de rédaction principale, R.K. Pachauri et L.A. Meyer]", 161 p.

GIEC (2014b). "Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part A: Global and Sectoral Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Field, C.B., V.R. Barros, D.J. Dokken, K.J. Mach, M.D. Mastrandrea, T.E. Bilir, M. Chatterjee, K.L. Ebi, Y.O. Estrada, R.C. Genova, B. Girma, E.S. Kissel, A.N. Levy, S. MacCracken, P.R. Mastrandrea, et L.L. White (eds.)].". Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, 1132 pp.).

GIEC (2014c). "Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part B: Regional Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Field, C.B., V.R. Barros, D.J. Dokken, K.J. Mach, M.D. Mastrandrea, T.E. Bilir, M. Chatterjee, K.L. Ebi, Y.O. Estrada, R.C. Genova, B. Girma, E.S. Kissel, A.N. Levy, S. MacCracken, P.R. Mastrandrea, et L.L. White (eds.)].". Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, 688 pp.).

Girardin, M.P., Bouriaud, O., Hogg, E.H., Kurz, W., Zimmermann, N.E., Metsaranta, J.M., et al. (2016). No growth stimulation of Canada's boreal forest under half-century of combined warming and CO_2 fertilization. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 1610156113

Gouvernement du Canada (2016a). *Aperçu de l'industrie forestière du Canada* [Online]. URL: http://www.rncan.gc.ca/forets/industrie/apercu/13312.

Gouvernement du Canada (2016b). *La migration assistée* [Online]. URL: http://www.rncan.gc.ca/forets/changements-climatiques/adaptation/13122.

Gray, L.K., Gylander, T., Mbogga, M.S., Chen, P.-y., et Hamann, A. (2011). Assisted migration to address climate change: recommendations for aspen reforestation in western Canada. *Ecological Applications* 21(5), 1591-1603.

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 & Genomes* 12(2), 23.

Grossnickle, S.C. (2000). *Ecophysiology of Northern Species: The Performance of Planted Seedlings. .* Ottawa, Ontario, Canada: NRC Research Press.

Hamann, A., Gylander, T., et Chen, P.-y. (2011). Developing seed zones and transfer guidelines with multivariate regression trees. *Tree Genetics & Genomes* 7(2), 399-408.

Isaac- Renton, M.G., Roberts, D.R., Hamann, A., et Spiecker, H. (2014). Douglas- fir plantations in Europe: a retrospective test of assisted migration to address climate change. *Global Change Biology* 20(8), 2607-2617.

Johnston, M. (2009). *Vulnerability of Canada's tree species to climate change and management options for adaptation: an overview for policy makers and practitioners.* Canadian Council of Forest Ministers.

Kranabetter, J.M., Stoehr, M., et O'Neill, G.A. (2015). Ectomycorrhizal fungal maladaptation and growth reductions associated with assisted migration of Douglas- fir. *New Phytologist* 206(3), 1135-1144.

Lafleur, B., Paré, D., Munson, A.D., et Bergeron, Y. (2010). Response of northeastern North American forests to climate change: Will soil conditions constrain tree species migration? *Environmental Reviews* 18(NA)**,** 279-289.

Lamhamedi, M., et Bernier, P. (1994). Ecophysiology and field performance of black spruce (*Picea mariana*): a review. *Annales des sciences forestières* 51(6)**,** 529-551.

Lamhamedi, M.S., et Carles, S. (2012). Les vergers à graines d'où proviennent les semences peut-il affecter la croissance juvéniles des plants d'épinette blanche? *Avis de recherche forestière* 39.

Lamhamedi, M.S., Rainville, A., Benomar, L., Villeneuve, I., Beaulieu, J., Bousquet, J., et al. (2017). L'écophysiologie, un atout pour réussir la migration assistée de sources génétiques d'épinette blanche. *Avis de recherche forestière* 89.

Ledig, F.T., et Kitzmiller, J.H. (1992). Genetic strategies for reforestation in the face of global climate change. *Forest Ecology and Management* 50(1-2)**,** 153-169.

Li, Y., Suontama, M., Burdon, R.D., et Dungey, H.S. (2017). Genotype by environment interactions in forest tree breeding: review of methodology and perspectives on research and application. *Tree Genetics & Genomes* 13(3)**,** 60.

Lu, P., Parker, W.H., Cherry, M., Colombo, S., Parker, W.C., Man, R., et al. (2014). Survival and growth patterns of white spruce (*Picea glauca* [Moench] Voss) rangewide provenances and their implications for climate change adaptation. *Ecology and Evolution* 4(12)**,** 2360-2374.

Ma, Z., Peng, C., Zhu, Q., Chen, H., Yu, G., Li, W., et al. (2012). Regional drought-induced reduction in the biomass carbon sink of Canada's boreal forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109(7)**,** 2423-2427.

Mueller, J.M., et Hellmann, J.J. (2008). An assessment of invasion risk from assisted migration. *Conservation Biology* 22(3)**,** 562-567.

Mullin, T.J., Andersson, B., Bastien, J., Beaulieu, J., Burdon, R., Dvorak, W., et al. (2011). "Economic importance, breeding objectives and achievements," in *Genetics, Genomics and Breeding of Conifers,* eds. C. Plomion, J. Bousquet & C. Kole. (New York, USA: Endenbridge Science Publishers & CRC Press), 40-127.

Newaz, M., Dang, Q.-L., et Man, R. (2017). Eco- physiological potential of jack pine for assisted northward migration: interactions among photoperiod,[CO_2] and moisture stress. *Nordic Journal of Botany* 35(6), 633-643.

O'Neill, G., Wang, N., Ukrainetz, L., Charleson, L., McAuley, A., et Yanchuk, S.Z. (2017). "A proposed climate-based seed transfer system for British Columbia. Technical report 099". (Victoria, B.C.: Province of British Columbia).

O'Neill, G.A., Hamann, A., et Wang, T. (2008). Accounting for population variation improves estimates of the impact of climate change on species growth and distribution. *Journal of Applied Ecology* 45(4)**,** 1040-1049.

Ouranos (2015). "Vers l'adaptation. Synthèse des connaissances sur les changements climatiques au Québec.", Édition 2015 ed. (Montréal, Québec).

Pedlar, J., McKenney, D., Beaulieu, J., Colombo, S., McLachlan, J., et O'Neill, G. (2011). The implementation of assisted migrationin Canadian forests. *The Forestry Chronicle* 87(6)**,** 766-777.

Pedlar, J.H., et McKenney, D.W. (2017). Assessing the anticipated growth response of northern conifer populations to a warming climate. *Scientific Reports* 7.

Pedlar, J.H., Mckenney, D.W., Aubin, I., Beardmore, T., Beaulieu, J., Iversion, L., et al. (2012). Placing forestry in the assisted migration debate. *BioScience* 62(9)**,** 835-842.

Peng, C., Ma, Z., Lei, X., Zhu, Q., Chen, H., Wang, W., et al. (2011). A drought-induced pervasive increase in tree mortality across Canada's boreal forests. *Nature Climate Change* 1(9)**,** 467-471.

Pickles, B.J., Twieg, B.D., O'Neill, G.A., Mohn, W.W., et Simard, S.W. (2015). Local adaptation in migrated interior Douglas-fir seedlings is mediated by ectomycorrhizas and other soil factors. *New Phytologist* 207(3)**,** 858-871.

Prégent, G., Picher, G., et Auger, I. (2010). *Tarif de cubage, tables de rendement et modèles de croissance pour les plantations d'épinette blanche au Québec.* Ministère des ressources naturelles et de la faune, Direction de la recherche forestière.

Price, D.T., Alfaro, R., Brown, K., Flannigan, M., Fleming, R., Hogg, E., et al. (2013). Anticipating the consequences of climate change for Canada's boreal forest ecosystems. *Environmental Reviews* 21(4)**,** 322-365.

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. Mémoire de recherche forestière no. 174". (Ste-Foy, QC: Direction de la recherche forestière, Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs du Québec).

Savva, Y., Denneler, B., Koubaa, A., Tremblay, F., Bergeron, Y., et Tjoelker, M.G. (2007). Seed transfer and climate change effects on radial growth of jack pine populations in a common garden in Petawawa, Ontario, Canada. *Forest Ecology and Management* 242(2)**,** 636-647.

Schreiber, S.G., Ding, C., Hamann, A., Hacke, U.G., Thomas, B.R., Brouard, J.S., et al. (2013). Frost hardiness vs. growth performance in trembling aspen: an experimental test of assisted migration. *Journal of Applied Ecology* 50(4)**,** 939-949.

Ste-Marie, C. (2014). *Adapting sustainable forest management to climate change: a review of assisted tree migration and its potential role in adapting sustainable forest management to climate change.* Ottawa, ON: Canadian Council of Forest Ministers.

Thomson, A.M., et Parker, W.H. (2008). Boreal forest provenance tests used to predict optimal growth and response to climate change. 1. Jack pine. *Canadian Journal of Forest Research* 38(1)**,** 157-170.

Thomson, A.M., Riddell, C.L., et Parker, W.H. (2009). Boreal forest provenance tests used to predict optimal growth and response to climate change: 2. Black spruce. *Canadian Journal of Forest Research* 39(1), 143-153.

Villeneuve, I., Lamhamedi, M., Benomar, L., Rainville, A., DeBlois, J., Beaulieu, J., et al. (2016). Morpho-physiological variation of white spruce seedlings from various seed sources and implications for deployment under climate change. *Frontiers in Plant Science* 7(1450).

Wang, T., Hamann, A., Yanchuk, A., O'Neill, G.A., et Aitken, S.N. (2006). Use of response functions in selecting lodgepole pine populations for future climates. *Global Change Biology* 12(12)**,** 2404-2416.

Wang, T., O'Neill, G.A., et Aitken, S.N. (2010). Integrating environmental and genetic effects to predict responses of tree populations to climate. *Ecological Applications* 20(1)**,** 153-163.

Williamson, T., Colombo, S., Duinker, P., Gray, P., Hennessey, R., Houle, D., et al. (2009). "Climate change and Canada's forests: from impacts to adaptation", (ed.) Sustainable Forest Management Network, University of Alberta. (Edmonton, AB: Canadian Forest Service, Northern Forestry Center)

Rapport-gratuit.com
LE NUMERO 1 MONDIAL DU MÉMOIRES

Chapitre 1- Revue de littérature

1.1 Introduction

Au cours du temps, les espèces forestières qui colonisent actuellement les zones tempérées et boréales ont su s'adapter aux changements de climat. Bien que des changements importants aient eu lieu à certaines périodes, les espèces forestières ont pu migrer à un rythme au moins équivalent à celui des changements climatiques passés (Jackson et Overpeck, 2000). L'amplitude des changements climatiques initiés depuis le début de l'aire industrielle est très importante, mais c'est surtout la vitesse à laquelle ces derniers s'effectuent qui inquiète la communauté scientifique quant à la capacité des espèces forestières à s'adapter au nouveau climat ou à migrer pour y retrouver les conditions auxquelles elles sont adaptées (Malcolm et al., 2002).

1.1.1 Changements climatiques observés et prévus

Les changements climatiques ne sont plus sujets à débat dans la communauté scientifique. On peut déjà observer des changements climatiques par rapport aux décennies précédentes. En effet, pour la période 2000-2010, la surface de la Terre était plus chaude de 0,8°C alors que l'écart atteignait 0,9°C pour l'hémisphère nord comparativement à la période 1961-1990 (WMO, 2013). Les extrêmes climatiques ont aussi augmenté de façon considérable depuis la période 1951-1980. Ainsi, durant cette période environ 1% de la surface terrestre était touchée par des évènements extrêmes de chaleur alors que la période 1981-2010 a vu ce pourcentage monter à 10% (Hansen et al., 2012).

Dans le dernier rapport du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat (GIEC), différents scénarios climatiques prévoient que les augmentations d'émissions de carbone futures entraineront une augmentation globale de la température pouvant aller jusqu'à 4,8°C (GIEC, 2014; Figure 1.1). La fréquence et la durée des vagues de chaleur en été devraient également augmenter. Des hausses de précipitations sont aussi prévues de façon générale aux hautes latitudes, mais des baisses sont plutôt attendues aux latitudes moyennes selon le scénario RCP8,5 (GIEC, 2014; Figure 1.1). La même tendance se maintient à l'échelle québécoise alors que l'augmentation moyenne des températures annuelles se fera sentir sur l'ensemble du territoire, allant de 4 à 7°C pour l'horizon 2071-2100, et où les plus grandes différences se feront sentir à mesure que l'on monte en latitude

(Ouranos, 2015). Les précipitations totales annuelles devraient augmenter pour l'ensemble des régions, passant d'augmentations de 5 à 15% (sud) à 30 à 45% (nord) pour l'horizon 2081-2100 comparativement à 1981-2000. En été et en automne, et donc pendant une partie de la saison de croissance des arbres, elles devraient également augmenter pour le centre et le nord du Québec. Cependant, les modèles ne s'entendent pas dans leurs prédictions pour les régions du sud prédisant soit de faibles diminutions ou augmentations des précipitations pour cette même période. Les régions méridionales du Québec devraient également voir leurs jours consécutifs sans précipitations s'allonger pour les mois de juin, juillet et août, y causant possiblement des périodes de sècheresse durant la saison de croissance pour l'horizon 2081-2100 (Ouranos, 2015). De plus, ces changements climatiques seront également accompagnés d'autres facteurs engendrant des pressions supplémentaires sur les écosystèmes forestiers, comme l'éclatement d'épidémies d'insectes ou des feux de forêt (Allard et al., 2010).

Il semble donc évident que les essences forestières boréales, telles que l'épinette blanche, auront des défis importants à affronter quant à leur capacité d'adaptation aux changements climatiques. Bien que les augmentations des températures annuelles et du carbone atmosphérique pourraient être avantageuses pour la production forestière, elles ne le seraient pas nécessairement selon les régions si non couplées avec une augmentation des précipitations durant la saison de croissance. Ainsi, des stress hydriques importants pourraient potentiellement limiter les gains de croissance en certains endroits (Price et al., 2013; Girardin et al., 2016). De plus, les génotypes d'essences forestières sont généralement adaptés à leur climat local et donc, la vitesse des changements climatiques pourrait occasionner d'importants délais d'adaptations (Beaulieu et Rainville, 2005).

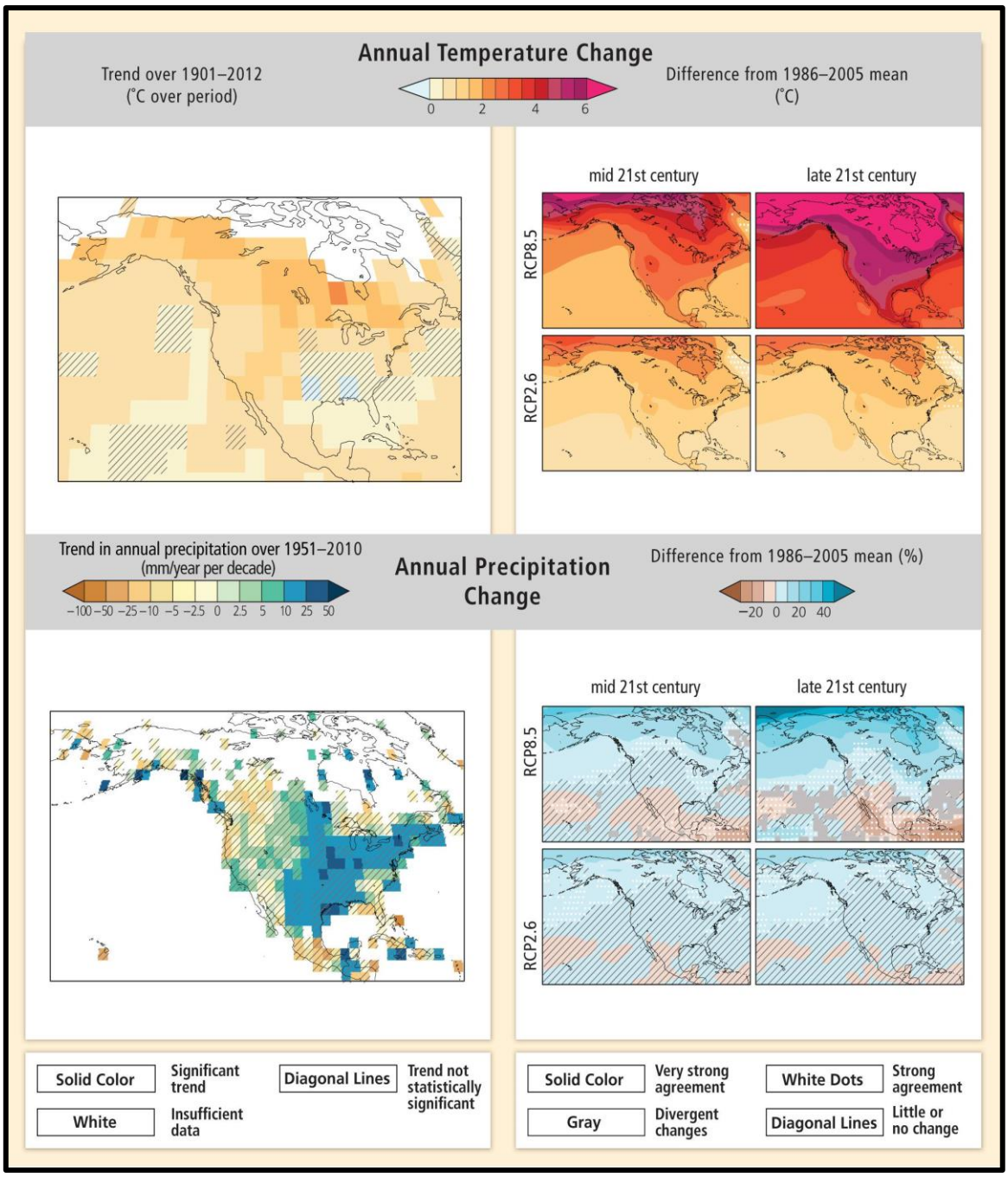


Figure 1.1 : Augmentations de température (en haut à droite) et des précipitations (en bas à droite) pour l'Amérique du Nord selon les scénarios RCP2,6 et RCP8,5 et selon l'horizon 2046-2065 et 2081-2100 par rapport aux moyennes de 1986-2005. Tiré du 5e rapport du GIEC (2014).

1.1.2 Adaptation et différenciation des populations

Historiquement, les espèces forestières ont su s'adapter aux changements de climat et se sont distribuées le long de gradients environnementaux. Ceci a permis aux populations d'une même espèce de développer des adaptations dites locales qui leur ont permis de se différencier d'autres populations de la même espèce le long de leur aire de distribution (Savolainen et al., 2013). Cette différenciation se manifeste par des différences de caractère en réponse à l'environnement. On peut penser, par exemple, aux différences de débourrement et d'aoûtement des bourgeons qui permettent aux populations ayant une plus longue saison de croissance, généralement celles du sud, d'avoir une croissance annuelle en hauteur supérieure (Li et al., 1993; Li et al., 1997; Beaulieu et al., 2004). De leur côté, les populations du nord développent des traits leur permettant de résister à des périodes de gel tardif au printemps et hâtif à l'automne, ce que les populations du sud ne développent pas nécessairement (Loehle, 1998). Ces adaptations locales permettent aux populations d'être les mieux adaptées à leur environnement local et ces dernières devraient donc y performer de manière optimale (Soolanayakanahally et al. 2009; Momayyezi et Guy, 2017).

Les populations ont su migrer pour s'adapter aux variations climatiques au cours des derniers siècles (Davis et Shaw, 2001). Cependant, le rythme des changements climatiques actuels est sans précédent. Ces changements rapides occasionneront un déplacement des niches climatiques du sud vers le nord ou en plus haute altitude à une vitesse qui dépasse largement le rythme naturel de migration des espèces forestières (Davis et Shaw, 2001; Iverson et al., 2004; Aitken et al., 2008). En effet, l'espérance de vie élevée des arbres ainsi que leur lente dispersion pourrait empêcher une migration adéquate en plus d'abaisser considérablement les capacités d'adaptation génétique, entrainant ainsi des mésadaptations (Figure 1.2). Ces mésadaptations pourraient engendrer une baisse de la production forestière et même, à plus long terme, nuire à la survie de certaines populations. Certains auteurs évoquent tout de même la possibilité d'un effet bénéfique à court terme (2046-2065) des changements climatiques sur la production forestière de certaines espèces boréales, notamment l'épinette noire et l'épinette blanche (Rainville et al., 2014). D'ailleurs, des observations en ce sens ont déjà été rapportées pour les espèces nordiques (territoire entre 45° et 70° de latitude) (Myneni et al., 1997). Cependant, même dans le cas d'un effet positif des changements climatiques, des périodes durant lesquelles la production forestière serait en baisse à cause des mésadaptations ne pourraient être évitées (Etterson et Shaw, 2001; Beaulieu et Rainville, 2005) en raison du nombre de générations nécessaires aux

populations pour s'adapter aux nouvelles conditions climatiques. De plus, ces périodes durant lesquelles les plants sont moins bien adaptés occasionnent des stress biotiques et abiotiques qui accentuent leur vulnérabilité aux maladies et aux attaques d'insectes (Ayres et Lombardero, 2000; Williamson et al., 2009).

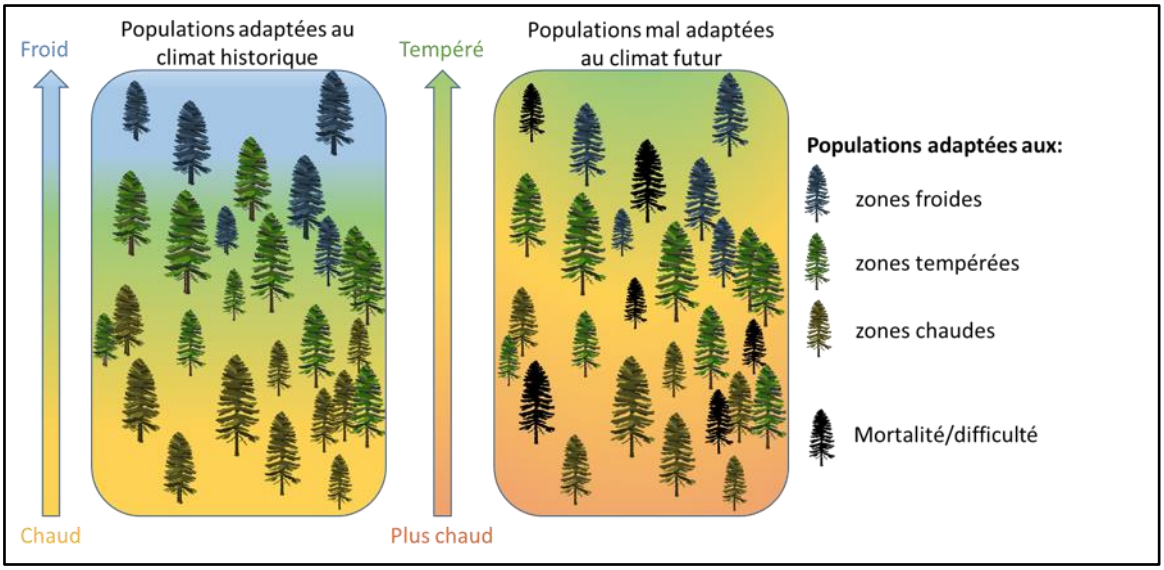


Figure 1.2 : Représentation de l'effet du déplacement du climat sur les populations adaptées localement. Adapté de Aitken (2014).

En réponse à ces périodes d'incertitudes et de pertes de production envisagées, le Conseil canadien des ministres des forêts a développé des critères pour l'aménagement durable des forêts (Edwards et al., 2015). Ceux-ci permettraient d'assurer la viabilité de nos écosystèmes forestiers en appliquant différentes stratégies, dont notamment la migration assistée (Ste-Marie, 2014).

1.2 Migration assistée

1.2.1 Définitions

La migration assistée, également appelée colonisation assistée, délocalisation gérée ou encore relocalisation aménagée, consiste à déplacer une espèce, ou une population, vers un territoire où le climat prévu lui serait favorable, tout en respectant les conditions environnementales auxquelles cette espèce, ou population, est présentement adaptée (Ledig et Kitzmiller, 1992; Mueller et Hellmann, 2008). Il existe trois types majeurs de migration assistée, ceux-ci étant plus ou moins risqués selon l'importance du déplacement effectué (Winder et al., 2011; Figure 1.3). Ainsi, le premier type correspond au déplacement d'une population à l'intérieur de l'aire de distribution de son espèce. Il s'agit du niveau le moins risqué puisque le déplacement est fait dans un territoire déjà occupé par l'espèce. Le second type, qui entraîne un niveau de risque intermédiaire, est dit de l'expansion assistée. Dans ce cas-ci, le déplacement de la population est effectué tout juste à l'extérieur de l'aire de distribution de son espèce, comme elle aurait pu le faire naturellement. Finalement, le troisième type correspond à un déplacement sur de longues distances vers un environnement qu'une espèce ne pourrait coloniser naturellement.

En plus de ces trois niveaux d'interventions, la migration assistée peut viser deux buts distincts, soit la conservation des ressources génétiques ou encore la préservation ou l'augmentation de la production forestière (Loss et al., 2011; Pedlar et al., 2012; Figure 1.3). La migration assistée visant la conservation est généralement utilisée pour protéger une espèce végétale ou animale en voie de disparition ou en danger. Le fait de travailler sur une espèce étiquetée comme étant déjà « à risque » pour sa survie entraine généralement l'utilisation de plans de migration assistée sur de longues distances afin d'éloigner l'espèce d'un environnement qui lui est défavorable. La migration assistée pour maintenir ou augmenter la productivité de son côté est théoriquement beaucoup moins risquée puisqu'elle s'applique sur de plus petites échelles et généralement dans l'aire de distribution de l'espèce ou tout juste en dehors.

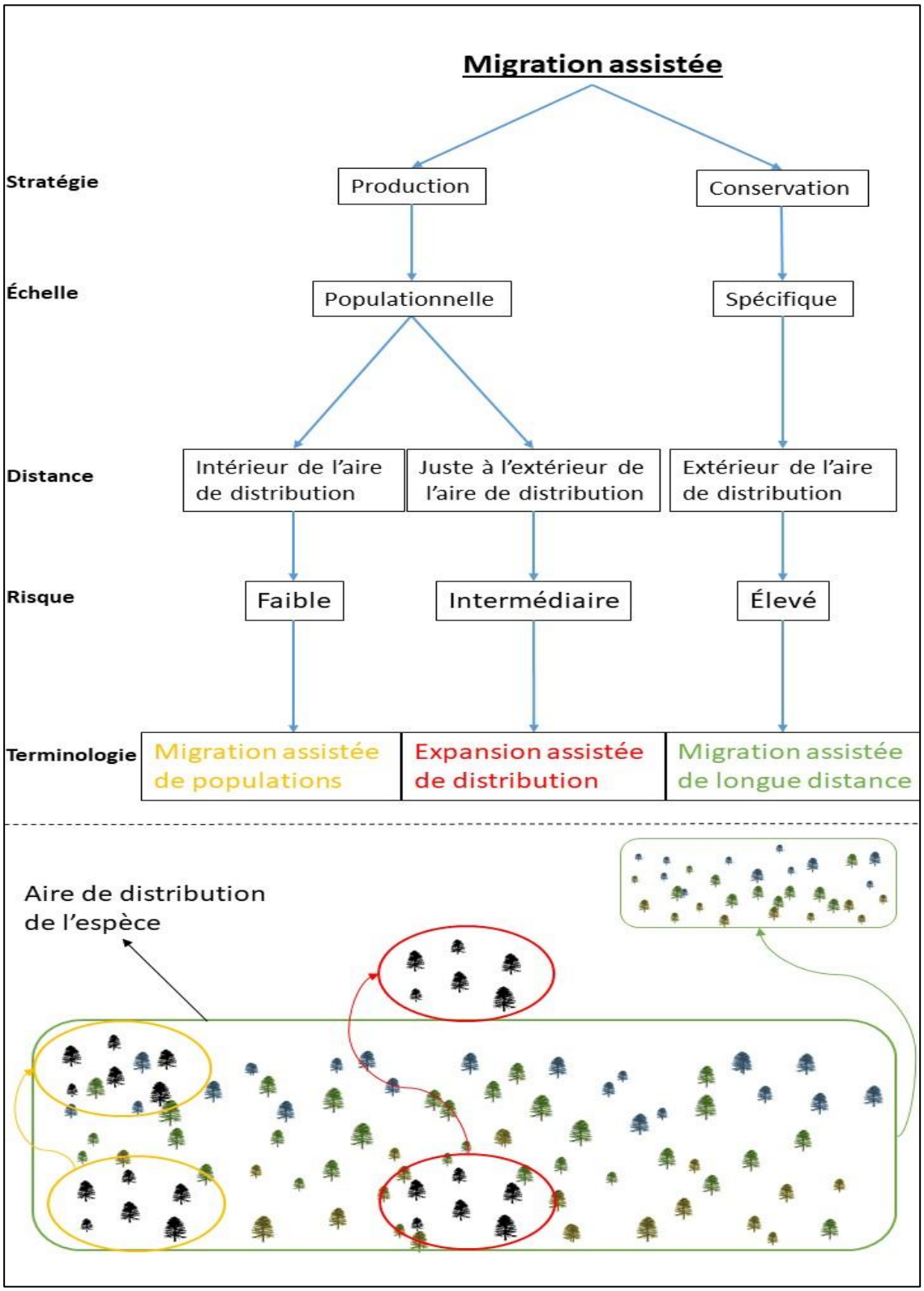


Figure 1.3 : Stratégies et échelles d'intervention de la migration assistée et représentation graphique des distances de déplacement.

1.2.2 Débat éthique

La migration assistée est au cœur d'un débat continu sur la place de l'homme au sein de la nature. Elle oppose deux idéologies fondamentales, soit que l'homme peut intervenir dans la nature pour favoriser l'adaptation aux changements climatiques (anthropocentrique) et de l'autre côté que l'homme ne devrait pas intervenir et que celle-ci s'adaptera par elle-même aux modifications du climat (écocentrique) (Aubin et al., 2011). Ces deux positions sont en forte opposition quant aux actions humaines, mais s'entendent sur un but commun : aménager de façon durable nos forêts face aux changements climatiques et éviter l'extirpation ou l'extinction d'espèces végétales. C'est surtout au niveau de la gestion des risques que les tenants des deux visions ne s'entendent pas. Les anthropocentriques voient en la migration assistée une stratégie d'adaptation d'essences forestières face aux changements climatiques (Ste-Marie, 2014). Les bénéfices d'un déplacement sont vus comme plus importants que les risques qui y sont associés, dans la mesure où ces derniers sont réduits avec des connaissances scientifiques solides (McLachlan et al., 2007). C'est un argument souvent utilisé par les forestiers qui considèrent cette stratégie sur des essences commerciales importantes, comme l'épinette blanche ou noire, en se basant sur d'importantes connaissances scientifiques acquises notamment grâce aux tests de provenances (Pedlar et al., 2012). De plus, les distances de migration envisagées sont généralement courtes, ce qui diminue les risques associés au déplacement. Du côté des écocentriques, ils sont plus souvent associés à la conservation et voient en la migration assistée une stratégie comportant plus de risques que de bénéfices (e.g. Fazey et Fischer, 2009; Ricciardi et Simberloff, 2009). L'absence de tests de provenances pour les espèces non commerciales, couplée aux incertitudes climatiques occasionne probablement plus d'incertitudes quant à la réponse des espèces aux changements climatiques. Malgré tout, face à l'importance des changements climatiques anticipés, certains commencent à proposer la migration assistée pour prévenir l'extinction de certaines espèces (Vitt et al., 2009; Minteer et Collins, 2010). Un bon exemple d'une migration assistée effectuée avec une vision de conservation est celui du torreya de Floride (*Torreya taxifolia* Arn.) dans des régions plus au nord des États-Unis (par exemple la Caroline du Nord) par le groupe Torreya Guardians (Barlow et Martin, 2005).

1.2.3 Risques de déplacement

Les risques associés à la migration assistée sont généralement plus élevés à mesure que la distance de déplacement est importante (Mueller et Hellmann, 2008; Vitt et al., 2010).

Rapport-Gratuit.com

Plus deux territoires sont distants, moins l'environnement (ensemble de facteurs biotiques et abiotiques) des deux endroits est susceptible de se ressembler. Ces différences entre les territoires amènent des pressions environnementales qui pourraient potentiellement affecter la croissance et la survie des populations/espèces déplacées (Ste-Marie, 2014).

En effet, un changement de territoire peut amener une population ou une espèce à être en contact avec de nouveaux organismes. De plus, cette situation est vraie dans les deux sens (nouvelle population vs population(s) locale(s) du nouvel environnement). Ainsi, les plants d'une population déplacée peuvent être mis en contact avec un nouvel insecte ou une nouvelle maladie. Ces mêmes plants pourraient également favoriser l'arrivée d'insectes ou de maladies avec eux dans le nouveau territoire (e.g. Winder et Shamoun, 2006). La compétition interspécifique avec d'autres espèces d'arbres ou bien intraspécifique avec des individus d'une nouvelle population peut également amener certaines difficultés autant pour la nouvelle population/espèce que celle(s) déjà présente(s). On pourrait ainsi voir une espèce devenir envahissante, bien que l'invasion intracontinentale (Mueller et Hellmann, 2008) ainsi que le risque d'extinction (Sax et al., 2009) soient peu probables. Finalement, des déplacements d'espèces ou de populations pourraient également favoriser certains cas d'hybridation interspécifiques non souhaités. Cependant, ces problématiques sont habituellement associées à de longues distances de migration, ce qui est généralement évité dans le cas de la migration assistée en faveur de la productivité (faible distance de déplacement; Figure 1.3) (Pedlar et al., 2012). Bien que des déplacements importants, tels que l'introduction du pin Monterey (*Pinus radiata* D. Don) en Nouvelle-Zélande (Mead, 2013) ou encore celle du cèdre d'atlas (*Cedrus atlantica* Manetti) dans le sud de la France (Allard et al., 2013), entre autres, ont été effectués par l'homme depuis longtemps, il est important de dissocier ces déplacements avec ceux de la migration assistée comme stratégie d'adaptation aux changements climatiques (Aubin et al., 2011). En effet, les gestionnaires forestiers impliqués dans le déplacement de matériel végétal aujourd'hui sont soumis à des examens et des règlementations plus strictes et sont très conscients des effets potentiellement ravageurs de tels déplacements. De plus, la migration assistée est effectuée dans un contexte où l'évolution du climat n'a jamais été aussi rapide et importante, ce qui amène de nouveaux défis environnementaux. C'est pourquoi les déplacements actuellement à l'étude se concentrent majoritairement sur les espèces commerciales, sur lesquelles plus d'informations de base ont déjà été recueillies grâce aux tests de

provenances en particulier, et que ces déplacements sont envisagés sur de courtes distances afin de minimiser les risques potentiels.

Certaines espèces profitent de symbioses et sont dépendantes ou fortement associées aux mycorhizes dans le sol qui les aident dans l'absorption de l'eau et des éléments nutritifs. Un déplacement sans ces organismes pourrait grandement nuire à l'établissement des plants déplacés (Kranabetter et al., 2015). Comme rapporté par Ste-Marie (2014), un transfert de portion de sol avec les plants pourrait faciliter l'établissement et la croissance de ces espèces dépendantes des mycorhizes, en supposant que ces dernières parviennent à s'adapter et à croitre dans leur nouvel environnement.

Finalement, la différence de climat influence grandement la performance des populations/espèces. Ces dernières ont développé au cours du temps des adaptations à leur climat et un déplacement pourrait causer un appariement non optimal entre ces adaptations locales (génétique) et la nouvelle niche climatique. La migration assistée a pour but de diminuer l'impact négatif potentiel des changements climatiques. La température, les précipitations et la concentration en CO_2 sont ainsi souvent les variables visées. Il demeure toutefois important de ne pas négliger l'impact d'autres variables climatiques changeantes comme par exemple les degrés-jours, les températures minimales et maximales ou encore les jours de gels qui auront également une influence sur la performance et l'établissement des populations et espèces. De plus, bien qu'il semble y avoir beaucoup de risques associés au déplacement de matériel végétal, l'inaction pourrait être tout autant risquée et néfaste pour les essences forestières (Gray et al., 2011; Sáenz-Romero et al., 2016). En effet, cela pourrait également conduire à un appariement non-optimal entre les adaptations locales et l'environnement de certaines essences forestières dues à la reconfiguration des niches climatiques causée par les changements climatiques.

1.2.4 Connaissances requises

Des connaissances scientifiques multidisciplinaires sont nécessaires avant d'appliquer un plan de migration assistée. Pour ce faire, des études devraient d'abord être conduites en conditions contrôlées dans des pépinières, dont le climat est similaire dans la mesure du possible à la région écologique visée par la migration assistée, afin de caractériser les traits et la variabilité observée entre les populations d'une espèce. Des conditions contrôlées

Rapport-gratuit.com
LE NUMERO 1 MONDIAL DU MÉMOIRES

permettent de voir l'effet de la variation d'un ou plusieurs facteurs climatiques, comme la température et le CO_2 (e.g. Carles et al., 2015), l'irrigation (e.g. Lamhamedi et al., 2001), ou encore la photopériode (e.g. Oleksyn et al., 1992), sur certains traits morpho-physiologiques comme par exemple la croissance en hauteur et en diamètre (e.g. Lamhamedi et al., 2001; Carles et al., 2015; Villeneuve et al., 2016), l'allocation de la biomasse et des nutriments (e.g. Oleksyn et al., 1992; Oleksyn et al., 1998), la nutrition minérale (e.g. Lamhamedi et al., 2001; Carles et al., 2011; Villeneuve et al., 2016), la photosynthèse (e.g. Benomar et al., 2015, 2016, 2017), la phénologie des bourgeons (e.g. Li et al., 1993; Rossi et Bousquet, 2014; Rossi, 2015), la croissance racinaire (Zadworny et al., 2016) et tout autre trait influençant la performance des plants dans les sites de reboisement.

Il est également important d'établir des plantations afin de mesurer ces traits en conditions naturelles. Un dispositif comprenant plusieurs plantations permet également de simuler un gradient climatique, ce qui apporte un regard plus complet quant à l'apport de la génétique (adaptation locale), de l'environnement (plasticité phénotypique) et de l'interaction entre la génétique et l'environnement (G x E). L'interaction est très importante, puisque plusieurs scientifiques présument que c'est en appariant les conditions locales d'une population avec celles du nouvel environnement que l'on obtiendra les meilleures performances de celle-ci. Comme rapporté par Li et al. (2017), plusieurs études ont observé des interactions génotype-environnement sur une multitude d'espèces et traits morpho-physiologiques différents (Tableau 1.1). L'étude de la réponse de différents caractères face à des conditions climatiques extrêmes devrait aussi faire partie intégrante des recherches futures. En effet, des études avec de grands gradients thermiques ou encore qui simuleraient une sècheresse en empêchant que les plants aient accès à l'eau venant des précipitations à l'aide de toiles (e.g. Konôpka et al., 2007; Gaul et al., 2008) permettraient de mieux faire ressortir les interactions entre la génétique et l'environnement. Il serait alors plus facile de discerner les différences d'adaptation entre les populations d'espèces forestières boréales, et ainsi d'élaborer des distances de migration optimales, ainsi que leurs limites respectives, afin d'obtenir le meilleur rendement pour chacune de ces populations.

Tableau 1.1 : Exemples d'interactions G x E pour différentes essences forestières. Extrait de tableau de Li et al. (2017).

Espèce	**Étude**	**Variable**	**Référence**
Épinette de Norvège (*Picea abies*)	• 913 clones testés en 2 séries de six et trois sites en Suède	Hauteur	(Bentzer et al., 1988)
	• Deux tests de descendances issues de pollinisation contrôlée (15 pères et 50 mères) et six tests de descendance issues de pollinisation libre (87 mères) au Danemark	Diamètre	(Costa e Silva et al., 2000)
	• 24 clones dans 11 sites au Danemark et en Suède	Hauteur	(Karlsson et al., 2001)
	• 483 clones dans deux tests clonaux en Suède	Hauteur et diamètre	(Hannrup et al., 2003)
	• Trois tests de descendances issues de pollinisation contrôlée avec 309 familles dans trois sites en Suède	Diamètre	(Hallingbäck et al., 2008)
	• 20 tests de descendances issues de pollinisation libre de six séries de tests, plantés en Suède dans trois zones de verger à graine	Hauteur	(Chen et al., 2017)
Épinette noire	• 720 familles issues de pollinisation libre dans six sites de trois zones d'amélioration au Canada	Hauteur, diamètre et volume	(Lu et Charrette, 2008)
Épinette blanche	• 19 provenances plantées dans huit sites au Canada	Hauteur et diamètre	(Rweyongeza, 2011)

Ces évaluations à moyen et à long terme en plantation permettent également de mieux cerner les effets d'autres facteurs abiotiques (e.g. la fertilité des sols, le drainage, la porosité, etc.) qui font partie, comme le climat, d'un ensemble de facteurs qui régissent le rendement d'une population (Lafleur et al., 2010). La possibilité de faire des suivis à long terme en plantation est également fort intéressante puisque cela permet de valider les observations sur les traits tout au long du développement des plants. Ces observations sur le long terme pourraient également permettre de trouver des traits qui varient de la même façon au cours du temps, et donc, qui pourraient servir de critères de sélection à un jeune âge afin de sélectionner les populations les plus performantes à l'intérieur d'une espèce (Williams et al., 1987; Li et al., 1993; Wahid et al., 2013).

1.2.5 Élaboration de plans de migration assistée

Pedlar et al. (2011) ont proposé une liste des principales étapes d'élaboration d'un plan de migration assistée dans le contexte des forêts canadiennes. Bien qu'ils aient discuté de la possibilité de migration assistée de conservation, seules les étapes concernant la migration assistée visant le maintien ou l'augmentation de la productivité d'espèces commerciales seront ici résumées.

Ainsi, la première étape consiste à choisir l'espèce visée par le plan de migration assistée (Vitt et al., 2010; Pedlar et al., 2011). Le choix de l'espèce sera basé sur le déclin potentiel de productivité d'une espèce commerciale face aux changements climatiques. Ce déclin potentiel est souvent observé ou prédit pour les populations originaires des régions chaudes (Pedlar et McKenney, 2017) comme il a été démontré pour l'épinette noire en Ontario (Thomson et al., 2009), ou encore l'épinette noire et blanche au Québec (Rainville et al., 2014). Ce déclin est présumé être relié positivement au degré d'adaptation locale, où une population qui montre une forte adaptation génétique à son environnement local sera plus sujette à un déclin de croissance causé par le déplacement de sa niche climatique (Aitken et al., 2008).

Ensuite, il faut prévoir la distance de migration optimale pour le matériel déplacé (population). Dans l'hémisphère nord, les conditions favorables aux essences forestières sont prévues de migrer vers le nord ou en plus haute altitude (Rehfeldt et al., 2012). Comme

la migration assistée est basée sur l'appariement du climat présent et projeté, certains logiciels ont été développés (e.g. Seedwhere; McKenney et al., 1999; Optisource; Beaulieu, 2010) pour estimer l'évolution du climat dans le temps et ainsi, apparier le climat des sources génétiques à déplacer avec celui d'un nouvel endroit où le climat projeté sera favorable. Ukrainetz et al. (2011) suggèrent d'utiliser une période de temps équivalent au tiers de la rotation de l'espèce commerciale afin de la favoriser pendant la phase d'établissement, qui correspond à la période la plus vulnérable. De leur côté, Gray et al. (2011) suggèrent d'utiliser une projection du futur immédiat (10-20 ans) pour éviter les incertitudes de projection à plus long terme. En visant ainsi une période à court terme, on s'assure de ne pas causer de stress durant la période de croissance la plus importante, en plus d'avoir une projection du climat beaucoup plus précise.

Des tests de provenances, qui consistent à planter plusieurs sources génétiques d'une espèce donnée provenant de localisations différentes dans un endroit aux conditions similaires, ont été effectués un peu partout au Canada. Ces tests sont maintenant réutilisés dans plusieurs études (e.g. Beaulieu et al., 1989; Mátyás et Yeatman, 1992; Li et al., 1993; Beaulieu et al., 1996; Li et al., 1997a; Li et al., 1997b; Beaulieu et al., 2004; Andalo et al., 2005; Savva et al., 2007; Thomson et Parker, 2008; Thomson et al., 2009; Rweyongeza, 2011; Pedlar et McKenney, 2017) et permettent d'observer dans un milieu homogène les différences de performance entre plusieurs sources génétiques (Beaulieu et al., 2009). L'utilisation de plusieurs dispositifs installés dans différentes régions permet également d'observer ces mêmes populations sous différents contextes climatiques. Il est alors possible d'évaluer plusieurs caractères morpho-physiologiques de plusieurs provenances et d'observer les performances de ces dernières selon la distance de transfert climatique (climat local de la provenance vs climat du site de plantation). Ceci permet de simuler les changements climatiques à l'aide des gradients formés par les sites, et ainsi de trouver les distances de transfert optimales et critiques de chaque population de l'espèce visée.

Pedlar et al. (2011) suggèrent également que les distances de migration ainsi calculées ne prennent pas assez en considération les incertitudes reliées aux projections des changements climatiques. Ils présentent deux solutions pour y remédier. Premièrement, l'utilisation de plusieurs zones favorables de déploiement des graines pour une source génétique donnée selon divers scénarios climatiques a été proposée par Rehfeldt et Jaquish

(2010). Ainsi, différentes zones de déploiement pour chacun des scénarios climatiques sont superposées les unes aux autres. Les régions où plusieurs zones se chevauchent sont alors considérées favorables aux déploiements de graines puisqu'elles sont appropriées pour différents scénarios climatiques et les risques liés à l'incertitude des projections sont donc moins grands. L'autre solution proposée serait de planter plusieurs sources génétiques provenant de climats légèrement différents et considérés favorables selon divers scénarios climatiques pour un même site de plantation, diminuant alors les risques de non-réussite dus aux incertitudes des projections climatiques.

Une fois que suffisamment de données ont été acquises pour la détermination des distances de transfert optimales, la prochaine étape est l'approvisionnement des semences appropriées. Au Canada, la plupart des provinces, comme par exemple le Québec, ont des vergers à graines produisant des semences de haute qualité pour le reboisement des espèces commerciales (Beaulieu et al., 2009). Certains auteurs s'inquiètent des effets des changements climatiques sur ces vergers, puisqu'ils pourraient avoir un impact sur la production de graines et ainsi rendre plus difficile l'accès à une quantité suffisante de semences. Pedlar et al. (2011) proposent d'ailleurs d'étudier cet aspect dans les prochaines années pour voir si un déplacement des vergers en fonction des changements climatiques pourrait être bénéfique. Un autre problème potentiel concerne les difficultés d'approvisionnement de graines de populations localisées au sud de la frontière canadienne et qui seraient les mieux adaptées aux nouvelles conditions climatiques. Comme un processus d'importation de semences des États-Unis est plus complexe et demande plus de temps et d'argent, les auteurs proposent l'établissement d'éventuels vergers à graines de ces semences en territoire canadien dans le but d'en assurer une réserve adéquate dans le futur.

Finalement, l'établissement des plants dans les sites de plantation se ferait selon les mêmes procédures qu'aujourd'hui, sauf dans le cas où plusieurs sources génétiques seraient mises en terre sur le même site, comme proposé plus haut pour diminuer les risques face à l'incertitude des prévisions climatiques. Dans ce cas-ci, les auteurs proposent de mettre en terre les plants des diverses sources de semences en grandes parcelles aléatoires plutôt que de tout mélanger les sources de semences ensemble pour éviter que les plants d'une d'entre elles finissent par dominer toute la plantation. Ceci faciliterait la comparaison du

rendement des diverses sources de semences et laisserait la possibilité à certaines d'entre elles, qui auraient plus de difficulté lors de l'établissement, de profiter éventuellement d'un meilleur appariement à long terme avec les conditions climatiques existantes.

1.2.6 L'étude des transferts de semences

Différentes approches existent pour modéliser les effets potentiels d'un transfert de semences. Les premiers modèles de transfert pour contrer les changements climatiques ont été proposés par Mátyás et Yeatman (1992), Mátyás (1994), Schmidtling (1994), et Carter (1996). Ces derniers proposaient d'utiliser les tests de provenances déjà existants pour relier la croissance en hauteur à des variables climatiques d'un site donné afin d'obtenir des fonctions de transfert. Des régressions permettaient de prédire la hauteur selon la différence entre le climat d'où provenait la provenance et celui du site où elle était plantée. Ainsi, il était possible d'obtenir plusieurs provenances potentielles à utiliser dans le cadre d'un transfert vers un site donné. Par exemple, Andalo et al. (2005) ont utilisé cette approche pour développer un modèle de transfert en évaluant 45 sources génétiques d'épinette blanche dans trois sites de plantation. Le modèle de transfert prédisait la performance (hauteur et diamètre) des sources génétiques en se basant sur la différence retrouvée entre le climat (température et précipitation) d'origine (origine de la provenance) et celui du site de plantation. Ils ont entre autres observé que les populations locales (retrouvées à proximité des sites à l'étude) montraient des adaptations optimales pour la température, mais pas pour les précipitations. En effet, les populations soumises à des précipitations supérieures à celles de leur site d'origine montraient généralement une meilleure croissance que les populations locales. Ainsi, les auteurs ont suggéré que la croissance optimale des populations d'épinette blanche s'obtient avec des transferts vers des sites où la différence de température avec le lieu d'origine est de 0°C, mais dans lequel on retrouve des conditions plus sèches. D'autres études ont également réutilisé les fonctions de transfert comme par exemple celles de Rehfeldt et al. (1999a), Rehfeldt et al. (2003), O'Neill et Nigh (2011), et O'Neill et al. (2017) (voir également Tableau 1.2).

Plus tard, Rehfeldt et al. (1999b) ont présenté les fonctions de réponses, qui permettent de prédire la hauteur d'une population en fonction des variables climatiques du ou des sites dans lesquels elle est plantée. Ainsi, il est possible d'obtenir plusieurs environnements optimaux potentiels pour le transfert d'une population donnée. Les auteurs ont entre autres

utilisé 118 populations de pin tordu dans 60 sites à travers la Colombie-Britannique pour développer des fonctions de réponses spécifiques à chaque population (hauteur et survie) en fonction de différents scénarios climatiques (climat actuel, climat actuel augmenté de 3°C et 5°C en température annuelle et scénario climatique futur selon un modèle de circulation du Royaume-Uni). Les auteurs ont avancé notamment qu'en réponse au scénario de changements climatiques, une diminution de 10 à 55% de la hauteur et la survie à 20 ans du pin tordu pourrait être observé. Ces pertes seraient également corrélées à la latitude où les régions du sud seraient plus affectées que les régions du nord puisqu'elles étaient déjà dans leur environnement optimal alors que celles du nord représentaient un environnement plus froid que l'optimum de croissance. D'autres études ont également réutilisé cette approche, comme par exemple Rehfeldt et al. (2001), Rehfeldt et al. (2002), Wang et al. (2006), Thomson et Parker (2008), Thomson et al. (2009) et Kapeller et al. (2012) (voir également Tableau 1.2).

Ces deux approches ont cependant un problème en commun, soit qu'elles sont généralement spécifiques à un site (fonction de transfert) ou à une population (fonction de réponse). De plus, la fonction de transfert générale utilise l'écart entre le climat d'origine et le climat retrouvé au site de plantation pour obtenir des distances de transfert. Ainsi, le transfert d'une semence provenant d'un territoire où la température annuelle moyenne est de 5°C vers un territoire où la température moyenne est de 2°C sera considéré être un transfert de -3°C tout comme le sera un transfert d'un territoire de température annuelle de 10°C vers un territoire de température annuelle de 7°C par exemple, bien que ces deux transferts pourraient occasionner des réponses bien différentes (Wang et al., 2010). Wang et al. (2010) ont tenté de remédier à ce problème en proposant le modèle universel de fonction de réponse (URF). En utilisant des tests de provenances comprenant 140 populations de pin tordu réparties dans 62 sites, ils ont démontré que leur modèle, qui englobe ~~et~~ l'effet des sites sur le phénotype et celui de l'adaptation locale existant entre les populations, réussit à mieux prédire l'effet des changements climatiques sur la performance des populations en plus de permettre de prédire la performance de chaque population dans chaque site testé. D'autres variantes existent, comme par exemple Leites et al. (2012) qui ont également réussi à combiner les effets de la génétique et de l'environnement dans un seul modèle de transfert (modèle d'effet mixte), mais avec des méthodes statistiques différentes. De leur côté, Ikeda et al. (2014) ont présenté des fonctions de transfert de communautés universelles (UCTF) intégrant la différenciations des populations en lien avec

le climat dans un modèle de diversité des communautés, alors que Koralewski et al. (2015) ont développé un modèle de réponse universelle catégorique (CURF) pour prédire les zones de déploiement du pin sylvestre. Ce dernier modèle a la particularité d'utiliser comme variable réponse cinq catégories de performance représentées en volume, qui selon les auteurs représentent bien la survie et la croissance.

En absence de tests de provenances, certains auteurs (e.g. Hamann et Wang, 2006; Mbogga et al., 2010) ont proposé de travailler sur la distribution future des essences forestières en utilisant une approche de zone climatique, ou d'enveloppes climatiques, pour les transferts de semences. Cette façon de faire est intéressante puisqu'elle englobe plusieurs variables climatiques et géographiques à la fois (e.g. température, précipitations, altitude, etc.). De plus, cette méthode permettrait, comme proposée par Pedlar et al. (2011), de projeter différentes zones climatiques établies selon divers scénarios climatiques et de les superposer pour délimiter des zones optimales pour l'ensemble de ces scénarios de changements climatiques. Gray et al. (2011) ont utilisé cette méthode pour tester l'habitat optimal du peuplier faux-tremble, et en arrivent aux conclusions que les populations pourraient être déplacées de 1° à 2° plus haut en latitude. Les auteurs sont d'avis que la méthode des enveloppes bioclimatiques est une meilleure façon, en plus d'être plus sécuritaire, de projeter des distances de transfert. Ils argumentent entre autres que les critiques associées à leur approche (e.g. Pearson et Dawson, 2003) sont généralement non-applicables dans un contexte de reforestation, comme par exemple la compétition qui est évitée avec l'espacement régulier entre les plants lors de la plantation. De plus, la critique selon laquelle les enveloppes bioclimatiques projettent les niches réelles et non fondamentales est, selon eux, un avantage en reforestation. Ils citent notamment l'exemple d'une projection positive de la réponse de la croissance avec un climat plus chaud sans limitation de précipitations. Bien qu'avantageuses, ces conditions pourraient également favoriser le champignon *Dothistroma pini* occasionnant une réduction de la niche fondamentale à une niche réelle. Ainsi, les auteurs sont d'avis que les enveloppes bioclimatiques permettent des recommandations plus conservatrices qui limitent les risques et qui correspondent davantage aux politiques de reforestation présentement en place. D'ailleurs, Gray et Hamann (2011) ont utilisé cette approche avec cinq espèces commerciales de l'Alberta, l'épinette noire, l'épinette blanche, le Douglas taxifolié, le pin tordu, et le pin gris. Les auteurs ont également ajouté le pin ponderosa (*Pinus ponderosa*) à leurs analyses puisque les projections futures du climat suggèrent un gain d'habitat

Rapport-Gratuit.com

propice à cette espèce. Ils ont ainsi simulé le climat pour les années 2020, 2050 et 2080 et ont trouvé entre autres que les génotypes adaptés aux conditions sèches constituent le meilleur choix pour le climat futur et que les projections qui vont plus loin que 2050 sont trop incertaines pour être utilisées avec certitude. Cependant, il demeure important de mentionner que cette approche ne teste pas la réponse adaptative des populations et des espèces, comme le fait les modèles de transfert de semences et les tests de provenances. L'utilisation des enveloppes climatiques permet d'obtenir des résultats corrélatifs et ceux-ci ne devraient être utilisés qu'en l'absence de tests de provenances.

Au Québec, des premiers modèles de transfert considérant les projections climatiques de températures et de précipitations ont été développés à l'aide de tests de provenances pour l'épinette blanche (Andalo et al., 2005; Beaulieu et Rainville, 2005) et l'épinette noire (Beaulieu et al., 2004). Ces modèles de transfert ont entre autres permis le développement du logiciel Optisource qui permet d'aider les gestionnaires forestiers dans la décision des sources à utiliser pour le reboisement et qui est utilisé par la Direction générale de la production de semences et de plants forestiers (DGPSPF) pour les transferts de sources de semences (Beaulieu, 2010). Cependant, les modèles tels que celui de Andalo et al. (2005), n'utilisent qu'un seul scénario climatique, ce qui laisse une incertitude quant aux prédictions obtenues. Plus récemment, Rainville et al. (2014) ont élaboré un modèle de transfert pour les principales essences commerciales résineuses (épinette noire, épinette blanche et pin gris) qui utilise plusieurs modèles climatiques en plus de prendre en compte plusieurs variables climatiques telles que les températures, les précipitations, les degrés jours, les jours de gel, etc. Ils prédisent entre autres une augmentation généralisée de la production (m^3/ha) de l'épinette blanche à court terme (2046-2065), mais une diminution dans le domaine de l'érablière et de la sapinière à plus long terme (2081-2099).

Plusieurs autres études à travers le Canada et l'Amérique du Nord ont été effectuées à l'aide de test de provenances pour développer des modèles de transfert ou des modèles de zones climatiques afin d'obtenir les distances de transfert optimales pour différentes essences forestières. Le tableau 1.2 présente quelques études supplémentaires à titre d'exemple.

Tableau 1.2 : Exemples supplémentaires d'études de transfert de semences au Canada et ailleurs en Amérique du Nord.

Région	**Étude**	**Modèle**	**Référence**
Canada et États-Unis	99 sources génétiques de pin gris et 192 provenances d'épinette noire réparties dans 16 et 19 sites, respectivement	Fonction de réponse	(Pedlar et McKenney, 2017)
	245 populations d'épinette blanche réparties dans 16 sites	Fonction de réponse universelle	(Lu et al., 2014)
Ontario	195 provenances de pin blanc et 192 provenances d'épinette noire réparties dans 18 et 15 sites, respectivement	Fonction de réponse universelle	(Yang et al., 2015)
	112 populations de pin blanc (*Pinus Strobus* L.) d'Ontario réparties dans quatre sites d'Ontario (2), du Québec et du Maryland.	Zone climatique	(Joyce et Rehfeldt, 2013)
	21 provenances de pin gris présentes sur un site	Fonction de transfert	(Savva et al., 2007)
Colombie-Britannique	160 populations de pin tordu dans 62 sites répartis du sud de la Californie au centre du Yukon.	Fonction de réponse	(O'Neill et al., 2007)
	160 populations de pin tordu dans 62 sites répartis du sud de la Californie au centre du Yukon.	Fonction de transfert universelle	(O'Neill et al., 2008)
	112 populations de l'épinette de l'intérieur réparties dans quatre sites	Fonction de transfert modifiée	(Ukrainetz et al., 2011)
Alberta	19 populations d'épinette blanche réparties dans huit sites	Fonction de réponse	(Rweyongeza et al., 2009)
États-Unis	236 populations de Douglas taxifolié réparties dans cinq sites de plantations	Modèle d'effet mixte	(Leites et al., 2012)
Mexique	11 populations de pin oocarpa (*Pinus oocarpa* Schiede) présentes sur un site de plantation	Fonction de transfert	(Sáenz-Romero et al., 2006)

Ces différentes études qui ont recours aux anciens tests de provenances ou encore aux enveloppes climatiques ont permis d'élaborer différents modèles de transfert pour plusieurs espèces d'arbres. Bien que ces avancées soient importantes dans l'élaboration et l'application de la migration assistée, les tests de provenances n'ont pas été conçus à cette fin et les dispositifs utilisés ne sont donc pas optimaux. De leur côté, les enveloppes climatiques ne permettent pas de mesurer l'impact du climat directement sur des caractères adaptatifs. Pour répondre à ce manque, des tests dédiés à la migration assistée devraient être implantés dans les différentes régions pour obtenir des données scientifiques solides pour supporter cette stratégie. Au Canada, seulement deux tests dédiés à la migration assistée ont été mis en place pour l'instant. O'Neill et al. (2013) en Colombie-Britannique, ont établi à partir 2009 un test dédié à la migration assistée (AMAT) composé de 48 sources de semences représentant 15 espèces d'arbres réparties dans 48 sites de plantation entre le sud du Yukon et le nord de la Californie. Ce dispositif leur permet de faire un suivi de la croissance, de la santé et de la qualité du bois à chaque cinq ans et aidera au déploiement de la migration assistée pour favoriser l'adaptation de leurs forêts. Au Québec, un dispositif expérimental comportant neuf sites de plantation à travers la province a été conçu pour évaluer huit sources génétiques d'épinette blanche et est décrit plus en détail dans la prochaine section dédiée à la migration assistée au Québec.

1.2.7 Exemples d'application de migration assistée au Canada

Certaines provinces canadiennes ont déjà commencé à adopter des plans de migration assistée. C'est le cas du gouvernement de la Colombie-Britannique qui a mis en place des règles de transfert de sources de semences de 100 à 200 mètres plus haut en altitude pour plusieurs espèces, notamment le Douglas taxifolié, le pin tordu ou encore l'épinette d'intérieur (O'Neill et al., 2008). De plus, suite aux recommandations de Rehfeldt et Jaquish (2010), la migration assistée du mélèze de l'ouest (*Larix occidentalis* Nutt.) est aussi autorisée en dehors de son aire de distribution.

En Alberta, des distances de transfert de 200 mètres en altitude ou de deux degrés en latitude vers le nord ont été adoptées (Williams et Dumroese, 2013; Gouvernement du Canada, 2016b). De plus, le gouvernement de l'Alberta considère l'option d'introduire le pin ponderosa et le Douglas taxifolié, actuellement absent de la province, afin de remplacer le

pin tordu qui pourrait perdre en productivité et même disparaître à cause des changements climatiques prévus (Williams et Dumroese, 2013).

Au Québec, les risques de mésadaptation sont gérés à l'aide des fonctions de transfert de semences développées par le passé et des connaissances sur les conditions climatiques des lieux d'origine et de déplacement des sources de semences. Des efforts sont déjà en place depuis quelques années pour l'épinette noire et le pin gris. En effet, depuis 2009 les semences de classe « nordiques » de certains vergers à graines d'épinette noire sont plantées plus au nord (limite sud et médiane de la pessière à mousse) que leur lieu d'origine (Carles et Rainville, communication personnelle). De plus, depuis 15 ans les besoins en plants d'épinette noire se sont déplacés au sud et au nord du 50e parallèle. Ainsi, selon les modèles de transfert prenant en compte les changements climatiques (Beaulieu et al., 2004), un étirement des déplacements vers le nord a été effectué. Finalement, les provenances de pin gris, en se basant sur le modèle de Mátyás et Yeatman (1992), sont déjà plantées de 0,5° à 1° de latitude plus au nord que leur origine. La migration assistée de l'épinette blanche et de l'épinette noire est en train d'être mise en place selon les modèles de Beaulieu et al. (2004) et Rainville et al. (2014) dans le but d'identifier, pour l'horizon 2050, les vergers de première génération les plus enclins à la mésadaptation ainsi que ceux ayant le meilleur potentiel de performance pour le climat futur. Ceci permettra d'assurer la production de ces deux espèces dans le contexte des changements climatiques.

1.3 La migration assistée au Québec

1.3.1 Essences du Québec

Au Québec, trois espèces forestières, l'épinette noire, l'épinette blanche et le pin gris, représentent 94% de la production forestière des résineux (Beaulieu et al., 2009). De plus, il a été démontré que des espèces telles que l'épinette noire (Périé et de Blois, 2016) et l'épinette blanche (Rainville et al., 2014) sont particulièrement vulnérables aux changements climatiques. Un plan de migration assistée devrait donc viser de telles espèces en priorité pour assurer la productivité future du secteur forestier. Comme l'épinette blanche est l'espèce ayant un des programmes génétiques des plus avancés (Beaulieu et al., 2009; Mullin et al., 2011), les tests de migration assistée pourraient d'abord se concentrer sur celle-ci. Une fois un bon cadre expérimental mis en place pour la détermination de distances

de transfert optimales et l'acquisition de données permettant de comprendre comment les risques associés au transfert peuvent être minimisés, ce cadre pourrait alors être appliqué à d'autres espèces commerciales vulnérables, comme par exemple l'épinette noire ou le sapin baumier (Périé et de Blois, 2016).

1.3.2 L'épinette blanche

L'épinette blanche est distribuée sur l'ensemble du territoire canadien et à la limite nord des États-Unis, couvrant pratiquement l'ensemble du Québec (Figure 1.4). Elle regroupe un ensemble de populations distinctes le long de son aire de distribution qui sont localement adaptées à leurs environnements respectifs (Li et al., 1997; Jaramillo- Correa et al., 2001; Namroud et al., 2008). Elle est également reconnue pour avoir une grande variabilité génétique, et ce, tant au niveau des populations (Khalil, 1985; Li et al., 1997), des familles (Li et al., 1997; Gravel-Grenier et al., 2011) que des clones (Lamhamedi et al., 2000; Wahid et al., 2012). Pour tirer profit de cette variation génétique et dans le but d'améliorer la production forestière, des vergers à graines de première génération, constitués de parents choisis en milieu naturel et isolés pour éviter une pollinisation non désirée de manière à produire des semences de haute qualité pour leur région d'origine, ont été installés dans les années 1980 (Beaulieu et al., 2009). L'amélioration de ces semences vise différents objectifs, généralement reliés à l'adaptation et la valeur commerciale des arbres. Ainsi, les arbres supérieurs ont été sélectionnés pour des caractères adaptatifs tels que la plasticité (l'adaptation à diverses conditions environnementales), la rusticité, la résistance aux maladies et insectes ou encore pour des caractères économiques tels que la vigueur, la croissance en hauteur et diamètre, la qualité du bois et du fût (densité basale, rectitude, faible défilement, etc.) et la stabilité temporelle. Les gains attendus de ces vergers de première génération sont de l'ordre 14 à 28 m^3/ha à 45 ans et permettent un approvisionnement important et continu de semences de haute qualité pour le reboisement. À la fin des années 1990, de nouveaux vergers de deuxième génération ont été mis en place. Ceux-ci renferment des génotypes supérieurs provenant de tests de descendances et représentent les 25 meilleures familles uni-parentales à travers le Québec et l'Ontario pour les domaines de l'érablière et de la sapinière (Beaulieu et al., 2009). Des gains allant jusqu'à 40 m^3/ha sont attendus des semences produites par ces vergers à graines. Les plantations d'aujourd'hui sont maintenant constituées d'arbres issus de semences améliorées dans plus de 98% des cas.

Figure 1.4 : Aire de distribution de l'épinette blanche (tirée de: http://aimfc.rncan.gc.ca/fr)

1.3.3 Études de migration assistée au Québec

Des études ont déjà démontré des différenciations génétiques des populations d'épinette blanche. Dans les dernières années, d'autres études ont tenté d'approfondir la question de la migration assistée en élaborant des fonctions de transfert de sources de semences. Andalo et al. (2005) ont construit un modèle basé sur les températures et les précipitations pour des provenances d'épinette blanche âgées de 22 ans et qui démontrait que les meilleures performances de croissance en hauteur étaient obtenues en appariant la température locale de la provenance avec celle du site de plantation. De plus, le modèle indiquait qu'un déplacement vers des sites plus secs pourrait permettre d'augmenter la production. Beaulieu et Rainville (2005), en utilisant le modèle de Andalo et al. (2005) couplé à un modèle de qualité de station biophysique et à des tables de rendement, ont prédit que la productivité de l'épinette blanche pourrait augmenter entre 10 à 15% d'ici 2070 avec les changements climatiques projetés, et que les populations naturelles auraient besoin de quelques générations pour s'adapter pleinement et égaler la production des sources évoluant présentement dans de telles conditions. Rainville et al. (2014) ont développé un

nouveau modèle pour évaluer l'évolution du volume marchand de l'épinette blanche dans les nouvelles conditions climatiques prédites. Ils ont utilisé des données climatiques plus vieilles et qui correspondent mieux au climat auquel les essences ont développé leurs adaptations locales. Selon ce modèle, l'épinette blanche devrait voir sa production en volume marchand (m^3/ha) augmenter, pour l'ensemble des trois domaines bioclimatiques étudiés (érablière, sapinière et pessière) pour la période 2046-2065.

Un projet de recherche commencé en 2011 en collaboration avec le MFFP et l'université Laval a pour but d'étudier spécifiquement la migration assistée de l'épinette blanche (Lamhamedi et al., 2017). Un dispositif expérimental entièrement dédié à la migration assistée a ainsi été installé entre 2013 et 2015 dans neuf sites de plantation à travers la province de Québec. Chaque site est constitué de semis provenant des huit vergers à graines les plus utilisés dans le programme de reboisement du Québec. Ces nouveaux tests permettent ainsi de simuler des gradients climatiques équivalents à 5,8ºC ainsi que le transfert de semences de huit sources génétiques provenant de vergers à graines. Le but principal est de vérifier si les semis issus des vergers à graines sont les mieux adaptés, dans un contexte de changement climatique, aux sites de reboisement pour lesquels ils sont prévus être destinés. Dans le cas contraire, et en se basant sur les résultats de fonctions de transfert, il est possible de trouver les sites de reboisement optimaux tout en prenant en considération les changements climatiques anticipés. Bien qu'il existe déjà des modèles de transfert pour l'épinette blanche au Québec, ce projet vise à mieux comprendre l'apport de la génétique (adaptation locale) et la plasticité (environnements dans les sites de reboisement) en évaluant différents traits morpho-physiologiques en conditions contrôlées (pépinière) et en plantation. Ces informations pourront contribuer à raffiner les fonctions de transfert et à sélectionner les génotypes idéaux pour le reboisement d'un territoire donné. De plus, grâce à un tel dispositif, il sera possible de construire un modèle de transfert optimal puisqu'il sera construit à partir d'un dispositif spécialement conçu pour l'étude de la migration assistée dans un contexte de changement climatique plutôt que sur la réutilisation d'anciens tests de provenances. Ainsi, Villeneuve et al. (2016) ont d'abord caractérisé plusieurs traits fonctionnels en pépinière avant d'évaluer lors de la phase d'établissement des semis provenant des huit vergers à graines (six de 1re et deux de 2e génération) d'épinette blanche dans trois sites de plantation produisant un gradient latitudinal. Ils ont rapporté une variation significative pour la hauteur entre les sites et les sources génétiques. Ils ont également noté un excellent taux de survie (98%) après une saison de croissance en

plantation ainsi que l'absence de dommages dus au gel. Dans la continuité de ce projet, Benomar et al. (2015 et 2016) ont également étudié des traits photosynthétiques et de croissance en pépinière et après deux années en plantation forestière. Ils ont notamment trouvé des différences significatives entre les vergers qui suivaient le gradient climatique de ceux-ci, suggérant des adaptations locales ainsi que des différences entre les sites, ce qui indique une plasticité phénotypique des semis issus des vergers à graines. Cependant, aucune interaction n'a été observée, ce qui suggère que la plasticité était semblable entre les vergers. Dernièrement, Benomar et al. (2017) ont également étudié l'acclimatation thermale de la photosynthèse et de la respiration et n'ont observé aucune acclimatation pour la photosynthèse et les traits associés et une acclimatation modérée pour la respiration. Ceci suggère qu'une diminution de la croissance chez les populations locales d'épinette blanche pourrait être observée.

1.3.4 L'avenir de la migration assistée au Québec

La migration assistée est une stratégie qui demande beaucoup de connaissances avant de pouvoir être appliquée. Des fonctions de transfert ont déjà été établies selon des scénarios climatiques pour l'épinette blanche (Andalo et al., 2005; Beaulieu et Rainville, 2005; Rainville et al., 2014). Bien que la migration assistée est souvent associée à un transfert des essences du sud vers le nord pour suivre les changements climatiques anticipés, le gradient longitudinal retrouvé dans la zone exploitable au Québec est important et apporte des défis supplémentaires pour les modélisateurs (16º de longitude; voir annexe 1). En effet, des variations de précipitations sont associées aux gradients longitudinaux (Benomar et al., 2015). De plus, il a été démontré à l'aide de fonctions de transfert que les précipitations jouent un rôle dans l'adaptation et la performance de l'épinette blanche (Andalo et al., 2005; Beaulieu et Rainville, 2005). Il est donc important de raffiner nos modèles avec de nouvelles données sur la variation des génotypes envers la tolérance aux sècheresses afin de sélectionner les sources génétiques les moins à risque de montrer des effets de mésadaptation causés par les sècheresses potentielles.

Des domaines et sous-domaines bioclimatiques ont déjà été élaborés pour séparer la province en différentes niches climatiques (Saucier et al., 2010). Rainville et al. (2014) ont utilisé ces domaines bioclimatiques pour prévoir les rendements futurs des principales essences résineuses commerciales. Une projection qui prendrait en compte les sous-

domaines bioclimatiques pourrait donner un autre regard sur les zones possibles pour le reboisement futur de l'épinette blanche puisqu'il prend davantage en compte les changements longitudinaux des précipitations.

L'étude de la variation inter-populationnelle devrait idéalement être réalisée sur plusieurs traits fonctionnels (Aubin et al., 2016). En effet, les études existantes sur la migration assistée ont tendance, dans la plupart des cas, à ne considérer que la croissance en hauteur. Bien que ce trait soit fort important et qu'une bonne croissance reflète généralement une bonne adaptation, plusieurs autres traits morpho-physiologiques devraient aussi être étudiés (Isaac- Renton et al., 2014). Ceci permettra de raffiner les modèles de transfert et d'avoir une meilleure idée de l'adaptation et de la plasticité des sources génétiques d'épinette blanche en plus de permettre la sélection de génotypes plus tolérants aux évènements climatiques extrêmes (gel, sècheresse, chablis, etc.). C'est pourquoi, dans le cadre du projet de recherche sur la migration assiste, Benomar et al. (2015) et Villeneuve et al. (2016) ont caractérisé des traits morpho-physiologiques reliés à la croissance, la photosynthèse, la nutrition minérale et la cinétique du débourrement en pépinière et évalué la performance des vergers à graines lors de la phase d'établissement des plants. Benomar et al. (2016) ont également évalué des traits de croissance et de photosynthèse pendant la saison de croissance de six sources génétiques le long de gradients environnementaux durant la deuxième année en plantation, en plus de l'acclimatation thermale de la photosynthèse et la respiration de ces mêmes sources lors de la deuxième et troisième année en plantation (Benomar et al., 2017). D'autres variables morpho-physiologiques devraient également être étudiées dans les prochaines années pour l'épinette blanche le long d'un gradient climatique pour raffiner les fonctions de transfert. Par exemple les échanges gazeux avant la saison de croissance (e.g. Kitao et al., 2004), la phénologie (e.g. Li et al., 1993; Lu et Man, 2011), la résistance au gel (e.g. Lamhamedi et al., 2005) et aux sècheresses (e.g. Tan et al., 1992; Montwé et al., 2016) ou encore le développement et l'utilité des racines fines et adventives au niveau de l'absorption de l'eau et des nutriments (e.g. Zadworny et al., 2016) sont tous des traits ayant une influence sur la performance de plants forestiers.

1.4 Conclusion

La migration assistée est une pratique qui pourrait s'avérer très efficace pour contrer les effets néfastes des changements climatiques sur la production forestière. Son application a

déjà commencé dans l'Ouest canadien, où des migrations assistées en latitude et en altitude ont été déployées en Colombie-Britannique et en Alberta (Gouvernement du Canada, 2016b). D'autres provinces canadiennes ont élaboré des fonctions de transfert (e.g. Thomson et al., 2009 (Ontario); Rainville et al., 2014 (Québec)) et certaines, comme le Québec, ont des pratiques déjà en place qui sont en train d'implanter la migration assistée pour l'épinette noire et l'épinette blanche. Des tests dédiés à la migration assistée établis le long de gradients climatiques permettront d'observer les variations de performances entre les populations dans des conditions variées de chaleur et de précipitations. Elles permettront également d'apporter un éclairage sur l'apport de l'adaptation génétique des populations ainsi que de l'acclimatation phénotypique dans la performance observée dans différents environnements climatiques. Ces informations pourront permettre de raffiner les modèles climatiques de transfert de semences afin de réduire les risques de la migration assistée.

C'est dans cette optique que le prochain chapitre, qui fait suite aux travaux de Benomar et al. (2015, 2016, 2017) et Villeneuve et al. (2016), présente les résultats d'une étude portant sur la variation des traits de croissance, de la nutrition minérale et de la photosynthèse avant débourrement de huit sources génétiques d'épinette blanche (six vergers à graines de première génération et de deuxième génération) dans trois sites de plantations simulant un gradient climatique nord-sud de 1,7ºC.

Rapport-Gratuit.com

1.5 Références

Aitken, S.N. (2014). Will my forests look good in those genes? [Vidéo en ligne]. Available from: https://youtu.be/dYMhw1yRDkw [Accessed 5 décembre 2017].

Aitken, S.N., Yeaman, S., Holliday, J.A., Wang, T., et Curtis-McLane, S. (2008). Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. *Evolutionary Applications* 1(1)**,** 95-111.

Allard, G., Berrahmouni, N., Besacier, C., Boglio, D., Briens, M., Brizay, A., et al. (2013). State of Mediterranean forests 2013. 183.

Allard, M., Bourque, A., Chaumont, D., Des Jarlais, C., Gosselin, P., Houle, D., et al. (2010). Ouranos: Savoir S'adapter Aux Changements Climatiques. *Ouranos: Montréal, QC, Canada***,** 128.

Andalo, C., Beaulieu, J., et Bousquet, J. (2005). The impact of climate change on growth of local white spruce populations in Quebec, Canada. *Forest Ecology and Management* 205(1)**,** 169-182.

Aubin, I., Garbe, C.M., Colombo, S.J., Drever, C.R., Mckenney, D.W., Messier, C., et al. (2011). Why we disagree about assisted migration; Ethical implications of a key debate regarding the future of Canada's forests. *The Forestry Chronicle* 87(6)**,** 755-765.

Aubin, I., Munson, A., Cardou, F., Burton, P., Isabel, N., Pedlar, J., et al. (2016). Traits to stay, traits to move: a review of functional traits to assess sensitivity et adaptive capacity of temperate and boreal trees to climate change. *Environmental Reviews* 24(2)**,** 164-186.

Ayres, M.P., et Lombardero, M.a.J. (2000). Assessing the consequences of global change for forest disturbance from herbivores and pathogens. *Science of the Total Environment* 262(3)**,** 263-286.

Barlow, C., et Martin, P. (2005). Bring *Torreya taxifolia* north now. *Wild Earth* 1**,** 52-55.

Beaulieu, J. (2010). Optisource: un outil pour optimiser le transfert des semences. L'éclaircie du Service canadien des forêts, Centre de foresterie des Laurentides. No. 55.

Beaulieu, J., Corriveau, A., et Daoust, G. (1989). *Stabilité phénotypique et délimitation des zones d'amélioration de l'épinette noire au Québec.* Rapport d'information LAU-X-85, Ste-Foy (Québec), 42 p.

Beaulieu, J., Daoust, G., Deshaies, A., Lamhamedi, M.S., Rainville, A., et Tourigny, M. (2009). "Amélioration génétique des arbres, gestion des vergers à graines et de semences, et production de plants forestiers.," in *Manuel de foresterie, 2e édition,* ed. É. Multimondes. (Québec: Ordre des Ingénieurs Forestiers du Québec, Ouvrage collectif), 1095-1146.

Beaulieu, J., Perron, M., et Bousquet, J. (2004). Multivariate patterns of adaptive genetic variation and seed source transfer in *Picea mariana*. *Canadian Journal of Forest Research* 34(3)**,** 531-545.

Beaulieu, J., Plourde, A., Daoust, G., et Lamontagne, L. (1996). Genetic variation in juvenile growth of Pinus strobus in replicated Quebec provenance-progeny tests. *Forest Genetics* 3(2)**,** 103-112.

Beaulieu, J., et Rainville, A. (2005). Adaptation to climate change: Genetic variation is both a short- and a long-term solution. *The Forestry Chronicle* 81(5)**,** 704-709.

Benomar, L., Lamhamedi, M., Pépin, S., Rainville, A., Lambert, M.-C., Margolis, H., et al. (2017). 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* (sous presse).

Benomar, L., Lamhamedi, M.S., Rainville, A., Beaulieu, J., Bousquet, J., et Margolis, H.A. (2016). Genetic adaptation vs. ecophysiological plasticity of photosynthetic-related traits in young *Picea glauca* trees along a regional climatic gradient. *Frontiers in Plant Science* 7(48)**,** 1-15.

Benomar, L., Lamhamedi, M.S., Villeneuve, I., Rainville, A., Beaulieu, J., Bousquet, J., et al. (2015). Fine-scale geographic variation in photosynthetic-related traits of *Picea glauca* seedlings indicates local adaptation to climate. *Tree Physiology* 35(8)**,** 864-878.

Bentzer, B., Foster, G., Hellberg, A., et Podzorski, A. (1988). Genotype× environment interaction in Norway spruce involving three levels of genetic control: seed source, clone mixture, and clone. *Canadian Journal of Forest Research* 18(9)**,** 1172-1181.

Carles, S., Boyer Groulx, D., Lamhamedi, M.S., Rainville, A., Beaulieu, J., Bernier, P., et al. (2015). Family variation in the morphology and physiology of white spruce (*Picea glauca*) seedlings in response to elevated CO_2 and temperature. *Journal of Sustainable Forestry* 34(3)**,** 169-198.

Carles, S., Lamhamedi, M., Beaulieu, J., Stowe, D., et Margolis, H. (2011). Differences in growth and mineral nutrition of seedlings produced from ten white spruce seed orchards. *New Forests* 42(2)**,** 195-214.

Carter, K. (1996). Provenance tests as indicators of growth response to climate change in 10 north temperate tree species. *Canadian Journal of Forest Research* 26(6)**,** 1089-1095.

Chen, Z.-Q., Karlsson, B., et Wu, H.X. (2017). Patterns of additive genotype-by-environment interaction in tree height of Norway spruce in southern and central Sweden. *Tree Genetics & Genomes* 13(1)**,** 25.

Costa e Silva, J., Borralho, N., et Wellendorf, H. (2000). Genetic parameter estimates for diameter growth, pilodyn penetration and spiral grain in *Picea abies* (L.) Karst. *Silvae Genetica* 49(1)**,** 29-36.

Davis, M.B., et Shaw, R.G. (2001). Range shifts and adaptive responses to Quaternary climate change. *Science* 292(5517)**,** 673-679.

Edwards, J., Pearce, C., Ogden, A., et Williamson, T. (2015). Changements climatiques et aménagement forestier durable au Canada: guide d'évaluation de la vulnérabilité et d'intégration des mesures d'adaptation dans le processus décisionnel. 166.

Etterson, J.R., et Shaw, R.G. (2001). Constraint to adaptive evolution in response to global warming. *Science* 294(5540)**,** 151-154.

Fazey, I., et Fischer, J. (2009). Assisted colonization is a techno-fix. *Trends in Ecology & Evolution* 24(9)**,** 475.

Gaul, D., Hertel, D., Borken, W., Matzner, E., et Leuschner, C. (2008). Effects of experimental drought on the fine root system of mature Norway spruce. *Forest Ecology and Management* 256(5)**,** 1151-1159.

GIEC (2014). "Changements climatiques 2014: Rapport de synthèse. Contribution des Groupes de travail I, II et III au cinquième Rapport d'évaluation du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat [Sous la direction de l'équipe de rédaction principale, R.K. Pachauri et L.A. Meyer]", (ed.) GIEC. (Genève, Suisse).

Girardin, M.P., Bouriaud, O., Hogg, E.H., Kurz, W., Zimmermann, N.E., Metsaranta, J.M., et al. (2016). No growth stimulation of Canada's boreal forest under half-century of combined warming and CO_2 fertilization. *Proceedings of the National Academy of Sciences***,** 113(52):E8406-E8414. doi: 10.1073/pnas.1610156113

Gouvernement du Canada (2016b). *La migration assistée* [Online]. Available: http://www.rncan.gc.ca/forets/changements-climatiques/adaptation/13122 [Accessed 2 avril 2016].

Rapport-gratuit.com
LE NUMERO 1 MONDIAL DU MÉMOIRES

Gravel-Grenier, J., Lamhamedi, M., Beaulieu, J., Carles, S., Margolis, H., Rioux, M., et al. (2011). Utilization of family genetic variability to improve the rooting ability of white spruce (*Picea glauca*) cuttings. *Canadian Journal of Forest Research* 41(6)**,** 1308-1318.

Gray, L.K., Gylander, T., Mbogga, M.S., Chen, P.-y., et Hamann, A. (2011). Assisted migration to address climate change: recommendations for aspen reforestation in western Canada. *Ecological Applications* 21(5)**,** 1591-1603.

Gray, L.K., et Hamann, A. (2011). Strategies for reforestation under uncertain future climates:guidelines for Alberta, Canada. *PLoS ONE* 6(8).

Hallingbäck, H.R., Jansson, G., et Hannrup, B. (2008). Genetic parameters for grain angle in 28-year-old Norway spruce progeny trials and their parent seed orchard. *Annals of Forest Science* 65(3)**,** 1.

Hamann, A., et Wang, T. (2006). Potential effects of climate change on ecosystem and tree species distribution in British Columbia. *Ecology* 87(11)**,** 2773-2786.

Hannrup, B., Säll, H., et Jansson, G. (2003). Genetic parameters for spiral grain in Scots pine and Norway spruce. *Silvae Genetica* 52(5-6)**,** 215-220.

Hansen, J., Sato, M., et Ruedy, R. (2012). Perception of climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109(37)**,** E2415-E2423.

Ikeda, D.H., Bothwell, H.M., Lau, M.K., O'Neill, G.A., Grady, K.C., et Whitham, T.G. (2014). A genetics- based Universal Community Transfer Function for predicting the impacts of climate change on future communities. *Functional Ecology* 28(1)**,** 65-74.

Isaac- Renton, M.G., Roberts, D.R., Hamann, A., et Spiecker, H. (2014). Douglas- fir plantations in Europe: a retrospective test of assisted migration to address climate change. *Global Change Biology* 20(8)**,** 2607-2617.

Iverson, L.R., Schwartz, M., et Prasad, A.M. (2004). Potential colonization of newly available tree-species habitat under climate change: an analysis for five eastern US species. *Landscape Ecology* 19(7)**,** 787-799.

Jackson, S.T., et Overpeck, J.T. (2000). Responses of plant populations and communities to environmental changes of the late Quaternary. *Paleobiology* 26(sp4)**,** 194-220.

Jaramillo- Correa, J., Beaulieu, J., et Bousquet, J. (2001). Contrasting evolutionary forces driving population structure at expressed sequence tag polymorphisms, allozymes and quantitative traits in white spruce. *Molecular Ecology* 10(11)**,** 2729-2740.

Joyce, D.G., et Rehfeldt, G.E. (2013). Climatic niche, ecological genetics, and impact of climate change on eastern white pine (*Pinus strobus* L.): guidelines for land managers. *Forest Ecology and Management* 295**,** 173-192.

Kapeller, S., Lexer, M.J., Geburek, T., Hiebl, J., et Schueler, S. (2012). Intraspecific variation in climate response of Norway spruce in the eastern Alpine range: selecting appropriate provenances for future climate. *Forest Ecology and Management* 271**,** 46-57.

Karlsson, B., Wellendorf, H., Roulund, H., et Werner, M. (2001). Genotype× trial interaction and stability across sites in 11 combined provenance and clone experiments with *Picea abies* in Denmark and Sweden. *Canadian Journal of Forest Research* 31(10)**,** 1826-1836.

Khalil, M. (1985). Genetic variation in eastern white spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss) populations. *Canadian Journal of Forest Research* 15(2)**,** 444-452.

Kitao, M., Qu, L., Koike, T., Tobita, H., et Maruyama, Y. (2004). Increased susceptibility to photoinhibition in pre- existing needles experiencing low temperature at spring budbreak in Sakhalin spruce (*Picea glehnii*) seedlings. *Physiologia Plantarum* 122(2)**,** 226-232.

Konôpka, B., Noguchi, K., Sakata, T., Takahashi, M., et Konôpková, Z. (2007). Effects of simulated drought stress on the fine roots of Japanese cedar (*Cryptomeria japonica*)

in a plantation forest on the Kanto Plain, eastern Japan. *Journal of Forest Research* 12(2)**,** 143-151.

Koralewski, T.E., Wang, H.-H., Grant, W.E., et Byram, T.D. (2015). Plants on the move: assisted migration of forest trees in the face of climate change. *Forest Ecology and Management* 344**,** 30-37.

Kranabetter, J.M., Stoehr, M., et O'Neill, G.A. (2015). Ectomycorrhizal fungal maladaptation and growth reductions associated with assisted migration of Douglas-fir. *New Phytologist* 206(3)**,** 1135-1144.

Lafleur, B., Pare, D., Munson, A.D., et Bergeron, Y. (2010). Response of northeastern North American forests to climate change: Will soil conditions constrain tree species migration? *Environmental Reviews* 18(NA)**,** 279-289.

Lamhamedi, M., Lambany, G., Margolis, H., Renaud, M., Veilleux, L., et Bernier, P. (2001). Growth, physiology, and leachate losses in *Picea glauca* seedlings (1+0) grown in air-slit containers under different irrigation regimes. *Canadian Journal of Forest Research* 31(11)**,** 1968-1980.

Lamhamedi, M.S., Chamberland, H., Bernier, P.Y., et Tremblay, F.M. (2000). Clonal variation in morphology, growth, physiology, anatomy and ultrastructure of container-grown white spruce somatic plants. *Tree Physiology* 20(13)**,** 869-880.

Lamhamedi, M.S., Rainville, A., Benomar, L., Villeneuve, I., Beaulieu, J., Bousquet, J., et al. (2017). L'écophysiologie, un atout pour réussir la migration assistée de sources génétiques d'épinette blanche. *Avis de recherche forestière* 89.

Lamhamedi, M.S., Renaud, M., et Veilleux, L. (2005). Élaboration des seuils de tolérance au gel des plants d'épinette blanche 1+ 0 en pépinière forestière selon les régions écologiques du Québec. *Mémoire de recherche forestière*.

Ledig, F.T., et Kitzmiller, J.H. (1992). Genetic strategies for reforestation in the face of global climate change. *Forest Ecology and Management* 50(1-2)**,** 153-169.

Leites, L.P., Rehfeldt, G.E., Robinson, A.P., Crookston, N.L., et Jaquish, B. (2012a). Possibilities and limitations of using historic provenance tests to infer forest species growth responses to climate change. *Natural Resource Modeling* 25(3)**,** 409-433.

Leites, L.P., Robinson, A.P., Rehfeldt, G.E., Marshall, J.D., et Crookston, N.L. (2012b). Height- growth response to climatic changes differs among populations of Douglas- fir: a novel analysis of historic data. *Ecological Applications* 22(1)**,** 154-165.

Li, P., Beaulieu, J., et Bousquet, J. (1997a). Genetic structure and patterns of genetic variation among populations in eastern white spruce (Picea glauca). *Canadian Journal of Forest Research* 27(2)**,** 189-198.

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**,** 52-52.

Li, P., Beaulieu, J., Daoust, G., et Plourde, A. (1997b). Patterns of adaptive genetic variation in eastern white pine (*Pinus strobus*) from Quebec. *Canadian Journal of Forest Research* 27(2)**,** 199-206.

Li, Y., Suontama, M., Burdon, R.D., et Dungey, H.S. (2017). Genotype by environment interactions in forest tree breeding: review of methodology and perspectives on research and application. *Tree Genetics & Genomes* 13(3)**,** 60.

Loehle, C. (1998). Height growth rate tradeoffs determine northern and southern range limits for trees. *Journal of Biogeography* 25(4)**,** 735-742.

Loss, S.R., Terwilliger, L.A., et Peterson, A.C. (2011). Assisted colonization: Integrating conservation strategies in the face of climate change. *Biological Conservation* 144(1)**,** 92-100.

Lu, P., et Charrette, P. (2008). Genetic parameter estimates for growth traits of black spruce in northwestern Ontario. *Canadian Journal of Forest Research* 38(12)**,** 2994-3001.

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(3)**,** 391-397.

Lu, P., Parker, W.H., Cherry, M., Colombo, S., Parker, W.C., Man, R., et al. (2014). Survival and growth patterns of white spruce (*Picea glauca* [Moench] Voss) rangewide provenances and their implications for climate change adaptation. *Ecology and Evolution* 4(12)**,** 2360-2374.

Malcolm, J.R., Markham, A., Neilson, R.P., et Garaci, M. (2002). Estimated migration rates under scenarios of global climate change. *Journal of Biogeography* 29**,** 835-849.

Mátyás, C. (1994). Modeling climate change effects with provenance test data. *Tree Physiology* 14(7-8-9)**,** 797-804.

Mátyás, C., et Yeatman, C.W. (1992). Effect of geographical transfer on growth and survival of jack pine (*Pinus banksiana* Lamb.) populations. *Silvae Genetica*, 41(6), 370-376.

Mbogga, M.S., Wang, X., et Hamann, A. (2010). Bioclimate envelope model predictions for natural resource management: dealing with uncertainty. *Journal of Applied Ecology* 47(4)**,** 731-740.

McKenney, D.W., Mackey, B.G., et Joyce, D. (1999). Seedwhere: a computer tool to support seed transfer and ecological restoration decisions. *Environmental Modelling & Software* 14(6)**,** 589-595.

McLachlan, J.S., Hellmann, J.J., et Schwartz, M.W. (2007). A framework for debate of assisted migration in an era of climate change. *Conservation Biology* 21(2)**,** 297-302.

Mead, D.J. (2013). *Sustainable management of Pinus radiata plantations.* Food and agriculture organization of the United nations (FAO).

Minteer, B.A., et Collins, J.P. (2010). Move it or lose it? The ecological ethics of relocating species under climate change. *Ecological Applications* 20(7)**,** 1801-1804.

Momayyezi, M., et Guy, R. D. (2017). Substantial role for carbonic anhydrase in latitudinal variation in mesophyll conductance of *Populus trichocarpa* Torr. & Gray. Plant, Cell and Environment, 40: 138–149.

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(2)**,** 806-815.

Mueller, J.M., et Hellmann, J.J. (2008). An assessment of invasion risk from assisted migration. *Conservation Biology* 22(3)**,** 562-567.

Mullin, T.J., Andersson, B., Bastien, J., Beaulieu, J., Burdon, R., Dvorak, W., et al. (2011). "Economic importance, breeding objectives and achievements," in *Genetics, Genomics and Breeding of Conifers,* eds. C. Plomion, J. Bousquet & C. Kole. (New York, USA: Endenbridge Science Publishers & CRC Press), 40-127.

Myneni, R.B., Keeling, C., Tucker, C.J., Asrar, G., et Nemani, R.R. (1997). Increased plant growth in the northern high latitudes from 1981 to 1991. *Nature* 386(6626)**,** 698.

Namroud, M.-C., Beaulieu, J., Juge, N., Laroche, J., et Bousquet, J. (2008). Scanning the genome for gene single nucleotide polymorphisms involved in adaptive population differentiation in white spruce. *Molecular Ecology* 17(16)**,** 3599-3613.

O'Neill, G., Carlson, M., Berger, V., et Ukrainetz, N. (2013). "Assisted migration adaptation trial: workplan". BC Ministry of Forests and Range–Research Branch).

O'Neill, G., Wang, N., Ukrainetz, L., Charleson, L., McAuley, A., et Yanchuk, S.Z. (2017). "A proposed climate-based seed transfer system for British Columbia. Technical report 099". (Victoria, B.C.: Province of British Columbia).

O'Neill, G.A., Hamann, A., et Wang, T. (2008). Accounting for population variation improves estimates of the impact of climate change on species growth and distribution. *Journal of Applied Ecology* 45(4)**,** 1040-1049.

O'Neill, G.A., et Nigh, G. (2011). Linking population genetics and tree height growth models to predict impacts of climate change on forest production. *Global Change Biology* 17(10)**,** 3208-3217.

O'Neill, G.A., Nigh, G., Wang, T., et Ott, P.K. (2007). Growth response functions improved by accounting for nonclimatic site effects. *Canadian Journal of Forest Research* 37(12)**,** 2724-2730.

Oleksyn, J., Modrzýnski, J., Tjoelker, M., Reich, P., et Karolewski, P. (1998). Growth and physiology of Picea abies populations from elevational transects: common garden evidence for altitudinal ecotypes and cold adaptation. *Functional Ecology* 12(4)**,** 573-590.

Oleksyn, J., Tjoelker, M., et Reich, P. (1992). Growth and biomass partitioning of populations of European Pinus sylvestris L. under simulated 50 and 60 N daylengths: evidence for photoperiodic ecotypes. *New Phytologist* 120(4)**,** 561-574.

Ouranos (2015). "Vers l'adaptation. Synthèse des connaissances sur les changements climatiques au Québec.", (ed.) É. 2015. Édition 2015 ed. (Montréal, Québec).

Pearson, R.G., et Dawson, T.P. (2003). Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography* 12(5)**,** 361-371.

Pedlar, J., McKenney, D., Beaulieu, J., Colombo, S., McLachlan, J., et O'Neill, G. (2011). The implementation of assisted migrationin Canadian forests. *The Forestry Chronicle* 87(6)**,** 766-777.

Pedlar, J.H., et McKenney, D.W. (2017). Assessing the anticipated growth response of northern conifer populations to a warming climate. *Scientific Reports* 7.

Pedlar, J.H., McKenney, D.W., Aubin, I., Beardmore, T., Beaulieu, J., Iverson, L., et al. (2012). Placing forestry in the assisted migration debate. *BioScience* 62(9)**,** 835-842.

Périé, C., et de Blois, S. (2016). Dominant forest tree species are potentially vulnerable to climate change over large portions of their range even at high latitudes. *PeerJ* 4**,** e2218.

Price, D.T., Alfaro, R., Brown, K., Flannigan, M., Fleming, R., Hogg, E., et al. (2013). Anticipating the consequences of climate change for Canada's boreal forest ecosystems 1. *Environmental Reviews* 21(4)**,** 322-365.

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. Mémoire de recherche forestière no. 174". (Ste-Foy, QC: Direction de la recherche forestière, Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs du Québec).

Rehfeldt, G.E., Crookston, N.L., Sáenz-Romero, C., et Campbell, E.M. (2012). North American vegetation model for land- use planning in a changing climate: a solution to large classification problems. *Ecological Applications* 22(1)**,** 119-141.

Rehfeldt, G.E., et Jaquish, B.C. (2010). Ecological impacts and management strategies for western larch in the face of climate-change. *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change* 15(3)**,** 283-306.

Rehfeldt, G.E., Tchebakova, N.M., et Barnhardt, L.K. (1999a). Efficacy of climate transfer functions: introduction of Eurasian populations of Larix into Alberta. *Canadian Journal of Forest Research* 29(11)**,** 1660-1668.

Rehfeldt, G.E., Tchebakova, N.M., Milyutin, L.I., Parfenova, E.I., Wykoff, W.R., et Kouzmina, N.A. (2003). Assessing population responses to climate in Pinus sylvestris and Larix

spp. of Eurasia with climate-transfer models. *Eurasian Journal of Forest Research* 6(2)**,** 83-98.

Rehfeldt, G.E., Tchebakova, N.M., Parfenova, Y.I., Wykoff, W.R., Kuzmina, N.A., et Milyutin, L.I. (2002). Intraspecific responses to climate in Pinus sylvestris. *Global Change Biology* 8(9)**,** 912-929.

Rehfeldt, G.E., Wykoff, W.R., et Ying, C.C. (2001). Physiologic plasticity, evolution, and impacts of a changing climate on Pinus contorta. *Climatic Change* 50(3)**,** 355-376.

Rehfeldt, G.E., Ying, C.C., Spittlehouse, D.L., et Hamilton, D.A. (1999b). Genetic responses to climate in *Pinus contorta*: niche breadth, climate change, and reforestation. *Ecological Monographs* 69(3)**,** 375-407.

Ricciardi, A., et Simberloff, D. (2009). Assisted colonization is not a viable conservation strategy. *Trends in Ecology & Evolution* 24(5)**,** 248-253.

Rossi, S. (2015). Local adaptations and climate change: converging sensitivity of bud break in black spruce provenances. *International Journal of Biometeorology* 59(7)**,** 827-835.

Rossi, S., et Bousquet, J. (2014). The bud break process and its variation among local populations of boreal black spruce. *Frontiers in Plant Science* 5**,** 574.

Rweyongeza, D.M. (2011). Pattern of genotype–environment interaction in Picea glauca (Moench) Voss in Alberta, Canada. *Annals of Forest Science* 68(2)**,** 245-253.

Rweyongeza, D.M., Barnhardt, L., Dhir, N., et Hansen, C. (2009). Population differentiation and climatic adaptation for growth potential of white spruce (*Picea glauca*) in Alberta, Canada. *Silvae Genetica* 59(1-6)**,** 158-169.

Sáenz-Romero, C., Guzmán-Reyna, R.R., et Rehfeldt, G.E. (2006). Altitudinal genetic variation among Pinus oocarpa populations in Michoacán, Mexico: implications for seed zoning, conservation, tree breeding and global warming. *Forest Ecology and Management* 229(1)**,** 340-350.

Sáenz-Romero, C., Lindig-Cisneros, R.A., Joyce, D.G., Beaulieu, J., Clair, J.B.S., et Jaquish, B.C. (2016). Assisted migration of forest populations for adapting trees to climate change. *Revista Chapingo. Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 22(3)**,** 303-323.

Saucier, J., Gosselin, J., Morneau, C., et Grondin, P. (2010). Utilisation de la classification de la végétation dans l'aménagement forestier au Québec. *Revue Forestière Française LXII-3-4***,** 428-438.

Savolainen, O., Lascoux, M., et Merilä, J. (2013). Ecological genomics of local adaptation. *Nature Reviews Genetics* 14(11)**,** 807-820.

Savva, Y., Denneler, B., Koubaa, A., Tremblay, F., Bergeron, Y., et Tjoelker, M.G. (2007). Seed transfer and climate change effects on radial growth of jack pine populations in a common garden in Petawawa, Ontario, Canada. *Forest Ecology and Management* 242(2)**,** 636-647.

Sax, D.F., Smith, K.F., et Thompson, A.R. (2009). Managed relocation: a nuanced evaluation is needed. *Trends in Ecology & Evolution* 24(9)**,** 472-473.

Schmidtling, R. (1994). Use of provenance tests to predict response to climate change: loblolly pine and Norway spruce. *Tree Physiology* 14(7-8-9)**,** 805-817.

Soolanayakanahally, R. Y., Guy, R. D., Silim, S. N., Drewes, E. C., & Schroeder, W. R. (2009). Enhanced assimilation rate and water use efficiency with latitude through increased photosynthetic capacity and internal conductance in balsam poplar (*Populus balsamifera* L.) Plant Cell & Environment, 32: 1821–1832.

Ste-Marie, C. (2014). *Adapting sustainable forest management to climate change: a review of assisted tree migration and its potential role in adapting sustainable forest management to climate change.* Ottawa, ON: Canadian Council of Forest Ministers.

Tan, W., Blake, T.J., et Boyle, T.J. (1992). Drought tolerance in faster- and slower-growing black spruce (*Picea mariana*) progenies: I. Stomatal and gas exchange responses to osmotic stress. *Physiologia Plantarum* 85(4)**,** 639-644.

Thomson, A.M., et Parker, W.H. (2008). Boreal forest provenance tests used to predict optimal growth and response to climate change. 1. Jack pine. *Canadian Journal of Forest Research* 38(1)**,** 157-170.

Thomson, A.M., Riddell, C.L., et Parker, W.H. (2009). Boreal forest provenance tests used to predict optimal growth and response to climate change: 2. Black spruce. *Canadian Journal of Forest Research* 39(1)**,** 143-153.

Ukrainetz, N.K., O'Neill, G.A., et Jaquish, B. (2011). Comparison of fixed and focal point seed transfer systems for reforestation and assisted migration: a case study for interior spruce in British Columbia. *Canadian Journal of Forest Research* 41(7)**,** 1452-1464.

Villeneuve, I., Lamhamedi, M., Benomar, L., Rainville, A., DeBlois, J., Beaulieu, J., et al. (2016). Morpho-physiological variation of white spruce seedlings from various seed sources and implications for deployment under climate change. *Frontiers in Plant Science* 7(1450).

Vitt, P., Havens, K., et Hoegh-Guldberg, O. (2009). Assisted migration: part of an integrated conservation strategy. *Trends in Ecology & Evolution* 24(9)**,** 473-474.

Vitt, P., Havens, K., Kramer, A.T., Sollenberger, D., et Yates, E. (2010). Assisted migration of plants: Changes in latitudes, changes in attitudes. *Biological Conservation* 143(1)**,** 18-27.

Wahid, N., Lamhamedi, M.S., Beaulieu, J., Margolis, H.A., et Deblois, J. (2012). Genetic parameters and clonal variation in growth and nutritional traits of containerized white spruce somatic seedlings. *Acta Botanica Gallica* 159(3)**,** 373-384.

Wahid, N., Lamhamedi, M.S., Rainville, A., Beaulieu, J., et Margolis, H.A. (2013). Genetic control and nursery-plantation genotypic correlations for growth characteristics of white spruce somatic clones. *Journal of Sustainable Forestry* 32(6)**,** 576-593.

Wang, T., Hamann, A., Yanchuk, A., O'Neill, G.A., et Aitken, S.N. (2006). Use of response functions in selecting lodgepole pine populations for future climates. *Global Change Biology* 12(12)**,** 2404-2416.

Wang, T., O'Neill, G.A., et Aitken, S.N. (2010). Integrating environmental and genetic effects to predict responses of tree populations to climate. *Ecological Applications* 20(1)**,** 153-163.

Williams, D.J., Dancik, B.P., et Pharis, R.P. (1987). Early progeny testing and evaluation of controlled crosses of black spruce. *Canadian Journal of Forest Research* 17(11)**,** 1442-1450.

Williams, M.I., et Dumroese, R.K. (2013). Climatic change and assisted migration: Strategic options for forest and conservation nurseries. *Forest Nursery Notes* 33(2), 33-35.

Williamson, T., Colombo, S., Duinker, P., Gray, P., Hennessey, R., Houle, D., et al. (2009). "Climate change and Canada's forests: from impacts to adaptation", (ed.) S.F.M.N.a.N.R. Canada. (Edmonton, AB: Canadian Forest Service, Northern Forestry Center).

Winder, R., Nelson, E., et Beardmore, T. (2011). Ecological implications for assisted migration in Canadian forests. *The Forestry Chronicle* 87(6)**,** 731-744.

Winder, R., et Shamoun, S. (2006). Forest pathogens: friend or foe to biodiversity? *Canadian Journal of Plant Pathology* 28(S1)**,** S221-S227.

WMO (2013). The global climate 2001–2010: A decade of climate extremes, summary report. *Geneva, Switzerland: WMO,* 16 p.

Yang, J., Pedlar, J.H., McKenney, D.W., et Weersink, A. (2015). The development of universal response functions to facilitate climate-smart regeneration of black spruce and white pine in Ontario, Canada. *Forest Ecology and Management* 339**,** 34-43.

Zadworny, M., McCormack, M.L., Mucha, J., Reich, P.B., et Oleksyn, J. (2016). Scots pine fine roots adjust along a 2000- km latitudinal climatic gradient. *New Phytologist* 212(2)**,** 389-399.

Chapitre 2 - Ecophysiology and growth of white spruce seedlings from various seed sources along a climatic gradient support the need for assisted migration

Ce chapitre présente l'intégral d'un article publié en langue anglaise dans la revue *Frontiers in Plant Science* avec quelques modifications mineures suggérées par les évaluateurs du mémoire.

This chapter presents a full article published in English in *Frontiers in Plant Science* with some minor changes suggested by the M.Sc. thesis examiners.

Otis Prud'homme, G., Lamhamedi, M., Benomar, L., Rainville, A., DeBlois, J., Bousquet, J., Beaulieu, J. 2017. Ecophysiology and growth of white spruce seedlings from various seed sources along a climatic gradient support the need for assisted migration. *Frontiers in Plant Science*. DOI :10.3389/fpls.2017.02214

Rapport-Gratuit.com

Résumé

Les changements climatiques pourraient induire un déplacement des conditions favorables aux espèces arborescentes, ce qui entraînerait une mésadaptation locale des populations. La réponse de traits morpho-physiologiques de huit sources d'épinette blanche a été évaluée dans trois sites de plantation simulant un gradient climatique. Aucune interaction n'a été observée entre les vergers à graines et les sites pour aucun trait, suggérant une plasticité semblable entre les sources génétiques. Les sources du sud ont montré la meilleure croissance en hauteur alors que la croissance optimale se trouvait dans le site central. Le rang des sources génétiques et des sites est resté le même durant les quatre années pour la croissance en hauteur. L'analyse vectorielle n'a montré aucune déficience en azote après quatre années en plantation. Ni les sites, ni les sources génétiques n'ont eu d'effet sur les traits de photosynthèse avant débourrement. Ces résultats supportent le besoin de la migration assistée.

Abstract

With climate change, favourable growing conditions for tree species are shifting northwards and to higher altitudes. Therefore, local populations are becoming less adapted to their environment. Assisted migration is one of the proposed adaptive measures to reduce the vulnerability of natural populations and maintain forest productivity. It consists of moving genetic material to a territory where future climate conditions correspond to those of its current location. Eight white spruce seed sources representing as many seed orchards were planted in 2013 at three forest sites simulating a south-north climatic gradient of 1.7°C in Québec, Canada. The overall objectives were to 1) evaluate the morpho-physiological responses of the different seed sources and 2) determine the role of genetic adaptation and physiological plasticity on the observed variation in morpho-physiological traits. Various seedling characteristics were measured, notably height growth from nursery to the fourth year on plantation. Other traits such as biomass and carbon allocation, nutritional status, and various photosynthetic traits before bud break, were evaluated during the fourth growing season. No interaction between sites and seed sources was observed for any traits, suggesting similar plasticity between seed sources. There was no change in the rank of seed sources and sites between years for height growth. Moreover, a significant positive correlation was observed between the height from the nursery and that after four years in the plantation. Southern seed sources showed the best height growth, while optimum growth was observed at the central site. Juvenile height growth seems to be a good indicator of the juvenile carbon sequestration and could serve as a selection criterion for the best genetic sources for carbon sequestration. Vector analysis showed no nitrogen deficiency four years after planting. Neither seed sources nor planting sites had a significant effect on photosynthesis before bud break. The observed results during the establishment phase under different site conditions indicate that southern seed sources may already benefit from assisted migration to cooler climatic conditions further north. While northern seed sources are likely to benefit from anticipated local global warming, they would not match the growth performance of seedlings from southern sources.

Rapport-gratuit.com
LE NUMERO 1 MONDIAL DU MÉMOIRES

2.1 Introduction

The geographic distribution of forest species is influenced by climate (Davis and Shaw, 2001). Over the course of recent millennia, forest tree species have adapted to local conditions and populations often vary genetically along a clinal gradient (Andalo et al., 2005; Aitken and Whitlock, 2013). With the global warming predicted by General Circulation Models (GMCs) and various scenarios envisioned for the boreal zone (GIEC, 2014), we should expect a shift of current climatic niches northwards or to higher altitudes (e.g. Papadopol, 2000; Davis and Shaw, 2001). In response to this pressure, forest tree populations will have to adapt to changing local conditions or migrate to environments matching their present climate. However, the speed of migration of forest species is 10 to 100 times slower than that predicted for the shift in climatic niches (NRC, 2016), which leads us to anticipate maladaptation, even of minor importance, of local populations to new conditions.

Assisted population migration, which consists of relocating seed sources used for reforestation to habitats to which they are optimally adapted within species range, is currently one of the proposed strategies to mitigate the effect of climate change on forest productivity and to reduce the vulnerability of forested ecosystems (Mueller and Hellmann, 2008; Aubin et al., 2011; Pedlar et al., 2012). Assisted population migration is less risky compared to assisted range expansion and long distance species migration (Pedlar et al., 2012). However, its implementation must be based on solid scientific knowledge to minimize the associated risks. Seed source transfer models have already been developed for many tree species, using growth measurements collected in provenance trials replicated on several sites (Beaulieu et al., 2004; Andalo et al., 2005; Thomson and Parker, 2008; Thomson et al., 2009; O'Neill et al., 2017). These models establish a relationship between tree growth and climatic variables. The first model for white spruce in Québec was developed by Andalo et al. (2005). It was later refined by using estimates of a set of climate variables either obtained from weather station 30-year-normal records or various GMCs and scenarios to predict plantation yield (m^3/ha) as a function of climate differences between two periods and/or sites (Rainville et al., 2014).

Growth is a characteristic that is strongly influenced by the interaction between seedling genotype and available resources (water, soil fertility, etc.), as well as by environmental

stresses (Li et al., 2017). Therefore, it would be advisable to complement growth measurements with the assessment of other variables in order to reduce the risks associated with assisted migration (Isaac- Renton et al., 2014). Evaluating morpho-physiological traits of seed sources used in reforestation programs in response to their growing conditions should contribute to the development of operational recommendations that are not only more exhaustive, but also less risky in terms of optimal transfer distances.

White spruce is one of the most important commercial species in the North American boreal forest (Beaulieu et al., 2009). Its genetic improvement programs are among the most advanced (Mullin et al., 2011). For example, more than 98% of the seedlings produced for reforestation in Québec are grown from improved seed (Lamhamedi and Carles, 2012). It is already known that certain morpho-physiological traits (e.g. traits related to growth or photosynthesis) of white spruce seedlings vary between seed orchards and regions (Carles et al., 2011; Benomar et al., 2015; Villeneuve et al., 2016), families (Carles et al., 2012), and somatic clones (Lamhamedi et al., 2000; Wahid et al., 2012a; Wahid et al., 2012b), attesting to local genetic adaptation. Some of these traits may also be highly influenced by site and environmental characteristics (soil properties and fertility, temperature, precipitation, etc.), demonstrating the existence of considerable physiological plasticity (Benomar et al., 2016). However, our previous studies carried out under controlled conditions showed a stability of morphological characteristics in response to the interaction between a simultaneous increase in CO_2 concentration and temperature (Carles et al., 2015).

Until now, few studies have evaluated morpho-physiological responses of seedlings originating from seed orchards representative of geographically distinct sources several years after planting on different sites that simulate assisted migration along a climatic gradient. Furthermore, few tests dedicated to assisted migration have been established, such as the Assisted Migration Adaptation Trial (O'Neill et al., 2013), and the test developed by the ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs du Québec (MFFP) (Lamhamedi et al., 2017). These assessments will permit identification, at a young age, of seed sources presently used in reforestation programs that possess the broadest genetic adaptation and the largest phenotypic plasticity, which should consequently perform better under future environmental conditions of planting sites. In tree plantations, the juvenile phase of establishment is considered to be the stage where seedlings are the most sensitive to different environmental stresses (Lamhamedi and Bernier, 1994; Grossnickle, 2000). Our

hypothesis is that under anticipated climate change, morpho-physiological traits will only be optimized in plantations by matching sites to seed sources from regions where the climatic conditions are currently similar to those predicted in future scenarios for the reforestation sites, since local genetic adaptation is significant in white spruce in eastern Canada (Andalo et al., 2005; Beaulieu and Rainville, 2005). The assessment of morpho-physiological traits in the context of assisted migration tests should contribute to a better characterization of the different seed sources with respect to their lag in adapting to local conditions, capacity to acclimatize, tolerance to environmental stresses, efficiency in using environmental resources (water, mineral elements etc.), and ability to sequester carbon. Over the long term, a better knowledge about the various levels of genetic adaptation and plasticity under various environmental conditions will be obtained.

This article is the fourth of a series of papers addressing the anticipated impacts of climate change on the adaptation of the most frequently used white spruce seed sources in Québec's reforestation program. Recent work has focused on morpho-physiological characterization under controlled conditions (greenhouse), in a nursery and during the first two years of establishment on reforestation sites (Benomar et al., 2015, 2016; Villeneuve et al., 2016). This characterization has revealed differences between seed sources (seed orchards) and established links between seedling performance and the climatic conditions of the original location of the parental trees that were sampled to provide grafts for orchard establishment (Villeneuve et al., 2016). The present study continues this investigation by examining these traits in experimental plantations established on a number of forest sites along a climate gradient. The study was conducted during the first few years after outplanting, which are generally the most critical for seedling survival.

To our knowledge, the present study is the first to address the contribution of genetic adaptation and phenotypic plasticity in response to a climatic gradient for traits such as photosynthesis before bud break, the allocation of carbon and biomass between different parts of the tree, and the evolution of the nutrient status of the seed sources as a function of site quality using vector analysis (Haase and Rose, 1995). The specific objectives were to: 1) model the evolution of juvenile growth of the different white spruce seed sources on three sites along a climatic gradient for the first four years after outplanting; 2) quantify the allocation of carbon and biomass of the different white spruce seed sources and the

evolution of their nutrient status with respect to planting sites; and 3) evaluate the response of photosynthesis before bud break of the different white spruce seed sources on the three planting sites.

2.2 Material and Methods

2.2.1 Vegetative material

The seed sources used in this study are representative of the most commonly used seed orchards in Québec's reforestation program. Of the eight sources, six represent first-generation clonal seed orchards (SO1-1 to SO1-6) and two represent second-generation clonal seed orchards (SO2-1 and SO2-2) (Figure 2.1). The first-generation seed orchards consist of plus-trees selected from local natural populations that were reproduced by grafting. They were intended to produce high quality seed to meet the needs of the surrounding regions (Beaulieu et al., 2009). The two second-generation orchards have origins covering a much larger geographical range and were designed to respond to the reforestation needs in the balsam fir and sugar maple forest domains, respectively, which constitute distinct zones of genetic adaptation for white spruce (Li et al., 1997a). These orchards are composed of trees selected for superior height, stem form and branching in progeny tests conducted at about 15 years of age and represent the 25 best-performing open-pollinated families in each of these two forest domains. Most of the families are common to both seed orchards and were originally from natural white spruce populations in Québec and Ontario. These seed orchards therefore possess a genetic composition representative of a larger geographic territory than the first-generation seed orchards.

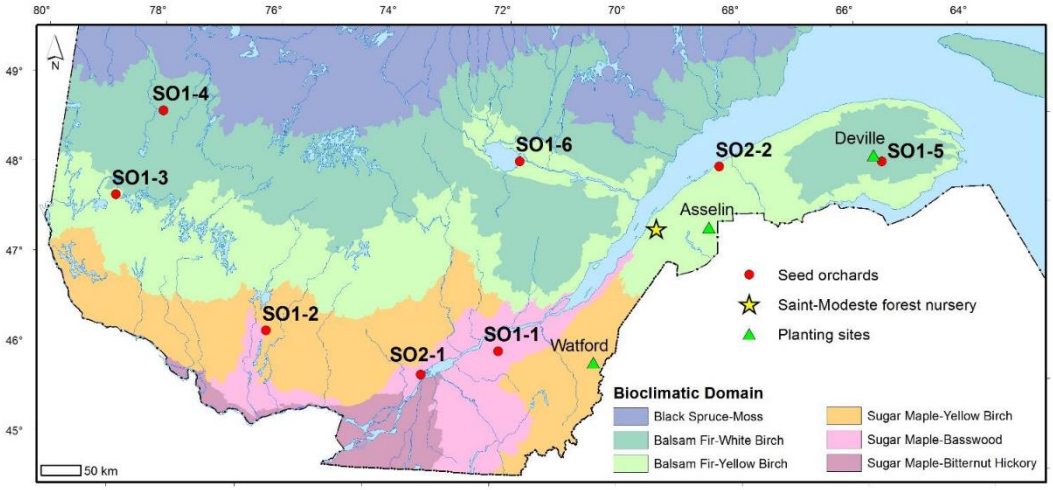
The seeds used for seedling production in this study were extracted from cones harvested in two consecutive seed years (2008 and 2009), to obtain an optimal representation of the genetic pool of each seed orchard. The seeds were sorted by size and those with a diameter between 1.5 and 2.5 mm were stratified by le Centre de semences de Berthier (Berthier Seed Center; MFFP) following operational standards. Seed size has been shown to affect growth and mineral nutrition of white spruce seedlings (Lamhamedi et al., 2006b). Generally, seeds with diameters less than 1.5 mm have a slow rate of germination and the resulting seedlings do not meet the 28 morpho-physiological criteria (Veilleux et al., 2012) contractually required before delivery to reforestation sites. Following stratification, the

seeds were germinated under a polyethylene production tunnel at the St-Modeste forest nursery (47.50° N, 69.23° W) (Figure 2.1), where the seedlings were grown under standard nursery cultural treatments during their first growing season (1+0) (2011) (Lamhamedi et al., 2001). The seedlings were moved outside for their second growing season (2+0) (2012). Irrigation was optimized in accordance with growth stage during the first growing season (Lamhamedi et al., 2001), and maintained between 40 and 45 % (v/v) during the second growing season (Lamhamedi et al., 2006a). Fertilisation was adjusted bi-weekly using the PLANTEC software (Girard et al., 2001) during both growing seasons. The seedlings were planted on three reforestation sites (Watford, Asselin and Deville) in the spring of 2013 (Figure 2.1).

2.2.2 Planting sites

The experimental design is composed of nine planting sites, distributed across the province of Québec. Three sites (Watford, Asselin and Deville), established in the spring of 2013 within three bioclimatic domains representative of a climatic gradient along the Appalachian range, were used for this study (Figure 2.1). Watford Township, in the Beauce region, is located in the sugar maple-yellow birch domain and characterized by the most temperate climate (Saucier et al., 2010). Asselin Township is located in the Témiscouata region, within the balsam fir-yellow birch domain and has an intermediate climate. These two first sites are characterized by loamy soils. The third site is located in Deville Township on the Gaspé Peninsula, in the balsam fir-white birch domain and is characterised by sandy-loam soils. It is also the most northerly site of the three sites and has the harshest climate (Figure 2.1).

A total of 4608 seedlings were planted on each site (density of 2000 seedlings/ha with spacing of 2.25 m x 2.25 m) and distributed in four randomized complete blocks. Each block consisted of eight plots, each occupied by one of the eight seed sources being evaluated. Each plot contained 144 seedlings (12 x 12). The seedlings in the two outside rows of each plot were excluded from the measurements in an effort to reduce the border effects.



	Location	LAT (° N)	LON (° O)	ELV (m)	MAT (° C)	MGST (° C)	TGSP (mm)
Seed orchards							
SO1-1	Wendover	46.39	71.94	116	4.16	14.85	539
SO1-2	Fontbrune	46.43	75.74	354	3.42	14.41	484
SO1-3	Baby	47.75	78.47	321	2.03	14.16	454
SO1-4	Desroberts	48.76	77.86	314	0.84	13.97	420
SO1-5	Robidoux	48.55	65.59	270	2.60	12.87	500
SO1-6	Falardeau	48.54	71.73	351	1.37	13.85	478
SO2-1	Berthierville	46.08	73.18				
SO2-2	Saint-Luce	48.35	68.35				
Planting sites							
Watford	Ste-Rose de Watford	46.30	70.40	385	3.29	13.97	452.5
Asselin	Squatec	47.84	68.52	370	2.31	14.46	361.5
Deville	Robidoux	48.62	65.72	530	1.64	12.94	357.7

[a] LAT, latitude; LON, longitude; ELV, elevation above sea level; MAT, mean annual temperature; MTGS, mean growing season temperature; TPGS, total growing season precipitation.

Figure 2.1: Location, coordinates and climatic data for the three planting sites (Watford, Asselin and Deville) simulating a climatic gradient and eight white spruce seed orchards that were used as seed sources in this study. For SO1-1 to SO1-6, latitude, longitude and elevation of the seed orchards are those of centroid of selected trees that make up the orchards. The climatic data correspond to those of the same centroids for the period 1981-2010. For seed orchards SO2-1 and SO2-2, only latitudinal and longitudinal data of orchard locations are presented because the orchards were composed of trees representing multiple widespread provenances from Québec and Ontario in Canada.

2.2.3 Climatic data

Climatic data on each of the three sites was registered continuously during the four growing seasons using weather stations. The stations were installed on May 27, 2013 (Watford), June 3, 2013 (Asselin) and June 11, 2013 (Deville). They were equipped with rain gauges, as well as probes to measure relative humidity (HMP50, Vaisala, Helsinki, Finland), air temperature (HMP45C, Campbell Scientific, Logan, UT, USA), and incoming photosynthetic active radiation (PAR) (Li 190 Campbell Scientific, Logan, UT, USA). Soil temperature was also measured at three depths (10, 20 and 30 cm) using 107B probes (Campbell Scientific, Logan, UT, USA).

The gradient of average annual temperature over the three sites (1.7°C) and the climatic data from the seed orchards of origin were derived from simulations generated by BioSim software (Régnière et al., 2014) over a period of 30 years (1981-2010) using climate data collected in neighboring weather stations.

2.2.4 Characterization of the soil on the planting sites

Ten random soil samples were collected on each of the three planting sites (total of 30 samples) to obtain a fair representation of the spatial variability of soil characteristics. After removal of the superficial layer of organic matter, samples were taken from the top 20 centimetres of soil using an auger. These samples were used to determine soil particle size, texture and fertility on each of the study sites. After sieving (2 mm) and air-drying, a portion of each sample was ground using a Pulverisette-7 (Fristch, Idar-Oberstein, Germany) to determine concentrations of mineral nutrients (N, P, K, Ca, Mg) and micro-nutrients. Nitrogen analysis was conducted using the high combustion method (LECO analyser, Leco Corporation, St-Joseph, Michigan) (Yeomans and Bremner, 1991). An extraction with a Mehlich-3 solution permitted separation of the other mineral nutrients and micronutrients (Ziadi and Tran, 2006). The concentration of each of the mineral nutrients was then determined using plasma emission spectroscopy. Cationic exchange capacity (CEC) and pH of the soil were also evaluated (Baize, 2000).

2.2.5 Initial characterization of white spruce seedlings

Before outplanting, seedlings were characterized in May 2013 (Villeneuve et al., 2016). Data was collected on 15 seedlings/seed orchard for height and diameter growth. Moreover, three composite samples per seed orchard (five seedlings per composite sample) were used to determine the nutrient content (concentration * dry mass) of the shoot and root tissues.

2.2.6 Growth, root morphology and allocation of biomass

Seedling height and diameter growth from the different seed orchards were evaluated each year during the four-year study (2013 to 2016). The mortality and presence of dead apical buds were also noted. All measurements were made on the 64 seedlings at the centre of each plot. A total of 6144 seedlings (64 seedlings * eight seed orchards * four blocks * three sites) were evaluated in 2013, 2014, and 2015. In 2016, only 63 of the 64 seedlings were measured, since one seedling from each plot (one seedling * eight orchards * four blocks * three sites = 96 seedlings in total) was removed at the beginning of the growing season for laboratory analysis of growth and mineral nutrition.

Ninety-six seedlings were also destructively sampled before bud break in May 2016 for assessment of root morphology and allocation of biomass. The position of the first seedling sampled was randomly selected in the first plot. Other seedlings were systematically selected from the same relative position in the other plots and blocks for each of the three sites. Care was taken to conserve the majority of the root system during harvesting. The seedlings were taken to the MFFP laboratory where they were cleaned with compressed air and washed to remove all traces of soil and debris. The root systems of the 96 white spruce seedlings were photographed in their entirety before being oven dried at 63°C for three days. The root systems were then trimmed of fine roots and shortened to expose the main secondary and adventitious roots. The 32 seedlings harvested from each of the three sites were used to conduct a qualitative analysis following the criteria established by Gingras et al. (2002). In addition, an assessment of the presence of adventitious roots (1 or 0) and the differentiation between normal (0) and deformed (1: J-shaped, 2: L-shaped, 3: twisted, 4: swollen) root systems was conducted. The horizontal distribution of the roots was also evaluated by differentiating between a system that was equally distributed on each side of a central axis (0), tended towards one side (1) or completely oriented to one side (2). Finally, the degree of persistence of the plug root system form was noted as poor (0), moderate (1)

or strong (2).

Total height, diameter as well as the number of first-order lateral branches and adventitious roots, were determined for each of the seedlings. After separation, the constituent parts (adventitious roots, roots, shoots without needles, needles) of each seedling were oven dried at 63°C for three days before determining their dry masses with a precision balance (0.1 g).

2.2.7 Mineral nutrition and carbon allocation

Mineral nutrient analyses were conducted on the same seedlings used for determination of dry masses (roots, shoots without needles, and needles). Pre-grinding (grinder model: Willy-Mill #3. Arthur H. Thomas Co., Philadelphia) was used to reduce the size of the large roots and the main stems. The constituent tissues (roots, shoots without needles, needles) were then subjected to a finer grinding before analyses. The carbon concentration of the woody tissues, roots and needles was determined by the same process used for soil nitrogen, which is high combustion. However, once the carbon was oxidized, its presence was determined using infrared detection rather than thermal conductivity (Yeomans and Bremner, 1991).

The nutritional status of the different seed sources on the three sites was evaluated in 2016 using vector analysis (Munson and Bernier, 1993; Haase and Rose, 1995). The values for nutrient status and seedling growth for each seed orchard, as determined during the pre-planting characterization in 2013, were used as reference points.

2.2.8 Gas exchange

Gas exchange measurements were conducted before bud break (early May 2016) for each seed source on each site. Average air and soil (20 cm depth) temperatures, five days prior to gas exchange measurements were 8.2 and 5.5°C respectively, for Watford, 8.9 and 8.1°C for Asselin, and 7.1 and 6.5°C for Deville. Gas exchange was measured on one-year-old needles using a portable infrared gas analyser LI-6400 (Li-Cor Inc. Lincoln, NE). As buds can photosynthesize, they were removed before each measurement (Benomar et al., 2015), so that only the net photosynthesis (An) and stomatal conductance (g_s) of the needles was

captured. The measurements were conducted under optimal environmental conditions inside an opaque conifer chamber (temperature of 20°C, CO_2 concentration of 400ppm, relative humidity of 60 ± 10%, constant vapor pressure deficit (VPD) of 1.0 ± 0.2 kPa, and saturated light intensity of 1000 µmoles/m^2/s). To determine the level of saturated photosynthetically active radiation (PAR), light response curves were produced for six seedlings from seed orchards SO1-1 and SO1-5 (3 seedlings per orchard). The obtained values were similar to those previously reported (Lamhamedi et al., 2003; Benomar et al., 2015). Gas exchange measurements were conducted on a total of 96 randomly selected seedlings (one seedling * 8 seed orchards * 4 blocks * 3 sites). The branches used for the measurements were excised and conserved at -20°C for future determination of the projected foliar surface area and subsequent adjustments to the photosynthetic rate.

2.2.9 Specific leaf area, nutrient use efficiency (NUE) and water use efficiency (WUE)

The projected surface area of the needles, as well as their length (mm) and width (mm), were measured using the WinSeedle (Version 2007 Pro. Regent Instruments, Québec, Canada) image analysis software. The needles were then dried at 63°C for three days and subsequently weighed. The specific leaf area (SLA) corresponds to the relationship between projected surface area (cm^2) and needle dry mass (g).

Other branches previously cut from the same whorl used for photosynthesis measurements were harvested, ground and subjected to high temperature combustion (Leco Corporation. St-Joseph. Michigan) for determination of foliar nitrogen and phosphorus concentrations and estimation of photosynthetic nitrogen-use (PNUE) and phosphorus-use efficiencies (PPUE). These latter two measurements correspond to the relationship between light-saturated photosynthesis (A_{max}) and leaf nutrient concentration/unit area (N_{area}, Nitrogen; P_{area}, Phosphorus). Intrinsic water-use efficiency (WUE) is defined as the ratio of A_{max} to g_s.

2.2.10 Statistical analyses

Soil characteristics of the three sites were analyzed using a linear model (model 1) with the MIXED procedure of SAS (version 9.4, SAS Institute, Cary, NC, USA) where site was considered a fixed effect factor and the block within the sites as a random effect factor.

Rapport-gratuit.com
LE NUMERO 1 MONDIAL DU MÉMOIRES

Growth traits and mineral nutrition four years after outplanting, as well as photosynthetic traits before bud break in the fourth year were also analyzed with the MIXED procedure using the average values for each experimental unit (plot corresponding to a single combination of orchard/block/site), where site, seed orchard, and their interaction were treated as fixed effect factors and the block as a random effect factor. When the seed orchard effects were significant at the 5% significance level, contrast analyses were conducted to test whether there was a significant difference between the first- and second-generation seed orchards.

$$y_{ijk} = \mu + \beta_i + \gamma_j + \beta\gamma_{ij} + b_{k(i)} + e_{ijk} \quad (1)$$

Where Y_{ijk} is the dependant variable, μ is the grand mean, β_i is the fixed effect of site i, γ_j is the fixed effect of seed orchard j, $\beta\gamma_{ij}$ is the fixed effect due to the interaction between the site i with the seed orchard j, $b_{k(i)}$ is the random effect of the block k within the site i and e_{ijk} is the residual error.

When required, Tukey's multiple comparison tests were used to assess differences while taking into account multiple testing. When the interaction was significant, seed orchard means were compared within each of the sites. The assumptions of normality and homogeneity of variance were verified by graphical analyses of the residuals. When they were not satisfied, the data were transformed (logarithmic transformation). However, if only the hypothesis of normality was not met, a non-parametric analysis (rank test) was conducted, confirming, in all cases, the results of the parametric analysis.

For height growth, a repeated measurements model was applied to the mean values of each experimental unit (plot) at the end of each growing season (2013 to 2016). In this model, years, seed orchards, planting sites and their interactions were considered as fixed effect factors and the blocks nested within the sites and their interaction with seed orchards were considered as random effect factors. A variance-covariance structure was used to take into account the autocorrelation existing between measurements made on the same experimental unit. Because the variance increased with time, structures considering a different variance for each assessment time were tested. The Toeplitz heterogeneous covariance structure (TOEPH) (Littell et al., 2006) was finally retained. Weights

corresponding to inverse variances of combinations of site-time were also used, since the variance increased differently with time for each site. This procedure also permitted to validate the assumptions of normality and homogeneity of variance without having to transform data. Contrast analyses made also possible to verify height differences over time between seedlings originating from first- and second-generation seed orchards.

A non-linear logistic growth model was selected to model the juvenile growth, because it was the most appropriate for representing the observed values over the time of the study (four years). Growth curves were modelled for each of the sites using the SAS NLMIXED procedure, as preliminary analyses showed that there was no significant difference between the curves of the different seed orchards at each site. The following model was employed:

$$\bar{h}_{ijkl.} = \frac{a_i}{1+e^{-c_i(temps_l - b_i)}} + \beta_{j(i)k} + \varepsilon_{ijkl.} \qquad (2)$$

where $\bar{h}_{ijkl}$ is the average height of the seedlings from seed orchard *k* situated in block *j* on site *i* at time *l*; a_i, the final height (asymptote of the curve) for site *i*; b_i, time at which half of the final height was attained (inflection point) for the site *i*; c_i, the rate of growth for the site *i*; *e*, the base of the natural logarithm function; $\beta_{j(i)k}$, the random effect of the experimental unit corresponding to the seedlings from the seed orchard *k* situated in block *j* of site *i* and $\varepsilon_{ijkl.}$, the residual error.

Pearson correlation coefficients were estimated to test the relationship between the means of the initial (end of the 2012 growing season in a forest nursery) and 2016 growth data, as well as the association between photosynthetic traits before bud break in the fourth year, using the SAS CORR procedure.

Finally, the SAS GLIMMIX procedure was used to verify the differences among the average values for sites, seed orchards and their interaction for survival traits and the presence of adventitious roots, the persistence of the plug root system form, the presence of abnormal root system orientation and deformed roots, considering the binary distribution and the logit link function.

2.3 Results

2.3.1 Soil characterization

The majority of soil fertility and chemical properties exhibited significant differences among sites, with the exception of carbon (*P*=0.15), phosphorus (*P*=0.58), potassium (*P*=0.12), zinc (*P*=0.11) and sulphur (*P*=0.42) (Table 2.1). Soil pH (*P*=0.01), nitrogen (*P*<0.0001), calcium (*P*=0.01), magnesium (*P*=0.05), manganese (*P*=0.05), and sodium (*P*=0.0002) were all significantly higher at Watford than at Asselin and/or Deville (Table 2.1). Aluminium (*P*=0.001) and $C.E.C_{total}$ (*P*=0.02) were significantly lower at Watford than at Asselin and Deville, whereas iron (*P*=0.003) at Watford was only lower than at Asselin. The Watford and Asselin sites had similar average soil temperatures at 20 cm depth throughout the four growing seasons (data not shown). However, the soil at Deville was 2°C cooler.

Tableau 2.1: Comparison of soil characteristics of the three planting sites located along a climatic gradient.

Traits	**Sites**					
	Watford (south)		**Asselin (intermediate)**		**Deville (north)**	
pH_{CaCl2}	4.50 ± 0.31	a*	3.89 ± 0.28	b	3.89 ± 0.16	b
$C.E.C_{total}$ (méq/100g)	25.97 ± 2.15	b	33.24 ± 2.53	a	34.61 ± 7.38	a
Carbon (g/kg)	41.60 ± 5.42	a	30.88 ± 7.53	a	33.63 ± 9.61	a
Nitrogen (g/kg)	3.14 ± 0.37	a	2.29 ± 0.25	b	1.93 ± 0.38	b
Phosphorus (mg/kg)	12.10 ± 5.26	a	12.13 ± 8.98	a	9.125 ± 3.36	a
Potassium (mg/kg)	76.90 ± 27.93	a	55.25 ± 17.18	a	53.63 ± 10.17	a
Calcium (mg/kg)	608.90 ± 455.15	a	169.71 ± 170.12	ab	79.90 ± 42.95	b
Magnesium (mg/kg)	34.30 ± 12.40	a	23.57 ± 12.32	ab	18.75 ± 7.27	b
Manganese (mg/kg)	19.10 ± 9.11	a	7.29 ± 4.07	b	10.25 ± 4.40	ab
Aluminium (mg/kg)	1586.00 ± 198.06	b	1995.00 ± 383.88	a	2305.00 ± 245.59	a
Iron (mg/kg)	233.20 ± 66.10	b	452.25 ± 67.71	a	331.25 ± 93.63	ab
Zinc (mg/kg)	1.76 ± 0.84	a	2.50 ± 1.07	a	1.58 ± 0.80	a
Sodium (mg/kg)	8.00 ± 4.31	a	5.86 ± 6.13	b	4.86 ± 3.64	b
Sulphur (mg/kg)	17.10 ± 4.31	a	14.13 ± 6.13	a	14.87 ± 3.64	a

* For a given row, the means (n = 10), followed by their standard errors, having the same letter are not significantly different according to a Tukey test at α = 0.05.

2.3.2 Growth characteristics of progeny from white spruce seed orchards four years after planting

At the end of the fourth growing season, overall survival was 95%. When data for all orchards and sites were combined, the average seedling height was 112.4 ± 23.6 cm and the average root collar diameter was 24.3 ± 5.0 mm. No site * seed orchard * year interaction (P=0.66) was found for height over time, although site * year and seed orchard * year interactions both showed a significant effect (P<0.0001). No site * seed orchard interaction was found for any of the other growth traits analyzed.

Tree survival was significantly different among the three sites where Deville was the highest (99.6%), followed by Watford (95.9%) and Asselin (88.6%). The analysis of variance indicated a significant site effect for height (P<0.0001) over time. The sites maintained the same ranking over the four years, where Asselin, which was intermediate in terms of climate and geography, showed the best height growth, followed by Watford (more southerly) and Deville (more northerly) (Figure 2.2). Comparison of the parameters *a* (asymptote), *b* (inflection point) and *c* (growth rate) of the logistical height growth models for each site showed that the models for the Watford and Deville sites did not differ significantly for the three parameters. Therefore, a new model was created to generate two height growth curves, one for Asselin and one for Watford and Deville combined (Figure 2.3), and showed a significant difference between the curves for the three parameters. With the exception of diameter (P=0.574, results not shown) and dry mass of adventitious roots (P=0.30), all other growth traits (dry mass of roots (P<0.0001), shoots without needles (P<0.0001), needles (P=0.01), and R/S ratio (P<0.0001, results not shown) and total seedling dry mass (P<0.0001)) were significantly different between sites (Figures 2.2 and 2.4).

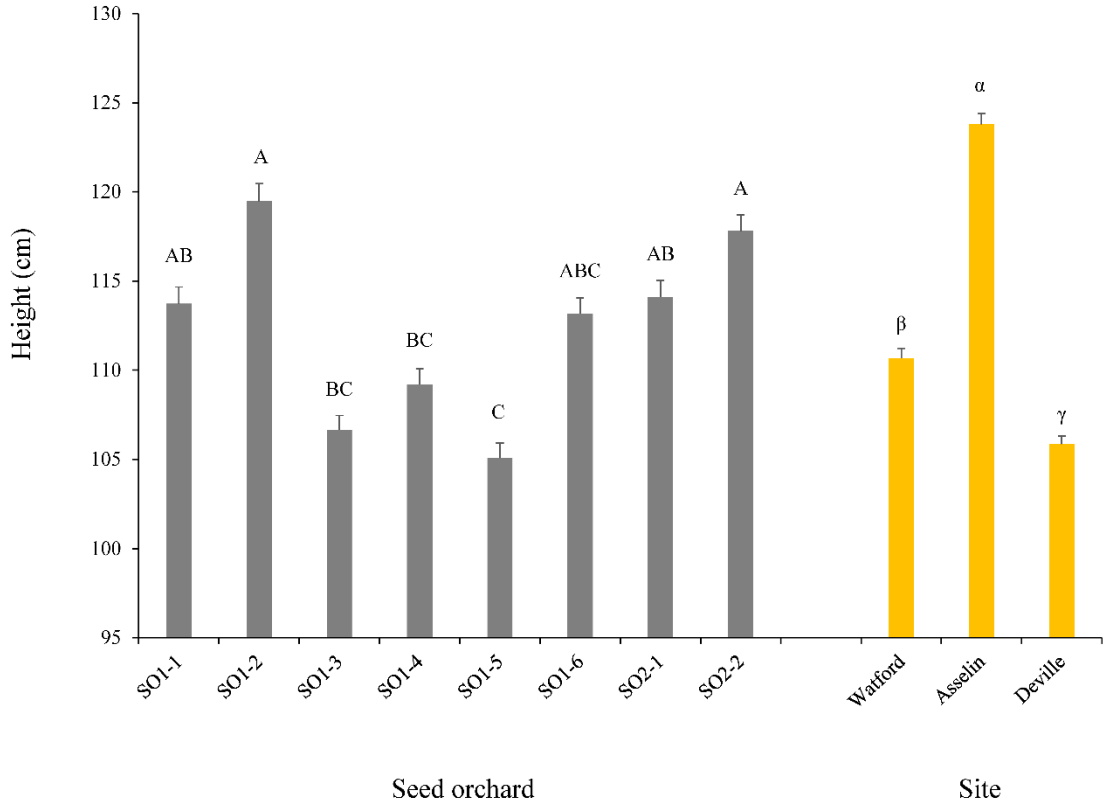


Figure 2.2. Height growth as a function of seed orchard and forest planting site at the end of the fourth growing season (n=768 seedlings per seed orchard and n=2048 seedlings per site for a total of 6144 seedlings). The means (± standard error) with the same letter are not considered to be significantly different according to a Tukey test at α = 0.05.

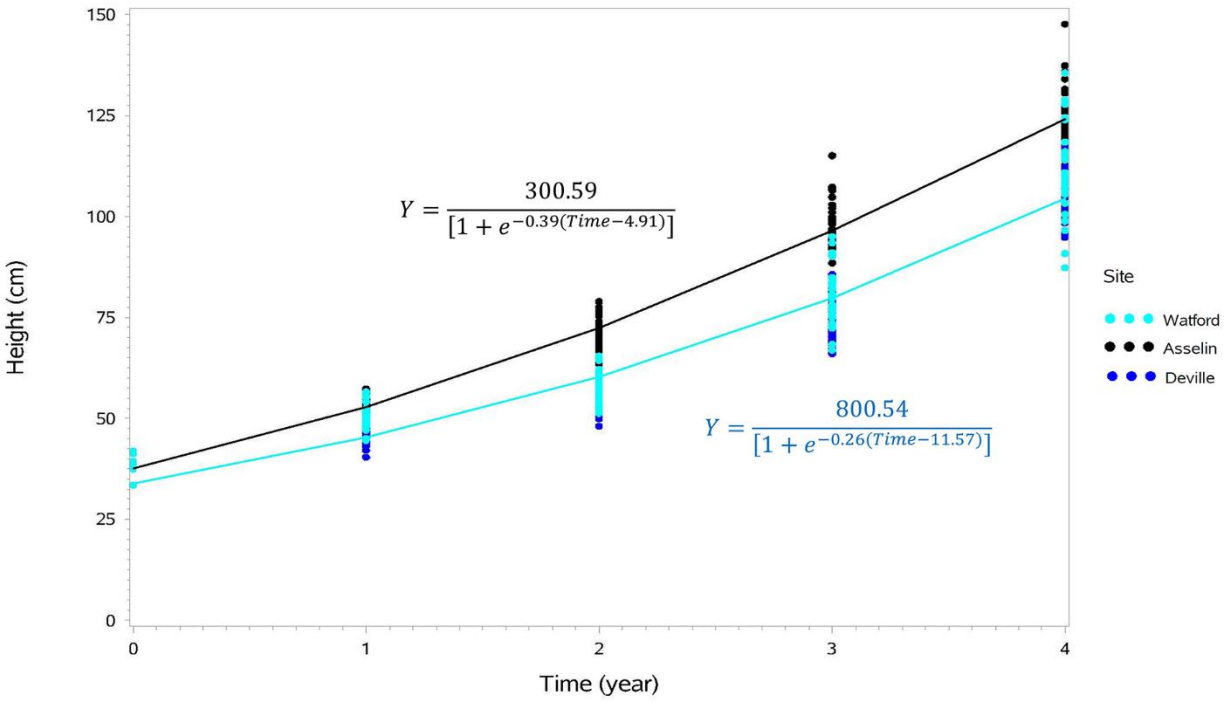


Figure 2.3. Cumulative height growth curves representing the growth of seedlings from eight seed orchards on the Asselin (intermediate), Watford (south) and Deville (north) forest sites during four growing seasons after outplanting, and their associated equations (Asselin site in black and the Watford and Deville sites in blue, not significantly different). Each point for time zero corresponds to the average for each seed orchard (n=15) just before planting and each other point represents the average of an experimental unit (orchard/block/site; n=63).

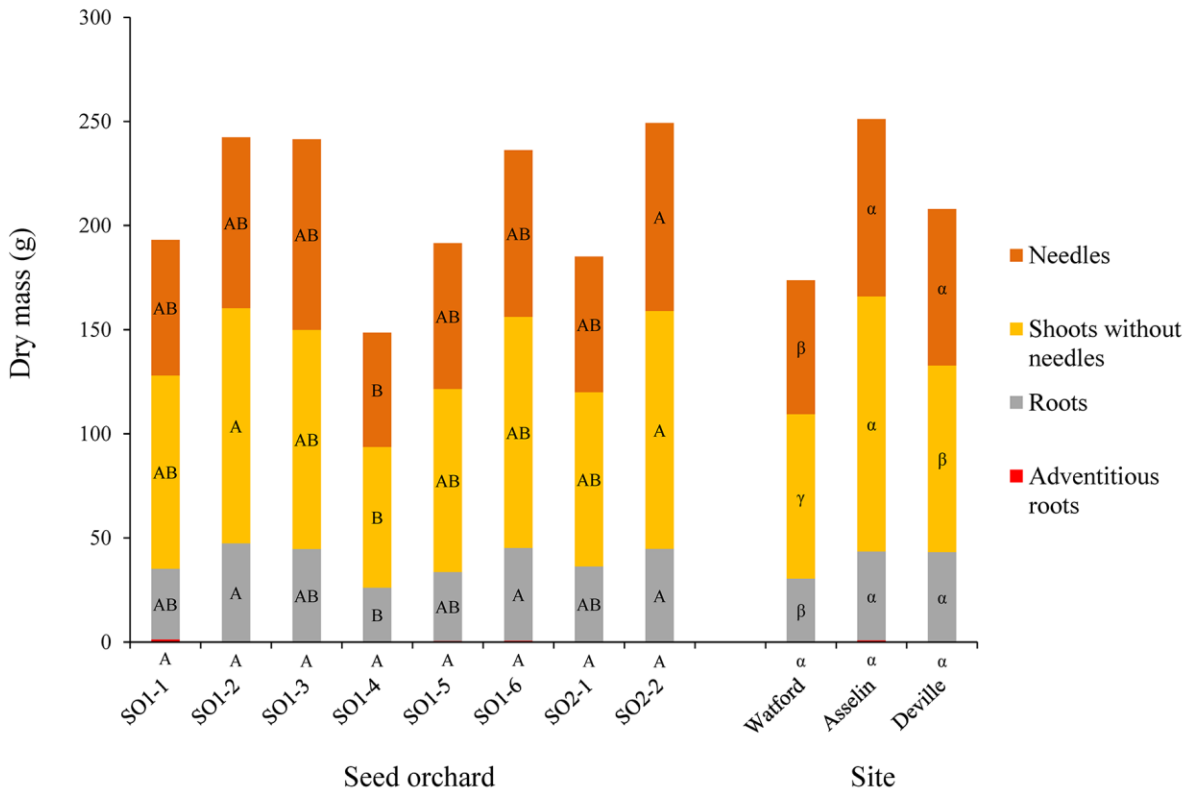


Figure 2.4. Mean distribution of the dry mass from the seedling parts (adventitious roots, roots, branches & stems and needles) as a function of seed orchard and planting site (n=96). For the same part of the seedling, the means with the same letter are not considered to be significantly different according to a Tukey test at α = 0.05.

No significant difference was noted between first and second-generation seed orchards for any of the growth traits except height (P=0.0004). Contrasts showed that, on average, seedlings from second-generation seed orchards were significantly taller than those from first-generation seed orchards. After four years in plantation, the seedlings from the second-generation seed orchards exhibited an average height of 115.9 ± 23.5 cm, while those from the first-generation seed orchards had an average height of 111.2 ± 23.8 cm. The orchard ranking remained essentially the same throughout the four-year plantation study. Only the seedlings from seed orchards SO1-6 and SO2-1, which were significantly shorter than those of seed orchards SO1-2 and SO2-2 one year after outplanting, increased slightly in rank, and did not differ significantly from those from the same seed orchard at the end of the study. After four growing seasons, seedlings from seed orchards SO1-2 (119.5 ± 25.3 cm) and SO2-2 (117.8 ± 23.1 cm) were significantly taller than those from SO1-3 (106.6 ± 21.1 cm), SO1-4 (109.2 ± 22.6 cm) and SO1-5 (105.1 ± 21.8 cm). The effect of seedling origin (seed orchard) was also significant for all other growth traits studied, except for dry mass of adventitious roots (P=0.21) and R/S ratio (P=0.64). The seedlings from seed orchard SO1-2 (26.1 ± 4.6 mm) had average diameters significantly larger than those from seed orchards SO1-1 (23.9 ± 5.0 mm), SO1-3 (23.6 ± 4.2 mm), SO1-4 (23.1 ± 4.9 mm) and SO1-5 (23.78 ± 4.3 mm).

The correlation coefficients between average values before outplanting and at the end of the current study for the various seed orchards were significant for both height (P=0.02) and diameter (P<0.001), with positive Pearson correlation coefficients of 0.47 and 0.63, respectively. No significant correlations were observed between initial and final dry mass values.

With regard to root morphology, the proportion of seedlings with adventitious roots was 31.3%. No significant site * seed orchard interaction or differences between sites or seed orchard were observed for the presence of adventitious roots, as well as for orientation, deformation and persistence of the plug system form (Figure 2.5). In addition to the dry mass, the root systems of the seedlings grown at Asselin and Deville also seemed to have more fine roots than those grown at Watford (Figure 2.6).

Rapport-Gratuit.com

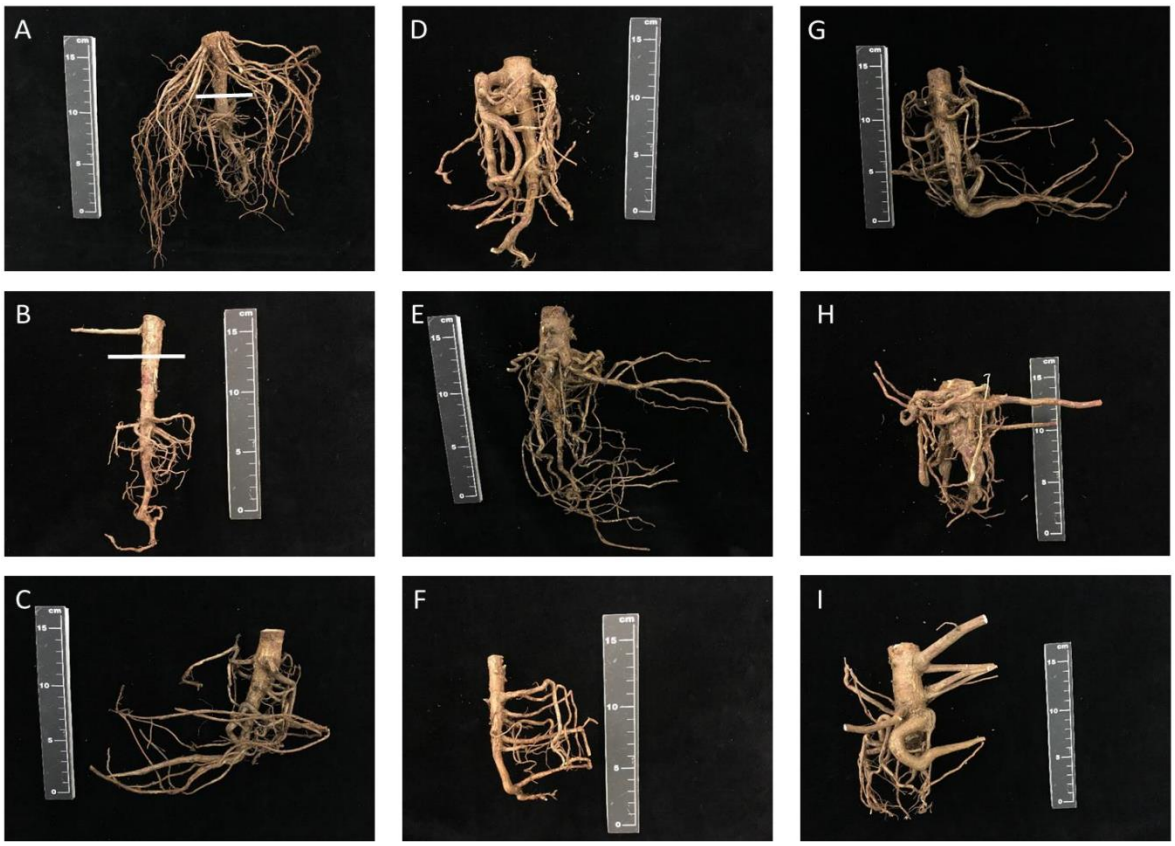


Figure 2.5: Examples of the observations and classification conducted on the roots, dried and cleaned of fine roots, of seedlings from different seed orchards grown on the three plantation study sites. The first column shows the presence/absence of adventitious roots (adventitious roots are separated from the root mass by a white line); (A) many adventitious roots, (B) one adventitious root and (C) no adventitious roots. Second column shows root orientation; (D) equal distribution on each side, (E) tendency towards one side and (F) only one side. Third column shows examples of root deformation; (H) Lroot, (I) swollen root and (J) J-root.

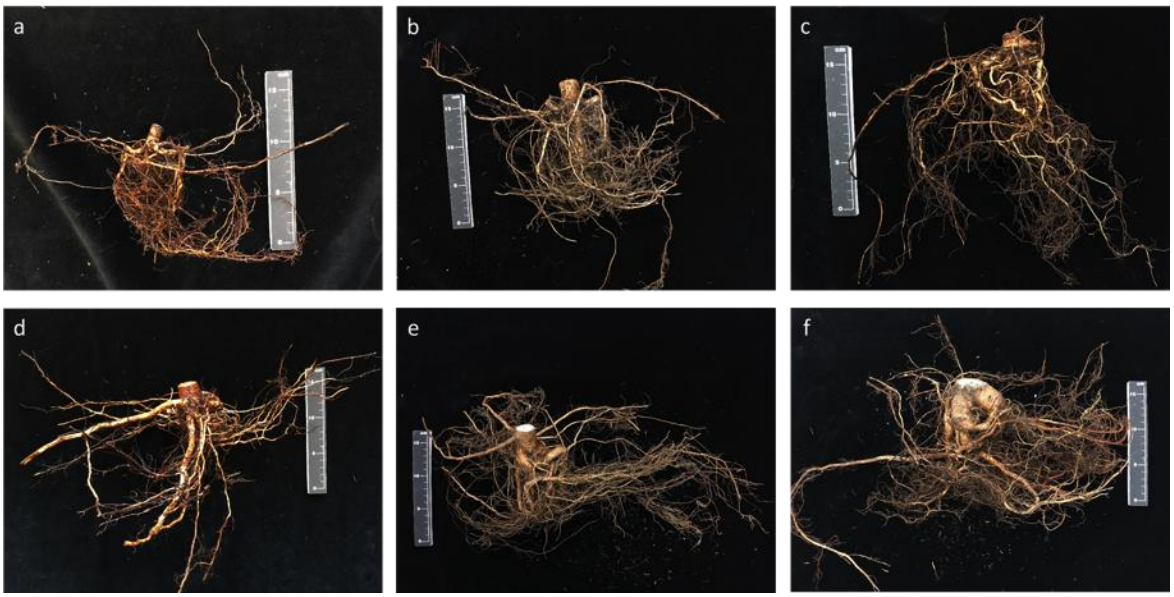


Figure 2.6: Examples of the differences in complete intact root systems (not dried and with fine roots) as a function of plantation study sites. The columns represent the forest sites of Watford (south), Asselin (intermediate) and Deville (north), respectively, and the rows represent the seed orchards SO1-4 (upper) and SO1-2 (lower).

2.3.3 Mineral nutrition and evolution in nutrient status

No significant interaction was observed between planting site and seed orchard for carbon and all other mineral contents and concentrations measured in the different parts of seedlings. All mineral contents in seedlings showed a significant effect of site, with the exception of adventitious roots for all nutrients (P=0.17), Ca content in roots (*P*=0.31), needles (P=0.06) and shoots without needles (P=0.16) and Mg (*P*=0.52), K (*P*=0.31) and C (P=0.08) in the needles (Figure 2.7). Apart from calcium, the general tendency indicates a higher nutrient content in constituent parts of seedlings grown at Asselin compared with those from Watford. In terms of mineral concentrations (content per dry weight) in roots of the different seedlings, each element differed significantly among sites. Compared to other sites, seedlings from Asselin had higher N and P concentrations, those from Watford showed higher Ca and lower Mg concentrations and Deville seedlings were higher in K. For the needles, no significant difference among sites was noted for N and P, which had average concentrations of 14.6 ± 2.2 mg/g and 1.5 ± 0.2 mg/g, respectively. Foliar K concentration from Asselin (3.7 ± 0.4 mg/g) was significantly lower (P=0.0004) than those from Deville (4.5 ± 0.8 mg/g) and Watford (4.8 ± 0.9 mg/g).

Rapport-gratuit.com
LE NUMERO 1 MONDIAL DU MÉMOIRES

A significant effect of seed orchard was observed for all mineral element contents in the roots except N (*P*=0.10) and P (*P*=0.13), for all of the mineral elements in the shoots without needles except P (*P*=0.07), and for foliar P (*P*=0.02) and K (*P*=0.01) (Figure 2.7). The general tendency indicated that seed orchards SO1-2, SO1-3, SO1-6 and SO2-2 had higher nutrient contents than those from SO1-4. In terms of mineral concentrations in roots of the different seedlings, no nutrient element showed a significant difference among seed orchards. For the needles, no significant difference among seed orchards was noted for N and P, while K concentration of seedlings originating from seed orchard SO2-2 (5.0 ± 1.1 mg/g) was significantly higher (*P*=0.02) than those from seedlings originating from seed orchards SO1-4 (4.1 ± 0.8 mg/g) and SO1-2 (4.0 ± 0.7 mg/g).

Vector analysis showed that since the time of planting, the evolution of the nutritional status within each site generally exhibited a dilution or sufficiency of mineral elements (N, P, K, Ca, Mg) in aboveground seedling parts. These dilution effects were greatest in Asselin seedlings and only seedlings from Deville showed effects of sufficiency (SO1-1 for N) or a slight deficiency (SO1-1, SO1-2, SO1-6 and SO2-2 for K) (Figure 2.8).

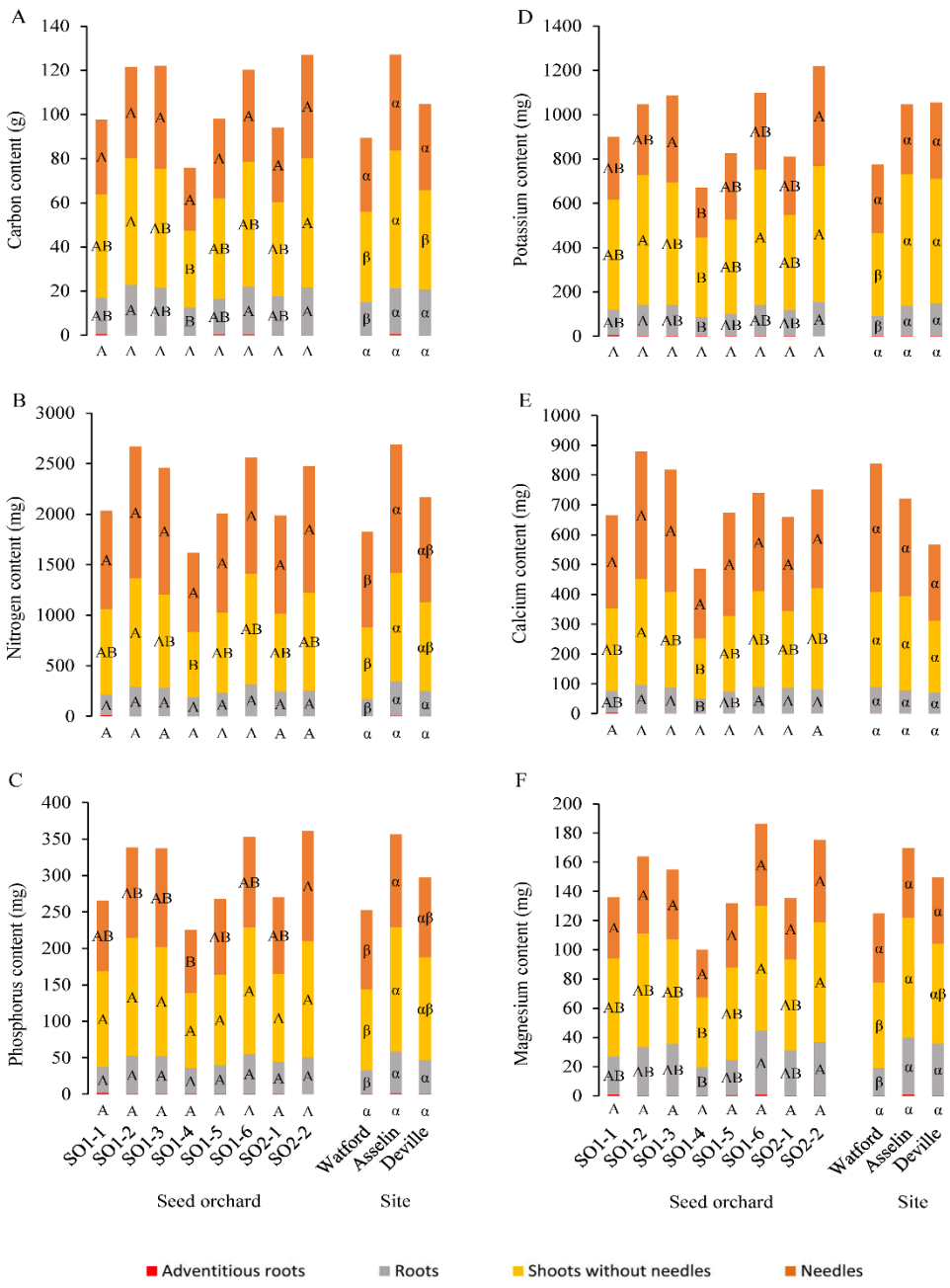


Figure 2.7 Average distribution between seedling parts (adventitious roots, roots, shoots without needles and needles) as a function of seed orchard and planting site (n=96) for (a) carbon, (b) nitrogen, (c) phosphorus, (d) potassium, (e) calcium and (d) magnesium contents. For the same seedling part, means with the same letter are considered not to be significantly different according to a Tukey test at α = 0.05.

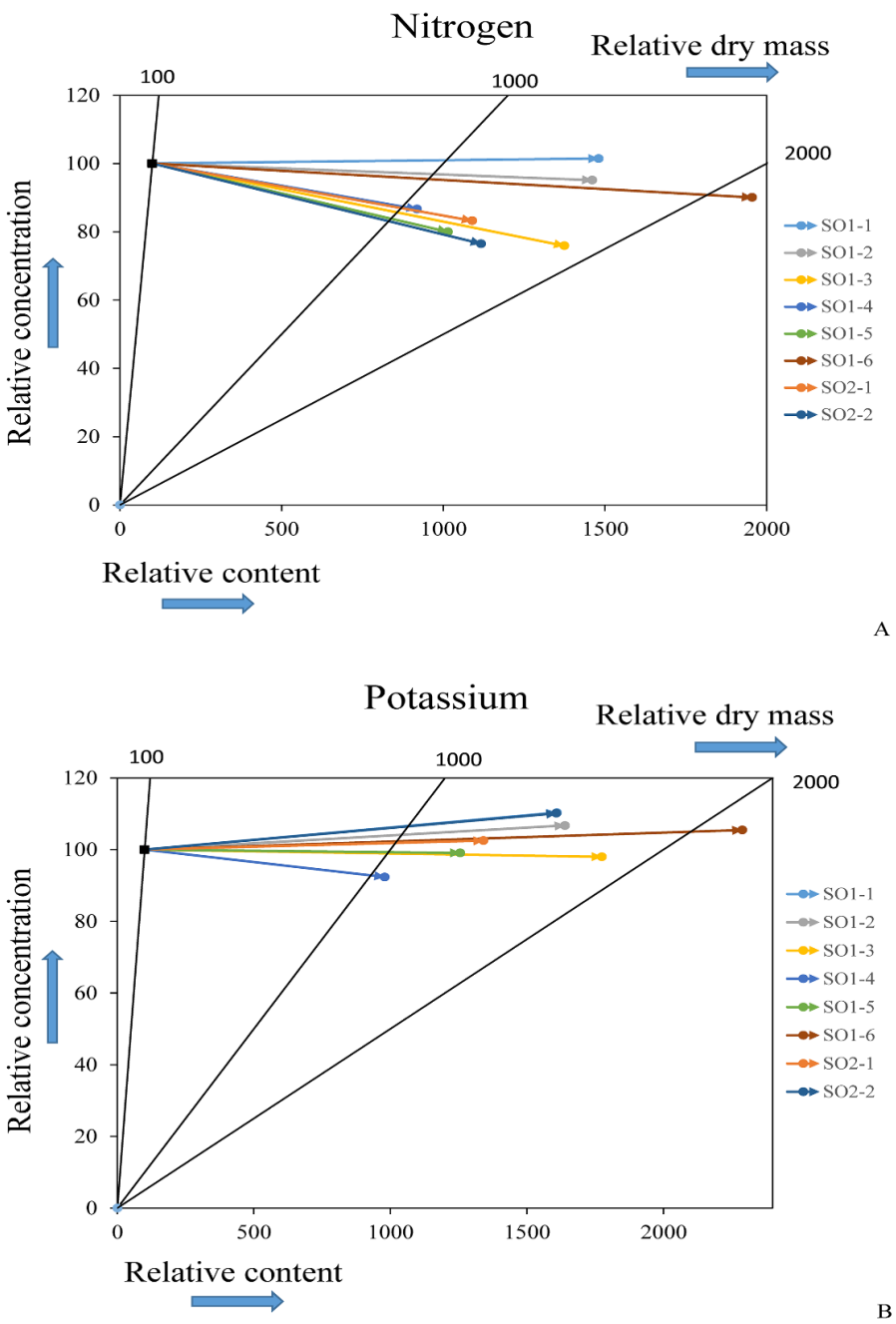


Figure 2.8: Vector analysis of the evolution of nutritional status for nitrogen (a) and potassium (b) in aboveground parts of seedlings from each seed orchard growing at the northerly site of Deville. The reference point (100) represents the initial characterization just before outplanting, whereas the final coordinates of each vector represent the nutritional status of seedlings from each seed orchard after four growing seasons on the planting site with respect to the reference point.

2.3.4 Photosynthetic traits before budbreak

None of the photosynthetic traits measured before bud break during the fourth growing season showed any significant site * seed orchard interaction. The effect of site was significant for the majority of traits (Table 2.2), except for A_{max} (*P*=0.09), PPUE (*P*=0.17), WUE (*P*=0.31) and needle width (*P*=0.06). Only specific leaf area (SLA) differed between seed orchards (*P*=0.03), while seedlings from seed orchard SO1-5 (34.3 ± 5.2 cm^2/g) had a significantly superior SLA to that of SO1-4 (29.6 ± 3.9 cm^2/g).

Tableau 2.2. Difference in the level of photosynthetic traits of seedlings from the eight seed orchards as a function of the three planting sites located along a climatic gradient.

Traits[a]	Sites		
	Watford (south)	**Asselin (intermediate)**	**Deville (north)**
A_{max} (µmol CO_2 m^{-2} s^{-1})	8.3 ± 1.4 a	9.5 ± 1.5 a	9.7 ± 1.0 a
g_s (mol m^{-2} s^{-1})	0.09 ± 0.02 b	0.11 ± 0.02 ab	0.12 ± 0.02 a
SLA (cm^2 g^{-1})	30.3 ± 2.5 b	29.5 ± 3.4 b	35.2 ± 3.9 a
PNUE (µmol CO_2 g^{-1} N s^{-1})	2.0 ± 0.4 ab	1.8 ± 0.3 b	2.4 ± 0.5 a
PPUE (µmol CO_2 g^{-1} P s^{-1})	16.1 ± 3.9 a	14.3 ± 2.8 a	16.7 ± 3.2 a
WUE (µmol CO_2/mol H_2O)	91.7 ± 20.6 a	89.7 ± 8.1 a	80.6 ± 12.9 a
DM (g)	0.50 ± 0.10 a	0.55 ± 0.08 a	0.37 ± 0.09 b
Length (mm)	12.9 ± 1.9 b	15.2 ± 2.4 a	13.3 ± 2.5 ab
Width (mm)	0.90 ± 0.06 a	0.91 ± 0.07 a	0.80 ± 0.10 a
N (g/kg)	12.6 ± 1.3 b	15.5 ± 1.5 a	14.5 ± 2.5 a
P (g/kg)	1.6 ± 0.3 b	2.1 ± 0.3 a	2.0 ± 0.2 a
K (g/kg)	6.1 ± 0.9 a	5.3 ± 0.7 b	6.4 ± 0.7 a

[a] Trait abbreviations: A_{max}, light-saturated photosynthesis g_s, stomatal conductance; SLA, specific leaf (needle) area; PNUE, photosynthetic nitrogen use efficiency; PPUE, Photosynthetic phosphorous use efficiency; WUE, Water use efficiency; DM, needle dry mass; Length, Average needle length; Width, average needle width; N, nitrogen concentration in needles; P, phosphorus concentration in needles; K, potassium concentration in needles. For the same line, the means followed by the same letter are not considered to be significantly different according to a Tukey test at α = 0.05.

The correlation coefficients estimated between these various photosynthetic traits showed that several of these were significantly correlated as well as with the seedling height observed at the end of the fourth growing season (Table 2.3).

Tableau 2.3. Pearson correlation coefficients (r) [a] of average seed orchard photosynthetic traits measured after the fourth growing season on three planting sites located along a climatic gradient (n=24).

	h_{2016}	A_{max}	g_s	SLA	PNUE	PPUE	WUE	DM	Length	Width	N	P
A_{max}	0.08											
g_s	-0.12	**0.77**										
SLA	**-0.61**	0.14	0.39									
PNUE	**-0.62**	0.33	**0.59**	**0.76**								
PPUE	**-0.55**	0.05	0.23	**0.62**	**0.76**							
WUE	0.08	-0.30	**-0.81**	-0.39	**-0.48**	-0.18						
DM	**0.65**	-0.39	**-0.53**	**-0.78**	**-0.76**	**-0.52**	0.33					
Length	**0.54**	0.23	0.07	-0.20	-0.16	-0.14	0.04	**0.43**				
Width	**0.44**	-0.22	-0.22	**-0.73**	**-0.54**	**-0.51**	0.06	**0.58**	0.17			
N	0.37	**0.57**	0.27	0.03	-0.34	**-0.42**	-0.02	-0.03	0.28	-0.13		
P	0.04	**0.72**	**0.62**	0.31	0.16	-0.34	-0.35	**-0.44**	0.06	-0.25	**0.74**	
K	**-0.64**	-0.08	0.24	**0.58**	**0.58**	0.32	-0.30	**-0.56**	**-0.50**	**-0.45**	-0.33	0.14

[a] Significant correlations are in bold (*$P<0.05$). h_{2016}, corresponds to the seedling height at the end of the 2016 growing season; the other abbreviations are described in Table 2.2.*

2.4 Discussion

With predicted climate change for boreal forest, trees will likely lack ability to adapt or migrate, and become maladapted to the new conditions. Assisted population migration may help local populations to adapt to climate change by relocating them to environments experiencing climatic conditions similar to those to which they were adapted. The evaluation of eight seed sources on three planting sites located along a climatic gradient made it possible to simulate the effect of different climatic transfers. Through this study of morpho-physiological traits of four-year-old seedlings, it was possible to gain knowledge on the contribution of genetics and plasticity, during the critical phase of stand establishment, on the variation of traits such as growth (height and diameter), biomass and nutrient allocation, nutrient status and photosynthesis before budbreak.

No interaction between sites and seed orchards was found for any of the studied traits, indicating that seed sources had similar phenotypic plasticity. Photosynthetic-related traits before budbreak were similar among seed orchards and did not allow explaining the observed variation in growth along the climatic gradient. Height growth varied clinally with better performance of southern seed sources in each site. Use of southern seed orchards and second-generation seed orchards should help improve plantation productivity in northern environment under climate change.

2.4.1 Growth and performance of different white spruce seed sources grown under contrasted environmental conditions

The average survival rate (95%) of the seedlings from the different seed orchards after four growing seasons on the three planting sites was very high, indicating a good seedling establishment capacity and good tolerance to environmental stresses, even for the most northerly site, Deville. The height growth of the seedlings showed a negative relationship with latitude of the planting sites, which is in accordance with past observations for white spruce (Li et al., 1997a; Lu et al., 2014). When first-generation seed orchards representing distinct genetic sources were compared, the seedlings from the most southerly sources exhibited significantly superior height growth than those from more northerly seed sources (Figure 2.2). Only seedlings from seed orchard SO1-6 did not follow this tendency, which may be due to fewer environmental constraints in the region surrounding SO1-6 compared

to those of other northern sources represented by orchards SO1-3, SO1-4, and SO1-5 (Figure 2.1). The length of the growing season may also partially explain these results, given that southern provenances of white spruce (Li et al., 1993) and other boreal species (Li et al., 1997b; Grossnickle, 2000; Beaulieu et al., 2004) generally exhibit late bud set.

Although seedlings from second-generation seed orchards showed better height growth than those from first-generation seed orchards, their response to variations of climatic conditions on plantation test sites was similar to those of first-generation sources. This trend suggests a similar plasticity to the climatic gradient tested between seedlings from first- and second-generation seed orchards. Many genetic studies involving forest tree species have shown that selective breeding has little or no effect on the degree of adaptation to local conditions (MacLachlan et al., 2017a, 2017b). In the case of white spruce, the species is essentially undomesticated and has a wide genetic diversity (Jaramillo- Correa et al., 2001), which has not been reduced after one generation of selection (Namroud et al., 2012). Therefore, one would expect a similar response to variations in site conditions, whether seedlings are from natural provenance stands, first-generation orchards or second-generation orchards. Meanwhile, the lack of more southerly plantations in this study, which would be more representative of the climatic conditions at the origin of the plus trees that made up the second-generation orchards (in particular, the trees that were originally from Ontario and southern Québec), limits the ability to verify this hypothesis. In fact, it is possible that the differences in plasticity between the two seed orchard types would be more visible in more southerly site conditions. To verify this, field tests of genetic material from the two generations of seed orchards would need to be established in southern Ontario, for example.

Height growth of seedlings from each of the seed sources was highest on the intermediate site (Asselin) (Figures 2.2 and 2.4). Better height growth in the central parts of the natural range of black spruce and jack pine have been observed previously (Thomson and Parker, 2008; Thomson et al., 2009; Pedlar and McKenney, 2017). These studies suggested that more southerly populations may benefit from a cooler environment that better corresponds to their historical adaptation optimum prior to recent climatic warming (Andalo et al., 2005), and northern populations from a milder climate south of their native origin due to their physiological plasticity. Indeed, average growing season temperatures on the three test sites during the four-year study were higher than the climatic normal over a 30-year period (1981-

2010). Conditions at the intermediate Asselin site (14.6°C) were more in line with the climate normals experienced by southern populations (Figure 2.1) than conditions at the southerly Watford site (15.8°C). The highest average precipitation during the growing season (460 mm), observed at the Watford site, and the small numbers of consecutive days without precipitation (5.8 to 6.7 days) confirmed that this difference could not be explained alternatively by a period of drought.

Our results show the beneficial use of assisted migration for the southern seed sources, which would have a better performance in actual cooler conditions. Northern sources would benefit from the local warming, but without being able to attain the growth performance of southern sources. Further studies regarding the cold tolerance of southern sources planted on northern sites (e.g. thermal acclimation, cold hardiness, drought tolerance) should be undertaken to provide information on the risks of assisted migration, such as those due to epigenetic effects as illustrated in Norway spruce (Skrøppa et al., 2007).

Recently, several studies have highlighted the relative contribution of epigenetics phenomena, which might explain some of the variation in tree performance and other adaptive traits by the maternal environment effect (climatic conditions during seed production) (Yakovlev et al., 2012). This phenomenon has been reported to influence bud burst, bud set and cold acclimation in Norway spruce (Johnsen et al., 2005; Skrøppa et al., 2007; Skrøppa et al., 2010), and early growth in maritime pine (*Pinus pinaster*) (Zas et al., 2013). Similar results have been reported for white spruce (Stoehr et al., 1998). However, seeds used in this study were produced under very narrow climatic conditions (two years), which did not deviate from climate normals for each genetic source. As such, we might conclude that the results reflect local adaptation to climate of seed origin. Nevertheless, more research is needed to disentangle the contribution of epigenetic memory and local adaptation in tree performance and adaptation capacity in order to put in place a more efficient climate change adaptation strategy.

The chipping of tree branches on the southerly Watford site before the seedlings were planted may have caused a temporary immobilization of nitrogen (elevated C/N) (Holland and Coleman, 1987) inducing the reduced growth on this site. While symptoms of nitrogen deficiency were observed in some seedlings during the first growing season, four years after

planting, the C/N ratio at the Watford site decreased substantially, reflecting good decomposition of organic matter and the availability of nitrogen. In addition, the vector analysis did not show any nitrogen deficiency.

During the four years after planting, few changes were observed in the ranking of seed sources for height growth on each of the sites. The significant correlation observed between the initial height at planting (measured under nursery conditions at the end of the 2012 growing season) and height after four growing seasons in plantation (2016) corroborates the results of other studies that showed correlations between nursery and plantation growth of white spruce at different ages (from 4 to 8 years) for families (Li et al., 1993) and clones (Wahid et al., 2013). This relationship has also been documented for black spruce seven to 13 years after outplanting (Williams et al., 1987). This trend indicates that an early selection in the nursery, or at a young age, of the best performing genotypes should be considered to provide improved juvenile growth during the critical phase of seedling establishment on forest sites.

Seed sources presenting the best height growth also exhibited a greater accumulation of biomass, for both roots and aboveground tissue (Figures 2.2 and 2.3). The proportion of total seedling biomass that was allocated to roots, or the R/S ratio, increased with latitude of test sites, as previously reported for several other forest tree species (Reich et al. 2014). A shorter growing season at the northerly site of Deville may have favoured root growth, which is usually most vigorous before and after the growing season (Lahti et al., 2005). However, certain authors have shown that root growth decreases with temperature (Lamhamedi and Bernier, 1994; Grossnickle, 2000; Lahti et al., 2005). The present results are not congruent with this tendency (Figure 2.2), and suggest that seedlings modified their allocation of biomass in response to harsher environmental conditions. For instance, the northerly Deville site received, on average, less precipitation (333 mm) than the intermediate Asselin site (388 mm) and the more southerly Watford site (460 mm) during the four growing seasons. Moreover, a lower soil temperature, as observed at the more northerly Deville site, would typically result in an increased water viscosity and a reduction in the active absorption of water and nutrients (Grossnickle, 2000). The addition of these factors may emulate the effect of water or nutrient stress, forcing the seedlings to allocate more resources to root

growth in an attempt to improve the absorption of available water and mineral elements (Zadworny et al., 2016).

Regarding the presence of adventitious roots, the absence of any significant effect of planting sites, seed sources, and their interaction four years after outplanting, indicates a similar expression of this trait among sites and seed sources. However, a pronounced variation was observed within seed sources (from 0 to 21 adventitious roots per plant). This variability may be due, for the most part, to the genotype of the individual and the environmental conditions of the microsite specific to each seedling, notably planting depth (Aubin, 1996), the accumulation of organic matter which may be favoured by the micro relief (presence of depressions), soil water content (Aubin, 1996), soil fertility, and the young age of the plantation being studied. With respect to this last factor, the development of adventitious roots was only observed five to six years after planting on reforestation sites (Gingras et al., 2002; Parent et al., 2003; Tarroux et al., 2014). In addition, white spruce is characterized by high variation in root growth among clones (Lamhamedi et al., 2000; Wahid et al., 2012; Wahid et al., 2013) and in growth and architecture of adventitious roots of cuttings among families (Gravel-Grenier et al., 2011).

2.4.2 Carbon allocation and nutritional status of seedlings

The absence of interaction between the sites and seed orchards indicates that the seed sources have a similar plasticity for this trait. Seedlings from four seed sources (SO1-2, SO1-3, SO1-6 and SO2-2) displayed the best carbon sequestration, while three sources (SO1-2, SO1-6 and SO2-2) also showed better height growth. Similarly, the best carbon sequestration was observed at the intermediate site, Asselin, which also exhibited the best height growth. Therefore, juvenile growth seems to be a good indicator of juvenile carbon sequestration and could likely be used as a criterion when selecting the best genetic sources for carbon sequestration.

Nitrogen concentrations observed in the aboveground seedling parts (shoots and needles) at the nursery stage (1.50 to 1.68%) (Villeneuve et al., 2016) decreased to values between 1.08 and 1.27% at the southerly Watford site, between 1.10 and 1.17% at the intermediate Asselin site and, between 1.02 and 1.32% at Deville, the northerly site. Vector analysis

Rapport-gratuit.com
LE NUMERO 1 MONDIAL DU MÉMOIRES

showed that this reduction in concentration was accompanied by an increase in dry mass and nitrogen content, which translated into a general dilution of nitrogen content in the aboveground parts (Figure 2.8). Successful establishment after outplanting is largely dependent on foliar nitrogen reserves (Grossnickle, 2000). In Québec, a minimum foliar nitrogen concentration of 1.5% is recommended for good seedling growth (Gagnon and Lamhamedi, 2011), but a threshold of 2% should assure optimal performance (Landis, 1989). It is well known that nitrogen is limited in the boreal forest ecozone (Foster and Bhatti, 2006; Lupi et al., 2013) and that during planting and establishment, demand is primarily met by the seedling's reserves (Munson and Bernier, 1993). Furthermore, some authors proposed intensive nitrogen loading as an approach to reach the target concentrations and favour optimal growth after outplanting (Timmer, 1997). This strategy promotes luxury consumption and a strong accumulation of nitrogen in foliar tissues. These nitrogen reserves, during the establishment phase, allow the seedlings to achieve high photosynthetic rates before (Table 2.3) and after bud break (Gagnon and Lamhamedi, 2011), thus favouring the accumulation of the sugars necessary for bud break, the formation of new shoots (Tranquillini, 1979; Grossnickle, 2000) and root growth (Gagnon and Lamhamedi, 2011). Moreover, it has been shown that good survival and juvenile growth are positively correlated with high foliar nitrogen concentrations (Thiffault and Jobidon, 2006), in addition to better biomass production and nutrient absorption (Timmer and Munson, 1991). Good seedling establishment on the three planting sites and the general nitrogen dilution observed in the present study support these observations and clearly show that foliar nitrogen concentrations of at least 1.5% under nursery conditions favour good seedling establishment after outplanting.

2.4.3 Photosynthetic traits before bud break

Photosynthesis before bud break allows seedlings to replenish energy reserves depleted by respiration during the winter (Tranquillini, 1979) and accumulate the sugars necessary for bud break and the subsequent elongation of new shoots (Tranquillini, 1979; Grossnickle, 2000). The absence of a significant difference between sites and seed sources demonstrates the lack of local adaptation to climatic conditions for this trait as well as good plasticity for all of the seed sources tested in this study. The present northerly conditions did not appear limiting for photosynthesis before bud break and the more northerly seed sources used in this study did not exhibit a significant advantage under these conditions. In addition,

northward migration of southern genetic sources does not appear to incur significant risks for photosynthesis before bud break, within the geographical limits and climatic gradient tested in this study. However, these results are drawn from a study of juvenile seedlings in plantation and can only be confirmed through continued monitoring until the trees reach maturity.

The light-saturated photosynthesis before bud break was significantly correlated with stomatal conductance, as was similarly demonstrated for photosynthesis during the growing season (Benomar et al., 2015, 2016). Stomatal conductance was lowest in the southern site, which may be due to a lower average soil temperature at this site (5.5°C) when photosynthetic measurements were made. Note that photosynthetic measurements were first made at Watford and subsequently at Asselin and Deville, respectively, with at least 5 days required for each site. This explains why soil temperature was lower at Watford when data were collected and could have led to an increased water viscosity (Grossnickle, 2000) during the sampling period at this site. This state of water reduces its absorption by the roots and negatively affects stomatal conductance (Lamhamedi and Bernier, 1994). Larger root systems with more fine roots, like those observed at the intermediate Asselin and northerly Deville sites, could have also favoured better water absorption (Zadworny et al., 2016), partially offsetting this negative effect.

2.5 Conclusions and implications for assisted migration

In this study, we evaluated growth, nutritional status and variation in photosynthetic traits before bud break of seedlings of eight distinct white spruce seed sources four years after outplanting. Overall, this study revealed that the eight seed orchards have similar plasticity as indicated by the lack of interaction between sites and seed orchards. Photosynthetic-related traits before bud break and root morphology were similar among seed orchards and were not correlated with height growth. Mineral deficiencies were not observed for any seed orchard at any site, suggesting that the high accumulation of foliar nitrogen in the nursery (>1.5%) favoured good seedling establishment.

These results obtained for young seedlings after four growing seasons indicate that the southern seed sources may already benefit from a migration to cooler conditions. Otherwise, a decrease in growth, stemming from partial maladaptation to warmer local conditions, could

be observed. On the other hand, the northern seed sources could probably benefit from the predicted warmer regime, due to their physiological plasticity, but their growth performance would likely never attain that of southern sources moved to more northern locations, because they are better genetically adapted to a warmer climate. Studying a larger latitudinal gradient would also be beneficial and could further highlight the differences in local genetic adaptation of white spruce seed sources, while helping to better detect the presence of genotype-environment interactions and identify the functional limits of physiological plasticity.

Because of the positive correlations between height performances in nursery and four years after outplanting on forest sites, early selection of seed sources with the best height growth could be conducted. Moreover, juvenile height growth seems to be a good indicator of the juvenile carbon sequestration and could serve as a selection criterion for the best genetics sources for carbon sequestration. Nonetheless, long-term monitoring remains necessary to confirm that these early results hold over time.

2.6 Acknowledgement

We thank Mario Renaud, Guildo Gagnon, Pascal Desjardins, Jean Noël and the staff of the Laboratoire de Chimie Organique et Inorganique of the ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs du Québec (MFFP), as well as Marie R. Coyea and Debra Christiansen Stowe of the Takuvik Joint International Laboratory (Université Laval) for their technical assistance throughout the project. This study was conducted in collaboration with the Direction de la recherche forestière of MFFP.

2.7 Références

Aitken, S.N., and Whitlock, M.C. (2013). Assisted gene flow to facilitate local adaptation to climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 44(1)**,** 367-388.

Andalo, C., Beaulieu, J., and Bousquet, J. (2005). The impact of climate change on growth of local white spruce populations in Quebec, Canada. *Forest Ecology and Management* 205(1)**,** 169-182.

Aubin, I., Garbe, C.M., Colombo, S.J., Drever, C.R., Mckenney, D.W., Messier, C., et al. (2011). Why we disagree about assisted migration; Ethical implications of a key debate regarding the future of Canada's forests. *The Forestry Chronicle* 87(6)**,** 755-765.

Aubin, N.K. (1996). *Influence du contenu en eau du substrat et de la profondeur de plantation sur la formation de racines adventives caulinaires, la croissance et l'allocation glucidique de semis d'épinette noire (Picea mariana (Mill.) BSP).* [Master's thesis], Université du Québec à Chicoutimi.

Baize, D. (2000). *Guide des analyses en pédologie: 2e édition, revue et augmentée.* Editions Quae, INRA, Paris.

Beaulieu, J., Daoust, G., Deshaies, A., Lamhamedi, M.S., Rainville, A., and Tourigny, M. (2009). "Amélioration génétique des arbres, gestion des vergers à graines et de semences, et production de plants forestiers.," in *Manuel de foresterie, 2e édition,* ed. É. Multimondes. (Québec: Ordre des Ingénieurs Forestiers du Québec, Ouvrage collectif), 1095-1146.

Beaulieu, J., Perron, M., and Bousquet, J. (2004). Multivariate patterns of adaptive genetic variation and seed source transfer in *Picea mariana*. *Canadian Journal of Forest Research* 34(3)**,** 531-545.

Beaulieu, J., and Rainville, A. (2005). Adaptation to climate change: Genetic variation is both a short- and a long-term solution. *The Forestry Chronicle* 81(5)**,** 704-709.

Benomar, L., Lamhamedi, M.S., Rainville, A., Beaulieu, J., Bousquet, J., and Margolis, H.A. (2016). Genetic adaptation vs. ecophysiological plasticity of photosynthetic-related traits in young *Picea glauca* trees along a regional climatic gradient. *Frontiers in Plant Science* 7(48)**,** 1-15.

Benomar, L., Lamhamedi, M.S., Villeneuve, I., Rainville, A., Beaulieu, J., Bousquet, J., et al. (2015). Fine-scale geographic variation in photosynthetic-related traits of *Picea glauc*a seedlings indicates local adaptation to climate. *Tree Physiology* 35(8)**,** 864-878.

Carles, S., Boyer Groulx, D., Lamhamedi, M.S., Rainville, A., Beaulieu, J., Bernier, P., et al. (2015). Family variation in the morphology and physiology of white spruce (*Picea glauca*) seedlings in response to elevated CO_2 and temperature. *Journal of Sustainable Forestry* 34(3)**,** 169-198.

Carles, S., Lamhamedi, M., Beaulieu, J., Stowe, D., and Margolis, H. (2011). Differences in growth and mineral nutrition of seedlings produced from ten white spruce seed orchards. *New Forests* 42(2)**,** 195-214.

Carles, S., Lamhamedi, M.S., Beaulieu, J., Stowe, D.C., and Margolis, H.A. (2012). Genetic parameters of morphological and physiological characteristics of containerized white spruce (*Picea glauca* [Moench.] Voss) seedlings. *Tree Genetics & Genomes* 8(1)**,** 39-51.

Davis, M.B., and Shaw, R.G. (2001). Range shifts and adaptive responses to Quaternary climate change. *Science* 292(5517)**,** 673-679.

Foster, N.W., and Bhatti, J.S. (2006). "Forest ecosystems: Nutrient cycling," in *Encyclopedia of soil science.* (ed.) L. Rattan. (New York, NY: Taylor & Francis Group), 718-721.

Gagnon, J., and Lamhamedi, M.S. (2011). "Les concentrations foliaires en azote recommandées au Québec pour les essences résineuses produites en récipients sont-elles adéquates?", in: *Production de plants forestiers au Québec : la culture de l'innovation. Colloque de transfert de connaissances et de savoir-faire.* (eds.) F. Colas & M.S. Lamhamedi. (Québec, QC: Carrefour Forêt Innovations), p.47-51.

GIEC (2014). "Changements climatiques 2014: Rapport de synthèse. Contribution des Groupes de travail I, II et III au cinquième Rapport d'évaluation du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat [Sous la direction de l'équipe de rédaction principale, R.K. Pachauri et L.A. Meyer]", (ed.) GIEC. (Genève, Suisse).

Gingras, B.-M., Richard, S., and Robert, N. (2002). "Performance de cinq ans en plantations comparatives de plants résineux de fortes dimensions et de feuillus cultivés dans des récipients à parois ajourées. Mémoire de recherche forestière no. 141". (Ste-Foy, QC: Direction de la recherche forestière, Ministère des ressources naturelles du Québec).

Girard, D., Gagnon, J., and Langlois, C.G. (2001). "PLANTEC: un logiciel pour gérer la fertilisation des plants dans les pépinières forestières", (ed.) ministère des ressources naturelles. (Québec: Direction de la recherche forestière).

Gravel-Grenier, J., Lamhamedi, M., Beaulieu, J., Carles, S., Margolis, H., Rioux, M., et al. (2011). Utilization of family genetic variability to improve the rooting ability of white spruce (*Picea glauca*) cuttings. *Canadian Journal of Forest Research* 41(6)**,** 1308-1318.

Grossnickle, S.C. (2000). *Ecophysiology of Northern Species: The Performance of Planted Seedlings. .* Ottawa, Ontario, Canada: NRC Research Press.

Haase, D.L., and Rose, R. (1995). Vector analysis and its use for interpreting plant nutrient shifts in response to silvicultural treatments. *Forest Science* 41(1)**,** 54-66.

Holland, E., and Coleman, D.C. (1987). Litter placement effects on microbial and organic matter dynamics in an agroecosystem. *Ecology* 68(2)**,** 425-433.

Isaac- Renton, M.G., Roberts, D.R., Hamann, A., and Spiecker, H. (2014). Douglas- fir plantations in Europe: a retrospective test of assisted migration to address climate change. *Global Change Biology* 20(8)**,** 2607-2617.

Jaramillo- Correa, J., Beaulieu, J., and Bousquet, J. (2001). Contrasting evolutionary forces driving population structure at expressed sequence tag polymorphisms, allozymes and quantitative traits in white spruce. *Molecular Ecology* 10(11)**,** 2729-2740.

Johnsen, Ø., Fossdal, C.G., Nagy, N., MØLMANN, J., DaeHLEN, O., and Skrøppa, T. (2005). Climatic adaptation in Picea abies progenies is affected by the temperature during zygotic embryogenesis and seed maturation. *Plant, Cell & Environment* 28(9)**,** 1090-1102.

Lahti, M., Aphalo, P., Finér, L., Ryyppö, A., Lehto, T., and Mannerkoski, H. (2005). Effects of soil temperature on shoot and root growth and nutrient uptake of 5-year-old Norway spruce seedlings. *Tree Physiology* 25(1)**,** 115-122.

Lamhamedi, M., and Bernier, P. (1994). Ecophysiology and field performance of black spruce (*Picea mariana*): a review. *Annales des sciences forestières* 51(6)**,** 529-551.

Lamhamedi, M., Labbé, L., Margolis, H., Stowe, D., Blais, L., and Renaud, M. (2006a). Spatial variability of substrate water content and growth of white spruce seedlings. *Soil Science Society of America Journal* 70(1)**,** 108-120.

Lamhamedi, M., Lambany, G., Margolis, H., Renaud, M., Veilleux, L., and Bernier, P. (2001). Growth, physiology, and leachate losses in *Picea glauca* seedlings (1+0) grown in air-slit containers under different irrigation regimes. *Canadian Journal of Forest Research* 31(11)**,** 1968-1980.

Lamhamedi, M.S., and Carles, S. (2012). Les vergers à graines d'où proviennent les semences peut-il affecter la croissance juvéniles des plants d'épinette blanche? *Avis de recherche forestière* 39.

Lamhamedi, M.S., Chamberland, H., Bernier, P.Y., and Tremblay, F.M. (2000). Clonal variation in morphology, growth, physiology, anatomy and ultrastructure of container-grown white spruce somatic plants. *Tree Physiology* 20(13)**,** 869-880.

Lamhamedi, M.S., Chamberland, H., and Tremblay, F.M. (2003). Epidermal transpiration, ultrastructural characteristics and net photosynthesis of white spruce somatic seedlings in response to in vitro acclimatization. *Physiologia Plantarum* 118(4)**,** 554-561.

Lamhamedi, M.S., Colas, F., and Tousignant, D. (2006b). "Characterization and multi-criteria selection of stockplants for the mass cutting propogation of white spruce (*Picea glauca*) in Québec. ", in: *IUFRO Tree Seed Symposium*), Frederiction, New-Brunswick, July 18-21, 2006 1p.

Lamhamedi, M.S., Rainville, A., Benomar, L., Villeneuve, I., Beaulieu, J., Bousquet, J., et al. (2017). L'écophysiologie, un atout pour réussir la migration assistée de sources génétiques d'épinette blanche. *Avis de recherche forestière* 89.

Landis, T.D. (1989). "Mineral nutrients and fertilization," in The Container Tree Nursery Manual., eds. T.D. Landis, R.W. Tinus, S.E. McDonald & J.P. Barnett. (Washington, DC: U.S. Department of agriculture, Forest Service), 1-67.

Li, P., Beaulieu, J., and Bousquet, J. (1997a). Genetic structure and patterns of genetic variation among populations in eastern white spruce (*Picea glauca*). *Canadian Journal of Forest Research* 27(2)**,** 189-198.

Li, P., Beaulieu, J., Corriveau, A., and Bousquet, J. (1993). Genetic variation in juvenile growth and phenology in a white spruce provenance-progeny test. *Silvae Genetica* 42**,** 52-52.

Li, P., Beaulieu, J., Daoust, G., and Plourde, A. (1997b). Patterns of adaptive genetic variation in eastern white pine (*Pinus strobus*) from Quebec. *Canadian Journal of Forest Research* 27(2)**,** 199-206.

Li, Y., Suontama, M., Burdon, R.D., and Dungey, H.S. (2017). Genotype by environment interactions in forest tree breeding: review of methodology and perspectives on research and application. *Tree Genetics & Genomes* 13(3)**,** 60.

Littell, R.C., Milliken, G.A., Stroup, W.W., Wolfinger, R.D., and Schabenberger, O. (2006). *SAS for mixed models.* Cary, NC: Sas Institute Inc.

Lu, P., Parker, W.H., Cherry, M., Colombo, S., Parker, W.C., Man, R., et al. (2014). Survival and growth patterns of white spruce (*Picea glauca* [Moench] Voss) rangewide provenances and their implications for climate change adaptation. *Ecology and Evolution* 4(12)**,** 2360-2374.

Lupi, C., Morin, H., Deslauriers, A., Rossi, S., and Houle, D. (2013). Role of soil nitrogen for the conifers of the boreal forest: a critical review. *International Journal of Plant & Soil Science* 2(2)**,** 155-189.

MacLachlan, I.R., Wang, T., Hamann, A., Smets, P., and Aitken, S.N. (2017a). Selective breeding of lodgepole pine increases growth and maintains climatic adaptation. *Forest Ecology and Management* 391**,** 404-416.

MacLachlan, I.R., Yeaman, S., and Aitken, S.N. (2017b). Growth gains from selective breeding in a spruce hybrid zone do not compromise local adaptation to climate. *Evolutionary Applications* 00, 1-16.

Mueller, J.M., and Hellmann, J.J. (2008). An assessment of invasion risk from assisted migration. *Conservation Biology* 22(3)**,** 562-567.

Mullin, T.J., Andersson, B., Bastien, J., Beaulieu, J., Burdon, R., Dvorak, W., et al. (2011). "Economic importance, breeding objectives and achievements," in *Genetics,*

Genomics and Breeding of Conifers, eds. C. Plomion, J. Bousquet & C. Kole. (New York, USA: Endenbridge Science Publishers & CRC Press), 40-127.

Munson, A.D., and Bernier, P.Y. (1993). Comparing natural and planted black spruce seedlings. II. Nutrient uptake and efficiency of use. *Canadian Journal of Forest Research* 23(11)**,** 2435-2442.

Namroud, M.C., Bousquet, J., Doerksen, T., and Beaulieu, J. (2012). Scanning SNPs from a large set of expressed genes to assess the impact of artificial selection on the undomesticated genetic diversity of white spruce. *Evolutionary Applications* 5(6)**,** 641-656.

Natural Resources Canada (2016). "The State of Canada's Forests. Annual Report 2016", (ed.) C.F.S. Natural Resources Canada. (Ottawa).

O'Neill, G., Carlson, M., Berger, V., and Ukrainetz, N. (2013). "Assisted migration adaptation trial: workplan". BC Ministry of Forests, Lands and Natural Resource Operations).

O'Neill, G., Wang, N., Ukrainetz, L., Charleson, L., McAuley, A., and Yanchuk, S.Z. (2017). "A proposed climate-based seed transfer system for British Columbia. Technical report 099". (Victoria, B.C.: Province of British Columbia).

Papadopol, C. (2000). Impacts of climate warming on forests in Ontario: options for adaptation and mitigation. *The Forestry Chronicle* 76(1)**,** 139-149.

Parent, S., Simard, M.-J., Morin, H., and Messier, C. (2003). Establishment and dynamics of the balsam fir seedling bank in old forests of northeastern Quebec. *Canadian Journal of Forest Research* 33(4)**,** 597-603.

Pedlar, J.H., and McKenney, D.W. (2017). Assessing the anticipated growth response of northern conifer populations to a warming climate. *Scientific Reports* 7, 43881.

Pedlar, J.H., Mckenney, D.W., Aubin, I., Beardmore, T., Beaulieu, J., Iversion, L., et al. (2012). Placing forestry in the assisted migration debate. *BioScience* 62(9)**,** 835-842.

Rainville, A., Beaulieu, J., Langevin, L., Logan, T., and 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. Mémoire de recherche forestière no. 174". (Ste-Foy, QC: Direction de la recherche forestière, Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs du Québec).

Régnière, J., St-Amant, R., and Béchard, A. (2014). *BioSIM 10–Guide de l'utilisateur.* Québec, QC. Rapport d'information: LAU-X-137: Ressources Naturelles Canada, Service Canadien des Forêts, Centre de Foresterie des Laurentides.

Reich, P.B., Luo, Y., Bradford, J.B., Poorter, H., Perry, C.H., and Oleksyn, J. (2014). Temperature drives global patterns in forest biomass distribution in leaves, stems, and roots. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111(38)**,** 13721-13726.

Saucier, J., Gosselin, J., Morneau, C., and Grondin, P. (2010). Utilisation de la classification de la végétation dans l'aménagement forestier au Québec. *Revue Forestière Française LXII-3-4***,** 428-438.

Skrøppa, T., Kohmann, K., Johnsen, Ø., Steffenrem, A., and Edvardsen, Ø.M. (2007). Field performance and early test results of offspring from two Norway spruce seed orchards containing clones transferred to warmer climates. *Canadian Journal of Forest Research* 37(3)**,** 515-522.

Skrøppa, T., Tollefsrud, M.M., Sperisen, C., and Johnsen, Ø. (2010). Rapid change in adaptive performance from one generation to the next in *Picea abies*—Central European trees in a Nordic environment. *Tree Genetics & Genomes* 6(1)**,** 93-99.

Stoehr, M.U., L'Hirondelle, S.J., Binder, W.D., and Webber, J.E. (1998). Parental environment aftereffects on germination, growth, and adaptive traits in selected white spruce families. *Canadian Journal of Forest Research* 28(3)**,** 418-426.

Tarroux, E., DesRochers, A., and Girard, J.-P. (2014). Growth and root development of black and white spruce planted after deep planting. *Forest Ecology and Management* 318**,** 294-303.

Thiffault, N., and Jobidon, R. (2006). How to shift unproductive *Kalmia angustifolia–Rhododendron groenlandicum* heath to productive conifer plantation. *Canadian Journal of Forest Research* 36(10)**,** 2364-2376.

Thomson, A.M., and Parker, W.H. (2008). Boreal forest provenance tests used to predict optimal growth and response to climate change. 1. Jack pine. *Canadian Journal of Forest Research* 38(1)**,** 157-170.

Thomson, A.M., Riddell, C.L., and Parker, W.H. (2009). Boreal forest provenance tests used to predict optimal growth and response to climate change: 2. Black spruce. *Canadian Journal of Forest Research* 39(1)**,** 143-153.

Timmer, V. (1997). Exponential nutrient loading: a new fertilization technique to improve seedling performance on competitive sites. *New Forests* 13(1)**,** 279-299.

Timmer, V., and Munson, A. (1991). Site-specific growth and nutrition of planted *Picea mariana* in the Ontario Clay Belt. IV. Nitrogen loading response. *Canadian Journal of Forest Research* 21(7)**,** 1058-1065.

Tranquillini, W. (1979). *Physiological Ecology of the Alpine Timberline.* New York: Springer.

Veilleux, P., Allard, J., Bart, F., Boulianne, M., Labrecque, D., et Perreault, F. (2012). "Guide terrain. Inventaire de qualification des plants résineux cultivés en récipients". Document de travail, livraison).

Villeneuve, I., Lamhamedi, M., Benomar, L., Rainville, A., DeBlois, J., Beaulieu, J., et al. (2016). Morpho-physiological variation of white spruce seedlings from various seed sources and implications for deployment under climate change. *Frontiers in Plant Science* 7(1450).

Wahid, N., Lamhamedi, M.S., Beaulieu, J., Margolis, H.A., and Deblois, J. (2012). Genetic parameters and clonal variation in growth and nutritional traits of containerized white spruce somatic seedlings. *Acta Botanica Gallica* 159(3)**,** 373-384.

Wahid, N., Lamhamedi, M.S., Rainville, A., Beaulieu, J., and Margolis, H.A. (2013). Genetic control and nursery-plantation genotypic correlations for growth characteristics of white spruce somatic clones. *Journal of Sustainable Forestry* 32(6)**,** 576-593.

Williams, D.J., Dancik, B.P., and Pharis, R.P. (1987). Early progeny testing and evaluation of controlled crosses of black spruce. *Canadian Journal of Forest Research* 17(11)**,** 1442-1450.

Yakovlev, I., Fossdal, C.G., Skrøppa, T., Olsen, J.E., Jahren, A.H., and Johnsen, Ø. (2012). An adaptive epigenetic memory in conifers with important implications for seed production. *Seed Science Research* 22(2)**,** 63-76.

Yeomans, J.C., and Bremner, J.M. (1991). Carbon and nitrogen analysis of soils by automated combustion techniques. *Communications in Soil Science and Plant Analysis* 22(9-10)**,** 843-850.

Zadworny, M., McCormack, M.L., Mucha, J., Reich, P.B., and Oleksyn, J. (2016). Scots pine fine roots adjust along a 2000- km latitudinal climatic gradient. *New Phytologist* 212(2)**,** 389-399.

Zas, R., Cendán, C., and Sampedro, L. (2013). Mediation of seed provisioning in the transmission of environmental maternal effects in Maritime pine (*Pinus pinaster* Aiton). *Heredity* 111(3), 248-255.

Ziadi, N., and Tran, T.S. (2006). "Mehlich 3-Extractable Elements," in *Soil Sampling and Methods of Analysis,* eds. M.R. Carter & E.G. Gregorich. second edition ed: Canadian Society of Soil Science), Boca Raton, FL, USA, p.81-88.

Rapport-Gratuit.com

Chapitre 3 - Conclusion générale

3.1 Sommaire des résultats

Les changements climatiques prévus dans l'hémisphère nord devaient occasionner une hausse de la température moyenne pour l'ensemble du territoire, allant de 4°C à 7°C pour le territoire québécois selon l'horizon 2071-2100 pour un scénario de fortes émissions (RCP 8,5) (Ouranos, 2015). Des périodes de sècheresse, surtout dans les régions méridionales, pourraient également avoir lieu durant la saison de croissance des essences forestières au Québec, étant donné la hausse des températures et l'absence d'augmentation des précipitations en été et en automne pour le sud du Québec. Les essences forestières sont généralement adaptées à leur climat d'origine, et de tels changements climatiques provoqueraient des délais d'adaptation pour ces essences (Beaulieu et Rainville, 2005). La migration assistée est une stratégie proactive d'adaptation aux changements climatiques qui est présentement étudiée à l'échelle mondiale (FAO, 2014; GIEC, 2014). Elle consiste en un déplacement de matériel végétal vers un territoire où le climat projeté correspond à celui auquel il est présentement adapté.

Au Canada, certaines provinces ont élaboré et raffiné certains modèles de transfert des sources de semences pour l'épinette blanche, par exemple, Lu et al. (2014) à l'échelle nationale, Rweyongeza et al. (2009), et Gray et Hamann (2011) en Alberta, ou encore Andalo et al. (2005), Beaulieu et Rainville (2005) et Rainville et al. (2014) au Québec. L'épinette blanche figure parmi les essences commerciales résineuses les plus utilisées en reboisement au Québec (Beaulieu et al., 2009). De plus, il s'agit de l'espèce dont le programme génétique est le plus avancé (Beaulieu et al., 2009; Mullin et al., 2011). Il s'agit donc d'une espèce modèle pour élaborer un cadre expérimental afin d'étudier la migration assistée, et pour éventuellement l'appliquer à d'autres espèces commerciales, notamment le pin gris, l'épinette noire, etc.

D'ailleurs, neuf dispositifs expérimentaux destinés à l'étude de la migration assistée pour l'épinette blanche à l'échelle de la province du Québec ont été installés entre 2013 et 2015 (Lamhamedi et al., 2017). Dans chaque site, le dispositif comprend les huit sources génétiques issues de vergers à graines les plus utilisés dans le programme de reboisement de l'épinette blanche au Québec. Ces sources génétiques ont été mises en terre dans neuf

sites de plantation couvrant différents environnements bioclimatiques retrouvés au Québec (Annexe 1). Chaque source est représentée par 64 plants dans chacun des quatre blocs présents dans chacun des sites (total de 256 plants/source génétique/site). Ces sources génétiques sont composées de plants provenant de vergers à graines qui ont été produits à partir de graines extraites de cônes récoltées lors de deux années semencières différentes (2008 et 2009) pour obtenir un matériel génétiquement diversifié. Les traits morpho-physiologiques des plants ont déjà été caractérisés pendant les deux premières années en pépinière (Benomar et al., 2015; Villeneuve et al., 2016). D'autres études ont également été conduites afin d'évaluer la survie, la réponse des traits morpho-physiologiques tels que la croissance et la photosynthèse après la mise en terre des plants en plantation forestière (Benomar et al., 2016; Villeneuve et al., 2016) et l'acclimatation thermique de la photosynthèse et de la respiration (Benomar et al., 2018).

Dans le cadre de ce projet sur la migration assistée, nous avons évalué la performance morpho-physiologique de huit sources génétiques d'épinette blanche pendant la phase juvénile, à l'intérieur d'un gradient climatique (1,7°C) constitué de trois sites de plantation (Deville au nord, Asselin au centre et Watford au sud) répartis sur un transect nord-sud. Les objectifs étaient de (1) modéliser l'évolution de la croissance juvénile des différentes sources génétiques d'épinette blanche dans trois sites de plantation suivant un gradient climatique, et ce, au cours des quatre premières années en plantation; (2) quantifier l'allocation du carbone réellement dosé et de la biomasse des différentes sources génétiques d'épinette blanche, ainsi que l'évolution de leur statut nutritionnel selon les sites de plantation; et (3) évaluer les échanges gazeux avant débourrement des différentes sources génétiques d'épinette blanche sur les trois sites de plantation.

Tout d'abord, l'établissement et la survie des plants pendant cette phase juvénile sont exceptionnels, atteignant un pourcentage moyen de survie de 95% après 4 ans en plantation. L'évaluation de la croissance durant quatre années a permis de démontrer qu'il n'y avait pas d'interaction entre les sources de semences et les sites pour la croissance juvénile en hauteur, ce qui signifie l'existence d'une plasticité semblable entre les vergers. Cependant, la croissance en hauteur diffère entre les vergers à graines, les vergers méridionaux ainsi que les vergers de deuxième génération ayant une meilleure croissance en hauteur, et entre les sites, celle-ci étant plus élevée au site central du gradient climatique.

Rapport-gratuit.com
LE NUMERO 1 MONDIAL DU MÉMOIRES

Au cours des quatre années, le rang des sources génétiques (vergers à graines) et des sites est resté le même. En effet, les vergers V1-2 et V2-2 ont constamment montré la meilleure croissance durant les quatre années en plantation, et ce, dans chacun des trois sites.

Des courbes non-linéaires de croissance en hauteur des différentes sources de semences ont été modélisées après 4 ans de croissance pour vérifier la présence de différences entre les vergers et les sites quant à leurs effets sur la croissance depuis leur mise en terre dans les trois sites de plantation. À l'aide de trois paramètres, l'asymptote (hauteur finale), le point d'inflexion (temps où la moitié de la hauteur finale est atteinte) et le taux de croissance, il a été déterminé que les vergers ont suivi le même patron de croissance à l'intérieur de chacun des sites. Des courbes de croissance ont également été réalisées pour les trois sites. Le site d'Asselin (central) a montré une meilleure croissance en hauteur durant les quatre années en plantation; les trois paramètres des courbes de croissance étaient significativement supérieurs à Watford (sud) et Deville (nord). Puisque les trois paramètres ne différaient pas entre le site de Watford et Deville, un modèle final comprenant deux courbes, une pour Asselin et une pour Watford et Deville, a été généré. La croissance en hauteur après 4 ans de croissance juvénile en site de plantation était donc similaire entre les vergers, mais différait entre les sites, étant supérieure au site central (Asselin). Les vergers V1-2 et V2-2, qui montraient déjà la meilleure croissance en pépinière, ont gardé leur supériorité comparativement aux autres vergers après quatre années en plantation. Ceci renforce l'idée de la sélection hâtive et que les gains de croissance réalisés en pépinière devraient servir de critères de sélection hâtive des meilleures sources génétiques pour le reboisement (Li et al., 1993; Wahid et al., 2013). D'ailleurs, une corrélation positive et significative entre la hauteur des plants (2+0) en pépinière, c.à.d. avant leur mise en terre, et celle observée dans les sites de plantation après quatre ans de croissance a été observée (Otis Prud'homme et al., 2017). Peu de modèles de croissance pendant la phase juvénile existent actuellement. Ces modèles contribueraient à prédire la croissance des sources génétiques selon les sites dans le cadre des programmes de migration assistée. Il s'agit de la période la plus critique pour la croissance des plants forestiers et les gains réalisés à un jeune âge devraient se refléter également sur le long terme (Ying et Morgenstern, 1979; Williams et al., 1987; Lamhamedi et Bernier, 1994; Grossnickle, 2000), à moins que des facteurs biotiques et abiotiques ne viennent affecter de façon différentielle les diverses sources génétiques.

L'allocation du carbone et de la biomasse a suivi la même tendance entre les vergers et les sites. En effet, aucune interaction n'a été observée pour le carbone et les biomasses, et ce pour les différentes parties des plants (racines adventives, racines, rameaux sans aiguilles et aiguilles). Les mêmes vergers, soient V1-2 (121,6 g de C), V1-3 (122,1 g de C), V1-6 (120,2 g de C) et V2-2 (126,9 g de C) ont montré les meilleurs contenus totaux aussi bien pour le carbone que pour les masses sèches totales alors que les plus faibles contenus étaient observés pour le verger V1-4 (75,7 g de C). Dans le cas des sites, Asselin (127,2 g de C) a montré le plus grand contenu total de carbone par plant de même que la plus grande biomasse totale. Pour l'ensemble des vergers, le carbone séquestré a été alloué davantage dans les rameaux sans aiguilles (46,2%), suivi des aiguilles (36,0%) puis des racines (17,5%). Une matrice de corrélation a d'ailleurs démontré que la hauteur et le diamètre étaient fortement corrélés aux biomasses et contenus en carbone dans les rameaux sans aiguilles de même qu'aux biomasses et contenus en carbone total (Annexe 4). Ainsi, la croissance en hauteur et le diamètre juvénile pourraient servir de critère de sélection pour les sources génétiques démontrant la meilleure séquestration du carbone. Pour ce qui est des sites, l'allocation du carbone change en fonction de l'environnement. En effet, Asselin (centre), qui montre la meilleure croissance en hauteur, montre également une meilleure séquestration du carbone au niveau des rameaux sans aiguilles (49,2%) que Watford (sud; 45,8%) et Deville (nord; 43%). Au niveau racinaire, bien qu'aucune différence notable de séquestration n'est observée entre les vergers, on observe que Deville (nord) montre une meilleure séquestration du carbone vers les racines (19,9%) qu'Asselin (centre; 16,3%) et Watford (sud; 16,8%). Ceci suggère une plasticité des diverses sources génétiques, qui, en réponse à des conditions nordiques plus difficiles et probablement à cause de l'aoûtement précoce, allouent une grande partie des produits de la photosynthèse à la croissance racinaire.

Tout comme pour l'allocation de la biomasse et du carbone, les différents éléments nutritifs ont montré la même tendance, alors qu'aucune interaction n'était observée. De même, les vergers V1-2 V1-3 V1-6 et V2-2 et le site d'Asselin (central) montraient constamment les meilleurs contenus minéraux à travers les différentes parties du plant.

Le statut nutritionnel est un indicateur de performance morpho-physiologique des plants qui influence fortement leur potentiel d'établissement. En effet, la nutrition minérale est un

processus qui affecte plusieurs traits morpho-physiologiques, notamment la croissance, la photosynthèse, etc. En condition boréale, l'azote est un facteur qui est souvent limitant (Foster et Bhatti, 2006; Lupi et al., 2013). Par conséquent, la réussite de l'établissement des plants dépend fortement des réserves d'azote foliaire lors de la phase de reboisement (Grossnickle, 2000; Thiffault et Jobidon, 2006). Afin d'assurer la réussite de cette phase critique pour les plants de fortes dimensions, le Québec a établi des normes pour assurer un pourcentage d'azote foliaire minimum de 1,8% chez les plants de fortes dimensions. D'ailleurs, l'excellent taux de survie observé dans cette étude (95%) a certainement été favorisé par cette accumulation d'azote foliaire en pépinière avant la phase de plantation. L'analyse vectorielle a également permis de montrer qu'aucune déficience en azote ou autres nutriments (P, K, Ca, Mg) n'était observée dans les trois sites de plantation pour chacune des sources génétiques. Cette analyse a permis d'évaluer l'évolution du statut nutritionnel depuis la phase de plantation de chacun des vergers à l'intérieur de chaque site en observant l'évolution de trois variables (contenu, concentration et masse sèche) durant les quatre années en plantation. Dans tous les cas, l'augmentation de la masse sèche relative a été accompagnée d'une augmentation du contenu relatif et d'une diminution ou une stagnation de la concentration relative, indiquant que les réserves en éléments nutritifs dans les plants lors de la plantation étaient abondantes ou suffisantes pour favoriser l'établissement et la croissance des semis.

La photosynthèse avant débourrement est un trait qui a été peu étudié. Pourtant, c'est celle-ci qui permet de reconstituer les réserves perdues durant l'hiver à cause de la respiration, et qui contribue à l'augmentation des réserves en sucres pour permettre le débourrement au printemps, ainsi que l'élongation subséquente des nouvelles tiges (Tranquillini, 1979; Grossnickle, 2000). L'étude des traits photosynthétiques avant débourrement dans cette étude n'a montré aucune interaction entre les sources génétiques et les sites de plantation de même qu'une photosynthèse à lumière saturante similaire entre les sites et les vergers à graines. Ces résultats sont contraires à ce qu'avaient rapporté Benomar et al. (2016, 2017) et Villeneuve et al. (2016) qui montraient des différences entre les sites et les vergers à graines pour des traits photosynthétiques tels que la photosynthèse à lumière saturante ou encore la conductance stomatique après débourrement. Ceci suggère donc l'absence d'adaptation locale pour les traits photosynthétiques avant débourrement et une forte plasticité pour l'ensemble des sources génétiques à l'étude. Ainsi, les conditions retrouvées au nord du gradient climatique à l'étude ne sont pas limitantes pour la photosynthèse avant

débourrement. De plus, les sources génétiques montrent une photosynthèse à lumière saturante similaire indiquant que les sources du nord ou du sud ne démontrent aucun avantage pour ce trait. La migration assistée de sources génétiques du sud vers le nord (à l'intérieur du gradient étudié) semble donc sans risque pour ce trait, tout au moins sur un gradient ne dépassant pas 1,7^{o}C.

3.2 Portée opérationnelle

L'ensemble de ces résultats au stade juvénile, soit la phase la plus critique d'installation des plants forestiers dans les sites de reboisement, a des implications reliées à la mise en application opérationnelle de la migration assistée spécifique à l'épinette blanche au Québec. Tout d'abord, l'absence d'interaction entre les sources génétiques et les sites de plantation pour l'ensemble des traits étudiés permet de sélectionner les meilleures sources génétiques pour le reboisement, et ce, peu importe le site de plantation. De plus, la corrélation significative et positive pour la croissance en hauteur entre la phase de pépinière et suite à quatre années en plantation indique qu'une sélection hâtive est possible. De plus, certains vergers à graines (V1-3, V1-4 et V1-5) ont montré constamment des performances inférieures, et ce, peu importe le site. Ainsi, en se basant sur ces résultats préliminaires, l'entretien et les efforts devraient être consentis vers les vergers à graines qui ont montré une bonne performance durant la phase juvénile. La sélection hâtive et l'entretien dirigé vers les vergers qui montrent une bonne performance occasionneraient alors d'importantes économies reliées aux coûts associés à la sélection et à l'entretien des meilleures sources génétiques dans un programme de migration assistée.

Les courbes de croissance ainsi que les différences observées entre les sites pour les traits morpho-physiologiques indiquent que la meilleure performance est constamment observée au site d'Asselin (centre). Ceci implique qu'une migration des sources du sud vers des sites un peu plus froids pourrait déjà être bénéfique pour leur croissance et qu'avec le réchauffement climatique, les régions plus au nord devraient voir leur rendement en croissance augmenter.

Le dispositif expérimental utilisé dans cette étude est unique au Québec, puisqu'il a été élaboré expressément pour un test de migration assistée et qu'il permet l'observation directe des réponses morpho-physiologiques de différentes sources génétiques face à un transfert dans neuf niches climatiques à travers la province de Québec. Ainsi, les résultats obtenus

(Benomar et al., 2015, 2016, 2017; Villeneuve et al., 2016; Otis Prud'homme et al., 2017) pourraient contribuer à l'élaboration d'un premier modèle de transfert spécifique au stade juvénile des sources génétiques d'épinette blanche les plus utilisées pour le reboisement au Québec. Ce modèle de transfert pourrait servir de base pour un transfert durant la phase juvénile (période la plus critique) et continuer à être raffiné durant les prochaines années en utilisant le dispositif expérimental complet. En effet, les neuf sites de plantation représentent un gradient climatique plus grand (5.8°C; Lamhamedi et al., 2017) que celui utilisé dans cette étude (1.7°C), et permettraient donc d'obtenir de nouvelles informations par rapport à la réponse des traits morpho-physiologique face à des conditions plus extrêmes, tout en permettant le suivi à plus long terme des huit sources génétique d'épinette blanche.

3.3 Limites de l'étude

Cette étude avait pour but d'observer la réponse de plusieurs traits morpho-physiologiques chez huit sources génétiques d'épinette blanche dans trois sites de plantation et d'évaluer l'apport de la génétique (vergers à graines) et de l'environnement (site de plantation) ainsi que de la présence d'une interaction entre les deux. L'hypothèse de base derrière la migration assistée est l'appariement des sources génétiques avec un territoire où les niches climatiques anticipées par les modèles de changements climatiques sont similaires aux niches climatiques auxquelles ces sources sont présentement adaptées. Cependant, cette étude a montré l'absence d'interaction entre les effets génétiques et environnementaux. Ceci pourrait être dû à un manque de conditions plus extrêmes qui aurait pu faire ressortir davantage les adaptations locales de même que les limitations de la plasticité phénotypique reliées à des conditions chaudes et froides. En effet, aucun dégât relié au gel hâtif ou tardif n'a été observé sur les trois sites de plantation.

Bien que ces résultats sont fort pertinents puisqu'ils représentent la réponse des traits morpho-physiologiques durant la phase la plus critique d'établissement des plants forestiers, il faut prendre en considération que ces résultats proviennent de plants d'un jeune âge (quatre ans en plantation) et qu'il faut les confirmer à plus long terme.

3.4 Perspectives de recherche

La présente étude a permis d'évaluer la réponse de différents traits morpho-physiologiques de huit sources génétiques à l'intérieur de trois sites de plantation qui créaient un gradient climatique nord-sud de 1,7°C. L'utilisation des autres sites du dispositif expérimental permettrait non seulement d'évaluer la performance des différentes sources à l'intérieur d'un gradient climatique plus important (5,8°C) (Annexe 1), mais également de prendre en compte les gradients climatiques est-ouest. L'élargissement du gradient climatique serait aussi profitable pour de futures recherches afin de faire ressortir les adaptations locales et les limites de la plasticité phénotypique pour mieux discerner les différences entre les sources génétiques et leur capacité d'adaptation face au climat.

Ces résultats en phase juvénile pourraient contribuer à une première phase de sélection des meilleures sources génétiques et des meilleures zones pour le reboisement dans un contexte de changement climatique. Cependant, un suivi à long terme est essentiel pour confirmer les résultats observés et ainsi assurer la sélection des meilleures sources et des sites les plus propices pour la migration assistée. L'ensemble de ces résultats sur les traits morpho-physiologiques pourra ainsi servir à raffiner nos modèles de transfert et à réduire les risques qui y sont associés.

Aubin et al. (2016) ont effectué une revue de littérature portant sur différents traits fonctionnels et leurs mécanismes influençant la persistance ou la migration des arbres de la forêt boréale. On y voit toute la complexité et les défis auxquels font face les modélisateurs pour créer des modèles qui représentent bien la vulnérabilité des espèces face aux changements climatiques. Face à cette complexité, les auteurs proposent entre autres d'accentuer les recherches sur la variation intra-spécifique de ces traits ainsi que d'utiliser des banques de données telles que la banque mondiale TRY (Kattge et al., 2011) ou encore la banque canadienne TOPIC (Aubin et al., 2012) qui permettent une importante agrégation d'un ensemble de données sur différents traits fonctionnels chez différentes espèces. Ces banques de données permettraient d'avoir un regard plus complet de la variation des traits fonctionnels de chaque espèce face aux changements climatiques et permettraient éventuellement de viser les traits fonctionnels les plus stratégiques pour une espèce donnée. Dans cette perspective, il serait important de contribuer à ces banques de données et d'utiliser de telles informations pour compléter les informations manquantes et

renforcer les résultats. D'autres parts, ces données pourraient permettre de bâtir des modèles plus complexes prenant en compte à la fois la réponse de la croissance et la survie ainsi que des traits fonctionnels.

Les fortes corrélations entre la hauteur et le diamètre avec la séquestration du carbone dans les rameaux sans aiguilles ou encore la séquestration totale de carbone méritent d'être approfondies. En effet, ces corrélations pourraient permettre d'élaborer des modèles prédictifs de séquestration du carbone dans différentes parties des plants à l'aide de variables simples à mesurer telles que la hauteur et le diamètre au stade juvénile. Ces modèles devraient être validés à différents âges pour voir si les corrélations se maintiennent au cours du temps, dans une perspective de prédire l'effet des changements climatique sur la séquestration du carbone.

Des études axées davantage sur l'impact des facteurs non-climatiques, tels que l'association des arbres avec les mycorhizes ou les propriétés du sol sur la capacité d'adaptation des essences commerciales devraient être approfondies. En effet, bien que la migration assistée se base généralement sur l'appariement de l'environnement climatique entre les populations et les sites de plantations, il a été démontré que ces facteurs non climatiques jouent également un rôle essentiel dans la capacité d'adaptation des essences forestières (Lafleur et al., 2010; Kranabetter et al., 2015; Pickles et al., 2015).

La tolérance aux stress environnementaux abiotiques sévères, tels que les sècheresses et les périodes de gels, et biotiques, tels que les champignons pathogènes et les insectes, de même que l'interaction entre les deux devront également être étudiées pour les huit sources génétiques. Des périodes de sècheresse et de gels hâtif ou tardif ont été associées à des dommages importants des parties aériennes et racinaires (Lamhamedi et al., 2005), à des variations de croissance (Tan et al., 1995) et même de la mortalité (Lamhamedi et al., 2005; Allen et al., 2010; Peng et al., 2011). L'élaboration de seuils de tolérance aux évènements climatiques extrêmes ainsi que la différenciation dans les stades de débourrement mais surtout d'aoûtement pourront servir pour la sélection des meilleures sources pour le reboisement des sites au sud (sècheresse) et au nord (gel) (Tan et al., 1995; Lamhamedi et al., 2005). Ainsi, il s'avère nécessaire de se pencher sur la physiologie de la sècheresse (par exemple, conductivité hydraulique et cavitation) des conifères boréaux et sur le niveau

de différentiation génétique entre les vergers à graines pour les traits associés associé à la tolérance à la sècheresse. Les perturbations biotiques devront également être étudiées considérant que les changements climatiques auront des répercussions sur la distribution d'insectes ravageurs et de champignons pathogènes (Ayres et Lombardero, 2000; Williamson et al., 2009). Une interaction entre les stress environnementaux biotiques et abiotiques est également possible (Rasmann et al., 2014; Anderegg et al., 2015) et devra également être prise en compte dans les prochaines recherches pour réduire les risques associés à une migration assistée.

Enfin, les phénomènes épigénétiques chez l'épinette blanche et leur ampleur restent inconnus. Or, la compréhension de l'effet de la mémoire épigénétique sur l'adaptation des arbres aux différents stress environnementaux est capitale et pourrait améliorer notre efficience en amélioration génétique et foresterie clonale en plus d'avoir un impact réel sur l'optimisation des stratégies opérationnelles de la migration assistée selon les essences.

Rapport-Gratuit.com

3.5 Références

Allen, C.D., Macalady, A.K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., et al. (2010). A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management* 259(4)**,** 660-684.

Andalo, C., Beaulieu, J., et Bousquet, J. (2005). The impact of climate change on growth of local white spruce populations in Quebec, Canada. *Forest Ecology and Management* 205(1)**,** 169-182.

Anderegg, W.R., Hicke, J.A., Fisher, R.A., Allen, C.D., Aukema, J., Bentz, B., et al. (2015). Tree mortality from drought, insects, and their interactions in a changing climate. *New Phytologist* 208(3)**,** 674-683.

Aubin, I., Messier, C., Gachet, S., Lawrence, K., McKenney, D., Arseneault, A., et al. (2012). TOPIC–traits of plants in Canada. *Natural Resources Canada, Canadian Forest Service, Sault Ste. Marie, Ontario. Online [URL]* http://topic*. nrcan. gc. ca*.

Aubin, I., Munson, A., Cardou, F., Burton, P., Isabel, N., Pedlar, J., et al. (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(2)**,** 164-186.

Ayres, M.P., et Lombardero, M.J. (2000). Assessing the consequences of global change for forest disturbance from herbivores and pathogens. *Science of the Total Environment* 262(3)**,** 263-286.

Beaulieu, J., Daoust, G., Deshaies, A., Lamhamedi, M.S., Rainville, A., et Tourigny, M. (2009). "Amélioration génétique des arbres, gestion des vergers à graines et de semences, et production de plants forestiers.," in *Manuel de foresterie, 2e édition,* ed. É. Multimondes. (Québec: Ordre des Ingénieurs Forestiers du Québec, Ouvrage collectif), 1095-1146.

Beaulieu, J., et Rainville, A. (2005). Adaptation to climate change: Genetic variation is both a short- and a long-term solution. *The Forestry Chronicle* 81(5)**,** 704-709.

Benomar, L., Lamhamedi, M., Pépin, S., Rainville, A., Lambert, M.-C., Margolis, H., et al. (2017). 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*.

Benomar, L., Lamhamedi, M.S., Rainville, A., Beaulieu, J., Bousquet, J., et Margolis, H.A. (2016). Genetic adaptation vs. ecophysiological plasticity of photosynthetic-related traits in young *Picea glauca* trees along a regional climatic gradient. *Frontiers in Plant Science* 7(48)**,** 1-15.

Benomar, L., Lamhamedi, M.S., Villeneuve, I., Rainville, A., Beaulieu, J., Bousquet, J., et al. (2015). Fine-scale geographic variation in photosynthetic-related traits of *Picea glauca* seedlings indicates local adaptation to climate. *Tree Physiology* 35(8)**,** 864-878.

FAO (2014). "The State of the World's Forest Genetic Resources. Commission on Genetic Resources for Food and Agriculture". Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, Italy, 277 pp.).

Foster, N.W., et Bhatti, J.S. (2006). "Forest ecosystems: Nutrient cycling," in *Encyclopedia of soil science.* (New York, NY: Taylor & Francis Group), 718-721.

GIEC (2014). "Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part A: Global and Sectoral Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Field, C.B., V.R. Barros, D.J. Dokken, K.J. Mach, M.D. Mastrandrea, T.E. Bilir, M. Chatterjee, K.L. Ebi, Y.O. Estrada, R.C. Genova, B. Girma, E.S. Kissel, A.N. Levy, S. MacCracken, P.R.

Mastrandrea, et L.L. White (eds.)].". Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom et New York, NY, USA, 1132 pp.).
Gray, L.K., et Hamann, A. (2011). Strategies for reforestation under uncertain future climates: Guidelines for Alberta, Canada. *PLoS ONE* 6(8).
Grossnickle, S.C. (2000). *Ecophysiology of Northern Species: The Performance of Planted Seedlings. .* Ottawa, Ontario, Canada: NRC Research Press.
Kattge, J., Diaz, S., Lavorel, S., Prentice, I.C., Leadley, P., Bönisch, G., et al. (2011). TRY– a global database of plant traits. *Global Change Biology* 17(9)**,** 2905-2935.
Kranabetter, J.M., Stoehr, M., et O'Neill, G.A. (2015). Ectomycorrhizal fungal maladaptation and growth reductions associated with assisted migration of Douglas-fir. *New Phytologist* 206(3)**,** 1135-1144.
Lafleur, B., Pare, D., Munson, A.D., et Bergeron, Y. (2010). Response of northeastern North American forests to climate change: Will soil conditions constrain tree species migration? *Environmental Reviews* 18(NA)**,** 279-289.
Lamhamedi, M., et Bernier, P. (1994). "Ecophysiology and field performance of black spruce (*Picea mariana*): a review", in: *Annales des sciences forestières*: EDP Sciences529-551.
Lamhamedi, M.S., Rainville, A., Benomar, L., Villeneuve, I., Beaulieu, J., Bousquet, J., et al. (2017). L'écophysiologie, un atout pour réussir la migration assistée de sources génétiques d'épinette blanche. *Avis de recherche forestière* 89.
Lamhamedi, M.S., Renaud, M., et Veilleux, L. (2005). Élaboration des seuils de tolérance au gel des plants d'épinette blanche 1+ 0 en pépinière forestière selon les régions écologiques du Québec. *Mémoire de recherche forestière*.
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**,** 52-52.
Lu, P., Parker, W.H., Cherry, M., Colombo, S., Parker, W.C., Man, R., et al. (2014). Survival and growth patterns of white spruce (*Picea glauca* [Moench] Voss) rangewide provenances and their implications for climate change adaptation. *Ecology and Evolution* 4(12)**,** 2360-2374.
Lupi, C., Morin, H., Deslauriers, A., Rossi, S., et Houle, D. (2013). Role of soil nitrogen for the conifers of the boreal forest: a critical review. *International Journal of Plant & Soil Science* 2(2)**,** 155-189.
Mullin, T.J., Andersson, B., Bastien, J., Beaulieu, J., Burdon, R., Dvorak, W., et al. (2011). "Economic importance, breeding objectives and achievements," in *Genetics, Genomics and Breeding of Conifers,* eds. C. Plomion, J. Bousquet & C. Kole. (New York, USA: Endenbridge Science Publishers & CRC Press), 40-127.
Otis Prud'homme, G., Lamhamedi, M., Benomar, L., Rainville, A., DeBlois, J., Bousquet, J., et al. (2017). Ecophysiology and growth of white spruce seedlings from various seed sources along a climatic gradient support the need for assisted migration. *Frontiers in Plant Science* (sous presse).
Ouranos (2015). "Vers l'adaptation. Synthèse des connaissances sur les changements climatiques au Québec.", (ed.) Édition 2015 ed. (Montréal, Québec).
Peng, C., Ma, Z., Lei, X., Zhu, Q., Chen, H., Wang, W., et al. (2011). A drought-induced pervasive increase in tree mortality across Canada's boreal forests. *Nature Climate Change* 1(9)**,** 467-471.
Pickles, B.J., Twieg, B.D., O'Neill, G.A., Mohn, W.W., et Simard, S.W. (2015). Local adaptation in migrated interior Douglas-fir seedlings is mediated by ectomycorrhizas and other soil factors. *New Phytologist* 207(3)**,** 858-871.
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

Rapport-gratuit.com
LE NUMERO 1 MONDIAL DU MÉMOIRES

résineuses plantées au Québec, grâce à la génétique forestière. Mémoire de recherche forestière no. 174". (Ste-Foy, QC: Direction de la recherche forestière, Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs du Québec).

Rasmann, S., Pellissier, L., Defossez, E., Jactel, H., et Kunstler, G. (2014). Climate- driven change in plant–insect interactions along elevation gradients. *Functional Ecology* 28(1)**,** 46-54.

Rweyongeza, D.M., Barnhardt, L., Dhir, N., et Hansen, C. (2009). Population differentiation and climatic adaptation for growth potential of white spruce (*Picea glauca*) in Alberta, Canada. *Silvae Genetica* 59(1-6)**,** 158-169.

Tan, W., Blake, T.J., et Boyle, T.J. (1995). Early selection for drought tolerance and relationship to dry weight partitioning in black spruce families. *Forest Science* 41(1)**,** 168-180.

Thiffault, N., et Jobidon, R. (2006). How to shift unproductive *Kalmia angustifolia*–*Rhododendron groenlandicum* heath to productive conifer plantation. *Canadian Journal of Forest Research* 36(10)**,** 2364-2376.

Tranquillini, W. (1979). *Physiological Ecology of the Alpine Timberline.* New York: Springer.

Villeneuve, I., Lamhamedi, M., Benomar, L., Rainville, A., DeBlois, J., Beaulieu, J., et al. (2016). Morpho-physiological variation of white spruce seedlings from various seed sources and implications for deployment under climate change. *Frontiers in Plant Science* 7(1450).

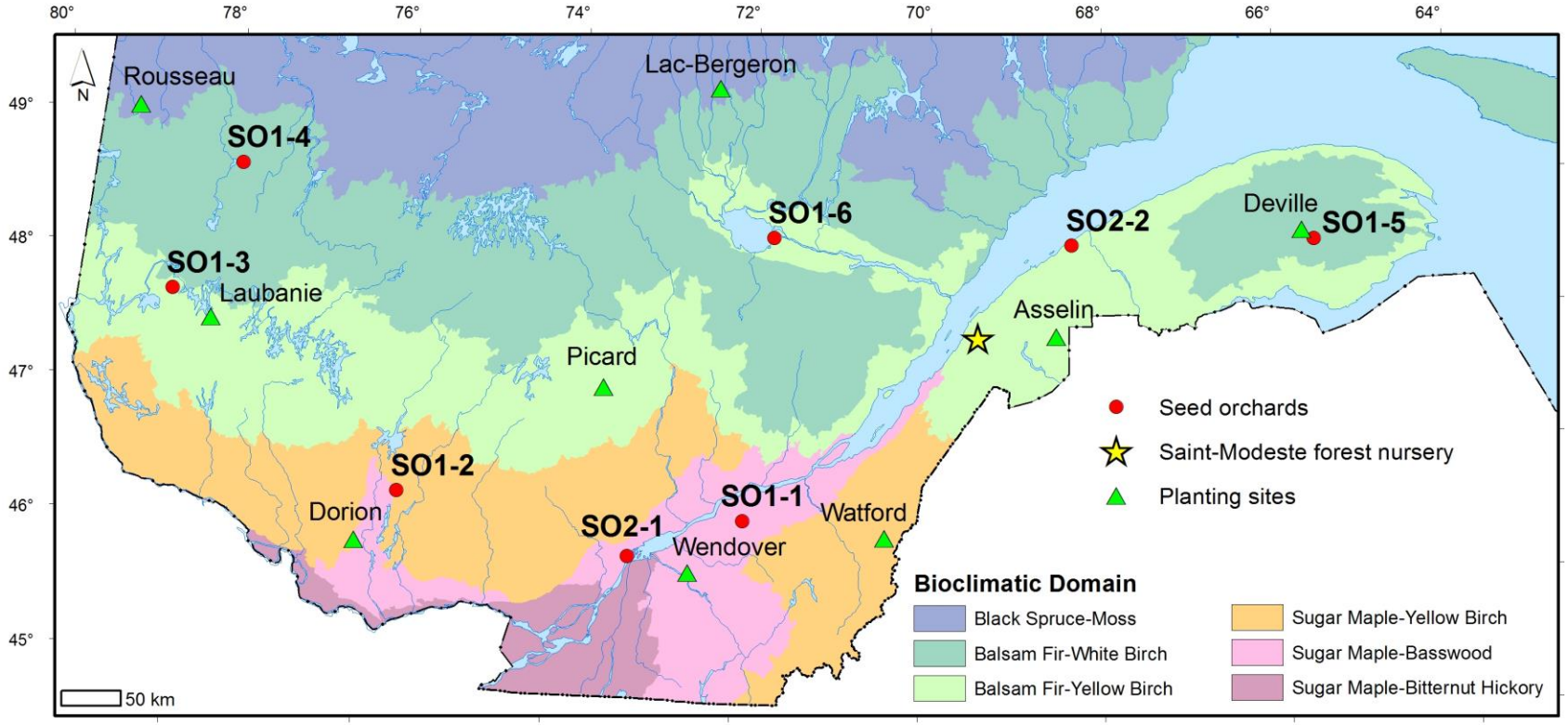
Wahid, N., Lamhamedi, M.S., Rainville, A., Beaulieu, J., et Margolis, H.A. (2013). Genetic control and nursery-plantation genotypic correlations for growth characteristics of white spruce somatic clones. *Journal of Sustainable Forestry* 32(6)**,** 576-593.

Williams, D.J., Dancik, B.P., et Pharis, R.P. (1987). Early progeny testing and evaluation of controlled crosses of black spruce. *Canadian Journal of Forest Research* 17(11)**,** 1442-1450.

Williamson, T., Colombo, S., Duinker, P., Gray, P., Hennessey, R., Houle, D., et al. (2009). "Climate change and Canada's forests: from impacts to adaptation", (ed.) S.F.M.N.a.N.R. Canada. (Edmonton, AB: Canadian Forest Service, Northern Forestry Center).

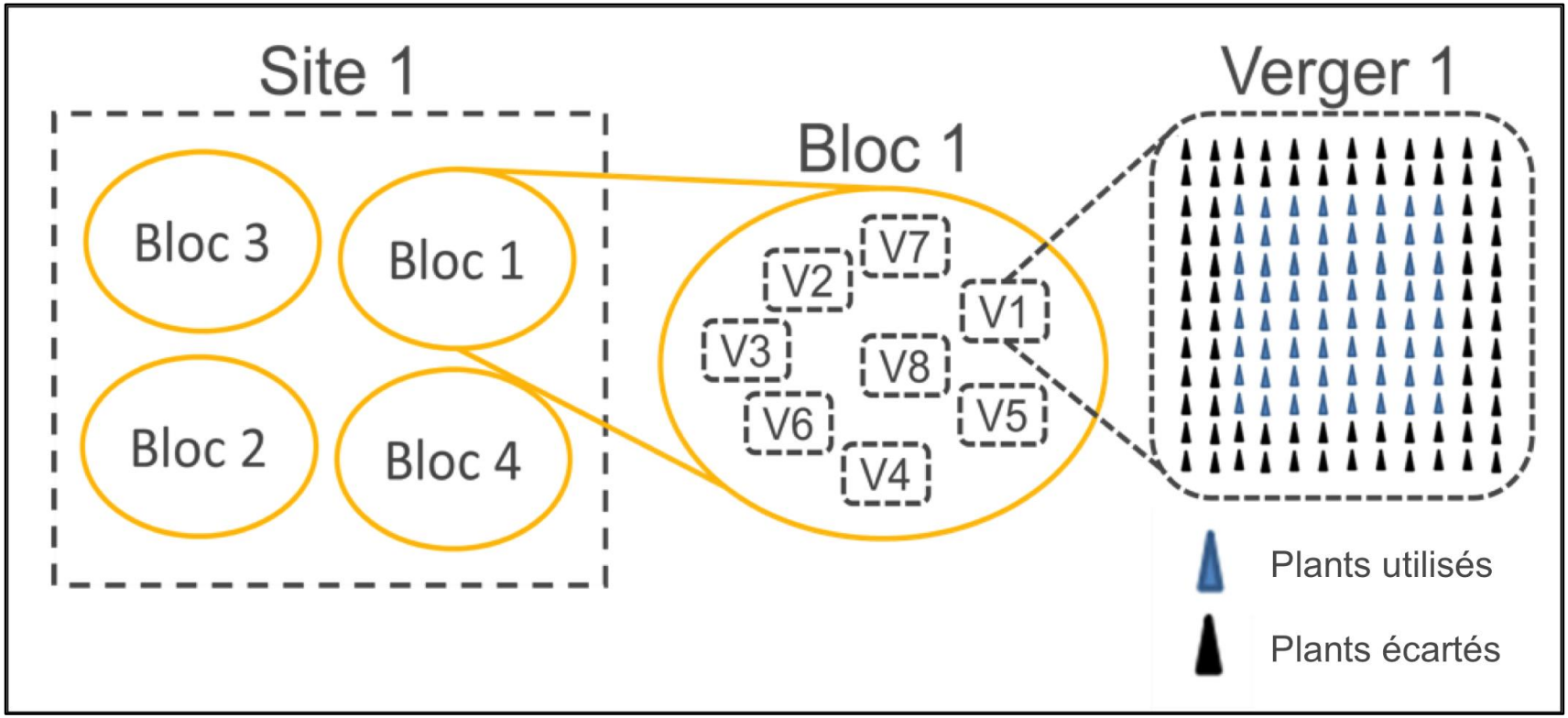
Ying, C., et Morgenstern, E. (1979). Correlations of height growth and heritabilities at different ages in white spruce. *Silvae Genetica* 28(5/6)**,** 181-185.

Annexe 1



Dispositif expérimental complet, composé des huit sources génétiques les plus utilisées pour le reboisement de l'épinette blanche et les neuf sites de plantation répartis à travers la province de Québec (gradient climatique : 5,8°C).

Annexe 2



Dispositif expérimental. Exemple de la disposition des plants du verger 1 à l'intérieur d'un bloc, à l'intérieur d'un site.

Annexe 3

Dispositif expérimental à Watford.

Annexe 4

Table de corrélation de Pearson (r) [a] de la moyenne des caractéristiques de croissance (Hauteur, diamètre, masse sèche et contenu en carbone) à la fin de la quatrième saison de croissance (n=24).

	H2016	Diamètre	Mracines	Maiguilles	Mrameaux	Mtotal	Cracines	Caiguilles	Crameaux	Ctotal
H2016	1									
Diamètre	**0,68**	1								
Mracines	0,28	0,36	1							
Maiguilles	0,34	0,41	**0,91**	1						
Mrameaux	**0,65**	**0,52**	**0,83**	**0,87**	1					
Mtotal	**0,50**	**0,47**	**0,92**	**0,96**	**0,97**	1				
Cracines	0,30	0,37	**1,00**	**0,91**	**0,84**	**0,93**	1			
Caiguilles	0,31	0,39	**0,90**	**1,00**	**0,86**	**0,95**	**0,91**	1		
Crameaux	**0,66**	**0,53**	**0,81**	**0,87**	**1,00**	**0,96**	**0,83**	**0,86**	1	
Ctotal	**0,50**	**0,47**	**0,91**	**0,96**	**0,97**	**1,00**	**0,93**	**0,96**	**0,97**	1

[a] Les correlations en gras sont significatives (*P<0.05)*. H2016 : *Hauteur à la fin de la saison de croissance 2016,* Diamètre : *diamètre au collet*, Mracines : *masse* sèche des racines, Maiguilles : *masse sèche des aiguilles*, Mrameaux : *Masse sèche des rameaux sans aiguilles*, Mtotal : *Masse sèche totale*, Cracines : *Contenu en carbone dans les racines*, Caiguilles : *Contenu en carbone dans les aiguilles*, Crameaux : *Contenu en carbone dans les rameaux sans aiguilles*, Ctotal : *Contenu en carbone total*.