

Master 2 Ecosystèmes Terrestres, Université d'Orléans

Etude des variations microdensitométriques de populations de douglas (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb) Franco) en dispositif expérimental

MILCENT Cécile

INRA Orléans, Unité Amélioration, Génétique et Physiologie Forestières, Avenue de la
pomme de pin, BP 20619-ARDON, 45166 Ardon, France

Encadrants : Philippe Rozenberg
Anne-Sophie Sergent

Résumé Dans le contexte actuel de changement climatique, il est important de s'intéresser au potentiel d'adaptation des arbres forestiers, en particulier à la sécheresse. La réponse microdensitométrique de différentes provenances de douglas (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb) Franco) installées dans un dispositif expérimental en région méditerranéenne a été comparée. Les résultats ont montré le rôle important de la variété (douglas bleu et douglas vert) et, dans une moindre mesure, de la provenance et de l'année, sur les variables microdensitométriques. Le rôle de la pluviométrie dans l'aire naturelle a également été mis en évidence. Les précipitations dans l'aire d'origine sont liées avec la croissance et la densité moyenne du bois initial dans la zone d'introduction, et correspondraient à une adaptation génétique locale au climat.

Une densité importante du bois initial permettrait une meilleure résistance à la sécheresse. Selon nos résultats, la variété bleue (*P.menziesii* var. *glauca*) serait plus adaptée à la sécheresse, cela au détriment de la croissance, donc de la production de bois.

Il sera donc nécessaire de trouver un juste milieu entre résistance à la sécheresse et production de bois compatible avec les attentes des forestiers.

Mots-clés : climat, croissance, densité du bois, sécheresse, variété

Master 2 Ecosystèmes Terrestres, Université d'Orléans

Etude des variations microdensitométriques de populations de douglas (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb) Franco) en dispositif expérimental

MILCENT Cécile

INRA Orléans, Unité Amélioration, Génétique et Physiologie Forestières, Avenue de la
pomme de pin, BP 20619-ARDON, 45166 Ardon, France

Encadrants : Philippe Rozenberg
Anne-Sophie Sergent

Résumé Dans le contexte actuel de changement climatique, il est important de s'intéresser au potentiel d'adaptation des arbres forestiers, en particulier à la sécheresse. La réponse microdensitométrique de différentes provenances de douglas (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb) Franco) installées dans un dispositif expérimental en région méditerranéenne a été comparée. Les résultats ont montré le rôle important de la variété (douglas bleu et douglas vert) et, dans une moindre mesure, de la provenance et de l'année, sur les variables microdensitométriques. Le rôle de la pluviométrie dans l'aire naturelle a également été mis en évidence. Les précipitations dans l'aire d'origine sont liées avec la croissance et la densité moyenne du bois initial dans la zone d'introduction, et correspondraient à une adaptation génétique locale au climat.

Une densité importante du bois initial permettrait une meilleure résistance à la sécheresse. Selon nos résultats, la variété bleue (*P.menziesii* var. *glauca*) serait plus adaptée à la sécheresse, cela au détriment de la croissance, donc de la production de bois.

Il sera donc nécessaire de trouver un juste milieu entre résistance à la sécheresse et production de bois compatible avec les attentes des forestiers.

Mots-clés : climat, croissance, densité du bois, sécheresse, variété

ABSTRACT

In this study, we address questions related with the adaptive potential of forest trees in the context of climate change, and especially adaptation to drought. We compared the ring microdensity response of several Douglas-fir provenances planted in a genetic experiment located in the French Mediterranean region. Our results show a very important effect of the origin in the natural area and, to a lower extent, of the provenance and of the ring-year on all microdensity variables. Our results also show an effect of the precipitation in the natural area on microdensity variables: precipitation in the natural area is related to radial growth and earlywood density in the introduction region. This relationship could correspond to a local adaptation to climate in the natural area.

A high earlywood density may increase resistance to drought. Thus, according to our results, the interior origins would be more adapted to drought, at the cost of a lower growth and of a lower wood production.

The challenge of tree breeders could be to find the finest trade-off between resistance to drought and wood production best matching forest managers' expectations.

Keywords: climate, drought, growth, origin, wood density

INTRODUCTION

Il est aujourd'hui admis qu'un changement climatique est en cours (GIEC 2007). Plusieurs modèles et scénarii ont été mis au point par la communauté scientifique afin de prévoir les changements du climat dans le futur. La plupart envisage une augmentation de la température d'environ 0,2°C par décennie au cours des prochaines années. De plus, le GIEC (Groupe d'Experts Intergouvernemental sur l'Evolution du Climat) annonce, dans son rapport de 2007, une augmentation probable du nombre de sécheresses et de vagues de chaleurs ainsi qu'un accroissement de leurs effets défavorables. Selon ces prévisions, les sécheresses et les canicules risquent d'être plus fréquentes, mais surtout plus longues et plus intenses. Ces modifications pourraient affecter le régime hydrique des plantes, et donc leur croissance, voire leur survie.

Les arbres forestiers, espèces économiquement importantes, seront très probablement affectés par ce changement climatique. Ils devront y faire face soit par une adaptation génétique au fil des générations, soit par leur plasticité phénotypique, la plasticité phénotypique étant la capacité d'un génotype à modifier son phénotype en réponse aux variations environnementales (DeWitt & Scheiner 2004).

Le bois, de par ses caractéristiques anatomiques et physiques, est un bon moyen d'étudier la réponse de l'arbre aux variations de l'environnement tout au long de sa vie. En effet, en zone tempérée, le bois est produit uniquement pendant la saison de végétation. La croissance de début de saison produit des cellules de bois (ou trachéïdes) possédant de fines parois et des lumens aux diamètres élevés, constituant le bois initial, de densité faible. En fin de saison, les cellules produites ont des parois plus épaisses et des lumens plus étroits, formant le bois final, de densité plus forte (Plomion et al. 2001). Ces deux types de bois constituent un cerne, chaque cerne correspondant au volume de bois produit pendant une saison de végétation. Les variations environnementales subies par l'arbre au cours de la saison de végétation induisent des changements anatomiques du bois. Ces changements provoquent des variations de densité du bois, qui traduisent la réponse de l'individu.

La technique de microdensitométrie, utilisée pour appréhender ces changements de densité, consiste à radiographier un échantillon de bois d'épaisseur uniforme. L'image obtenue présente des variations de gris qui traduisent les variations de densité du bois (Mothe et al. 1998).

Cette méthode a d'abord été utilisée en dendrochronologie et en dendroclimatologie. Ces techniques consistent, entre autre, à retracer le climat passé grâce aux variations inter et intra cernes du bois. La méthode alors développée permettait d'obtenir des courbes représentatives des variations de la densité du bois à partir de radiographies de carottes de sondage, et ce tout au long de la vie de l'arbre. Ces courbes permettaient ainsi d'estimer l'homogénéité à partir des différences de densité annuelles entre le bois initial et le bois final ou en déterminant la pente de la courbe au niveau de la transition bois initial - bois final (Polge 1977).

Cette technique s'est ensuite élargie à l'étude des réactions des arbres aux variations de leur environnement, que ce soit pour étudier l'effet d'une pollution (Polge & Keller 1969) ou dans le cadre du changement climatique en cours (Martinez-Meier et al. 2008).

D'autre part, différents travaux ont été réalisés dans le but de comprendre l'effet de la sécheresse sur les arbres forestiers et leurs moyens d'y faire face.

De manière générale, une canicule conduit à un déficit hydrique plus ou moins important. En effet, la disponibilité en eau du sol est très faible en raison de la diminution des précipitations et de la demande atmosphérique très forte. Lorsqu'un tel déficit se produit, la première réaction des plantes est de fermer leurs stomates, réduisant ainsi les pertes en eau (Bacelar et al. 2007, Bréda et al. 2006). Au niveau de la plante entière, cela a des répercussions sur la phénologie, la croissance, l'assimilation du carbone et les processus de reproduction (Bacelar et al. 2007, Meier et al. 2008).

Ainsi une étude a montré que la résistance à la sécheresse pouvait se traduire par des nécroses du feuillage, une cavitation du xylème et des modifications de la conductivité hydraulique, entraînant ainsi une réduction de croissance (Anekonda et al. 2002).

Selon certains travaux la densité du bois serait un facteur de cette résistance à la sécheresse. Certains ont montré qu'une augmentation plus rapide de la densité du bois le long d'un gradient d'indice de sécheresse est liée à une haute sensibilité des arbres aux contraintes de sécheresse (Martinez-Meier et al. 2009b). D'autres ont montré que lorsque le déficit hydrique du sol atteint un certain seuil, les arbres répondent, non pas en diminuant la production de bois final, mais en diminuant légèrement la taille des cellules, ce qui augmente la densité du bois final (Bower et al. 2005). Cette même étude suggère que la densité du bois initial est également liée au déficit hydrique du sol.

Le modèle utilisé dans cette étude est le douglas ou *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco. Il s'agit d'une espèce forestière exotique, originaire de la côte ouest de l'Amérique du Nord. Cette espèce est composée de deux variétés qui diffèrent notamment de par leur répartition géographique (Figure 1) : *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco var. *menziesii* ou douglas vert, située sur la côte Ouest américaine du Canada jusqu'en Californie, subissant un climat de type océanique et *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco var. *glauca* ou douglas bleu, située à l'intérieur du continent américain, du Canada jusqu'au Nouveau-Mexique aux Etats-Unis, subissant un climat de type continental. Il est actuellement admis que des populations de Colombie-Britannique au Canada et du nord de l'état de Washington aux Etats-Unis sont situées dans une zone d'hybridation entre ces deux variétés (Sorensen 1979).

Cette espèce a été largement introduite en France où elle représente désormais une part importante de la production de bois, ainsi que la plus vaste surface plantée hors de son aire

d'origine. Ayant subi des dommages notables lors de la canicule de 2003, notamment en France, cette espèce est un bon modèle pour étudier l'effet des sécheresses sur la croissance et la survie des arbres forestiers. De plus, elle fait l'objet d'un programme d'amélioration par l'INRA Orléans (Institut National de la Recherche Agronomique) depuis plusieurs années. L'objectif de ce programme a d'abord été d'améliorer le caractère « hauteur de l'arbre » en sélectionnant diverses provenances (groupe d'arbres issu d'un lot de graines, toutes récoltées dans le même peuplement ou la même zone géographique au même moment). Depuis 2003, un nouvel objectif a été fixé : celui de comprendre les mécanismes de résistance à la sécheresse et à la canicule, à partir des profils de densité des arbres obtenus grâce à la technique de microdensitométrie. Ceci dans le but final de conseiller les forestiers et d'utiliser les provenances les mieux adaptées en cas de changement climatique.

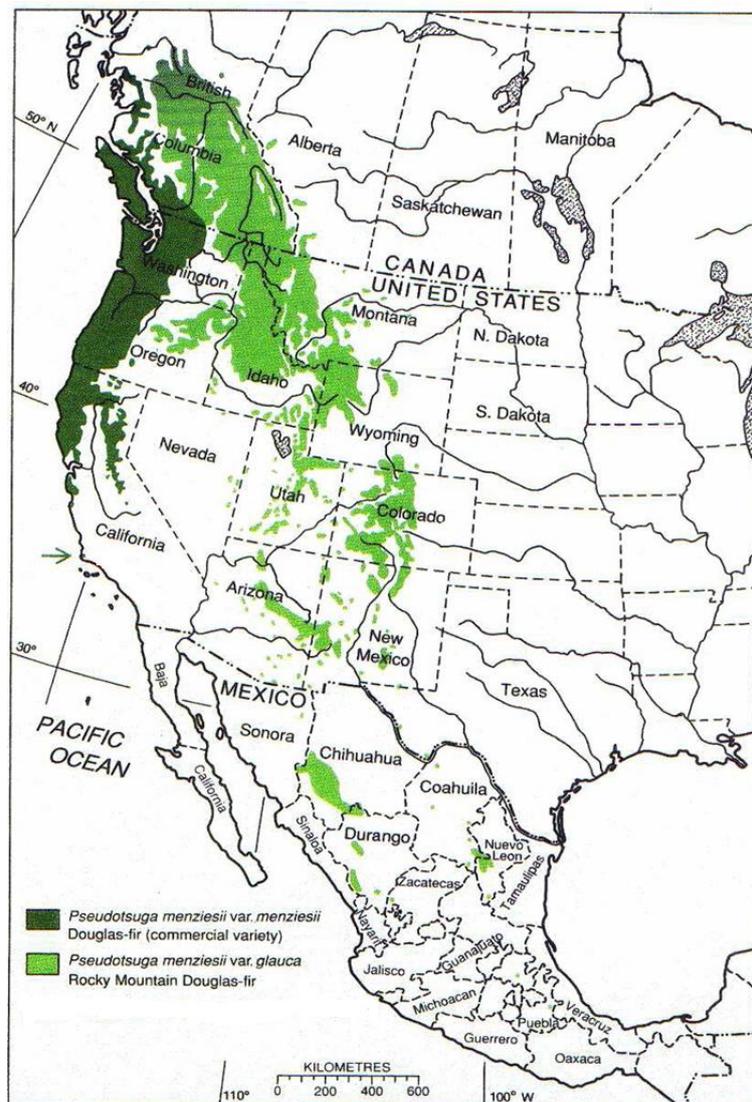


Figure 1 Aire de répartition du douglas (*Pseudotsuga menziesii*) en Amérique du Nord. La variété verte est représentée en vert foncé, la variété bleue en vert clair. (Martinez Meier 2009a)

Nous avons testé dans cette étude la réponse, en termes de caractéristiques du bois, de différentes provenances plantées au même moment sur la même parcelle. Ce protocole particulier, appelé test de comparaison de provenances est un dispositif de type agronomique qui a pour but de séparer les effets environnementaux des effets provenances, ce qui permet de mieux estimer les effets provenances.

Le but de ce travail est donc de comparer différentes provenances de douglas, installées dans un dispositif expérimental, pour des caractères traduisant la réponse des arbres aux variations de leur environnement. Les caractères choisis sont des variables microdensitométriques des cernes annuels. Nous avons recherché l'existence de variations entre variétés, provenances et cernes. Nous avons également étudié la relation entre la pluviométrie dans l'aire naturelle et ces variables microdensitométriques.

MATERIEL ET METHODES

A. Matériel végétal et site d'étude

Plusieurs tests de comparaison de provenances étant disponibles, le choix s'est fait en fonction des objectifs et des attentes de l'étude. Le dispositif retenu se situe dans le sud-est de la France, dans une région à climat méditerranéen et à altitude moyenne. Il a été choisi principalement car les provenances qui le composent sont bien représentatives de la variabilité géographique de l'espèce dans l'aire d'origine du douglas. De plus, ce test est situé dans une région peu plantée en douglas en raison des conditions climatiques particulières, plus chaudes et plus sèches pendant la saison de végétation que celles des principales régions de plantation du douglas en France. Ce dispositif donne l'occasion de repérer dès maintenant des provenances adaptées à ce type de climat. En effet, ces provenances pourraient être utilisées pour de futures plantations qui devront certainement supporter des températures plus élevées et des sécheresses plus fréquentes dans le cadre du changement climatique en cours (GIEC 2007).

L'échantillonnage a été réalisé sur des douglas composant le test de comparaison de provenances dit du Treps. Ce dispositif est implanté en France dans la forêt domaniale des Maures, commune de Collobrières dans le département du Var (83) (position 43°9'N, 6°10'E). Ce dispositif est orienté à l'Est et se situe à une altitude de 600 mètres environ. Le

sol est un sol brun de texture limono-argilo sableuse. La pluviométrie moyenne annuelle est de 1160 millimètres environ (423 millimètres environ pendant la saison de végétation d'avril à septembre). Elle a été mesurée sur la période 1986-2006 à la station météorologique de Collobrières située à 4,2 kilomètres du dispositif.

Ce dispositif a été planté en février 1977 et comptait à l'origine 1495 plants issus de la pépinière Le Ruscas de Bormes-les-Mimosas (83). Il s'étend sur une superficie d'environ 0,6 hectare et l'espacement des arbres à la plantation était de 3 mètres \times 1,33 mètre. De nombreux arbres sont morts dans les années qui ont suivies la plantation et ce dispositif a subi une forte éclaircie en mars 1993, réduisant le nombre d'arbres à 484 au moment de l'échantillonnage. Le dispositif expérimental est divisé en parcelles unitaires contenant chacune six plants de la même provenance. Les parcelles unitaires sont regroupées en blocs qui sont répartis aléatoirement sur l'ensemble du dispositif. Ceci vise à limiter les effets de compétition et de dominance pouvant exister entre les provenances.

Seize provenances ont été retenues pour l'étude, correspondant aux provenances qui sont à la fois représentées dans plusieurs autres dispositifs français et qui conservent un nombre d'arbres assez élevé pour permettre une bonne estimation des effets provenances ainsi qu'une bonne puissance statistique (Tableau 1).

Tableau 1 Récapitulatif des données concernant les provenances sélectionnées.

Nomination de la provenance	Etat ou Province	Pays	Variété	Nombre d'arbres carottés
Scott Bar	Californie	USA	verte	20
Fort Jones	Californie	USA	verte	19
Arcata I	Californie	USA	verte	16
Covello I	Californie	USA	verte	21
Willits	Californie	USA	verte	22
St Helena Mt	Californie	USA	verte	17
Pine Grove	Oregon	USA	verte	20
Corvallis	Oregon	USA	verte	19
Pagosa Springs	Colorado	USA	bleue	20
Monument Nursery	Colorado	USA	bleue	7
Wetmore	Colorado	USA	bleue	12
Pine River Bayfield	Colorado	USA	bleue	12
Clearcreek	Nouveau Mexique	USA	bleue	11
New of St James	Nouveau Mexique	USA	bleue	13
Newport	Washington	USA	bleue	16
Fort St James	Colombie Britannique	Canada	bleue	6
total				252

B. Méthode

1. Echantillonnage

Les prélèvements ont été effectués en 2009 avant la reprise de végétation, à l'aide d'une tarière de Pressler de 5 millimètres de diamètre. Le forage s'effectue dans le tronc de l'arbre à environ 1,30 mètre du sol, perpendiculairement à la fibre du bois et en visant le cœur. Dans la mesure du possible, les arbres sélectionnés sont des arbres en position dominante et sans problèmes apparents tels que des blessures, des doubles cimes ou encore des troncs courbés. 252 arbres ont ainsi été échantillonnés parmi les provenances sélectionnées. Chaque carotte obtenue est identifiée par un numéro spécifique, stockée dans des plaques alvéolées en polycarbonates puis séchée.

2. Analyse des carottes

Les carottes ont été analysées grâce à la technique de microdensitométrie indirecte aux rayons X qui permet de mesurer les variations de densité du bois à l'intérieur du cerne et donc d'appréhender la réponse des arbres aux variations de leur environnement. Cette technique nécessite que les échantillons aient une épaisseur uniforme (Polge 1966). Pour cela, une étape de sciage est réalisée à l'aide d'une scie circulaire à lames jumelles permettant d'obtenir une planchette. Pour chaque planchette la longueur, l'épaisseur et le poids sont mesurés.

Les planchettes sont ensuite radiographiées aux rayons X. Ceci permet d'obtenir une radiographie présentant des variations fines de niveaux de gris qui traduisent les variations locales de densité (Mothe et al. 1998).

L'établissement du profil microdensitométrique se fait à partir de cette radiographie à l'aide du logiciel WinDENDRO, Regent Instruments Inc., qui traduit chaque valeur de gris en une valeur de densité, un étalonnage ayant été réalisé au préalable. Ce logiciel permet également de délimiter les cernes de manière fine.

Deux échantillons n'ont pu être utilisés, l'un étant rendu inexploitable par la présence de nœuds dus au passage de branches au niveau de la zone de carottage, et l'autre par la présence de cernes difficilement différenciables.

3. Détermination de l'âge cambial

Pour chaque profil, l'âge cambial de chaque cerne a été déterminé. Il s'agit de l'âge du cambium lors de l'élaboration du cerne pour la hauteur considérée (Charron et al. 2003). Il est déterminé par la position du cerne compté depuis la moelle. Pour les échantillons ne comprenant pas le cœur, une estimation est réalisée en plaçant les planchettes sur une cible et en faisant coïncider les rayons de courbure des cernes avec les traits concentriques de la cible. On peut alors déterminer le nombre de cernes manquants pour atteindre la moelle (Pinto 2006).

Il existe un effet âge cambial dans les premiers cernes dus à la présence de bois juvénile et au vieillissement du cambium. Cet effet interfère avec l'environnement dans les variations des cernes. Pour notre étude il est donc important de le supprimer afin de pouvoir atteindre les variations uniquement dues à l'environnement. Pour cela, on choisit d'exclure de l'analyse les premiers cernes à partir de la moelle, correspondant au cinq premiers âges cambiaux.

4. Calcul des variables microdensitométriques

La microdensitométrie indirecte aux rayons X permet l'étude de variables intra-cernes, telles que la largeur de cerne (La), la proportion de bois final ($\%Lf$), la densité moyenne du cerne (Do), la densité moyenne du bois initial (Di), la densité moyenne du bois final (Df) et le maximum (Ma) et minimum (Mi) de densité du cerne (Figure 2). Une fonction écrite avec le logiciel R (R Development Core Team 2008) permet de calculer ces variables à partir des données des profils établis par le logiciel WinDENDRO, Regent Instruments Inc.

La largeur de cerne étant une mesure dépendante de la circonférence de l'arbre, nous avons choisi de travailler en surface de cerne cumulée (S). Nous avons tout d'abord transformé la largeur de cerne en surface de cerne grâce à l'équation classique (Equation 1)

$$s = \pi R_n^2 - \pi R_{n-1}^2 \quad (1)$$

où s est la surface de cerne, R_n le rayon du tronc à 1,30 mètre pour le cerne n et R_{n-1} le rayon du tronc à 1,30 mètre pour le cerne $n-1$.

Le cumul des surfaces de cerne par individu est ensuite réalisé et une moyenne par provenance est calculée avec les données de tous les individus d'une provenance donnée.

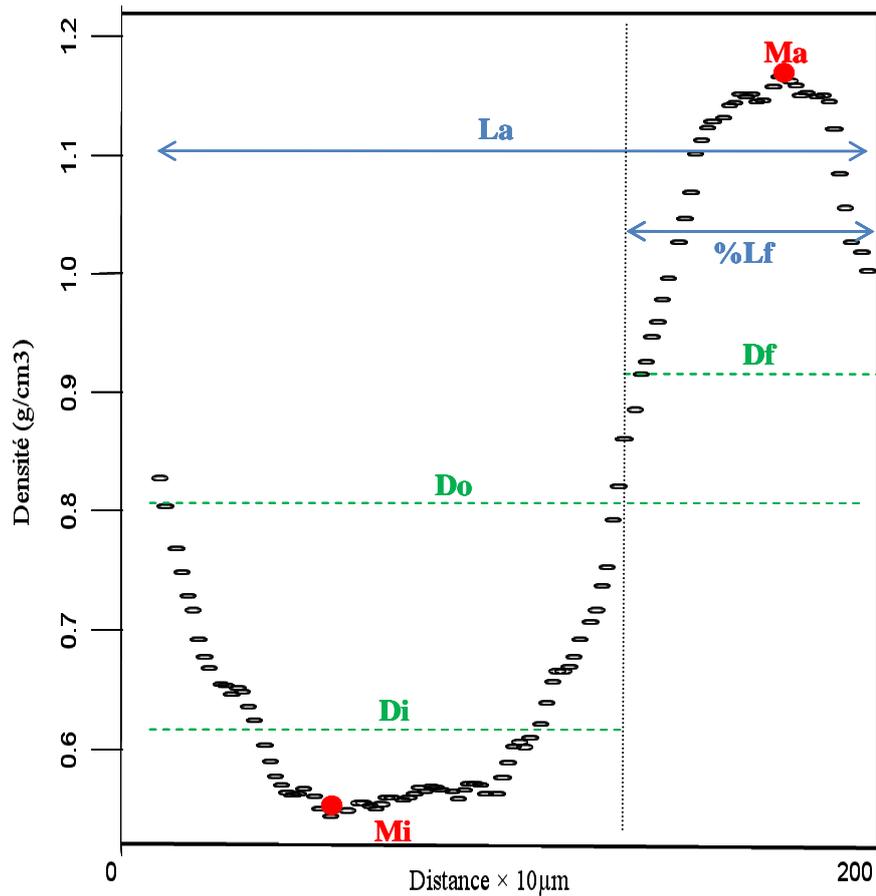


Figure 2 Variables microdensitométriques intra-cernes mesurées.

5. Données climatiques

Les valeurs de pluviométrie annuelle dans l'aire naturelle ont été obtenues en projetant la position du point de récolte des graines de chaque provenance sur une carte de pluviométrie établie à partir de la base de données météorologiques WorldClim – Global Climate Data (sur la période 1950-2000 à une résolution spatiale de 2,5 arc-minutes).

De manière générale, la pluviométrie est plus importante pour les provenances côtières (variété verte) avec des valeurs allant jusqu'à 1600 millimètres, que pour les provenances de l'intérieur du continent (variété bleue) où elle ne dépasse pas 800 millimètres.

6. Analyse des données

▪ Tests de corrélation

Des tests de corrélation de Pearson ont été calculés (Tableau 2) dans le but de détecter d'éventuelles relations entre les variables microdensitométriques mesurées.

▪ Test de normalité des données et transformations associées

La normalité des données a été testée avec la méthode de Shapiro-Wilk. Toutes les données ne respectant pas les conditions de normalité, une transformation a été réalisée pour la plupart des variables. La fonction *boxcox* du package MASS du logiciel R (R Development Core Team 2008) a permis d'identifier la transformation à appliquer à chaque jeu de données. Ainsi, une transformation en racine carré a été appliquée pour la surface de cerne cumulée (*S*) et la largeur de cerne (*La*), une transformation en log pour la densité moyenne du cerne (*Do*), une transformation en $1/x$ pour la densité moyenne du bois initial (*Di*), et une transformation au carré pour la densité moyenne du bois final (*Df*).

▪ Analyses de variance

Une série d'analyses de variance a ensuite été réalisée dans le but de déterminer l'existence de différences significatives entre variétés, entre provenances et entre années ainsi que pour chaque interaction et cela pour chaque variable microdensitométrique mesurée (Equation 2).

$$Y_{ijk} = \mu + V_i + P_j + A_k + (V.P)_{ij} + (V.A)_{ik} + (P.A)_{jk} + (V.P.A)_{ijk} + \varepsilon_{ijk} \quad (2)$$

où Y_{ijk} est la variable observée, μ la moyenne de la population observée, V_i est l'effet fixe de la $i^{\text{ème}}$ variété, P_j l'effet fixe de la $j^{\text{ème}}$ provenance, A_k l'effet fixe de la $k^{\text{ème}}$ année, $(V.P)_{ij}$ est l'effet de l'interaction entre variété et provenance, $(V.A)_{ik}$ est l'effet de l'interaction entre variété et année, $(P.A)_{jk}$ est l'effet de l'interaction entre provenance et année, $(V.P.A)_{ijk}$ est l'effet de l'interaction triple entre variété, provenance et année et ε_{ijk} est l'erreur aléatoire.

Une analyse graphique a été réalisée ensuite pour les variables microdensitométriques retenues. Puis un test de Duncan a été utilisé pour ordonner les résultats. Il s'agit d'un test de comparaison de moyenne qui classe les moyennes dans l'ordre décroissant et rassemble les niveaux de facteurs par groupes de moyennes non significativement différentes. Les groupements de provenances, réalisés à partir des résultats du test, ont été faits de la façon jugée la plus adaptée.

La relation entre la pluviométrie moyenne annuelle de chaque provenance dans l'aire naturelle et les variables microdensitométriques retenues a été déterminée. Pour cela nous avons tout d'abord testé s'il existait un effet significatif de la pluviométrie sur ces variables

(Equation 3). Nous avons réalisé une analyse de variance sur la moyenne par individu de chaque variable microdensitométrique.

$$Y_i = \mu + PL_i + \varepsilon_i \quad (3)$$

où Y_i est la variable observée, μ la moyenne de la population observée, PL_i l'effet fixe du $i^{\text{ème}}$ niveau de pluviométrie et ε_i l'erreur aléatoire.

Nous avons ensuite analysé graphiquement cette relation que nous avons testée par régression linéaire.

RESULTATS

1. Corrélations de Pearson entre variables microdensitométriques

Une forte relation a été montrée entre Di et Mi et entre Df et Ma . Mi et Ma ont été éliminées de l'analyse car jugées répétitives. On observe une faible relation entre les variables de densité et de largeur.

Tableau 2 Coefficients de corrélation de Pearson entre les variables microdensitométriques suivantes : densité moyenne du cerne (Do), densité moyenne du bois initial (Di), densité moyenne du bois final (Df), minimum de densité du cerne (Mi), maximum de densité du cerne (Ma) largeur de cerne (La), proportion de bois final ($\%Lf$) et surface de cerne cumulée (S) et leurs niveaux de signification.

	Do	Di	Df	Mi	Ma	La	$\%Lf$	S
Do								
Di	0,567***							
Df	0,446***	0,006ns						
Mi	0,504***	0,923***	-0,109***					
Ma	0,418***	-0,084***	0,930***	-0,218***				
La	-0,256***	-0,423***	0,019ns	0,445***	0,216***			
$\%Lf$	0,621***	0,003ns	0,030ns	0,012ns	0,077***	0,002ns		
S	0,173***	-0,153***	0,178***	-0,090***	0,097***	-0,266***	0,301***	

Niveaux de signification : <0,001 ***, 0,001 à 0,01 **, 0,01 à 0,05 *, >0,05 ns

2. Analyses de variance

Des différences très significatives ont été montrées entre les variétés (douglas bleu et douglas vert) et ce pour toutes les variables mesurées sauf pour la densité moyenne du cerne (Tableau 3). De même, on remarque pour toutes les variables des différences très significatives entre provenances et entre années. Les interactions variétés – provenances et

variétés - années ont un rôle significatif pour toutes les variables. L'interaction provenances - années n'est significative que pour la densité moyenne du cerne, la densité du bois final et la proportion de bois final. Les interactions triples variétés – provenances – années sont, dans tous les cas, non significatives. On remarque qu'une grande part de la variation de densité du bois initial est due à la variété. Cependant, dans aucun cas la variété seule suffit à expliquer la variation observée, la provenance et l'année jouent également un rôle.

Tableau 3 Résultats de la valeur fixe F et de son niveau de signification pour l'analyse de variance présentant l'effet de la variété (V), de la provenance (P) et de l'année (A), ainsi que leurs interactions sur les variables microdensitométriques étudiées : densité moyenne du cerne (*Do*), densité moyenne du bois initial (*Di*), densité moyenne du bois final (*Df*), surface de cerne cumulée (*S*), largeur de cerne (*La*) et proportion de bois final (*%Lf*)

	<i>Do</i>	<i>Di</i>	<i>Df</i>	<i>S</i>	<i>La</i>	<i>%Lf</i>
V	0,317ns	1220,456***	37,702***	817,588***	489,389***	672,991***
P	7,408***	18,871***	9,577***	13,813***	8,056***	10,712***
A	77,721***	37,218***	45,132***	385,785***	444,688***	65,963***
V.P	10,829***	11,593***	9,356***	8,496***	1,962*	9,702***
V.A	7,545***	4,621***	4,998***	11,366***	2,327***	7,252***
P.A	1,233**	0,892ns	1,181*	0,794ns	0,633ns	1,353***
V.P.A	0,515ns	0,477ns	0,943ns	0,114ns	0,533ns	0,713ns

Niveaux de signification : <0,001 ***, 0,001 à 0,01 **, 0,01 à 0,05 *, >0,05 ns

Après étude de ces premiers résultats, nous avons décidé de concentrer les analyses sur deux variables en particulier, à savoir une variable de type croissance décrivant la quantité de bois produite et une variable permettant d'étudier les propriétés de base du matériau constitué. Notre choix s'est porté sur la surface de cerne cumulée (*S*) qui permet, contrairement à la largeur de cerne, d'appréhender la production de bois sans introduire de biais dus à la circonférence de l'arbre, et la densité moyenne du bois initial (*Di*). Parmi les variables disponibles, nous avons choisi la densité du bois initial car il s'agit de la variable pour laquelle les différences entre variétés et entre provenances sont les plus significatives.

3. Etude de la surface de cerne cumulée (*S*)

La figure 3 représente les surfaces de cerne cumulées en fonction des années pour chaque provenance. Chaque courbe correspond à la moyenne des surfaces de cerne cumulées de tous les individus d'une même provenance. Il y a donc seize courbes correspondant aux seize provenances utilisées dans cette étude.

On remarque une séparation nette entre variété verte et bleue ainsi qu'une différence de réponse entre les provenances. On observe une différence importante entre les provenances ayant la plus grande surface de cerne cumulée et les provenances avec la plus faible surface (près de cinq fois supérieure).

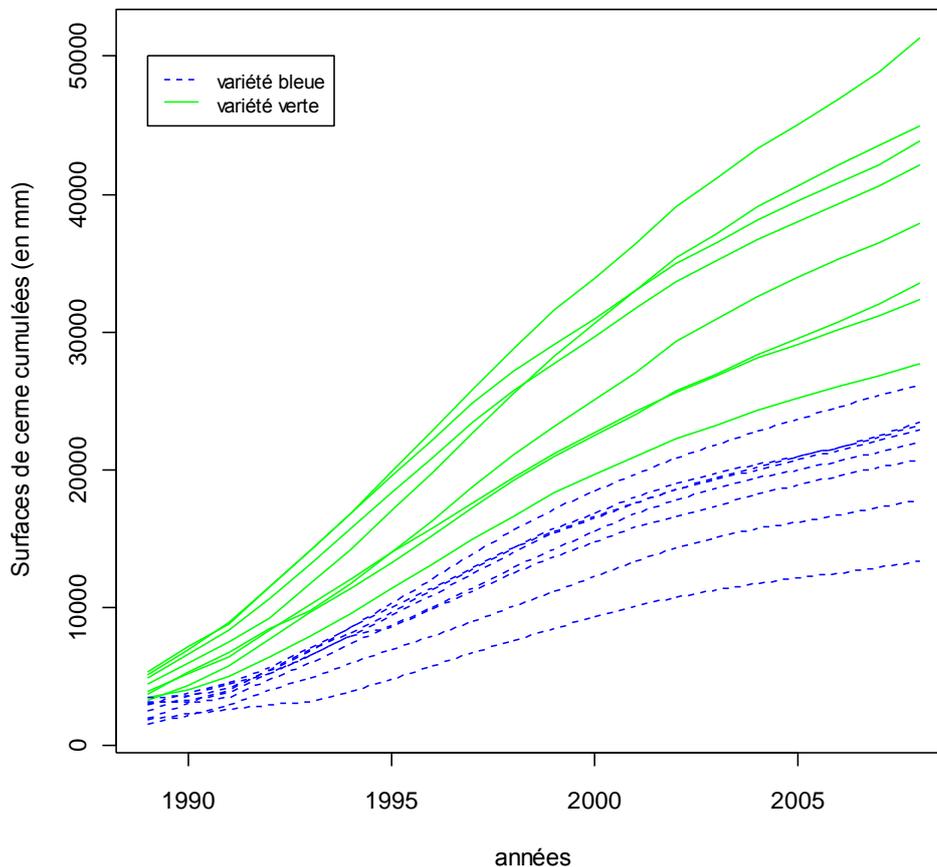


Figure 3 Graphique des surfaces de cerne cumulées (en mm) pour les années 1989 à 2008. La variété verte est représentée en traits pleins verts et la variété bleue en traits pointillés bleus.

Le test de Duncan réalisé sur la surface de cerne cumulée (Tableau 4) permet de regrouper les provenances avec des moyennes non significativement différentes (Figure 4). Les provenances avec les plus grandes surfaces ont été regroupées à savoir les provenances de la côte Californienne, celles de l'intérieur de la Californie et celles d'Oregon et du Nord de la Californie. De même les provenances ayant une surface de cerne cumulée un peu plus faible ont pu être rassemblées : les provenances du Colorado et Nouveau-Mexique ainsi que celles de Washington et Colombie-Britannique.

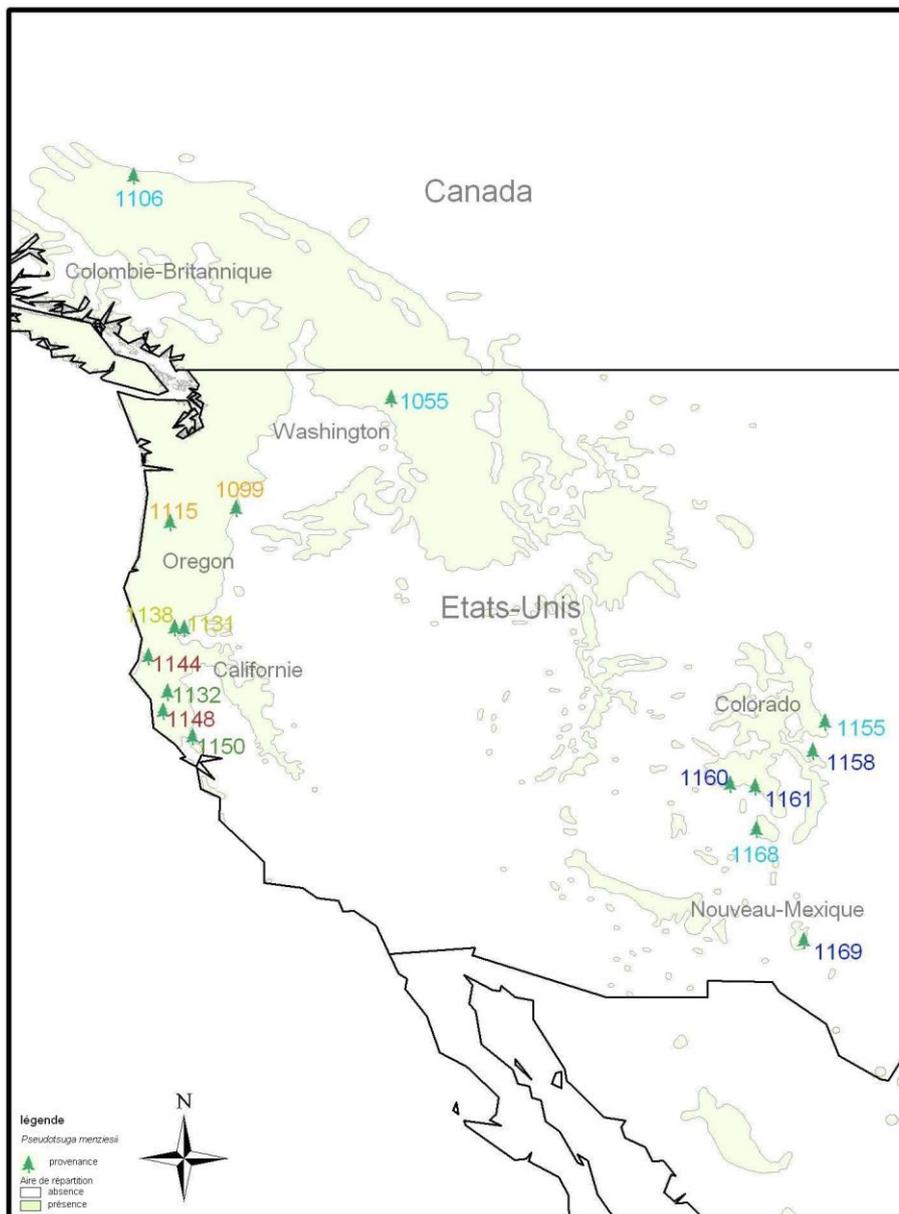


Figure 4 Aire de répartition du douglas (en jaune), côte Ouest des Etats-Unis et Canada. Regroupements des provenances par couleur, d'après les résultats du test de Duncan sur les surfaces de cerne cumulées (en mm).

Tableau 4 Résultats du test de Duncan. Moyennes des surfaces de cerne cumulées (en mm) par provenance et regroupement des moyennes non significativement différentes.

code provenance	moyenne	groupement Duncan
1144	27711,59	a
1148	25486,85	ab
1115	25011,50	b
1099	24411,00	b
1138	21287,54	c
1131	19003,91	cd
1150	18633,62	de
1132	16378,52	ef
1158	15760,92	fg
1161	14187,78	fgh
1169	13908,96	fgh
1160	13812,16	gh
1055	13009,74	hi
1168	12737,26	hi
1106	10603,46	ij
1155	8532,03	j

4. Etude de la densité du bois initial (Di)

La figure 5 montre les variations de densité moyenne du bois initial par provenance pour les années de 1993 à 2008. Comme pour la figure 3 chaque courbe représente la moyenne de tous les individus d'une provenance.

On remarque dans ce cas aussi une nette séparation entre les provenances appartenant à la variété bleue et celles appartenant à la variété verte pour la variable densité du bois initial. On observe également une réponse différente entre provenances au sein de chaque variété.

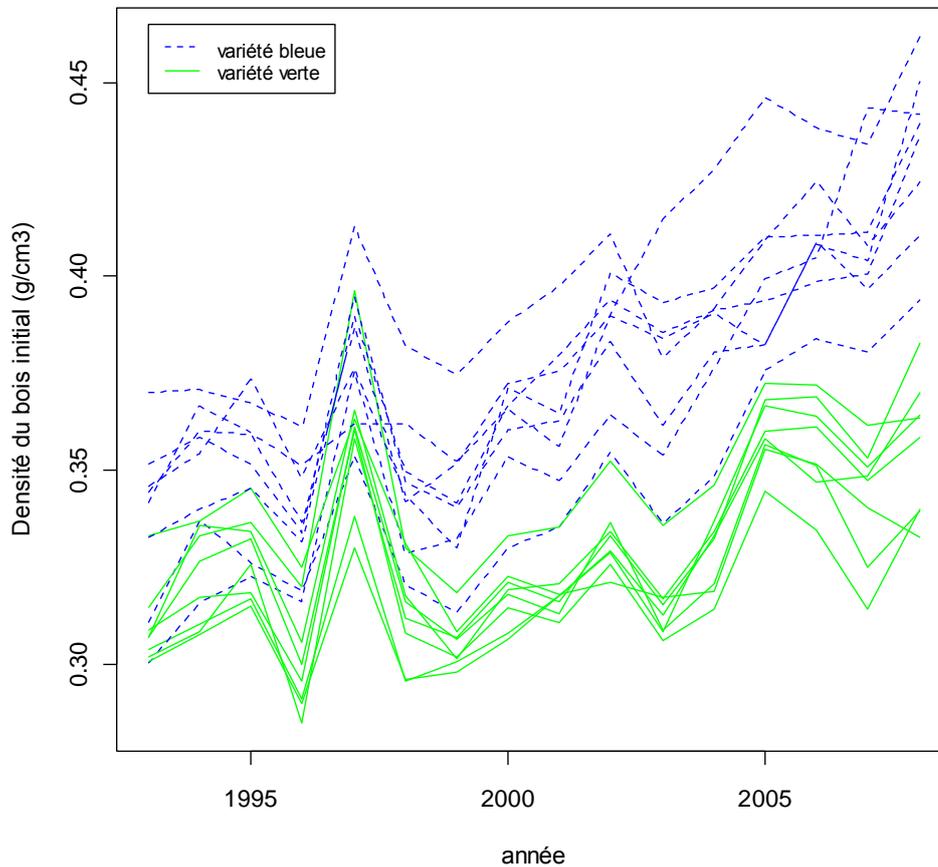


Figure 5 Graphique de la variation de densité du bois initial (en g/cm^3) pour les années 1993 à 2008. La variété verte est représentée en traits pleins verts et la variété bleue en traits pointillés bleus.

Des regroupements ont pu être effectués après avoir réalisé le test de Duncan sur la densité du bois initial (Tableau 5 et Figure 6). Les provenances avec les plus fortes densités du bois initial ont été regroupées, à savoir les provenances de Nouveau-Mexique, Colorado et Colombie-Britannique. Les provenances ayant une densité du bois initial un peu plus faible se retrouvent également rassemblées, en formant des sous-groupes de provenances avec des moyennes très proches : ce sont les provenances du Sud de la Californie et de Washington ainsi que les provenances du Nord de la Californie et d’Oregon.

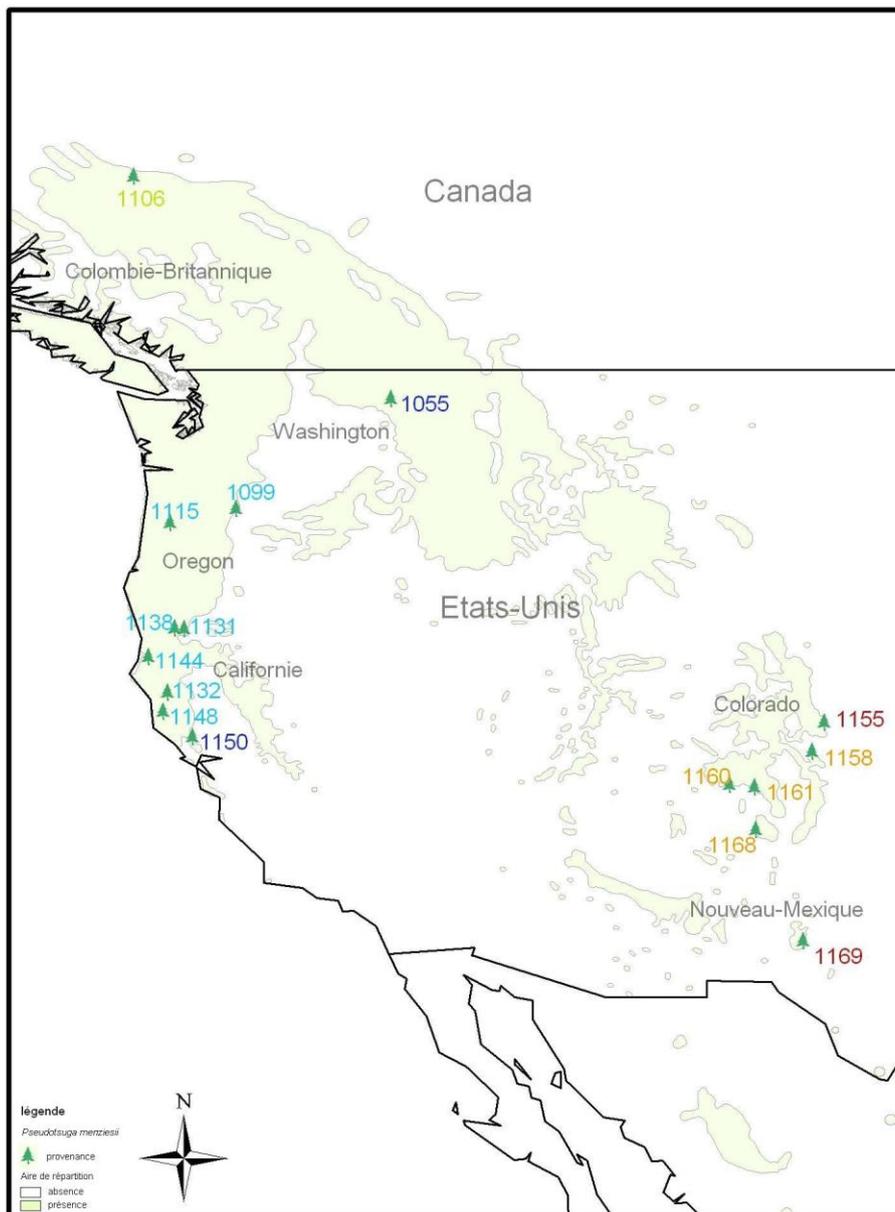


Figure 6 Aire de répartition du douglas (en jaune), côte Ouest des Etats-Unis et Canada. Regroupements des provenances par couleur, d'après les résultats du test de Duncan sur la densité du bois initial (en g/cm^3).

Tableau 5 Résultats du test de Duncan. Moyennes des densités de bois initial (g/cm^3) par provenance et regroupement des moyennes non significativement différentes.

code provenance	moyenne	groupement Duncan
1169	0,392	a
1155	0,389	ab
1160	0,379	bc
1158	0,374	c
1161	0,374	c
1168	0,373	c
1106	0,361	d
1150	0,345	e
1055	0,345	e
1148	0,333	f
1138	0,332	fg
1131	0,331	fg
1099	0,325	fg
1115	0,325	fg
1132	0,323	fg
1144	0,321	g

5. Etude de la relation entre les variables et la pluviométrie dans l'aire naturelle

Une relation significative a été montrée entre la surface de cerne cumulée (S) et la pluviométrie dans l'aire naturelle. De même, une relation significative a été montrée entre la densité du bois initial (Di) et la pluviométrie dans l'aire naturelle (Tableau 6).

Tableau 6 Résultats de la valeur fixe F et de son niveau de signification pour l'analyse de variance présentant l'effet de la pluviométrie sur les deux variables retenues : la surface de cerne cumulée (*S*) et la densité du bois initial (*Di*).

	<i>S</i>	<i>Di</i>
pluviométrie	16,937**	61,578***

Niveaux de signification : <0,001 ***, 0,001 à 0,01 **, 0,01 à 0,05 *, >0,05 ns

On remarque que la surface de cerne est peu importante quand la pluviométrie dans l'aire naturelle est faible et plus importante lorsque la pluviométrie dans l'aire naturelle est forte (Figure 7). La régression linéaire donne un coefficient de détermination R^2 de 0,55.

La densité du bois initial, quant à elle, est en moyenne forte lorsque la pluviométrie est faible et moins importante lorsque les précipitations sont plus abondantes (Figure 8). La régression linéaire donne un R^2 de 0,53. Dans ce cas, on peut avoir des doutes sur le caractère strictement linéaire de cette relation.

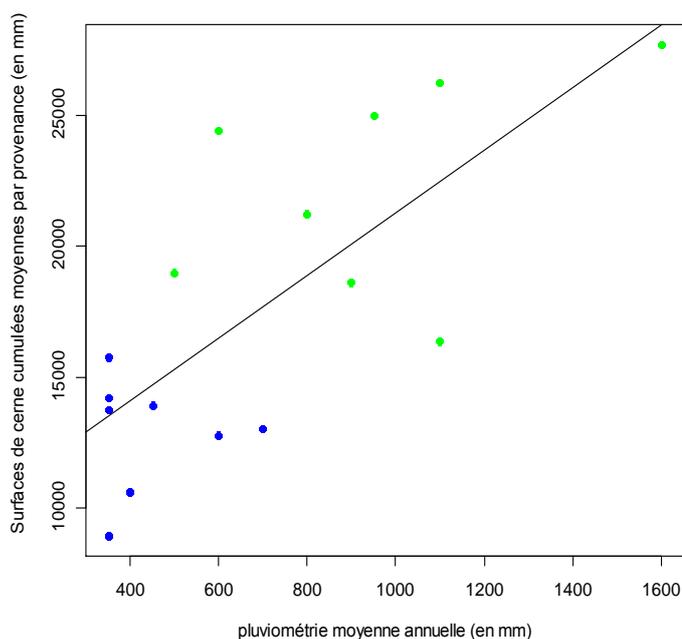


Figure 7 Surfaces de cerne cumulées moyennes (en mm) par provenance en fonction de la pluviométrie (en mm). En bleu sont représentées les provenances de la variété bleue et en vert les provenances de la variété verte. $R^2=0,55$.

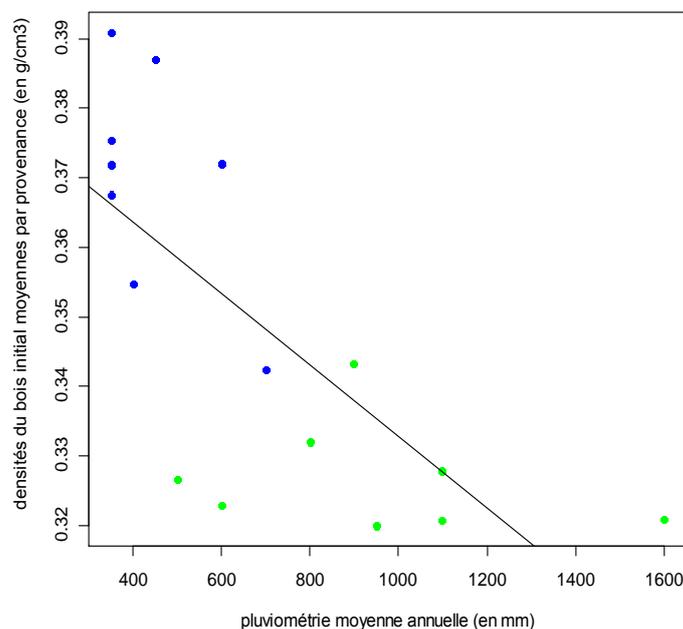


Figure 8 Densités du bois initial moyennes (en g/cm^3) par provenance en fonction de la pluviométrie (en mm). En bleu sont représentées les provenances de la variété bleue et en vert les provenances de la variété verte. $R^2=0,53$.

DISCUSSION

Les résultats présentés dans le tableau 3 montrent des différences significatives entre variétés pour toutes les variables microdensitométriques sauf *Do*. Ceci peut être expliqué par le fait que la densité moyenne du cerne est une variable intégrative. En effet, elle dépend à la fois de la densité et de la proportion du bois initial et du bois final. Pour toutes les autres variables les résultats démontrent que les variétés sont significativement différentes en termes de variables microdensitométriques, particulièrement pour *Di* et *S*. Ceci sous entend, notamment, que la variété joue un rôle dans la croissance de l'arbre (Anekonda et al. 2004). Historiquement, les deux variétés ont été séparées au moment de la dernière glaciation, entraînant probablement une adaptation locale (Sorensen 1979).

L'étude de la densité du bois initial (Figures 5 et 6) montre une nette séparation entre les deux variétés, ainsi qu'une variation de réponse entre provenances. Les provenances de la variété bleue ont une densité du bois initial supérieure à celle des provenances de la variété verte.

Rappelons que le bois initial, formé en début de saison de végétation, est constitué de cellules à parois fines et lumens larges, et est par conséquent de faible densité. La conductivité hydraulique y est importante, car facilitée par la grande taille des lumens (Domec & Gartner 2002).

Une densité importante du bois initial suggère des cellules à parois plus épaisses impliquant une diminution de la conductivité hydraulique. Cette diminution risque donc de limiter la croissance des arbres pour lesquels la densité du bois initial est la plus importante.

Ceci est confirmé par les résultats de l'étude des surfaces de cernes cumulées (Figure 3) qui montre que les provenances de la variété bleue, à bois initial plus dense, ont une surface de cerne cumulée plus faible que les provenances de la variété verte.

Cependant, certains auteurs ont suggéré que les trachéides ayant une conductivité importante seraient plus vulnérables à la cavitation (Domec & Gartner 2002), (Dalla-Salda et al. 2009). La cavitation est un phénomène induit, entre autre, par la sécheresse. En effet, la sécheresse provoque un fort déficit hydrique du sol, entraînant une diminution du potentiel hydrique du xylème, ceci facilitant le passage de bulles d'air dans les trachéides (Sperry & Tyree 1990). Deux points de vue différents quant à l'apparition de la cavitation dans le bois se retrouvent dans la bibliographie. Certaines études ont en effet montré que le bois initial était plus sensible à la cavitation que le bois final, que ce soit pour le douglas (Anekonda et al.

2002) ou pour d'autres espèces de conifères (Sperry & Tyree 1990). A l'inverse, d'autres ont montré que, à fort potentiel hydrique, le bois final était plus sensible à la cavitation que le bois initial (Domec & Gartner 2002).

Le bois final étant plus dense que le bois initial, on peut supposer qu'une densité plus élevée joue aussi un rôle dans la résistance à la cavitation, notamment par l'intermédiaire de la largeur du lumen. On peut donc émettre l'hypothèse que les provenances ayant une densité du bois initial plus importante vont être plus résistantes à la cavitation que les provenances qui ont une faible densité du bois initial. Autrement dit, les provenances de la variété bleue seraient plus résistantes à la cavitation, donc plus aptes à supporter des événements climatiques de type sécheresse que les provenances de la variété verte. Ceci est en accord avec certains travaux qui ont montré que les douglas de la variété verte sont moins résistants à la sécheresse que ceux de la variété bleue. Pharis & Ferrell (1966) et Ferrell & Woodard (1966) ont montré que les provenances de la variété verte mourraient plus rapidement après une sécheresse que les provenances de la variété bleue. De plus, le sol où étaient enracinées les provenances vertes avait, au moment de leur mort, un contenu en eau plus important que celui des provenances bleues. Une autre étude a illustré le fait que de jeunes plants originaires d'altitudes élevées et de sites relativement secs étaient plus tolérants face à une sécheresse en conditions contrôlées (White 1987).

L'étude de la surface de cerne cumulée, représentée par la figure 3, montre une nette séparation des variétés. Comme il en a déjà été fait mention précédemment, les provenances de la variété verte ont une surface de cerne cumulée supérieure à celle des provenances de la variété bleue. Cela signifie que les provenances de la variété verte ont une croissance plus importante et plus rapide que les provenances de la variété bleue. Cette différence de croissance pourrait s'expliquer par une différence de conditions environnementales dans l'aire d'origine, notamment des précipitations (Case & Peterson 2005) qui influent sur la disponibilité en eau du sol.

Les regroupements des provenances, basés sur notre étude des moyennes des surfaces de cerne cumulées suggèrent également un rôle de la pluviométrie de l'aire naturelle dans la croissance dans la région d'introduction. En effet, les deux provenances ayant les surfaces de cerne cumulées les plus importantes sont situées sur la côte californienne soumise au climat océanique. A l'inverse les provenances avec la plus faible surface de cerne cumulées sont des provenances de l'intérieur, où la pluviométrie est plus faible.

Les résultats du tableau 3 montrent également l'existence de différences significatives entre provenances pour toutes les variables, particulièrement pour *Di* et *S*. Ceci suggère le fait qu'il existerait une variation de réponse entre provenances qui pourrait traduire une adaptation locale aux conditions environnementales variées au sein même d'une variété.

De plus, ce tableau montre des différences significatives entre années pour toutes les variables et particulièrement pour *S* et *La*. On peut en déduire que l'année et donc les variations climatiques interannuelles, jouent un rôle important dans la croissance de l'arbre (Case & Peterson 2005).

Dans le but de déterminer si les précipitations jouent effectivement un rôle dans les variations des variables microdensitométriques entre provenances, la pluviométrie moyenne annuelle dans l'aire naturelle a été étudiée. Case & Peterson (2005) ont montré, chez le douglas en zone naturelle, une croissance radiale plus importante les années où les précipitations étaient élevées. Nous avons mis en évidence une variation significative de la croissance des arbres et la densité du bois dans la zone d'introduction en fonction de la pluviométrie dans l'aire naturelle (Tableau 6) : la surface de cerne cumulée est d'autant plus faible que les précipitations moyennes annuelles dans l'aire naturelle sont faibles (figure 7). Cela signifie que la croissance des provenances dans le dispositif expérimental est limitée par la pluviométrie dans l'aire naturelle.

De manière générale, on remarque grâce à la figure 8 que la densité du bois initial est plus importante lorsque les précipitations sont relativement faibles. Les arbres les plus aptes à vivre en milieu sec seraient donc ceux avec une densité du bois initial importante.

Ces deux derniers résultats permettent d'émettre l'hypothèse que la pluviométrie aurait conduit à l'apparition d'une adaptation génétique locale des variétés. C'est-à-dire qu'au fil des générations les individus les plus favorisés seraient, dans l'intérieur (aire d'origine de la variété bleue), ceux avec un bois initial dense, constitué de trachéides à parois plus épaisses et plus résistantes à la cavitation et à la sécheresse. Le coût de cette résistance est une diminution de la croissance. Pour les provenances dites côtières (variété verte), qui poussent sous climat océanique, les individus favorisés seraient au contraire ceux avec un bois initial peu dense. L'investissement se ferait donc plus sur la croissance et moins sur la densité du bois.

D'après l'ensemble des résultats précédents, les deux variétés correspondraient donc à des adaptations locales différentes conduisant à des compromis croissance-densité du bois initial distincts.

D'autres facteurs, autres que la pluviométrie, pourraient jouer un rôle dans l'adaptation locale des variétés. C'est le cas par exemple de la température. Une étude a notamment montré que la croissance du douglas est limitée par de faibles précipitations et de fortes températures pendant la saison de végétation (Case & Peterson 2005). Les arbres résistants à de fortes températures répétées pendant la saison de végétation seraient a priori favorisés, ce qui avec le temps pourrait conduire à une adaptation.

On pourrait également s'attendre à un rôle de l'altitude à laquelle sont situées les provenances dans l'aire naturelle mais nous n'avons pas trouvé de relation entre altitude et croissance ni entre altitude et densité du bois initial (résultats non présentés).

D'après nos résultats, si on s'appuie uniquement sur la densité du bois initial et si l'on admet que l'arbre est d'autant plus résistant à la cavitation que cette densité est importante, alors la variété qui serait la mieux adaptée à une sécheresse serait la variété bleue. De son côté la variété verte possède une croissance radiale plus importante et une densité du bois initial plus faible, ce qui laisse penser que, malgré le fait qu'elle soit a priori plus vulnérable à la cavitation, elle présente une meilleure croissance que la variété bleue dans ce dispositif. On peut donc supposer que si la variété verte a une croissance importante, c'est que les conditions climatiques ne lui sont pas défavorables. Le climat pendant la période étudiée au niveau du dispositif n'est donc a priori pas suffisamment sec pour que les provenances de la variété bleue expriment une supériorité en termes de croissance sur les provenances de la variété verte. Le dispositif est en effet situé dans un site particulier où la pluviométrie est relativement importante pour un climat de type méditerranéen.

Si la variété bleue est en effet plus résistante que la variété verte aux sécheresses, cette supériorité pourrait ne s'exprimer que pendant les années les plus sèches. Une étude des variables microdensitométriques cerne par cerne (et donc année par année) sera utile pour déceler cette éventuelle supériorité, notamment en se concentrant sur une comparaison de la réponse microdensitométrique entre années favorables (précipitations importantes et températures fraîches) et défavorables (précipitations faibles et températures élevées) pour le douglas.

Dans le cadre du changement climatique en cours, il est intéressant de savoir que la densité du bois initial pourrait être un caractère à prendre en compte pour la sélection de provenances lors de la plantation d'une parcelle. Si les prévisions se confirment (GIEC 2007), les sécheresses seront plus fréquentes et plus intenses dans les années à venir. Il pourrait être avantageux de planter des provenances ayant un bois initial de densité plus importante dans

les régions à risque. Cependant, il faut prendre en compte le fait que de telles provenances auront une croissance moins rapide que les provenances actuellement plantées prioritairement.

Pour apporter plus de précision à ce travail, il sera intéressant d'étudier la réponse des différentes provenances des deux variétés à un évènement climatique particulier de type sécheresse. Cela permettrait, notamment par l'étude de la croissance, de la densité du bois initial et des autres variables non étudiées ici, de rechercher une provenance ou un groupe de provenances qui aurait à la fois une bonne résistance à la sécheresse et une production de bois compatible avec les attentes des forestiers.

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier tout particulièrement Philippe Rozenberg et Anne-Sophie Sergent pour leur aide, leur disponibilité et leur gentillesse. Je remercie également Frédéric Millier pour l'obtention des radiographies aux rayons X ainsi que toutes les personnes de l'INRA Orléans qui m'ont apporté leurs conseils et leur soutien.

Références bibliographiques

- Anekonda et al., 2004. Differences in physiology and growth between coastal and inland varieties of Douglas-fir seedlings in a common garden. *Thermochimica Acta*, 422(1-2), 75–79.
- Anekonda et al., 2002. Genetic variation in drought hardiness of coastal Douglas-fir seedlings from British Columbia. *Canadian Journal of Forest Research*, 32(10), 1701-1716.
- Bacelar, E.A. et al., 2007. Changes in growth, gas exchange, xylem hydraulic properties and water use efficiency of three olive cultivars under contrasting water availability regimes. *Environmental and Experimental Botany*, 60(2), 183-192.
- Bower, A.D. et al., 2005. Response of annual growth ring components to soil moisture deficit in young, plantation-grown Douglas-fir in coastal British Columbia. *Canadian Journal of Forest Research*, 35(10), 2491-2499.
- Bréda, N. et al., 2006. Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Annals of Forest Science*, 63(6), 20 pages.
- Case, M.J. & Peterson, D.L., 2005. Fine-scale variability in growth–climate relationships of Douglas-fir, North Cascade Range, Washington. *Canadian Journal of Forest Research*, 35(11), 2743-2755.
- Charron, S. et al., 2003. Étude comparative des caractéristiques physiques et mécaniques du bois des mélèzes d'Europe (*Larix decidua* Mill.), du Japon (*Larix kaempferi* (Lambert) Carr.) et de leur hybride (*Larix x eurolepis* Henry). *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement*, 7(1), 5-16.
- Dalla-Salda, G. et al., 2009. Variation of wood density and hydraulic properties of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) clones related to a heat and drought wave in France. *Forest Ecology and Management*, 257(1), 182-189.
- DeWitt, T.J. & Scheiner, S.M., 2004. Phenotypic plasticity: functional and conceptual approaches, Oxford University Press US.
- Domec, J. & Gartner, B.L., 2002. How do water transport and water storage differ in coniferous earlywood and latewood? *J. Exp. Bot.*, 53(379), 2369-2379.
- Ferrell, W.K. & Woodard, E.S., 1966. Effects of seed origin on drought resistance of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) (Mirb.) Franco. *Ecology*, 47(3), 499-503.
- GIEC, 2007. Bilan 2007 des changements climatiques. Contribution des Groupes de travail I, II et III au quatrième Rapport d'évaluation du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat, Genève, Suisse: GIEC.
- Martinez Meier, A., 2009a. Réponse du douglas à des événements climatiques extrêmes : capacité d'adaptation au changement climatique. Paris: Ecole Nationale du Génie Rural des Eaux et Forêts.

- Martinez-Meier, A. et al., 2009b. Ring density record of phenotypic plasticity and adaptation to drought in Douglas-fir. *Forest Ecology and Management*, 258(5), 860-867.
- Martinez-Meier, A. et al., 2008. What is hot in tree rings? The wood density of surviving Douglas-firs to the 2003 drought and heat wave. *Forest Ecology and Management*, 256(4), 837-843.
- Meier, A.G.M. et al., 2008. Genetic control of the tree-ring response of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) to the 2003 drought and heat-wave in France. *Annals of Forest Science*, 65(1), 8 pages.
- Mothe, F. et al., 1998. Analyse microdensitométrique appliquée au bois : méthode de traitement des données utilisée à l'INRA-ERQB (programme Cerd). *Annales des Sciences Forestières*, 55(3), 13 pages.
- Pharis, R.P. & Ferrell, W.K., 1966. Differences in drought resistance between coastal and inland sources of Douglas-fir. *Botany*, 44(12), 1651-1659.
- Pinto, P., 2006. Ecologie et croissance de *Abies alba* Mill. en peuplements purs et mélangés dans le Massif Vosgien (Nord-est de la France). Ecole Nationale du Génie Rural, des Eaux et des Forêts.
- Plomion, C., Leprovost, G. & Stokes, A., 2001. Wood Formation in Trees. *Plant Physiol.*, 127(4), 1513-1523.
- Polge, 1977. Utilisation de la densité du bois en dendrochronologie et dendroclimatologie. Avantages et inconvénients. *Revue Forestière Française*, 29(6), 421-433.
- Polge & Keller, 1969. La xylochronologie, perfectionnement logique de la dendrochronologie. *Annales des Sciences Forestières*, 26(2), 32 pages.
- Polge, H., 1966. Établissement des courbes de variation de la densité du bois par exploration densitométrique de radiographies d'échantillons prélevés à la tarière sur des arbres vivants : applications dans les domaines Technologique et Physiologique. *Annales des Sciences Forestières*, 23(1), 218 pages.
- R Development Core Team, 2008. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Sorensen, F.C., 1979. Provenance variation in *Pseudotsuga menziesii* seedlings from the *var. menziesii-var. glauca* transition zone in Oregon. *Silvae Genetica*, 28(2-3), 96-103.
- Sperry, J.S. & Tyree, M.T., 1990. Water-stress-induced xylem embolism in three species of conifers. *Plant, Cell and Environment*, 13(5), 427-436.
- White, T.L., 1987. Drought tolerance of southwestern Oregon Douglas-fir. *Forest Science*, 33, 283-293.