

Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue

TRAITS ANATOMIQUES ET FONCTIONNELS DES VIEUX CÈDRES DU LAC  
DUPARQUET : LIEN ENTRE LONGÉVITÉ, ENVIRONNEMENT ET  
FONCTIONNEMENT HYDRAULIQUE.

Mémoire  
présenté  
comme exigence partielle  
de la Maîtrise en écologie

Par  
Manon Boche

Décembre 2024

## REMERCIEMENTS

Je tiens à exprimer ma profonde gratitude à toutes les personnes ayant contribué à la réalisation de ce projet de maîtrise.

Je remercie mon directeur de recherche, Fabio Gennaretti, et mon co-directeur, Yves Bergeron, pour leur soutien indéfectible et leurs conseils avisés tout au long du projet.

Je souhaite également exprimer ma reconnaissance à Marc-André Lemay, pour son accompagnement essentiel dans les analyses statistiques et la rédaction de mon mémoire, ainsi qu'à mon comité d'encadrement, Christoforos Pappas et Miguel Montoro Girona, pour leurs corrections et précieux conseils.

Ce projet n'aurait pu voir le jour sans les financeurs : MITACS, en collaboration avec le CREAT et GreenFirst, ainsi que l'Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue (UQAT), dont le soutien financier a été déterminant.

Je remercie tous les techniciens, étudiants et stagiaires ayant contribué aux travaux de terrain, de laboratoire et aux analyses, nous permettant de surmonter de nombreux défis. Je pense notamment à Marie-Sophie Roy, Erica Anderson, Marie-Anne Michaud Valcourt et Daniele Barbetta. Un remerciement particulier à Samuel Bouchut pour son soutien constant tout au long de cette maîtrise, ainsi qu'à Valentina Buttò, dont les recommandations en anatomie ont été cruciales à la réussite de mon projet.

Je tiens également à exprimer ma gratitude envers l'UQAT, le Groupe de Recherche en Écologie de la MRC Abitibi (GREMA) et la Forêt d'Enseignement et de Recherche du lac Duparquet (FERLD) pour leur accueil et le cadre de recherche stimulant qu'ils m'ont offert.

Enfin, je tiens à remercier une nouvelle fois Fabio Gennaretti, dont l'encadrement, le soutien inconditionnel et la confiance pendant plus de deux ans ont rendu ce projet possible et abouti.

## AVANT-PROPOS

Ce mémoire vise à approfondir notre compréhension des stratégies d'utilisation des ressources des plus anciens arbres du Québec, les cèdres blancs du lac Duparquet. La longévité de ces arbres dans des environnements extrêmes, notamment sur des substrats rocheux arides, est un sujet d'étude d'autant plus pertinent aujourd'hui. En effet, ces recherches permettent de mieux saisir comment ces arbres résistent aux aléas météorologiques et climatiques, un enjeu crucial dans le contexte des changements globaux et de l'augmentation des températures. Comprendre les mécanismes d'utilisation des ressources de ces arbres, parmi les plus longévifs, nous offre une opportunité unique d'étudier l'acclimatation des traits fonctionnels des plantes à des conditions extrêmes.

Ce mémoire de maîtrise se compose de trois chapitres. Le premier présente une introduction générale, incluant une mise en contexte, un état des connaissances sur les arbres anciens à travers le monde, ainsi qu'une discussion sur les mécanismes de mortalité et de longévité des arbres. Il introduit également la dendroécologie et se termine par l'énoncé des objectifs et des hypothèses de l'étude. Le deuxième chapitre est un article scientifique rédigé en anglais, intitulé «*Resource Utilization Strategies and Longevity of Thuja occidentalis Across Contrasting Substrates: Insights from Functional Traits*». La conceptualisation du projet de recherche a été entièrement conçue par mon équipe de direction, tout comme l'obtention des financements via Mitacs, le CREAT et GreenFirst. Les mesures sur le terrain ont été réalisées avec l'aide de stagiaires, tandis que j'ai mené l'ensemble du travail en laboratoire. L'analyse des données a été effectuée en collaboration avec Marc-André Lemay et Fabio Gennaretti. Enfin, le troisième chapitre constitue une conclusion générale, où sont abordées les limites de l'étude ainsi que ses implications et perspectives pour de futures recherches.

## TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS .....	II
AVANT-PROPOS .....	III
TABLE DES MATIÈRES .....	IV
LISTE DES FIGURES .....	VI
LISTE DES TABLEAUX .....	VII
RÉSUMÉ .....	VIII
ABSTRACT.....	IX
INTRODUCTION .....	10
1. ÉTAT DES CONNAISSANCES.....	12
1.1 Les vieux arbres dans le monde .....	12
1.1.1 Localisation des plus vieux arbres .....	12
1.1.2 Les vieux arbres, rôles et importance .....	12
1.1.3 Les cèdres blancs, écologie.....	13
1.1.4 Les cèdres du lac Duparquet .....	13
1.2 Fonctionnement, longévité et mortalité des arbres .....	14
1.2.1 Aspects génétiques.....	14
1.2.2 Fonctionnement hydrique et carboné .....	14
1.2.3 Mécanismes de mortalité des arbres .....	15
1.2.4 Stratégies hydriques .....	15
1.3 Compréhension du fonctionnement des arbres avec la dendroanatomie. ....	16
1.3.1 Dendroanatomie (ou anatomie quantitative du bois) .....	16
1.3.2 Traits anatomiques et fonctionnels dérivés de la dendroanatomie.....	17
1.3.3 Dendroanatomie pour étudier la plasticité phénotypique et les mécanismes d'acclimatation .....	18
2. OBJECTIFS ET HYPOTHÈSES .....	19
3. RESOURCE UTILIZATION STRATEGIES AND LONGEVITY OF THUJA OCCIDENTALIS ACROSS CONTRASTING SUBSTRATES: INSIGHTS FROM MORPHOLOGICAL AND PHYSIOLOGICAL TRAITS .....	20
3.1 Abstract.....	21
3.2 Introduction .....	21

3.3	Materials and methods .....	23
3.3.1	Study species .....	23
3.3.2	Study site .....	24
3.3.3	Dendrochronology .....	25
3.3.4	Wood Anatomy .....	26
3.3.5	Sapwood width .....	29
3.3.6	Midday stem water potential .....	29
3.3.7	Foliage density.....	29
3.3.8	Statistical analysis .....	30
3.4	Results.....	31
3.4.1	Linking tree age, tree height and type of growing substrate .....	31
3.4.2	Type of substrate and physiological stress.....	32
3.4.3	Hydraulic acclimation.....	32
3.4.4	Reduction of foliage density on rock.....	34
3.4.5	Slower increase of hydraulic carbon use efficiency on rock .....	34
3.4.6	Reduction of radial growth on rock .....	35
3.5	Discussion .....	37
3.5.1	Impact of local site conditions on key traits enhancing tree longevity .	37
3.5.2	The evolution of resistance traits during ontogenesis.....	39
3.6	Limitations and implications of the study .....	40
3.7	Conclusion .....	41
3.8	Fundings .....	41
3.9	Acknowledgements.....	42
3.10	Competing interests.....	42
3.11	Author contributions.....	42
3.12	Data availability.....	42
3.13	Supplementary figures and tables .....	42
	CONCLUSION .....	45
	BIBLIOGRAPHIE.....	49

## LISTE DES FIGURES

Figure 1: View of a white cedar ( <i>Thuja occidentalis</i> ) core section used for dendrochronology.....	26
Figure 2: Close-up of white cedar ( <i>Thuja occidentalis</i> ) tracheids, seen through a scanner (X20 magnification).....	27
Figure 3: Relation between (a) growing substrate and tree age, (b) substrate and tree height, and (c) substrate and age.....	31
Figure 4: Relation between stem water potential and substrate type.....	32
Figure 5: Relation between (a) Theoretical Hydraulic conductivity (Kh) and age and (b) Lumen diameter of early wood and age on the two growing substrates: gravel and rock. The points represent the sampled trees, and the linear regressions are indicated by the corresponding-colored lines.....	33
Figure 6: Sapwood width in relation to age on the two growing substrates: gravel and rock. The points represent the sampled trees, and the linear regressions are indicated by the corresponding-colored lines.....	34
Figure 7: (a) Relation between foliage density and growing substrate. (b) Relation between the hydraulic carbon use efficiency and age on the two growing substrates: gravel and rock. The points represent the sampled trees, and the linear regressions are indicated by the corresponding-colored lines. (c) Pictures of white cedars, on the left growing on gravel and on the right, on rock.....	35
Figure 8: Relation between ringwidth and age on the two growing substrates: gravel and rock. The points represent the sampled trees, and the linear regressions are indicated by the corresponding-colored lines .....	36

**LISTE DES TABLEAUX**

Table 1: Characteristics of the old cedars ( <i>Thuja occidentalis</i> L.) sampled at Lake Duparquet by growing substrate. ....	25
Table 2: List of all traits used in this study, including QWA traits and other functional traits.....	28
Table 3: Supplementary data - Models and statistical results .....	42

## RÉSUMÉ

Les environnements arides posent des défis uniques à la croissance des arbres en raison de leurs conditions extrêmes. Ces contraintes environnementales semblent jouer un rôle déterminant dans la longévité des arbres. Notre étude a exploré l'impact des traits anatomiques et des facteurs environnementaux sur la longévité du *Thuja occidentalis* L., en mettant l'accent sur les substrats xériques. Conformément à de nombreuses recherches, nous avons constaté que les arbres dans ces milieux adoptent des stratégies de croissance conservatrices, privilégiant des traits tels qu'une réduction de la conductivité hydraulique du xylème. Ces adaptations, bien qu'associées à une croissance plus lente, favorisent une longévité accrue. Nos résultats révèlent que, dès leurs premières années, les arbres soumis à des conditions sèches développent des traits de survie caractéristiques. Cela suggère une interaction complexe entre l'âge et les propriétés du substrat, qui façonne l'établissement d'adaptations clés pour la survie à long terme des arbres.

Cette recherche met également en lumière l'évolution de ces acclimations avec l'âge. Peu d'études ont examiné les changements ontogéniques liés à différents types de substrat de croissance, et la nôtre est l'une des premières à établir ce lien. Nous avons observé que les arbres en milieu xérique développent des caractéristiques de résistance de manière plus marquée au fur et à mesure de leur croissance. Ces résultats soulignent l'importance de considérer à la fois l'environnement et l'âge des arbres pour comprendre leurs réponses aux stress, en particulier face aux changements climatiques. En conclusion, notre étude révèle que bien que les arbres anciens, comme le cèdre blanc, montrent une résilience considérable aux conditions de sécheresse, leur régulation physiologique pourrait les rendre vulnérables à la carence en carbone si les sécheresses deviennent plus prolongées, ce qui constitue une préoccupation majeure dans le contexte des changements climatiques. En effet, nous pourrions perdre ces arbres patriarches qui ont survécu à travers plusieurs siècles.

**Mots-clés :** Longévité des arbres, environnement aride, traits anatomiques, acclimatation, ontogénèse, cèdre blanc, changements climatiques.



## ABSTRACT

Arid environments present unique challenges for tree growth due to their extreme conditions. These environmental constraints appear to play a crucial role in tree longevity. Our study investigated the impact of anatomical traits and environmental factors on the longevity of *Thuja occidentalis* L., with a particular focus on xeric substrates. Consistent with numerous studies, we found that trees in these settings adopt conservative growth strategies, emphasizing traits such as a reduction in the hydraulic conductivity of the xylem. While these adaptations are associated with slower growth, they contribute significantly to increased longevity. Our results reveal that, even from an early age, trees in dry conditions exhibit characteristic survival traits. This suggests a complex interaction between age and substrate properties, shaping the development of key adaptations essential for long-term tree survival.

This research also highlights the evolution of these adaptations with age. Few studies have examined ontogenetic changes related to different substrate types, and ours is one of the first to establish this link. We observed that trees in xeric environments develop resistance characteristics more pronouncedly as they grow. These findings underscore the importance of considering both the environment and the age of trees to understand their responses to stress, particularly in the context of climate change, which may impact their adaptability. In conclusion, our study reveals that while old trees, such as white cedar, demonstrate considerable resilience to drought conditions, their physiological regulation could render them vulnerable to carbon starvation if droughts become more prolonged, which poses a significant concern in the context of climate change.

Keywords: Tree longevity, arid environment, anatomical traits, acclimation, ontogeny, white cedar, climate change.

## INTRODUCTION

Au cours des dernières années, une augmentation significative de la mortalité des arbres a été observée à l'échelle mondiale (Allen *et al.*, 2010, 2015). Cette tendance est principalement attribuée à l'intensification des sécheresses causées par les changements climatiques. Par conséquent, les processus menant à la mortalité des arbres en période de sécheresse ont suscité un intérêt croissant au sein de la communauté scientifique (Adams *et al.*, 2017 ; McDowell, 2011 ; Sala *et al.*, 2012 ; Sevanto, 2014). Deux mécanismes de mortalité principaux, non exclusifs, ont été identifiés et largement étudiés : la carence en carbone et la défaillance hydraulique (Adams *et al.*, 2017 ; Gentine *et al.*, 2016). Pourtant, c'est dans des environnements particulièrement arides, où la croissance est limitée, que l'on retrouve certains des arbres les plus longévifs (Liu *et al.*, 2022 ; Piovesan et Biondi, 2021).

Les arbres les plus longévifs sont des conifères, plus particulièrement de la famille des *Pinaceae* et des *Cupressaceae* avec comme plus vieux représentant certifié Mathusalem, un pin bristlecone (*Pinus longaeva*) d'au moins 4900 ans (Piovesan et Biondi, 2021 ; Salzer et Baisan, 2013). Ces arbres ont développé des traits de résistance à la sécheresse grâce à leur génétique et à leur environnement de croissance particulier (Piovesan et Biondi, 2021). Ces traits fonctionnels et anatomiques sont encore mal connus mais très activement étudiés, car importants pour notre compréhension de la mortalité des arbres lors de sécheresses (Martin-Benito *et al.*, 2017 ; Pasques et Munné-Bosch, 2023 ; Song *et al.*, 2022).

Ce projet de maîtrise a exploré les liens entre l'environnement, le fonctionnement et la longévité des arbres. Nous avons étudié la plasticité phénotypique et fonctionnelle d'une population exceptionnelle de vieux cèdres blancs (*Thuja occidentalis* L.) âgés de plusieurs siècles dans la région de l'Abitibi, au Québec (Archambault, 1989). Cette plasticité découle des mécanismes d'acclimatation des arbres à leur environnement (Fonti *et al.*, 2010 ; McDowell *et al.*, 2008 ; Pasques et Munné-Bosch, 2023) et peut évoluer au cours de leur ontogenèse (Arco Molina *et al.*, 2019 ; Meinzer *et al.*, 2011 ; Thomas, 2002 ; Zweifel *et al.*, 2006). L'objectif était de répondre à une question d'une grande importance écologique : les arbres à longévité exceptionnelle ont-ils

développé des traits fonctionnels favorisant la résistance hydraulique, traits qui auraient été renforcés en réponse à un environnement de vie particulièrement localisé et spécifique ?

La conservation de ces arbres est cruciale non seulement pour leur valeur historique, sociale et esthétique, mais aussi pour leur importance scientifique et écologique (Bergeron et Fenton, 2012 ; Cannon *et al.*, 2022 ; Frelich et Reich, 2003 ; Wesely *et al.*, 2018). Ces cèdres ont survécu à des événements majeurs ayant transformé la région de l'Abitibi, tels que les incendies des derniers siècles (Bergeron *et al.*, 2004 ; Bergeron et Fenton, 2012 ; Boucher *et al.*, 2017 ; Johnson, 1992), la colonisation du territoire (Danneyrolles *et al.*, 2019, 2021) et le développement minier au début du XXe siècle (Kingsbury et Wilkinson, 2023). Ils constituent des témoins irremplaçables du passé et offrent une opportunité unique de retracer les conditions climatiques des derniers siècles (Archambault, 1989 ; Cropper, 1982 ; Paul *et al.*, 2014). Dans notre étude, ils nous permettent également d'approfondir notre compréhension des mécanismes d'acclimatation contribuant à leur longévité exceptionnelle.

## 1. ÉTAT DES CONNAISSANCES

### 1.1 *Les vieux arbres dans le monde*

#### 1.1.1 Localisation des plus vieux arbres

Les plus vieux arbres du monde se trouvent généralement dans des environnements extrêmes et isolés, où la combinaison de conditions climatiques, topographiques et édaphiques freine leur croissance rapide tout en les protégeant des perturbations humaines (Liu *et al.*, 2022 ; Piovesan et Biondi, 2021). Par exemple, les célèbres pins Bristlecone (*Pinus longaeva*) des Montagnes Blanches en Californie, dont Mathusalem, considéré comme l'un des plus anciens arbres jamais découverts, poussent en haute altitude sur des substrats arides (Beasley et Klemmedson, 1973 ; Ferguson, 1979). De même, les Fitzroyas (*Fitzroya cupressoides*) du Chili, tels que l'Alerce Milenario, se développent en bordure de ravins sur des substrats pauvres (Lara et Villalba, 1993 ; Liu *et al.*, 2022). Ces arbres, dont l'âge dépasse souvent 4 500 ans, se trouvent aux limites de leur aire de répartition, dans des environnements arides ou difficiles d'accès, comme des pentes abruptes et des substrats rocheux (Liu *et al.*, 2022). Ces conditions limitent la fertilité des sols et la disponibilité en eau, tout en réduisant la concurrence interspécifique et l'impact des perturbations humaines, favorisant ainsi leur longévité exceptionnelle (Liu *et al.*, 2022 ; Piovesan et Biondi, 2021 ; Rötheli *et al.*, 2012 ; Schulman, 1954).

#### 1.1.2 Les vieux arbres, rôles et importance

Les vieux arbres constituent de véritables archives vivantes du climat passé, jouant un rôle central dans les écosystèmes, tout en revêtant une importance sociale et culturelle considérable (Blicharska et Mikusiński, 2014 ; Cannon *et al.*, 2022 ; Salzer et Baisan, 2013). Leur longévité permet de collecter des données précieuses sur les variations climatiques à travers les âges. En analysant les cernes de croissance de ces arbres centenaires, de nombreuses reconstructions climatiques ont été réalisées, fournissant des informations essentielles sur l'évolution du climat terrestre et les changements climatiques dus aux émissions d'origine anthropique (Archambault, 1989 ; Archambault et Bergeron, 1992 ; Cropper, 1982 ; Filion et Payette, 2013 ; Kelly et Ellsaesser, 1981 ; Martinelli, 2004). Ces arbres servent également de réservoirs

génétiques uniques, favorisant la diversité et la résilience des écosystèmes forestiers face aux perturbations, telles que les maladies, les incendies ou encore les conditions climatiques extrêmes (Bergeron et Fenton, 2012 ; Hanlon *et al.*, 2019). Par ailleurs, au-delà de leur rôle écologique, ces vieux arbres sont souvent intégrés aux traditions et croyances locales, où ils sont vénérés comme des symboles de sagesse et de continuité (Blicharska et Mikusiński, 2014). Leur valeur patrimoniale fait d'eux des témoins silencieux des sociétés humaines qui les ont protégés et respectés au fil des générations.

#### 1.1.3 Les cèdres blancs, écologie

Le cèdre blanc est une espèce clé des vieilles forêts boréales mixtes qui domine les stades avancés de la succession écologique (Bergeron et Fenton, 2012). Ce conifère de la famille des *Cupressaceae* est très longévif, pouvant vivre plusieurs centaines d'années (Johnston, 1990). Il doit sa résilience à des caractéristiques telles qu'une croissance lente et modulaire, une forte tolérance à l'ombre, et une résistance naturelle à la décomposition grâce à ses composés secondaires comme la thujaplicine (Johnston, 1990 ; Larson *et al.*, 1993 ; Matthes-Sears *et al.*, 2002 ; Matthes-Sears et Larson, 1991 ; Piovesan et Biondi, 2021). Son bois persistant et son adaptabilité aux sols calcaires lui permettent de dominer des milieux pauvres en nutriments, contribuant à la stabilité écologique des habitats et au stockage à long terme du carbone.

#### 1.1.4 Les cèdres du lac Duparquet

On retrouve une population de vieux cèdres en Abitibi-Témiscamingue sur les îles du lac Duparquet (Archambault, 1989). Ces arbres sont les plus vieux du Québec et sont protégés au sein de la réserve écologique des vieux arbres, un statut qui préserve leur valeur exceptionnelle (Archambault, 1989 ; Blanchet, 1991). Des études récentes, comme celle de Giguère et Croteau (2019), ont révélé que malgré une augmentation notable de la capture de carbone par rapport aux dépenses d'eau, ces vieux cèdres ne montrent pas de croissance accrue. Ce phénomène suggère que ces arbres canalisent leurs ressources vers le maintien des fonctions vitales, notamment de leur système hydraulique, au lieu d'investir dans une croissance supplémentaire. Ces

résultats mettent en évidence l'importance de comprendre les mécanismes d'acclimatation qui se développent au cours de leur ontogénèse, en particulier leur fonctionnement hydraulique, crucial pour leur longévité dans des environnements contraignants.

## 1.2 *Fonctionnement, longévité et mortalité des arbres*

### 1.2.1 Aspects génétiques

Les arbres les plus longévifs, tels que les conifères des familles des *Cupressaceae* et *Pinaceae* ont développés des stratégies génétiques et fonctionnelles spécifiques leur permettant de vivre longtemps (Piovesan et Biondi, 2021). Contrairement aux feuillus qui ont plusieurs types de cellules pour le transport de la sève brute, les conifères n'utilisent que des trachéides, un type de cellule à parois épaisses mieux adapté aux conditions de sécheresse (Becker *et al.*, 1999). Parmi les traits les plus remarquables de ces conifères longévifs, on note la production de composés secondaires, tels que les résines et les huiles essentielles, qui jouent un rôle protecteur crucial contre les insectes, les pathogènes et la décomposition, augmentant ainsi leur résistance face aux stress environnementaux (Franceschi *et al.*, 2005). De plus, leur croissance modulaire permet de sectorialiser les parties vieillissantes ou endommagées tout en maintenant une fonction physiologique optimale sur un secteur spécifique (Schulman, 1954). Ces adaptations génétiques sont particulièrement avantageuses dans des environnements extrêmes.

### 1.2.2 Fonctionnement hydrique et carboné

Ainsi, les adaptations génétiques et biogéographiques des arbres longévifs sont étroitement liées à leur fonctionnement hydrique et carboné, qui jouent un rôle central dans leur survie à long terme (Piovesan et Biondi, 2021). Le transport de l'eau dans les arbres repose sur un système de conduits dans le xylème qui permet la montée de l'eau des racines jusqu'aux feuilles en tirant profit de la transpiration et de la cohésion-tension de l'eau (Tyree et Ewers, 1991). Cette circulation hydrique est essentielle non seulement pour maintenir la turgescence cellulaire, mais aussi pour

permettre la photosynthèse. Sur le plan carboné, les arbres assimilent le CO<sub>2</sub> atmosphérique par leurs stomates pour permettre la photosynthèse (Farquhar *et al.*, 1989). Le carbone assimilé est ensuite transformé en sucres simples utilisés à la fois pour la croissance et pour le stockage à long terme dans les tissus ligneux. Ce stockage est crucial pour la survie des arbres, notamment durant les périodes de stress hydrique (McDowell, 2011). L'équilibre entre l'absorption d'eau et l'assimilation de carbone est donc essentiel pour la survie des arbres, particulièrement dans des environnements extrêmes.

### 1.2.3 Mécanismes de mortalité des arbres

En effet, la mortalité des arbres en absence de perturbations est liée à deux mécanismes principaux : la défaillance hydraulique et la carence en carbone (Adams *et al.*, 2017 ; Gessler *et al.*, 2018 ; McDowell, 2011). Ces processus sont particulièrement exacerbés lors des périodes de sécheresse, qui représentent la cause majeure de mortalité des arbres (Allen *et al.*, 2010). La défaillance hydraulique se produit lorsque les arbres ne parviennent plus à transporter efficacement l'eau à travers leur système vasculaire en raison de cavitations dans le xylème, provoquant la rupture des colonnes d'eau et empêchant l'arbre de maintenir ses fonctions vitales (Sevanto *et al.*, 2014). Parallèlement, une carence en carbone survient lorsque l'arbre est incapable de capter suffisamment de carbone pour soutenir sa croissance et entretenir ses tissus vivants, notamment lors d'un stress prolongé. Ce déséquilibre entre la photosynthèse et la respiration peut mener à une déplétion des réserves carbonées, entraînant une défaillance métabolique progressive.

### 1.2.4 Stratégies hydriques

Face à ces menaces, les arbres ont développé deux principales stratégies d'utilisation des ressources hydriques : l'isohydrie et l'anisohydrie (Feng *et al.*, 2019 ; Hochberg *et al.*, 2018 ; Klein, 2014 ; Martínez-Vilalta et Garcia-Forner, 2017). Ces stratégies ne sont pas forcément très contrastées dans la réalité, mais elles sont intéressantes pour illustrer des mécanismes clés. Les arbres isohydriques contrôlent de manière stricte l'ouverture de leurs stomates pour limiter la perte d'eau par transpiration. En période de sécheresse, ils ferment rapidement leurs stomates pour éviter la défaillance

hydraulique. Cependant, cette fermeture prolongée empêche l'assimilation de carbone, ce qui peut à terme conduire à une carence carbonée. Les arbres anisohydriques, quant à eux, maintiennent leurs stomates ouverts plus longtemps, même en période de stress hydrique. Cela leur permet de continuer à fixer du carbone, mais augmente également le risque de cavitation dans le xylème et de défaillance hydraulique. Ces stratégies illustrent les compromis entre la régulation hydrique et la fixation de carbone, et leur efficacité dépend des conditions environnementales spécifiques. La longévité et la survie des arbres sont donc largement déterminées par leur capacité à gérer ces deux ressources vitales, l'eau et le carbone, en fonction des contraintes imposées par leur habitat.

### 1.3 Compréhension du fonctionnement des arbres avec la dendroanatomie

#### 1.3.1 Dendroanatomie (ou anatomie quantitative du bois)

Le terme dendroanatomie provient du grec *dendron* signifiant « arbre » et *anatomia* signifiant « dissection ». Cette discipline désigne l'analyse microscopique et quantitative des tissus ligneux, permettant de mieux comprendre la croissance, la résistance et les adaptations des arbres aux conditions environnementales (von Arx *et al.*, 2016). Appelée aussi anatomie quantitative du bois (*Quantitative Wood Anatomy*, QWA), celle-ci repose sur l'étude des traits anatomiques du xylème, tels que les cernes de croissance, les fibres, les vaisseaux, les trachéides et les rayons ligneux. Ces traits, une fois formés, sont majoritairement fixes et influencent des fonctions vitales telles que le transport et le stockage de l'eau, des nutriments et des sucres, tout en fournissant un soutien mécanique aux plantes. En s'appuyant sur l'organisation des cellules xylémiques au sein des cernes annuels, la dendroanatomie permet d'établir des relations structure-fonction en réponse à des conditions environnementales changeantes, comme la sécheresse ou les températures extrêmes. La dendrochronologie, qui se concentre sur l'étude des cernes de croissance pour dater des événements passés et reconstituer les conditions climatiques, complète cette approche en offrant un cadre temporel pour analyser la formation du bois et la résilience des arbres face aux changements environnementaux



(Filion et Payette, 2013). Récemment, la dendroanatomie a bénéficié d'avancées technologiques, notamment dans le domaine de l'imagerie haute résolution et de l'analyse automatisée des images, améliorant ainsi la précision et l'efficacité des analyses (von Arx *et al.*, 2016). Ces progrès permettent de traiter des ensembles de données de grande taille et de qualité, et d'explorer des questions de recherche variées, telles que les interactions climat-croissance et les réponses au stress, tout en contribuant à une meilleure compréhension des mécanismes d'adaptation des arbres dans des environnements changeants.

### 1.3.2 Traits anatomiques et fonctionnels dérivés de la dendroanatomie

Les traits anatomiques révélés par la dendroanatomie fournissent une compréhension approfondie de la relation entre la structure du bois et ses fonctions écophysologiques, en particulier face aux variations environnementales (Carrer *et al.*, 2015 ; Fonti *et al.*, 2010 ; von Arx *et al.*, 2016). Parmi ces traits, la taille, la densité, et la distribution des trachéides, cellules conductrices de la sève chez les conifères, jouent un rôle central dans la conductivité hydraulique, la résistance à la cavitation et la capacité des arbres à maintenir un flux d'eau constant sous conditions de stress hydrique (Tyree et Ewers, 1991 ; Vaganov *et al.*, 2006). L'épaisseur des parois cellulaires influence également la rigidité du bois, affectant la résistance mécanique et la capacité à supporter des contraintes externes, telles que le vent ou la neige. Ainsi, la surface du lumen des trachéides dans le bois de printemps détermine à la fois la conductivité hydraulique et la vulnérabilité à l'embolie, tandis que l'épaisseur des parois dans le bois d'été améliore la résistance mécanique et aide à soutenir la structure de l'arbre. Ces traits anatomiques, mesurés par la dendroanatomie, révèlent les compromis évolutifs que les arbres doivent réaliser entre croissance et survie, en particulier dans des environnements contraignants. Ils permettent de lier la structure microscopique du bois aux stratégies fonctionnelles des arbres, offrant des perspectives essentielles pour comprendre leur résilience face aux changements climatiques et aux perturbations écologiques.

### 1.3.3 Dendroanatomie pour étudier la plasticité phénotypique et les mécanismes d'acclimatation

Les dimensions des trachéides sont influencées par une combinaison de facteurs externes, tels que les conditions météorologiques et les effets hérités des conditions antérieures, ainsi que de facteurs intrinsèques, notamment la régulation physiologique et les contraintes allométriques (Fonti *et al.*, 2010 ; Matisons *et al.*, 2019 ; von Arx *et al.*, 2016 ; Zhang *et al.*, 2020 ; Ziaco *et al.*, 2023). La régulation physiologique, fortement influencée par la génétique, varie selon les espèces (Becker *et al.*, 1999 ; von Arx *et al.*, 2016). Certaines espèces d'arbres ont développé des mécanismes physiologiques spécifiques qui modulent la taille des trachéides en fonction de leurs besoins hydrauliques et de leur stratégie d'adaptation aux contraintes environnementales. Parallèlement, les contraintes allométriques jouent un rôle crucial : à mesure qu'un arbre grandit, la taille des trachéides s'ajuste le long du tronc pour maintenir un transport efficace de l'eau (Carrer *et al.*, 2015 ; Petit *et al.*, 2011). Par exemple, des trachéides plus larges sont observées à la base des arbres de grande hauteur afin de préserver le gradient de potentiel hydrique nécessaire au déplacement de la sève sur de longues distances. Cette régulation allométrique assure que la résistance hydraulique reste gérable, même dans les arbres de grande taille. Enfin, les variations environnementales, telles que les sécheresses, ont un impact significatif sur la xylogénèse (Fonti *et al.*, 2010 ; Micco *et al.*, 2019). Durant les périodes de stress hydrique, la phase d'élargissement des cellules est souvent réduite, entraînant la formation de trachéides plus étroites et de cernes de croissance plus fins. Ces modifications structurelles affectent non seulement la croissance annuelle, mais aussi le fonctionnement hydraulique des arbres à plus long terme, puisque l'aubier, qui est constitué de plusieurs cernes actifs dans la conduction de la sève, se trouve altéré dans son efficacité. Ainsi il est essentiel de prendre en compte tous ces aspects pour bien comprendre et évaluer la plasticité des arbres face aux conditions environnementales.

## 2. OBJECTIFS ET HYPOTHÈSES

L'objectif principal de ce mémoire est d'examiner les stratégies d'utilisation des ressources d'une population de cèdres (*Thuja occidentalis* L.) centenaires, situés au Lac Duparquet (Québec). Certains de ces arbres, âgés de plusieurs siècles, se répartissent en deux sous-populations distinctes : une constituée d'arbres poussant sur des plages de sable et gravier, et une autre composée d'arbres se développant sur des substrats rocheux. Cette configuration nous permet d'explorer si les individus poussant sur ces substrats pauvres ont développé des traits fonctionnels particuliers qui témoignent d'une stratégie d'utilisation parcimonieuse des ressources, et si ces traits s'accroissent au cours de l'ontogénèse.

(i) Nous avons examiné les différences d'utilisation des ressources entre les arbres des deux types de substrat, en portant une attention particulière aux traits hydrauliques et aux traits associés à l'utilisation du carbone. Nous émettons l'hypothèse que les arbres situés sur substrat rocheux présentent une efficacité hydraulique réduite, combinée à une gestion parcimonieuse des ressources carbonées, leur conférant une meilleure résistance aux conditions environnementales extrêmes.

(ii) Nous avons également cherché à comprendre l'évolution de ces traits au cours de l'ontogénèse. Nous anticipons que les arbres poussant sur substrat rocheux sont soumis à des contraintes environnementales plus sévères, ce qui limite leur croissance et leur efficacité hydraulique au fil du temps. En effet, bien que les contraintes allométriques régulent les modifications des traits au cours de l'ontogénèse chez tous les arbres, ceux sur substrat rocheux devraient présenter une augmentation plus limitée de la taille des cellules en raison des pressions environnementales accrues.

### **3. RESOURCE UTILIZATION STRATEGIES AND LONGEVITY OF THUJA OCCIDENTALIS ACROSS CONTRASTING SUBSTRATES: INSIGHTS FROM MORPHOLOGICAL AND PHYSIOLOGICAL TRAITS**

Manon Boche<sup>a</sup>, Marc-André Lemay<sup>a</sup>, Yves Bergeron<sup>bc</sup>, Fabio Gennaretti<sup>ad</sup>

<sup>a</sup>Groupe de Recherche en Écologie de la MRC Abitibi, Institut de Recherche sur les Forêts, Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue, Amos, Canada

<sup>b</sup>Institut de Recherche sur les Forêts, Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue, Rouyn-Noranda, Canada

<sup>c</sup>Département des sciences biologiques Faculté des Sciences, Université du Québec à Montréal, Montréal, Canada

<sup>d</sup>Department of Agricultural, Food and Environmental Sciences, Università Politecnica delle Marche, Ancona, Italy

### 3.1 Abstract

Understanding the interplay between environmental conditions and morphological and physiological traits is essential to explain tree longevity in resource-limited environments. In this study, we examined old-growth *Thuja occidentalis* trees growing on rocky and gravelly substrates to assess how substrate type and age influence hydraulic function, resource utilization, and survival strategies. Using dendroanatomical and physiological measurements, we compared key functional traits across trees of varying ages and site conditions. Our results show that trees on rocky substrates exhibit reduced hydraulic conductivity, smaller xylem tracheids, and lower foliage density, enabling them to resist drought stress and embolism but at the cost of limited growth. These conservative strategies are associated with remarkable longevity, as trees on rocky substrates can exceed 300 years, whereas those on gravel substrates do not surpass 200 years. In contrast, trees on gravel substrates demonstrate slightly greater hydraulic efficiency and growth potential, reflecting a less constrained resource environment. These findings align with the hydraulic limitation hypothesis and provide valuable insights into how substrate conditions and age-related functional acclimation shape survival strategies in long-lived trees. They highlight the importance of local site conditions in tree resilience and underscore the need for further research into ontogenetic dynamics to better predict tree responses to future environmental changes.

### 3.2 Introduction

The longevity of ancient trees, some of which have survived for several centuries or even millennia, grants them immense historical, ecological, and biological value (Cannon *et al.*, 2022). These trees are not just living relics; they are natural oddities that have witnessed and withstood the passage of time, providing invaluable insights into climatic and evolutionary history. For trees to achieve extreme longevity, several factors must align (Cannon *et al.*, 2022 ; Piovesan et Biondi, 2021). First, only certain species with specific genetic traits can survive for extended periods. Among these, conifers, particularly those belonging to the Pinaceae and Cupressaceae families, are especially well suited for long life. These species have evolved to thrive in harsh environments, such as mountainous regions, arid landscapes, and boreal zones

(Pasques et Munné-Bosch, 2023 ; Piovesan et Biondi, 2021). It is the combination of their genetic makeup and the challenging environments they grow in that allows these trees to reach such remarkable ages.

These trees have adapted and acclimated to such environments by developing a hydraulic system well suited to extreme conditions (Bhusal *et al.*, 2021 ; Cannon *et al.*, 2022 ; Pasques et Munné-Bosch, 2023 ; Piovesan et Biondi, 2021). Hydraulic function is closely tied to water uptake and carbon assimilation (Martínez-Vilalta et Garcia-Forner, 2017 ; Sperry *et al.*, 2008). The xylem in conifers is responsible for the transport of water from the roots to the canopy (Zimmermann, 2013). This tissue consists of dead, lignified cells known as tracheids, whose formation is influenced by a complex interplay of genetic factors, ontogeny, hormonal regulation, and environmental conditions (Fonti *et al.*, 2010 ; Vaganov *et al.*, 2006). Water transport in the xylem is closely linked to photosynthesis and evapotranspiration (Brodribb, 2009). During photosynthesis, which occurs when the stomata are open, water is lost through evapotranspiration. This water loss creates a negative pressure within the conduits, pulling water from the roots to the canopy. The cohesion-tension theory explains how water molecules are drawn upward through the tracheids, maintaining a continuous water column from roots to leaves, even in tall trees. The pressure within the xylem, known as water potential, governs the movement of sap and is influenced by environmental factors such as soil moisture, temperature, and air humidity (Tyree et Ewers, 1991). When the negative pressure becomes too negative and reaches a critical threshold, the water column can break due to the formation of gas bubbles, leading to embolism. Once an embolism occurs, water transport is interrupted, and if the embolism spreads, it can result in tree mortality due to hydraulic failure. To mitigate this risk, trees have developed resistance strategies, such as narrower tracheids with thicker walls or strip-bark morphology, where partial cambium loss can optimize resource allocation and reduce metabolic demands. However, there is a trade-off between safety against hydraulic failure and the efficiency of water transport, which ultimately affects growth (Sperry *et al.*, 2008). For example, reducing the size of the conduits decreases water transport efficiency.

To understand how trees acclimate during ontogenesis and identify the traits that contribute to drought resistance, it is essential to examine tree growth rings and, more specifically, their cellular structure. Dendroanatomy, the study of wood cells, enables us to discern how trees respond to environmental factors at the cellular level (Fonti *et al.*, 2010 ; von Arx *et al.*, 2016). This field is critical for elucidating tree growth patterns and their responses to local site conditions, such as substrate type and water availability, which influence longevity. Central to dendroanatomy is the investigation of plant ontogenesis, because wood cells are formed throughout the entire life of a tree. The structural characteristics of these cells, particularly the size and arrangement of tracheids in conifers, are shaped by factors like changes in tree size, water availability, temperature, and soil conditions through the tree lifespan (Carrer *et al.*, 2015 ; Fonti *et al.*, 2010 ; Matisons *et al.*, 2019 ; Piermattei *et al.*, 2020). By focusing on how wood cells develop and adapt, dendroanatomy provides a detailed understanding of the relationship between a tree's internal growth processes and external climate drivers, revealing how these processes contribute to long-lived trees' resilience.

The aim of this study was to describe the anatomical and functional traits of ancient eastern white cedars (*Thuja occidentalis* L.) at Lake Duparquet, Canada, across two different substrates to understand the factors contributing to their remarkable longevity. We hypothesize that these cedars have developed hydraulic traits enabling them to persist for centuries on rocky, nutrient-poor, and arid escarpments along the lake. We predict that the xeric environment of the rocky escarpments promotes the development of specific resistance traits increasing hydraulic safety, and that these traits become even more pronounced as the trees undergo ontogeny in these challenging conditions.

### 3.3 *Materials and methods*

#### 3.3.1 Study species

All sampled trees are eastern white cedars (*Thuja occidentalis* L.), a species belonging to the Cupressaceae family. It is common throughout the northeastern part of North

America, from the United States to Canada, thriving on various substrate types (Burns *et al.*, 2016) and is a late-successional species following fire disturbances (Bergeron, 2000). Very old specimens are found on the Niagara Escarpment (Matthes-Sears *et al.*, 2008) and on certain islands in Lake Duparquet (Archambault, 1989 ; Archambault et Bergeron, 1992), situated at the northern limit of the species range in Abitibi, Québec, Canada.

### 3.3.2 Study site

The study population is located on one of the islands of Lake Duparquet (Fig. 1). According to the nearest weather station (Rouyn-Noranda), this area has a continental boreal climate with mean annual precipitation between 800mm and 900mm, average winter (December to February) temperature of -18°C, and average summer (June to August) temperature of 17°C. The lake hosts over one hundred islands, some of which support populations of ancient white cedars (Archambault, 1989). Three of these islands are part of the “Réserve écologique des vieux arbres” (Old trees ecological Reserve) which is an ecological reserve created to protect some of the oldest trees in northeastern North America (Archambault, 1989). The study population is located outside the ecological reserve (48.461° N, 79.276° W), but contains old trees, with some growing on mesic substrate primarily composed of gravel beaches, and the oldest ones on rocky outcrops, representing xeric substrates. We sampled the first line of trees of this population adjacent to the lake shore, where the oldest trees are typically found, likely because they endure less fire disturbances and are less prone to developing rotten heartwood. All sampled trees were adults, each over two meters in height (Table 1). In total, we sampled 25 trees: 12 and 13 on thin soil resting directly on shallow till and rock respectively. For each tree, we collected several measurements, including descriptive measurements such as tree height, diameter at breast height, and age. In addition, we took dendroanatomical measurements, as well as sapwood width, midday water potential, and foliage interception of light. The diameter at breast height was measured using a measuring tape, while tree height was determined with a measuring pole.



**Table 1: Characteristics of the old cedars (*Thuja occidentalis* L.) sampled at Lake Duparquet by growing substrate.**

Substrate	Age (years)	Height (cm)	DBH (cm)
	Mean (min-max) $\pm$ SD	Mean (min-max) $\pm$ SD	Mean (min-max) $\pm$ SD
Rock (Xeric)	250 (52-466) $\pm$ 136	495(230-740) $\pm$ 180	21,0 (4,5-48) $\pm$ 13,5
Shallow till (Mesic)	119 (79-178) $\pm$ 79	557(260-1740) $\pm$ 393	18,8(6-54) $\pm$ 14,7

### 3.3.3 Dendrochronology

For each tree, two cores were taken at the tree base (30 cm height) using a 4 mm Pressler borer in the direction transverse to the slope to avoid reaction wood. The cores were glued onto boards, positioning the fiber perpendicularly. They were then sanded until 600-grit sandpaper and scanned to a resolution of 4800 DPI (Epson Perfection 4800, Seiko Epson Coporation, Suwa, Japan). We then used the CooRecorder software (Cybis Elektronik & Data AB, Saltsjöbaden, Sweden) to measure ring widths and date the cores. When necessary, Duncan's method was used to estimate the number of missing rings up to the pith and calculate tree age (Duncan, 1989). Crossdating was performed using the Past5 (SCIEM, Vienna, Austria) and COFECHA software (Holmes, 1983).



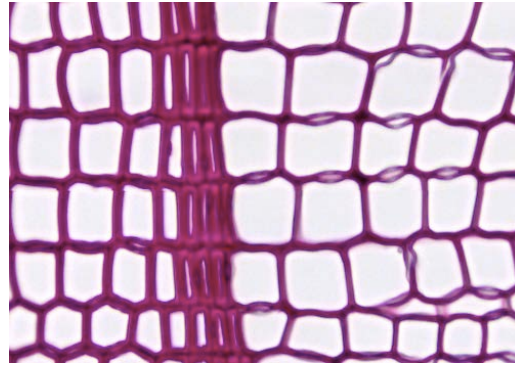
**Figure 1: View of a white cedar (*Thuja occidentalis*) core section used for dendrochronology.**

#### 3.3.4 Wood Anatomy

An additional 10-cm long wood core per tree was sampled at breast height with a 5 mm Pressler increment borer and used for wood anatomy analysis. The first three centimeters of each core next to the bark were cut using a razor blade and then boiled in water until they sank to the bottom of the beaker. The water was replaced when it turned brown to prevent the cores from being stained by secondary compounds from the wood, which are abundant in cedar trees. The sections were then sliced into 10 $\mu$ m thick transverse sections using a microtome (Leica RM2245, Germany). They were subsequently stained with safranin (0.5%), dehydrated with ethanol (50%-75%-95%), and mounted between slides and coverslips using Permount (Fisher Chemical). The 15 most recent annual rings in common were scanned using a scanner (Aperio LV1, Leica, Germany) at 20x magnification to measure anatomical traits at the oldest age of each tree.

An initial image analysis was conducted to perform the dating. For this, the rings were traced using WinCell software (Regent Instrument Inc, Québec) on the scanned microscope slides and then their dating confirmed with Past 5 using our dendrochronological reference curve. The rings from 1999 to 2005 were selected as they were common to all samples and the age of each tree at these years was

calculated. Despite the collection of the cores in 2022, it is possible that the cored portion of the trunk had already died earlier due to the modular growth, typical of the species.



**Figure 2: Close-up of white cedar (*Thuja occidentalis*) tracheids, seen through a scanner (X20 magnification).**

For all dendroanatomical measurements, we used a tangential width of approximately forty radial files, to obtain a representative average of the ring (Seo *et al.*, 2014). All cell measurements from WinCell were imported in R (R Core Team 2021). The distinction between latewood and earlywood cells was based on Mork's index (Denne, 1989). Cells falsely detected as latewood were semiautomatically filtered out by comparison with the neighbouring cells. Other false cell detections were visually filtered by plotting the cells and their dimensions. The measured anatomical parameters included traits describing the water and carbon functioning of the study trees and are listed in Table 2.

In addition to the measured tracheid lumen diameter (LD), we computed the theoretical hydraulic conductivity (Kh) and the hydraulic carbon use efficiency (HCUE). Kh estimates the water transported per unit time per pressure gradient and was used as proxy for hydraulic efficiency.

$$Kh = \frac{\pi}{64} \cdot \frac{a^3 \cdot b^3}{a^2 + b^2}$$

In the equation  $a$  is the major diameter of the ellipse and  $b$  is the minor diameter of the ellipse. This equation assumes that the viscosity of the liquid and the length of the cells are constant across different trees (Tyree et Zimmermann, 2002).

**Table 2: List of all traits used in this study, including QWA traits and other functional traits**

Parameters	Acronym	Unit	Mesured (M) Derived (D)	Portion of tree-ring used
Theoretical hydraulic conductivity	Kh	$\mu\text{m}^4 \text{Pa}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$	D	EW
Lumen Diameter	LD	$\mu\text{m}$	M	EW
Hydraulic carbon use efficiency	HCUE	$\mu\text{m}^2 \text{Pa}^{-1} \text{s}^{-1}$	D	EW
Tree Ring Width	TRW	$\mu\text{m}$	M	All Ring
Sapwood width	SpW	cm	M	-
Foliage interception of light	FD	None (ratio)	D	-
Midday stem water potential	SWP	bar	M	-

Hydraulic carbon use efficiency (HCUE) was used as proxy for the hydraulic return per carbon investment (Prendin *et al.*, 2018). HCUE was calculated for each radial file as the ratio of the accumulated theoretical conductance of all tracheids ( $K_h$ ) to the accumulated cell area of all tracheids within the radial file ( $CWA_{RF}$ ).

$$HCUE = \frac{K_h}{CWA_{RF}}$$

### 3.3.5 Sapwood width

During the sampling of tree cores, we measured the sapwood width to the nearest millimeter using a measuring tape. The sapwood was easily distinguishable due to its moist, more translucent appearance compared to the rest of the core. Since we collected two cores per tree, the average of the measurements was used.

### 3.3.6 Midday stem water potential

Water potential measurements of the stem were conducted following the protocol established by Williams *et al.* (2012) using a portable pressure chamber (Model 600, PMS Instrument Co., Oregon). For each tree, two mature terminal portions of branches at about 2 m height, oriented towards the lake, were wrapped in aluminum foil approximately 30 to 40 minutes prior to measurement. The terminal portions were subsequently excised and immediately placed in the pressure chamber for assessment. The pressure recorded corresponded to the point at which a droplet emerged from the end of the stem. All measurements were conducted at midday on a sunny summer day, 27<sup>th</sup> July 2022. The two measurements per tree were subsequently averaged.

### 3.3.7 Foliage density

We measured light attenuation by the crown of a specific tree to obtain an index related to its foliage density. The equipment used was a LAI-2200 Plant Canopy Analyzer (LICOR, Nebraska). We took four measurements in early morning of a clear-sky day per tree on the 180° of the crown facing the lake with a 45° view cap on the sensor to assess the attenuation of the photosynthetic active radiation passing through the crown. For each measurement, an initial reading was taken below the crown at ground

level as close to the trunk as possible, followed by a second reading along the same axis outside the crown. Light attenuation was measured with the following equation:

$$\text{Foliage Density} = \frac{\sum_{rep=1}^4 \sum_{ring=1}^2 \frac{PAR_{above} - PAR_{below}}{PAR_{above}}}{n_{rep} + n_{ring}}$$

where  $PAR_{above}$  is the photosynthetic active radiation outside the crown,  $PAR_{below}$  is the photosynthetic active radiation below the crown, rep is one of the four measurements, ring is one of the two rings of the sensor considered in this analysis. Indeed, we only considered the first two rings of the sensor corresponding to the most vertical angles to ensure that we captured light attenuation in a region that passes through the crown.

### 3.3.8 Statistical analysis

The statistical analyses were performed using R version 4.3.1 (R Core Team, 2023). To examine the relationships between various tree traits, ontogeny and environmental factors, we employed linear models specified as

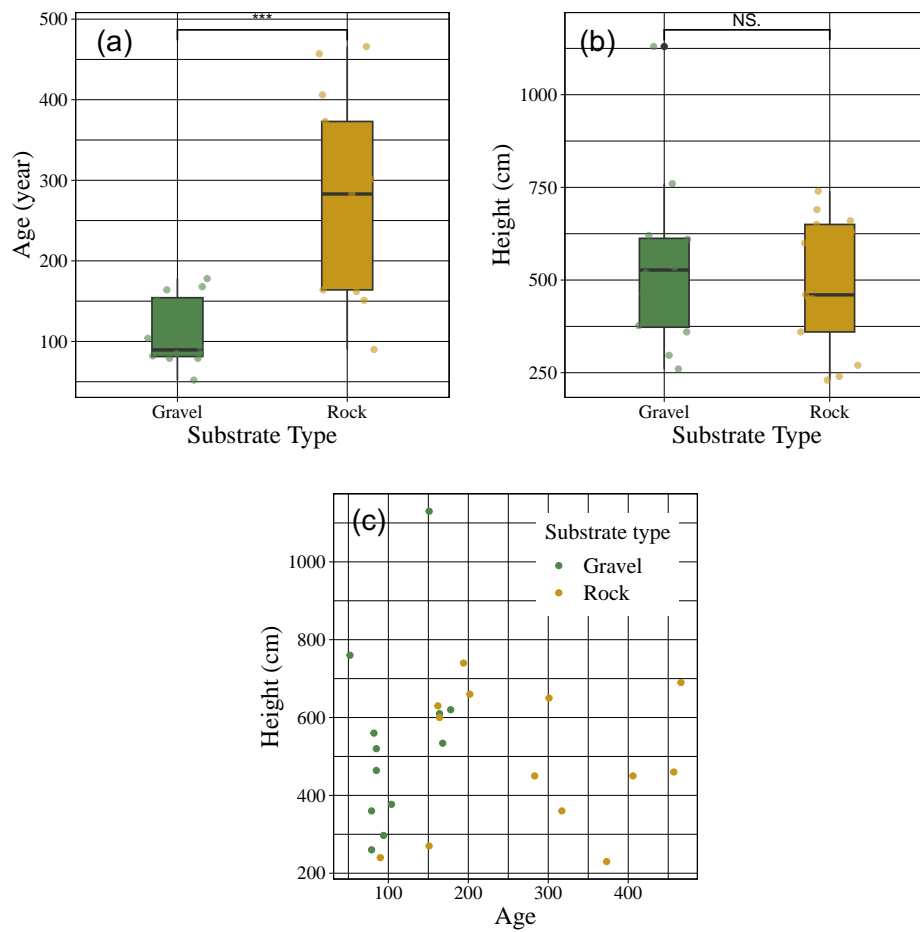
$$\text{Trait} = \beta_0 + \text{Height} + \text{Age} : \text{Substrate} + \epsilon$$

where Trait represents the tree trait being analyzed,  $\beta_0$  is the intercept, Height is tree height, Age is tree age, Substrate is the growing substrate (shallow till or rocky substrate) and  $\epsilon$  denotes the residual error, which follows a normal distribution. To determine if the slopes differ significantly, we used the General Linear Hypotheses test (glht). This method was applied to analyze theoretical hydraulic conductivity (Kh), lumen diameter (LD), sapwood width (SpW), and ring width (TRW). For additional traits, where the impact of tree age was not significant, such as tree height, stem water potential, and foliage density, Wilcoxon rank-sum tests or Student's t-tests were utilized depending on the distribution of the data to assess shifts in these traits as a function of the growing substrate (shallow till or rocky substrate). All the results of the statistical analysis are presented in the supplementary table (Table 3).

### 3.4 Results

#### 3.4.1 Linking tree age, tree height and type of growing substrate

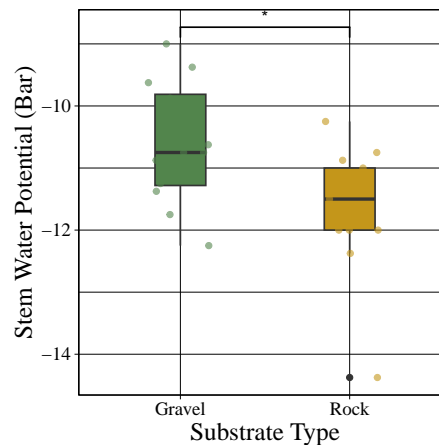
The sampled trees were significantly older on rocks than gravel ( $p < 0.001$ ) (Fig.1, Table3), but no relation was identified between tree height and age or between tree height and soil substrate.



**Figure 3: Relation between (a) growing substrate and tree age, (b) substrate and tree height, and (c) substrate and age.**

### 3.4.2 Type of substrate and physiological stress

The midday stem water potential differed significantly between trees on gravel and those on rock substrates ( $t = 2.516$ ,  $df = 22.938$ ,  $p < 0.05$ ) (Fig.2). Trees growing on gravel exhibited a higher mean midday water potential (mean =  $-10.625$  MPa) compared to those on rock (mean =  $-11.635$  MPa).



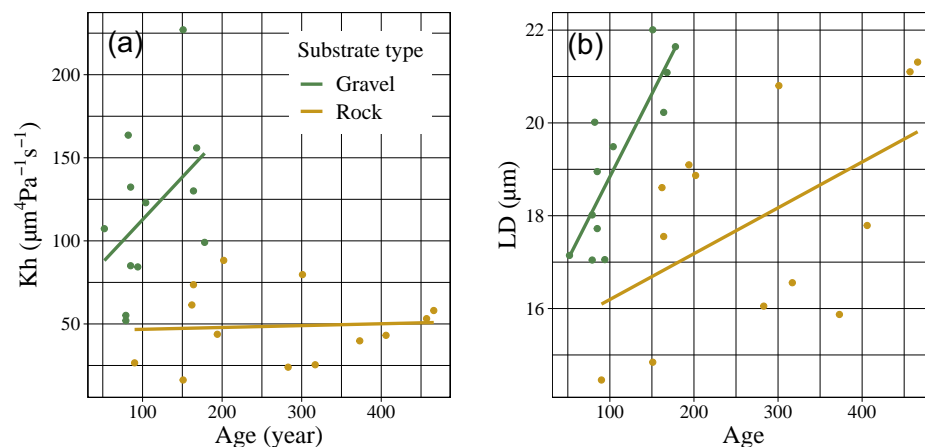
**Figure 4: Relation between stem water potential and substrate type.**

### 3.4.3 Hydraulic acclimation

**Theoretical hydraulic conductivity** Theoretical hydraulic conductivity ( $K_h$ ) increased significantly with height (Estimate =  $0.121$ ,  $p < 0.001$ ), indicating that taller trees had higher hydraulic conductivity. The interaction between tree age and substrate type also influenced  $K_h$  (Fig. 3a). A positive relationship was observed in gravel substrates (Estimate =  $0.42844$ ,  $p < 0.01$ ), suggesting that the effect of age on  $K_h$  is substrate-dependent. In contrast, no significant effect of age on  $K_h$  was found in rocky substrates (Estimate =  $-0.042$ ,  $p > 0.05$ ).

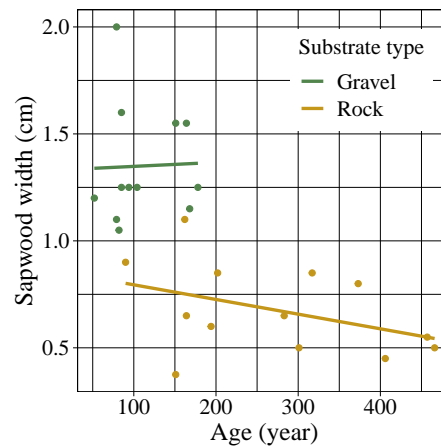


**Lumen Diameter** Lumen Diameter (LD) increased significantly with height (Estimate = 0.0055,  $p < 0.001$ ), indicating that taller trees had larger radial lumen diameters. The interaction between tree age and substrate type also affected LD (Fig. 3b), with a more positive relationship observed in gravel substrates (Estimate = 0.0288,  $p < 0.001$ ) than in rocky substrates (Estimate = 0.0083,  $p < 0.01$ ), suggesting that the effect of age on LD is more pronounced in gravel conditions.



**Figure 5: Relation between (a) Theoretical Hydraulic conductivity (Kh) and age and (b) Lumen diameter of early wood and age on the two growing substrates: gravel and rock. The points represent the sampled trees, and the linear regressions are indicated by the corresponding-colored lines.**

**Sapwood Width** Sapwood width (SpW) was different between the two types of substrate ( $t = 6.88$ ,  $df = 20.685$ ,  $p < 0.001$ ). The effect of age on SpW was marginally significant in gravel substrates (Estimate = 0.0024,  $p < 0.1$ , Table 3), suggesting a slight increase in sapwood width with age (Fig.4). In contrast, a significant negative effect was observed in rocky substrates, where SpW decreased with age (Estimate = -0.0013,  $p < 0.05$ ).



**Figure 6: Sapwood width in relation to age on the two growing substrates: gravel and rock. The points represent the sampled trees, and the linear regressions are indicated by the corresponding-colored lines.**

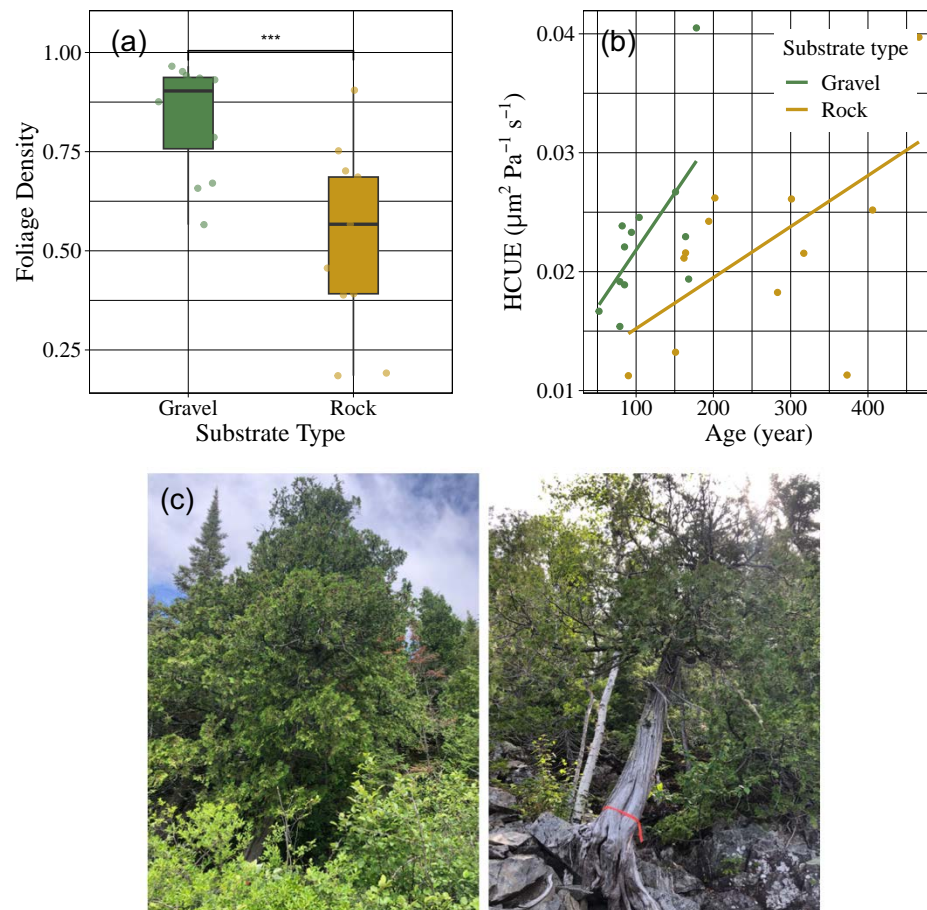
#### 3.4.4 Reduction of foliage density on rock

The Wilcoxon signed-rank test revealed a statistically significant difference in foliage density between trees growing on gravel and those growing on rock substrates ( $t = 4.2742$ ,  $df = 20.513$ ,  $p\text{-value} < 0.001$ ) (Fig.5a, Table 3). Trees on gravel exhibited a mean foliage density of 0.839, whereas trees on rock had a mean of 0.533. This indicates that foliage density is significantly higher in trees growing on gravel than those growing on rock (Fig.5c). The foliage density increases with age on gravel substrate (Estimate =  $2.242e-03$ ,  $p < 0.05$ ) but not on rocks (Estimate =  $6.582e-05$ ,  $p > 0.05$ ).

#### 3.4.5 Slower increase of hydraulic carbon use efficiency on rock

The hydraulic carbon use efficiency increased significantly with tree height (Estimate =  $1.357e-05$ ,  $p < 0.05$ ), suggesting that taller trees exhibit more efficient carbon use. Substrate type also played a key role, with trees on gravel becoming markedly more efficient with age (Estimate =  $8.437e-05$ ,  $p < 0.01$ ) compared to those on rocky

substrates (Estimate =  $3.753e-05$ ,  $p < 0.01$ ). This indicates a pronounced effect of substrate type on hydraulic carbon use efficiency, where trees on gravel demonstrate a higher efficiency than those on rock (Fig. 5b).

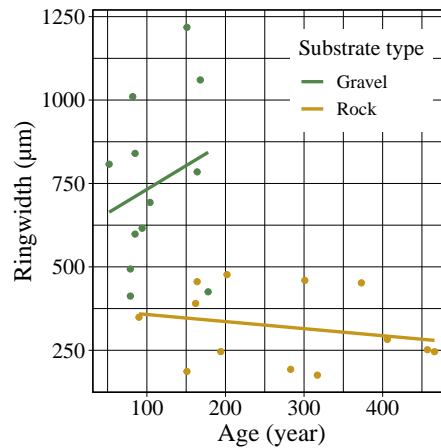


**Figure 7: (a) Relation between foliage density and growing substrate. (b) Relation between the hydraulic carbon use efficiency and age on the two growing substrates: gravel and rock. The points represent the sampled trees, and the linear regressions are indicated by the corresponding-colored lines. (c) Pictures of white cedars, on the left growing on gravel and on the right, on rock.**

#### 3.4.6 Reduction of radial growth on rock

The ringwidth increased significantly with height (Estimate = 0.5090,  $p < 0.01$ ), indicating that taller trees had wider rings. The substrate type also affected ringwidth,

with a significant reduction observed on rocky substrates compared to gravel substrates (Estimate = -402.7146,  $p < 0.001$ , Fig.6). This suggests that rings of trees on rocky substrate are considerably narrower than those on gravel soil, highlighting a significant effect of substrate type on radial growth.



**Figure 8: Relation between ringwidth and age on the two growing substrates: gravel and rock. The points represent the sampled trees, and the linear regressions are indicated by the corresponding-colored lines**

### 3.5 Discussion

Our results indicate that xeric sites on rocky substrates, where the oldest cedar trees are found, can significantly alter the trees' hydric functioning. These effects become more pronounced as the trees age and are associated with growth reductions. These mechanisms remain detectable even when accounting for changes in tree size over time and seem crucial for longevity, promoting a conservative use of available resources. We may conclude that the sampled white cedars maintain a delicate balance between growth and survival.

#### 3.5.1 Impact of local site conditions on key traits enhancing tree longevity

Our results, obtained from old-growth trees used as a case study, effectively demonstrate how acclimation to resource-poor local site conditions can enhance tree longevity in accordance with current physiological understanding. In xeric environments, trees exhibit lower water potential, indicating a constant state of hydric stress associated with these substrate types (Hacke *et al.*, 2001 ; McDowell *et al.*, 2008). Adaptations to such conditions include reduced hydraulic conductivity and narrower lumen diameters. Consequently, trees on rocky sites produce growth rings composed of fewer, smaller cells, enhancing their resistance to limited water availability (Gleason *et al.*, 2016 ; Petit *et al.*, 2011). The changes in conductive surface area, as measured by the width of the sapwood, also reflect acclimatization to low water conditions (Gartner et Meinzer, 2005). By reducing conduit size and conductive surface area on rock, these trees are able to maintain water transport even during periods of drought (Brodribb, 2009 ; Sperry *et al.*, 2008 ; Tyree et Zimmermann, 2002). Additionally, trees on rocky substrates demonstrate significantly lower foliage density. This reduction in foliage limits evapotranspiration due to a smaller leaf surface area and decreases the resource allocation needed for foliage maintenance (Niinemets, 2010 ; Sala *et al.*, 2012). Such reductions in foliage density may also be associated with the loss of living cambium, as has been observed by Archambault (Archambault, 1989). However, this limitation in both conductivity and foliage also likely results in reduced resource assimilation through photosynthesis, leading to a permanent state of low resource availability (Chhajed *et al.*, 2024 ; Deans *et al.*, 2020 ; Mencuccini *et al.*, 2019 ; Ryan *et al.*, 2006).

Trees in xeric environments adapt to nutrient-poor conditions by modifying their resource utilization strategies (McDowell, 2011 ; Meinzer *et al.*, 2011 ; Piovesan *et Biondi*, 2021). These adaptations include increased resistance to embolism and careful management of water and nutrients, which enable them to withstand both inter-annual and intra-annual variations in precipitation. This resource conservation capability plays a crucial role in the longevity of trees in xeric habitats, allowing them to thrive in challenging conditions (Issartel *et Coiffard*, 2011 ; Pasques *et Munné-Bosch*, 2023 ; Piovesan *et Biondi*, 2021). The Hydraulic Limitation Hypothesis elucidates this trade-off: as trees face difficulties in efficient water transport, they reduce their photosynthetic activity to conserve resources, which ultimately results in limited growth potential (Issartel *et Coiffard*, 2011 ; Pasques *et Munné-Bosch*, 2023 ; Rötheli *et al.*, 2012 ; Ryan *et al.*, 2006). By balancing the need for hydration with the constraints imposed by their environment, these trees effectively navigate the challenges of xeric habitats. Our results are in line with the Hydraulic Limitation Hypothesis because they reveal that trees growing in xeric environments exhibit physiological and morphological adaptations that balance water transport limitations with resource conservation.

A key factor contributing to tree longevity in xeric environments is the strong link between slow growth and increased wood density. It is well established in dendrochronology that the oldest trees are often those that exhibit the slowest growth rates, as rapid growth can lead to an early attainment of the photosynthetic efficiency threshold, limiting long-term survival potential (Black *et al.*, 2008; Bigler & Veber, 2009; Rötheli *et al.*, 2012). The production of small-diameter tracheids and a reduced growth ring width in trees growing on rocky substrates result in a higher wood density, a trait associated with greater resistance to decay, fungal pathogens, and insect attacks (Arnič *et al.*, 2022; Bouslimi *et al.*, 2022; Francesci *et al.*, 2005; Larson, 2001; Shulman, 1954). This enhanced structural integrity reduces the likelihood of mechanical failure and prolongs tree lifespan under harsh environmental conditions.

### 3.5.2 The evolution of resistance traits during ontogenesis

The observed variation in functional traits between trees growing in shallow till and rocky substrate appears to be influenced not only by substrate conditions but also by significant ontogenetic changes. As trees age, those rooted in shallow till display increases in both hydraulic conductivity and lumen diameter. In contrast, trees established in rocky soils exhibit an increase in lumen diameter without a corresponding rise in hydraulic conductivity. This suggests that lumen enlargement with age occurs independently of substrate type and is predominantly driven by trunk growth and overall tree size (Liu *et al.*, 2019a ; Olson *et al.*, 2018 ; Petit *et al.*, 2011). To ensure the upward transport of sap to the canopy, conducting vessels must expand annually to maintain effective capillarity and water potential gradients. However, in trees growing on rocky soils, theoretical hydraulic conductivity does not follow this pattern, remaining stable with age. This stability is attributed to a more modest increase in lumen diameter, combined with a reduction in the number of conducting cells and, consequently, narrower growth rings (Hacke *et al.*, 2001). Furthermore, the sapwood area tends to decrease with age in trees on xeric soils, reflecting an adaptation to drier environmental conditions (Gartner et Meinzer, 2005). Additionally, hydraulic carbon use efficiency (HCUE)—defined as the hydraulic return per carbon investment—increases with age in both substrate types, although the increase is more pronounced in trees growing on gravel as their  $K_h$  increases much faster. Trees on rocky substrates seem to suffer from resource depletion as they age, as their HCUE increases even with a stable  $K_h$ , indicating a slight decrease in cell wall area. In contrast, trees in gravel substrates may experience less hydraulic stress, enabling them to allocate resources more efficiently toward both hydraulic function and carbon utilization. This pattern is consistent with findings in another study based on carbon isotopes, which demonstrated that old-growth cedars do not show an increase in carbon assimilation despite higher atmospheric carbon concentrations resulting from anthropogenic emissions (Giguère-Croteau *et al.*, 2019). This suggests that carbon availability is not the limiting factor for these trees; instead, water availability and hydraulic constraints likely play a more critical role in limiting their growth and carbon utilization efficiency.

The development of hydraulic safety traits in older trees may be influenced by their exposure to multiple extreme climatic events over their life span, including droughts and fluctuations in temperature associated with historical periods like the Little Ice Age (Archambault et Bergeron, 1992 ; Briffa *et al.*, 1995 ; Gleason *et al.*, 2016 ; Schulman, 1954). Surviving these severe conditions may imprint distinct functional traits, differentiating older trees from younger ones and enhancing their ability to adapt to chronic hydric stress (Balducci *et al.*, 2015 ; Hereş *et al.*, 2014 ; Martin-Benito *et al.*, 2017).

### *3.6 Limitations and implications of the study*

We present a comprehensive analysis of tree traits which were measured across multiple scales within individual trees. Our approach, combining dendroanatomical data with other physiological traits, provides valuable insights into resource utilization strategies in the studied old-growth trees. This analysis confirms and enhances our understanding of key tree functional processes and offers a foundation for comparisons with other tree species or under different environmental conditions.

Understanding the interplay between environmental conditions and tree anatomy is crucial, particularly in the context of climate change. Numerous studies have shown that trees in xeric environments exhibit distinct anatomical traits, such as altered hydraulic characteristics and variations in leaf density (Hereş *et al.*, 2014 ; Hochberg *et al.*, 2018 ; McDowell, 2011 ; Mencuccini *et al.*, 2019). For instance, research has indicated that trees facing water stress develop narrower xylem vessels and sparser foliage to enhance drought resilience (Greenwood *et al.*, 2008 ; Martin-Benito *et al.*, 2017). These adaptations not only help in conserving water but also improve the trees ability to manage embolism, thereby prolonging their lifespan despite the challenges posed by their harsh surroundings (Álvarez-Yépiz *et al.*, 2014 ; Piovesan et Biondi, 2021).

Our study contributes to this body of knowledge by highlighting how the effects of age intertwine with environmental influences on tree traits. It demonstrates how environmental factors shape tree anatomy and underscores that tree age also plays a



significant role in the acclimatization process (Groover, 2017 ; Johnson et Abrams, 2009 ; Meinzer *et al.*, 2011). However, a limitation of our study lies in its approach: rather than examining temporal series within individual trees, we compared trees of different ages. While this approach allowed us to simultaneously evaluate the effects of substrate type and tree age, it does not fully capture ontogenetic changes. To thoroughly investigate how traits evolve with age, future studies should focus on analyzing temporal series from individual trees. Our findings on trait evolution with age should therefore be interpreted with this nuance in mind.

As trees age, acclimations to local conditions become more evident, suggesting complex interactions between longevity, environmental stressors, and functional traits. This insight is vital for understanding how trees might respond to future climate challenges (Allen *et al.*, 2010 ; Carrer et Urbinati, 2004 ; Matisons *et al.*, 2019). Notably, the risk of functional decline and mortality may increase as older trees reach their physiological limits under sustained stress, especially if conditions become more severe. Recognizing both environmental and age-related factors is essential for predicting the resilience of these emblematic trees.

### 3.7 Conclusion

Our study demonstrates that trees on rocky substrates exhibit adaptations such as reduced hydraulic conductivity, narrower conduits, and lower foliage density compared to those in less restrictive environments. Additionally, as trees age, they show enhanced acclimation to local conditions, reflecting a shift in resource allocation strategies. These findings highlight the critical role of environmental stress and ontogenetic changes in shaping tree longevity, providing insights into tree resilience under future climate stress and guiding conservation strategies for sustaining long-lived forests.

### 3.8 Fundings

The research was funded by a Mitacs Accelerate program (#IT27693) obtained in partnership with CREAT (*Conseil régional de l'environnement de l'Abitibi-Témiscamingue*) and Chantiers Chibougamau Ltée. The work was also supported by

the Discovery Grants program of the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (#RGPIN-2021-03553 to F.G.) and the Canadian Research Chair in dendroecology and dendroclimatology (#CRC-2021-00368 to F.G.).

### 3.9 Acknowledgements

We acknowledge the contribution of the following technicians, students and field assistants: Daniele Barbeta, Marie-Sophie Roy, Erica Andeson, Marie-Anne Michaud Valcourt, and Samuel Bouchut.

### 3.10 Competing interests

The authors declare no competing interests.

### 3.11 Author contributions

The initial concept was conceived by Fabio Gennaretti. Manon Boche collected the data, processed and produced the results with the help of Marc-André Lemay and Fabio Gennaretti. All authors supported in data interpretation and contributed to the revision of the paper.

### 3.12 Data availability

All data used are available in supporting information (Supplementary table for all the statistical data)

### 3.13 Supplementary figures and tables

**Table 3: Supplementary data - Models and statistical results**

Traits	Model	Parameters	Estimates	p
Age	Wilcox	Substrate	W =15	0.0006685
Height	t.test	Substrate	t = 0.54994	0.5883
Height	linear	Age	0.01876	0.957
Stem Water Potential	t.test	Substrate	t = 2.516	0.01932

Kh	linear	Height	0.12143	0.000184
		Age : Gravel	0.42844	0.003839
		Age : Rock	-0.04216	0.401029
	Contrast (glht)		0.47061	0.00012
LD	linear	Height	0.005515	0.000143
		Age : Gravel	0.028836	7.09e-05
		Age : Rock	0.008294	0.001045
	Contrast (glht)		0.020541	0.000144
Sapwood Width	linear	Age : Gravel	0.0023661	0.0735
		Age : Rock	-0.0012775	0.0145
	t.test	Substrate	t = 6.88	9.177e-07
	contrast		0.0036436	0.000913
HCUE	linear	height	1.357e-05	0.02508
		Age : Gravel	8.437e-05	0.00609
		Age : Rock	3.753e-05	0.00154
	contrast		4.684e-05	0.0365
Foliage Density	linear	Age : Gravel	2.242e-03	0.0355
		Age : Rock	6.582e-05	0.8650

	wilcox	Substrat	W = 137	0.0007565
RingWidth	linear	Height	0.5090	0.006278
		SubstratRock	-402.7146	5.67e-06
RingWidth	linear	Height	0.4530	0.0239
		Age :Gravel	1.8235	0.0593
		Age :Rock	-0.6039	0.0912

## CONCLUSION

Cette étude visait à explorer les interactions entre les conditions environnementales locales et les traits fonctionnels des arbres afin de mieux comprendre comment ces facteurs influencent leurs stratégies d'utilisation des ressources et leur longévité. Pour cela, nous avons étudié des cèdres blancs (*Thuja occidentalis*) matures à anciens croissant sur deux types de substrats contrastés : des sols rocheux xériques et des sols de gravier. En comparant ces arbres, nous avons cherché à identifier les mécanismes physiologiques et anatomiques qui soutiennent leur survie et leur croissance dans des environnements limités en ressources, ainsi qu'à évaluer leur rôle dans leur longévité exceptionnelle.

Nos résultats montrent que les *Thuja occidentalis* poussant sur des substrats rocheux xériques développent des traits fonctionnels distincts favorisant leur survie et leur longévité. Ces adaptations comprennent une conductivité hydraulique réduite, des diamètres de lumens plus étroits et une densité de feuillage plus faible, ce qui limite la perte d'eau et améliore la résistance à l'embolie. Ces traits reflètent une stratégie de croissance conservatrice permettant aux arbres de faire face à un stress hydrique chronique malgré une disponibilité limitée des ressources. Cette relation entre croissance lente et longévité s'inscrit dans un cadre plus général où les arbres investissent dans des structures plus résistantes, notamment un bois plus dense, réduisant ainsi leur vulnérabilité aux perturbations extérieures comme les pathogènes, les insectes ou la décomposition (Aguadé *et al.*, 2015, 2015 ; Bouslimi *et al.*, 2022 ; Liu *et al.*, 2019b). En ce sens, notre étude met en évidence un lien fondamental entre la dynamique de croissance et la persistance à long terme des arbres dans des environnements contraints (Bigler et Veblen, 2009 ; Issartel et Coiffard, 2011 ; Piovesan et Biondi, 2021).

Avec l'âge, ces mécanismes adaptatifs deviennent de plus en plus marqués, traduisant l'influence conjointe des pressions environnementales et des changements ontogénétiques. Alors que les arbres sur substrats rocheux maintiennent une conductivité hydraulique stable avec l'âge, ceux sur substrats de graviers montrent

une amélioration plus marquée de l'efficacité hydraulique, suggérant des stratégies d'allocation des ressources différentes selon le type de substrat. Par ailleurs, les compromis observés entre croissance et survie s'inscrivent dans l'hypothèse de limitation hydraulique, illustrant comment les arbres équilibrent une capacité photosynthétique limitée avec une conservation des ressources pour assurer leur longévité (Chhajed *et al.*, 2024 ; Liu *et al.*, 2019a ; Ryan *et al.*, 2006). Cette étude contribue ainsi à mieux comprendre les facteurs favorisant la longévité des arbres en soulignant l'importance des traits fonctionnels associés à une croissance ralentie et à une allocation prudente des ressources.

**Limites de notre étude et perspectives** **Nombres de cernes étudiés** Nous avons focalisé notre analyse sur les traits des dernières années de chaque arbre, plutôt que de suivre l'ontogénèse complète de chaque individu. Ce choix méthodologique visait à comparer des arbres d'âges différents sur des types de substrats contrastés, afin de mettre en évidence les effets des conditions locales sur des stades de vie avancés. Cependant, cette approche ne permet pas d'explorer pleinement les trajectoires ontogénétiques individuelles, ce qui pourrait introduire une nuance dans l'interprétation des résultats. Une étude plus détaillée des changements progressifs des traits fonctionnels au cours de la vie d'un même arbre pourrait enrichir notre compréhension des adaptations à long terme.

**Nombre d'espèces et condition locale** Notre échantillonnage était limité à une seule espèce et à des conditions environnementales spécifiques, ce qui restreint la généralisation de nos résultats. Les arbres étudiés étaient des cèdres blancs (*Thuja occidentalis*), une espèce particulièrement longévive dans le nord-est de l'Amérique du Nord, mais ce trait n'est pas nécessairement observé dans d'autres régions du monde. De plus, ces arbres étaient situés sur des îles, un contexte local particulier qui peut influencer leur croissance et leur longévité, limitant ainsi l'applicabilité de nos conclusions à une échelle plus large.

**Implications** L'étude des cèdres blancs longévifs du lac Duparquet nous a permis d'approfondir notre compréhension des mécanismes d'acclimatation des arbres

soumis à des conditions environnementales extrêmes. Ces individus, ayant traversé de nombreux aléas climatiques au cours des siècles, constituent une source précieuse d'informations sur la gestion des ressources et les limites physiologiques des arbres en milieux contraignants. Leur capacité à optimiser l'utilisation de l'eau et des nutriments, à moduler leur fonctionnement hydraulique en réponse aux sécheresses et à maintenir leur croissance malgré des conditions difficiles illustre des stratégies d'adaptation essentielles à la résilience des écosystèmes forestiers. L'étude de ces mécanismes nous apporte des connaissances fondamentales sur la plasticité physiologique des arbres et leurs capacités de survie à long terme. En comprenant comment ces arbres ont pu persister face aux contraintes hydriques et aux variations climatiques passées, nous affinons notre capacité à prédire leurs réponses futures aux changements globaux.

Ces connaissances ont des implications directes pour la gestion forestière et la conservation des forêts anciennes. La protection des arbres centenaires, véritables réservoirs de biodiversité et puits de carbone, est essentielle pour préserver la stabilité écologique et climatique des forêts (Bauhus *et al.*, 2009 ; Cannon *et al.*, 2022 ; Jørgensen *et al.*, 2022 ; Lindenmayer et Laurance, 2017 ; Luysaert *et al.*, 2008 ; Martin *et al.*, 2020b ; Wesely *et al.*, 2018). Adapter l'aménagement forestier en tenant compte des contraintes hydriques croissantes devient une priorité, notamment par la conservation des peuplements longévifs et la promotion de forêts capables de vieillir en toute résilience. La mise en place de stratégies de restauration, incluant la diversification des traits fonctionnels et le maintien de corridors écologiques, pourrait renforcer la capacité d'adaptation des forêts aux conditions climatiques futures. Par ailleurs, l'aménagement du territoire doit favoriser l'implantation de peuplements forestiers susceptibles d'atteindre un âge avancé, en limitant les perturbations anthropiques et en garantissant des conditions propices à leur développement à long terme (Bauhus *et al.*, 2009 ; Martin *et al.*, 2020a). En intégrant ces éléments dans la planification forestière, il devient possible de mieux anticiper les effets du changement climatique et de préserver durablement les écosystèmes forestiers.

Des études futures pourraient approfondir ces conclusions en explorant plusieurs axes de recherche. Premièrement, des recherches comparatives incluant plusieurs espèces longévives et divers contextes environnementaux pourraient révéler des tendances générales sur les mécanismes favorisant la longévité des arbres. Enfin, une approche intégrant la modélisation des réponses physiologiques aux changements climatiques permettrait d'anticiper les capacités d'adaptation des arbres anciens aux nouvelles conditions environnementales, offrant ainsi des outils précieux pour la gestion et la conservation des forêts en prenant en compte les changements climatiques.



## BIBLIOGRAPHIE

Adams, H. D., Zeppel, M. J. B., Anderegg, W. R. L., Hartmann, H., Landhäusser, S. M., Tissue, D. T., Huxman, T. E., Hudson, P. J., Franz, T. E., Allen, C. D., Anderegg, L. D. L., Barron-Gafford, G. A., Beerling, D. J., Breshears, D. D., Brodribb, T. J., Bugmann, H., Cobb, R. C., Collins, A. D., Dickman, L. T., ... McDowell, N. G. (2017). A multi-species synthesis of physiological mechanisms in drought-induced tree mortality. *Nature Ecology & Evolution*, 1(9), 1285-1291. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0248-x>

Aguadé, D., Poyatos, R., Gómez, M., Oliva, J. et Martínez-Vilalta, J. (2015). The role of defoliation and root rot pathogen infection in driving the mode of drought-related physiological decline in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). *Tree Physiology*, 35(3), 229-242. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpv005>

Allen, C. D., Breshears, D. D. et McDowell, N. G. (2015). On underestimation of global vulnerability to tree mortality and forest die-off from hotter drought in the Anthropocene. *Ecosphere*, 6(8), art129. <https://doi.org/10.1890/ES15-00203.1>

Allen, C. D., Macalady, A. K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., Kitzberger, T., Rigling, A., Breshears, D. D., Hogg, E. H. (Ted), Gonzalez, P., Fensham, R., Zhang, Z., Castro, J., Demidova, N., Lim, J.-H., Allard, G., Running, S. W., Semerci, A. et Cobb, N. (2010). A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management*, 259(4), 660-684. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.09.001>

Álvarez-Yépez, J. C., Cueva, A., Dovčiak, M., Teece, M. et Yépez, E. A. (2014). Ontogenetic resource-use strategies in a rare long-lived cycad along environmental gradients. *Conservation Physiology*, 2(1), cou034. <https://doi.org/10.1093/conphys/cou034>

Archambault, S. (1989). *Les cèdres blancs (Thuja occidentalis L.) à grande longévité du lac Duparquet, Abitibi: Une étude dendroclimatique et écologique*. <http://depositum.uqat.ca/id/eprint/477/>

Archambault, S. et Bergeron, Y. (1992). An 802-year tree-ring chronology from the Quebec boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 22(5), 674-682. <https://doi.org/10.1139/x92-090>

Arco Molina, J. G., Helle, G., Hadad, M. A. et Roig, F. A. (2019). Variations in the intrinsic water-use efficiency of north Patagonian forests under a present climate change scenario: tree age, site conditions and long-term environmental effects. *Tree Physiology*, 39(4), 661-678. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpy144>

Balducci, L., Deslauriers, A., Giovannelli, A., Beaulieu, M., Delzon, S., Rossi, S. et Rathgeber, C. B. K. (2015). How do drought and warming influence survival and wood traits of *Picea mariana* saplings? *Journal of Experimental Botany*, 66(1), 377-389. <https://doi.org/10.1093/jxb/eru431>

- Bauhus, J., Puettmann, K. et Messier, C. (2009). Silviculture for old-growth attributes. *Forest Ecology and Management*, 258(4), 525-537. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.01.053>
- Beasley, R. S. et Klemmedson, J. O. (1973). Recognizing Site Adversity and Drought-Sensitive Trees in Stands of Bristlecone Pine (*Pinus longaeva*). *Economic Botany*, 27(1), 141-146. <https://doi.org/10.1007/BF02862228>
- Becker, P., Tyree, M. T. et Tsuda, M. (1999). Hydraulic conductances of angiosperms versus conifers: similar transport sufficiency at the whole-plant level. *Tree Physiology*, 19(7), 445-452. <https://doi.org/10.1093/treephys/19.7.445>
- Bergeron, Y. (2000). Species and Stand Dynamics in the Mixed Woods of Quebec's Southern Boreal Forest. *Ecology*, 81(6), 1500-1516. <https://doi.org/10.2307/177302>
- Bergeron, Y. et Fenton, N. J. (2012). Boreal forests of eastern Canada revisited: old growth, nonfire disturbances, forest succession, and biodiversity. *Botany*, 90(6), 509-523. <https://doi.org/10.1139/b2012-034>
- Bergeron, Y., Gauthier, S., Flannigan, M. et Kafka, V. (2004). Fire regimes at the transition between mixedwood and coniferous boreal forest in northwestern Québec. *Ecology*, 85(7), 1916-1932. <https://doi.org/10.1890/02-0716>
- Bhusal, N., Lee, M., Lee, H., Adhikari, A., Han, A. R., Han, A. et Kim, H. S. (2021). Evaluation of morphological, physiological, and biochemical traits for assessing drought resistance in eleven tree species. *Science of The Total Environment*, 779, 146466. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.146466>
- Bigler, C. et Veblen, T. T. (2009). Increased Early Growth Rates Decrease Longevities of Conifers in Subalpine Forests. *Oikos*, 118(8), 1130-1138. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.17592.x>
- Black, B. A., Colbert, J. J., & Pederson, N. (2008). Relationships between radial growth rates and lifespan within North American tree species. *Écoscience*, 15(3), 349-357. <https://doi.org/10.2980/15-3-3149>
- Blanchet, R. Règlement sur la réserve écologique des vieux arbres - Loi sur la conservation du patrimoine naturel. [https://www.environnement.gouv.qc.ca/biodiversite/reserves/vieux\\_arbres/res\\_37.htm](https://www.environnement.gouv.qc.ca/biodiversite/reserves/vieux_arbres/res_37.htm) 1991.
- Blicharska, M. et Mikusiński, G. (2014). Incorporating social and cultural significance of large old trees in conservation policy. *Conservation Biology: The Journal of the Society for Conservation Biology*, 28(6), 1558-1567. <https://doi.org/10.1111/cobi.12341>

- Boucher, Y., Perrault-Hébert, M., Fournier, R., Drapeau, P. et Auger, I. (2017). Cumulative patterns of logging and fire (1940–2009): consequences on the structure of the eastern Canadian boreal forest. *Landscape Ecology*, 32(2), 361-375. <https://doi.org/10.1007/s10980-016-0448-9>
- Bouslimi, B., Koubaa, A. et Bergeron, Y. (2022). Regional, Site, and Tree Variations of Wood Density and Growth in *Thuja occidentalis* L. in the Quebec Forest. *Forests*, 13(12), 1984. <https://doi.org/10.3390/f13121984>
- Briffa, K. R., Jones, P. D., Schweingruber, F. H., Shiyatov, S. G. et Cook, E. R. (1995). Unusual twentieth-century summer warmth in a 1,000-year temperature record from Siberia. *Nature*, 376(6536), 156-159. <https://doi.org/10.1038/376156a0>
- Brodribb, T. (2009). Xylem hydraulic physiology: The functional backbone of terrestrial plant productivity. *Plant Science*, 177, 245-251. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2009.06.001>
- Burns, S. J., Godfrey, L. R., Faina, P., McGee, D., Hardt, B., Ranivoharimanana, L. et Randrianasy, J. (2016). Rapid human-induced landscape transformation in Madagascar at the end of the first millennium of the Common Era. *Quaternary Science Reviews*, 134, 92-99. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2016.01.007>
- Cannon, C. H., Piovesan, G. et Munné-Bosch, S. (2022). Old and ancient trees are life history lottery winners and vital evolutionary resources for long-term adaptive capacity. *Nature Plants*. <https://doi.org/10.1038/s41477-021-01088-5>
- Carrer, M. et Urbinati, C. (2004). Age-Dependent Tree-Ring Growth Responses to Climate in *Larix decidua* and *Pinus cembra*. *Ecology*, 85(3), 730-740. <https://doi.org/10.1890/02-0478>
- Carrer, M., von Arx, G., Castagneri, D. et Petit, G. (2015). Distilling allometric and environmental information from time series of conduit size: the standardization issue and its relationship to tree hydraulic architecture. *Tree Physiology*, 35(1), 27-33. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpu108>
- Chhajed, S. S., Wright, I. J. et Perez-Priego, O. (2024). Theory and tests for coordination among hydraulic and photosynthetic traits in co-occurring woody species. *New Phytologist*, n/a(n/a). <https://doi.org/10.1111/nph.19987>
- Cropper, J. P. (1982). Climate Reconstructions (1801 to 1938) Inferred from Tree-Ring Width Chronologies of the North American Arctic. *Arctic and Alpine Research*, 14(3), 223-241. <https://doi.org/10.2307/1551155>
- Dannehyrolles, V., Dupuis, S., Fortin, G., Leroyer, M., de Römer, A., Terrail, R., Vellend, M., Boucher, Y., Laflamme, J., Bergeron, Y. et Arseneault, D. (2019). Stronger influence of anthropogenic disturbance than climate change on century-scale compositional changes in northern forests. *Nature communications*, 10(1), 1265. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-09265-z>

Danneyyrolles, V., Vellend, M., Dupuis, S., Boucher, Y., Laflamme, J., Bergeron, Y., Fortin, G., Leroyer, M., de Römer, A., Terrail, R. et Arseneault, D. (2021). Scale-dependent changes in tree diversity over more than a century in eastern Canada: Landscape diversification and regional homogenization. *Journal of Ecology*, 109(1), 273-283. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13474>

Deans, R. M., Brodribb, T. J., Busch, F. A. et Farquhar, G. D. (2020). Optimization can provide the fundamental link between leaf photosynthesis, gas exchange and water relations. *Nature Plants*, 6(9), 1116-1125. <https://doi.org/10.1038/s41477-020-00760-6>

Denne, M. P. (1989). *Definition of Latewood According to Mork (1928)*. <https://doi.org/10.1163/22941932-90001112>

Duncan, R. (1989). An evaluation of errors in tree age estimates based on increment cores in Kahikatea (*Dacrydium dacrydioides*). *New Zealand Natural Sciences*, 16. <https://doi.org/10.26021/641>

Farquhar, G. D., Ehleringer, J. R. et Hubick, K. T. (1989). Carbon Isotope Discrimination and Photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 40(1), 503-537. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.40.060189.002443>

Feng, X., Ackerly, D. D., Dawson, T. E., Manzoni, S., McLaughlin, B., Skelton, R. P., Vico, G., Weitz, A. P. et Thompson, S. E. (2019). Beyond isohydricity: The role of environmental variability in determining plant drought responses. *Plant, Cell & Environment*, 42(4), 1104-1111. <https://doi.org/10.1111/pce.13486>

Ferguson, C. W. (1979). Dendrochronology of bristlecone pine, *Pinus longaeva*. *Environment International*, 2(4), 209-214. [https://doi.org/10.1016/0160-4120\(79\)90003-5](https://doi.org/10.1016/0160-4120(79)90003-5)

Filion, L. et Payette, S. (2013). *La dendroécologie: principes, méthodes et applications*. Presses de l'Université Laval. [1 online resource (1 texte électronique (xii, 758 p.) ) : ill., cartes, numérique, fichier PDF]. <http://www.deslibris.ca/ID/446004>

Fonti, P., von Arx, G., García-González, I., Eilmann, B., Sass-Klaassen, U., Gärtner, H. et Eckstein, D. (2010). Studying global change through investigation of the plastic responses of xylem anatomy in tree rings. *New Phytologist*, 185(1), 42-53. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.03030.x>

Franceschi, V. R., Krokene, P., Christiansen, E. et Krekling, T. (2005). Anatomical and chemical defenses of conifer bark against bark beetles and other pests. *New Phytologist*, 167(2), 353-376. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01436.x>

Frelich, L. et Reich, P. (2003). Perspectives on development of definitions and values related to old-growth forests. *Environmental Reviews*, 11(Supplement 1), 9-22. <https://doi.org/10.1139/a03-011>

Gartner, B. L. et Meinzer, F. C. (2005). Structure-Function Relationships in Sapwood Water Transport and Storage. Dans N. M. Holbrook et M. A. Zwieniecki (dir.), *Vascular Transport in Plants* (p. 307-331). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-012088457-5/50017-4>

Gentine, P., Guérin, M., Uriarte, M., McDowell, N. G. et Pockman, W. T. (2016). An allometry-based model of the survival strategies of hydraulic failure and carbon starvation. *Ecohydrology*, 9(3), 529-546. <https://doi.org/10.1002/eco.1654>

Gessler, A., Cailleret, M., Joseph, J., Schönbeck, L., Schaub, M., Lehmann, M., Treydte, K., Rigling, A., Timofeeva, G. et Saurer, M. (2018). Drought induced tree mortality – a tree-ring isotope based conceptual model to assess mechanisms and predispositions. *New Phytologist*, 219(2), 485-490. <https://doi.org/10.1111/nph.15154>

Giguère-Croteau, C., Boucher, É., Bergeron, Y., Girardin, M. P., Drobyshev, I., Silva, L. C. R., Hélie, J.-F. et Garneau, M. (2019). North America's oldest boreal trees are more efficient water users due to increased [CO<sub>2</sub>], but do not grow faster. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 116(7), 2749-2754. <https://doi.org/10.1073/pnas.1816686116>

Gleason, S. M., Westoby, M., Jansen, S., Choat, B., Hacke, U. G., Pratt, R. B., Bhaskar, R., Brodribb, T. J., Bucci, S. J., Cao, K.-F., Cochard, H., Delzon, S., Domec, J.-C., Fan, Z.-X., Feild, T. S., Jacobsen, A. L., Johnson, D. M., Lens, F., Maherali, H., ... Zanne, A. E. (2016). Weak tradeoff between xylem safety and xylem-specific hydraulic efficiency across the world's woody plant species. *New Phytologist*, 209(1), 123-136. <https://doi.org/10.1111/nph.13646>

Greenwood, M. S., Ward, M. H., Day, M. E., Adams, S. L. et Bond, B. J. (2008). Age-related trends in red spruce foliar plasticity in relation to declining productivity. *Tree Physiology*, 28(2), 225-232. <https://doi.org/10.1093/treephys/28.2.225>

Groover, A. (2017). Age-Related Changes in Tree Growth and Physiology. Dans Wiley, *Encyclopedia of Life Sciences* (1<sup>re</sup> éd., p. 1-7). Wiley. <https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0023924>

Hacke, U. G., Stiller, V., Sperry, J. S., Pittermann, J. et McCulloh, K. A. (2001). Cavitation Fatigue. Embolism and Refilling Cycles Can Weaken the Cavitation Resistance of Xylem. *Plant Physiology*, 125(2), 779-786. <https://doi.org/10.1104/pp.125.2.779>

Hanlon, V. C. T., Otto, S. P. et Aitken, S. N. (2019). Somatic mutations substantially increase the per-generation mutation rate in the conifer *Picea sitchensis*. *Evolution Letters*, 3(4), 348-358. <https://doi.org/10.1002/evl3.121>

Hereş, A.-M., Camarero, J. J., López, B. C. et Martínez-Vilalta, J. (2014). Declining hydraulic performances and low carbon investments in tree rings predate Scots pine drought-induced mortality. *Trees*, 28(6), 1737-1750. <https://doi.org/10.1007/s00468-014-1081-3>

Hochberg, U., Rockwell, F. E., Holbrook, N. M. et Cochard, H. (2018). Iso/Anisohydry: A Plant-Environment Interaction Rather Than a Simple Hydraulic Trait. *Trends in Plant Science*, 23(2), 112-120. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2017.11.002>

Holmes, R. (1983). Computer-Assisted Quality Control in Tree-Ring Dating and Measurement. *Tree-ring Bulletin*. <https://www.semanticscholar.org/paper/Computer-Assisted-Quality-Control-in-Tree-Ring-and-Holmes/b704f137a9f2a4c87efdf7b16da018c62561cc2f>

Issartel, J. et Coiffard, C. (2011). Extreme longevity in trees: live slow, die old? *Oecologia*, 165(1), 1-5. <https://doi.org/10.1007/s00442-010-1807-x>

Johnson, E. A. (Edward A. (1992). *Fire and vegetation dynamics: studies from the North American boreal forest*. Cambridge University Press. <http://catdir.loc.gov/catdir/toc/cam029/91036693.html>

Johnson, S. E. et Abrams, M. D. (2009). Age class, longevity and growth rate relationships: protracted growth increases in old trees in the eastern United States. *Tree Physiology*, 29(11), 1317-1328. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpp068>

Johnston, W. F. (1990). Thuja occidentalis L. Northern white-cedar. *Silvics of North America*, 1, 580-589.

Jørgensen, K., Granath, G., Strengbom, J. et Lindahl, B. D. (2022). Links between boreal forest management, soil fungal communities and below-ground carbon sequestration. *Functional Ecology*, 36(2), 392-405. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13985>

Kelly, P. M. et Ellsaesser, H. W. (1981). Climate from tree rings. *Climatic Change*, 3(2), 217-219. <https://doi.org/10.1007/BF00154440>

Kingsbury, D. et Wilkinson, A. (2023). ‘We are a mining region’: Lithium frontiers and extractivism in Abitibi-Témiscamingue, Canada. *The Extractive Industries and Society*, 15, 101330. <https://doi.org/10.1016/j.exis.2023.101330>

Klein, T. (2014). The variability of stomatal sensitivity to leaf water potential across tree species indicates a continuum between isohydric and anisohydric behaviours. *Functional Ecology*, 28(6), 1313-1320. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12289>

Lara, A. et Villalba, R. (1993). A 3620-Year Temperature Record from Fitzroya cupressoides Tree Rings in Southern South America. *Science*, 260(5111), 1104-1106. <https://doi.org/10.1126/science.260.5111.1104>

Larson, D. W., Matthes-Sears, U. et Kelly, P. E. (1993). Cambial Dieback and Partial Shoot Mortality in Cliff-Face Thuja occidentalis: Evidence for Sectorial Radial Architecture. *International Journal of Plant Sciences*, 154(4), 496-505. <https://doi.org/10.1086/297133>

- Lindenmayer, D. B. et Laurance, W. F. (2017). The ecology, distribution, conservation and management of large old trees. *Biological Reviews*, 92(3), 1434-1458. <https://doi.org/10.1111/brv.12290>
- Liu, H., Gleason, S. M., Hao, G., Hua, L., He, P., Goldstein, G. et Ye, Q. (2019a). Hydraulic traits are coordinated with maximum plant height at the global scale. *Science Advances*, 5(2), eaav1332. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aav1332>
- Liu, J., Lindenmayer, D. B., Yang, W., Ren, Y., Campbell, M. J., Wu, C., Luo, Y., Zhong, L. et Yu, M. (2019b). Diversity and density patterns of large old trees in China. *Science of The Total Environment*, 655, 255-262. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.11.147>
- Liu, J., Xia, S., Zeng, D., Liu, C., Li, Y., Yang, W., Yang, B., Zhang, J., Slik, F. et Lindenmayer, D. B. (2022). Age and spatial distribution of the world's oldest trees. *Conservation Biology*, 36(4), e13907. <https://doi.org/10.1111/cobi.13907>
- Luyssaert, S., Schulze, E.-D., Börner, A., Knohl, A., Hessenmöller, D., Law, B. E., Ciais, P. et Grace, J. (2008). Old-growth forests as global carbon sinks. *Nature*, 455(7210), 213-215. <https://doi.org/10.1038/nature07276>
- Martin, M., Boucher, Y., Fenton, N. J., Marchand, P. et Morin, H. (2020a). Forest management has reduced the structural diversity of residual boreal old-growth forest landscapes in Eastern Canada. *Forest Ecology and Management*, 458. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117765>
- Martin, M., Krause, C., Fenton, N. J. et Morin, H. (2020b). Unveiling the Diversity of Tree Growth Patterns in Boreal Old-Growth Forests Reveals the Richness of Their Dynamics. *Forests*, 11(3), 252. <https://doi.org/10.3390/f11030252>
- Martin-Benito, D., Anchukaitis, K. J., Evans, M. N., Del Río, M., Beeckman, H. et Cañellas, I. (2017). Effects of Drought on Xylem Anatomy and Water-Use Efficiency of Two Co-Occurring Pine Species. *Forests*, 8(9), 332. <https://doi.org/10.3390/f8090332>
- Martinelli, N. (2004). Climate from dendrochronology: latest developments and results. *Global and Planetary Change*, 40(1), 129-139. [https://doi.org/10.1016/S0921-8181\(03\)00103-6](https://doi.org/10.1016/S0921-8181(03)00103-6)
- Martínez-Vilalta, J. et Garcia-Forner, N. (2017). Water potential regulation, stomatal behaviour and hydraulic transport under drought: deconstructing the iso/anisohydric concept. *Plant, Cell & Environment*, 40(6), 962-976. <https://doi.org/10.1111/pce.12846>
- Matisons, R., Krišāns, O., Kārklīņa, A., Adamovičs, A., Jansons, Ā. et Gärtner, H. (2019). Plasticity and climatic sensitivity of wood anatomy contribute to performance of eastern Baltic provenances of Scots pine. *Forest Ecology and Management*, 452, 117568. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117568>

Matthes-Sears, U., Kelly, P. E. et Larson, D. W. (2008). Predicting the age of ancient *Thuja occidentalis* on cliffs. *Canadian Journal of Forest Research*, 38(12), 2923-2931. <https://doi.org/10.1139/X08-131>

Matthes-Sears, U., Kelly, P. E., Ryan, C. E. et Larson, D. W. (2002). The Formation and Possible Ecological Function of Stem Strips in *Thuja occidentalis*. *International Journal of Plant Sciences*, 163(6), 949-958. <https://doi.org/10.1086/342712>

Matthes-Sears, U. et Larson, D. W. (1991). Growth and Physiology of *Thuja occidentalis* L. from Cliffs and Swamps: Is Variation Habitat or Site Specific? *Botanical Gazette*, 152(4), 500-508. <https://doi.org/10.1086/337912>

McDowell, N. G. (2011). Mechanisms Linking Drought, Hydraulics, Carbon Metabolism, and Vegetation Mortality. *Plant Physiology*, 155(3), 1051-1059. <https://doi.org/10.1104/pp.110.170704>

McDowell, N., Pockman, W. T., Allen, C. D., Breshears, D. D., Cobb, N., Kolb, T., Plaut, J., Sperry, J., West, A., Williams, D. G. et Yezzer, E. A. (2008). Mechanisms of Plant Survival and Mortality during Drought: Why Do Some Plants Survive while Others Succumb to Drought? *The New Phytologist*, 178(4), 719-739. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02436.x>

Meinzer, F. C., Lachenbruch, B. et Dawson, T. E. (2011). *Size- and Age-Related Changes in Tree Structure and Function*. Springer Science & Business Media. <https://doi.org/10.1007/978-1-4419-1673-2>

Mencuccini, M., Rosas, T., Rowland, L., Choat, B., Cornelissen, H., Jansen, S., Kramer, K., Lapenis, A., Manzoni, S., Niinemets, Ü., Reich, P. B., Schrodte, F., Soudzilovskaia, N., Wright, I. J. et Martínez-Vilalta, J. (2019). Leaf economics and plant hydraulics drive leaf : wood area ratios. *New Phytologist*, 224(4), 1544-1556. <https://doi.org/10.1111/nph.15998>

Micco, V., Carrer, M., Rathgeber, C., Camarero, J., Voltas, J., Cherubini, P. et Battipaglia, G. (2019). From xylogenesis to tree rings: Wood traits to investigate tree response to environmental changes. *IAWA Journal*, 40, 2-29. <https://doi.org/10.1163/22941932-40190246>

Niinemets, Ü. (2010). Responses of forest trees to single and multiple environmental stresses from seedlings to mature plants: Past stress history, stress interactions, tolerance and acclimation. *Forest Ecology and Management*, 260(10), 1623-1639. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.07.054>

Olson, M., Soriano Fernandez, D., Rosell, J., Anfodillo, T., Donoghue, M., Edwards, E., León, C., Dawson, T., Camarero, J., Castorena, M., Echeverría, A., Espinosa, C., Fajardo, A., Gazol, A., Isnard, S., Lima, R., Marcati, C. et Méndez-Alonzo, R. (2018). Plant height and hydraulic vulnerability to drought and cold. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115, 201721728. <https://doi.org/10.1073/pnas.1721728115>



Pasques, O. et Munné-Bosch, S. (2023). Physiological mechanisms underlying extreme longevity in mountain pine trees. *Plant Physiology*, 191(2), 974-985. <https://doi.org/10.1093/plphys/kiac540>

Paul, V., Bergeron, Y. et Tremblay, F. (2014). Does climate control the northern range limit of eastern white cedar (*Thuja occidentalis* L.)? *Plant Ecology*, 215(2), 181-194. <https://doi.org/10.1007/s11258-013-0288-5>

Petit, G., Anfodillo, T., Carraro, V., Grani, F. et Carrer, M. (2011). Hydraulic constraints limit height growth in trees at high altitude. *The New Phytologist*, 189(1), 241-252. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03455.x>

Piermattei, A., von Arx, G., Avanzi, C., Fonti, P., Gärtner, H., Piotti, A., Urbinati, C., Vendramin, G. G., Büntgen, U. et Crivellaro, A. (2020). Functional Relationships of Wood Anatomical Traits in Norway Spruce. *Frontiers in Plant Science*, 11. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2020.00683>

Piovesan, G. et Biondi, F. (2021). On tree longevity. *New Phytologist*, 231(4), 1318-1337. <https://doi.org/10.1111/nph.17148>

Prendin, A. L., Petit, G., Fonti, P., Rixen, C., Dawes, M. A. et von Arx, G. (2018). Axial xylem architecture of *Larix decidua* exposed to CO<sub>2</sub> enrichment and soil warming at the tree line. *Functional Ecology*, 32(2), 273-287. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12986>

Rötheli, E., Heiri, C. et Bigler, C. (2012). Effects of growth rates, tree morphology and site conditions on longevity of Norway spruce in the northern Swiss Alps. *European Journal of Forest Research*, 131(4), 1117-1125. <https://doi.org/10.1007/s10342-011-0583-4>

Ryan, M. G., Phillips, N. et Bond, B. J. (2006). The hydraulic limitation hypothesis revisited. *Plant, Cell & Environment*, 29(3), 367-381. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2005.01478.x>  
Sala, A., Woodruff, D. R. et Meinzer, F. C. (2012). Carbon dynamics in trees: feast or famine? *Tree Physiology*, 32(6), 764-775. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpr143>

Salzer, M. et Baisan, C. (2013). *Dendrochronology of the « Currey Tree »*. Tree Ring research 69(1), 33-39. <https://doi.org/10.3959/1536-1098-69.1.33>

Schulman, E. (1954). Longevity under Adversity in Conifers. *Science*, 119(3091), 396-399. <https://doi.org/10.1126/science.119.3091.396>

Seo, J.-W., Smiljanić, M. et Wilmking, M. (2014). Optimizing cell-anatomical chronologies of Scots pine by stepwise increasing the number of radial tracheid rows included—Case study based on three Scandinavian sites. *Dendrochronologia*, 32(3), 205-209. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2014.02.002>

Sevanto, S. (2014). Phloem transport and drought. *Journal of Experimental Botany*, 65(7), 1751-1759. <https://doi.org/10.1093/jxb/eru078>

Sevanto, S., McDowell, N. G., Dickman, L. T., Pangle, R. et Pockman, W. T. (2014). How do trees die? A test of the hydraulic failure and carbon starvation hypotheses. *Plant, Cell & Environment*, 37(1), 153-161. <https://doi.org/10.1111/pce.12141>

Song, Y., Poorter, L., Horsting, A., Delzon, S. et Sterck, F. (2022). Pit and tracheid anatomy explain hydraulic safety but not hydraulic efficiency of 28 conifer species. *Journal of Experimental Botany*, 73(3), 1033-1048. <https://doi.org/10.1093/jxb/erab449>

Sperry, J. S., Meinzer, F. C. et McCulloh, K. A. (2008). Safety and efficiency conflicts in hydraulic architecture: scaling from tissues to trees. *Plant, Cell & Environment*, 31(5), 632-645. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2007.01765.x>

Thomas, H. (2002). Ageing in plants. *Mechanisms of Ageing and Development*, 123(7), 747-753. [https://doi.org/10.1016/S0047-6374\(01\)00420-1](https://doi.org/10.1016/S0047-6374(01)00420-1)

Tyree, M. T. et Ewers, F. W. (1991). The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytologist*, 119(3), 345-360. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1991.tb00035.x>

Tyree, M. et Zimmermann, M. (2002). *Xylem Structure and The Ascent of Sap. Xylem Structure and The Ascent of Sap*. Springer. <https://doi.org/10.1007/978-3-662-04931-0>

Vaganov, E. A., Hughes, M. K. et Shashkin, A. V. (2006). Tree-Ring Structure in Conifers as an Image of Growth Conditions. Dans *Growth Dynamics of Conifer Tree Rings* (vol. 183, p. 21-69). Springer-Verlag. [https://doi.org/10.1007/3-540-31298-6\\_2](https://doi.org/10.1007/3-540-31298-6_2)

von Arx, G., Crivellaro, A., Prendin, A. L., Čufar, K. et Carrer, M. (2016). Quantitative Wood Anatomy—Practical Guidelines. *Frontiers in Plant Science*, 7. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00781>

Wesely, N., Fraver, S., Kenefic, L. S., Weiskittel, A. R., Ruel, J.-C., Thompson, M. E. et White, A. S. (2018). Structural Attributes of Old-Growth and Partially Harvested Northern White-Cedar Stands in Northeastern North America. *Forests*, 9(7), 376. <https://doi.org/10.3390/f9070376>

Williams, L. E., Baeza, P. et Vaughn, P. (2012). Midday measurements of leaf water potential and stomatal conductance are highly correlated with daily water use of Thompson Seedless grapevines. *Irrigation Science*, 30(3), 201-212. <https://doi.org/10.1007/s00271-011-0276-2>

Zhang, H., McDowell, N. G., Adams, H. D., Wang, A., Wu, J., Jin, C., Tian, J., Zhu, K., Li, W., Zhang, Y., Yuan, F. et Guan, D. (2020). Divergences in hydraulic conductance and anatomical traits of stems and leaves in three temperate tree species coping with drought, N addition and their interactions. *Tree Physiology*, 40(2), 230-244. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpz135>

Ziaco, E., Liu, X. et Biondi, F. (2023). Dendroanatomy of xylem hydraulics in two pine species: Efficiency prevails on safety for basal area growth in drought-prone conditions. *Dendrochronologia*, 81, 126116. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2023.126116>

Zimmermann, M. H. (2013). *Xylem Structure and the Ascent of Sap*. Springer Science & Business Media. <https://doi.org/10.1007/978-3-662-04931-0>

Zweifel, R., Zimmermann, L., Zeugin, F. et Newbery, D. M. (2006). Intra-annual radial growth and water relations of trees: implications towards a growth mechanism. *Journal of Experimental Botany*, 57(6), 1445-1459. <https://doi.org/10.1093/jxb/erj137>