



BIBLIOTHÈQUE

CÉGEP DE L'ABITIBI-TÉMISCAMINGUE
UNIVERSITÉ DU QUÉBEC EN ABITIBI-TÉMISCAMINGUE

Mise en garde

La bibliothèque du Cégep de l'Abitibi-Témiscamingue et de l'Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue (UQAT) a obtenu l'autorisation de l'auteur de ce document afin de diffuser, dans un but non lucratif, une copie de son œuvre dans [Depositum](#), site d'archives numériques, gratuit et accessible à tous. L'auteur conserve néanmoins ses droits de propriété intellectuelle, dont son droit d'auteur, sur cette œuvre.

Warning

The library of the Cégep de l'Abitibi-Témiscamingue and the Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue (UQAT) obtained the permission of the author to use a copy of this document for nonprofit purposes in order to put it in the open archives [Depositum](#), which is free and accessible to all. The author retains ownership of the copyright on this document.

Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue

ACCLIMATATION THERMIQUE DE LA PHOTOSYNTÈSE ET DE LA
RESPIRATION DE DIFFÉRENTES SOURCES GÉNÉTIQUES DE L'ÉPINETTE
BLANCHE LE LONG D'UN GRADIENT CLIMATIQUE

Mémoire
présenté
comme exigence partielle
de la maîtrise en écologie et aménagement des écosystèmes forestiers

Par
Fatima Ezzahra Khouya

Février 2025

© Fatima Ezzahra Khouya, 2025

REMERCIEMENTS

Je tiens à exprimer ma gratitude à toutes les personnes qui ont contribué, de près ou de loin, à la réalisation de ce mémoire et qui ont soutenu ma réussite tout au long de mon parcours universitaire à l'UQAT. Je remercie chaleureusement mon directeur Mebarek Lamara, ainsi que mes co-directeurs Annie DesRochers et Steeve Pepin. Un merci tout particulier à mon co-directeur et très cher ami, Steeve Pepin, pour son soutien pédagogique et psychologique, notamment durant mes moments de détresse émotionnelle. Je souhaite également exprimer ma reconnaissance à son professionnel de recherche, l'unique Gilbert Éthier, qui m'a apporté une aide précieuse, notamment pendant l'été 2023. Merci, Gilbert, pour tes conseils, ton soutien et ton amitié.

Je tiens à exprimer ma profonde gratitude envers ma co-directrice, Annie DesRochers, qui m'a encadrée avec bienveillance durant l'absence de mon directeur. Ses conseils avisés et ses commentaires constructifs ont été d'une grande aide. Merci, Annie, pour le temps précieux que tu m'as consacré.

Je remercie également François Larochelle des serres de l'Université Laval, qui m'a toujours accueillie chaleureusement et m'a traitée avec tant de bienveillance chaque fois que j'avais besoin d'aide aux chambres de croissance. Un immense merci à Marie-Andrée Paré, jardinière à la Faculté de foresterie, de géographie et de géomatique, pour avoir pris soin des plants avec moi et pour son aide précieuse. Je tiens à remercier du fond du cœur Lahcen Benomar, qui a mis en scène ce projet durant sa présence à l'Université Laval.

Enfin, je remercie ma très chère amie Nesrine Tlili, qui a travaillé sans relâche sur ce projet à mes côtés. Je n'oublierai jamais nos discussions, nos essais, nos longues journées passées aux serres et aux chambres de croissance. Les efforts que nous avons fournis ensemble pour maintenir ce projet en vie sont inoubliables. Les larmes et les émotions ont gravé ce travail dans nos mémoires, et je lui en serai éternellement reconnaissante.

DÉDICACE

Je dédie ce travail à mes parents et à mon frère Souhail, dont le soutien inébranlable et les sacrifices ont rendu possible la poursuite de mes études et l'accomplissement de mon parcours académique. Aucune parole ne saurait exprimer la reconnaissance et l'amour que je leur porte.

Je dédie également ce mémoire à ma petite sœur Doha, avec l'espoir sincère qu'elle trouve en moi une source d'inspiration et qu'elle puisse aller encore plus loin dans tous les aspects de sa vie.

Je tiens à remercier chaleureusement mon oncle Abdeslam, qui m'a accueillie avec une générosité sans borne et m'a soutenue comme sa propre fille depuis mon arrivée au Canada. Sa présence a été une véritable bénédiction.

Je souhaite également dédier ce travail à mes amies, qui ont été à mes côtés tout au long de ce parcours, depuis le Maroc jusqu'au Canada. Leur soutien m'a apporté réconfort et force.

Enfin, je me dédie ce travail à moi-même, en reconnaissant ma persévérance, mon calme et mon engagement, malgré les défis constants rencontrés en cours de route.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	II
DÉDICACE	III
TABLE DES MATIÈRES	IV
LISTE DES FIGURES	VI
LISTE DES TABLEAUX	VII
RÉSUMÉ	VIII
INTRODUCTION	10
1. CHANGEMENTS CLIMATIQUES ET MÉCANISMES D'ADAPTATION	11
1.1 Impact des changements climatiques sur les essences forestières	11
1.2 La migration assistée	12
1.3 L'épinette blanche	12
1.4 Mécanismes d'adaptation aux changements climatiques	15
1.4.1 L'acclimatation thermique de la respiration	15
1.4.2 L'acclimatation thermique de la photosynthèse	16
1.4.3 Mécanismes d'acclimatation thermique de la photosynthèse	16
1.5 Variations génétiques : adaptation/plasticité	18
1.6 Objectifs et hypothèse de recherche	20
2. ASSESSING THE IMPACT OF CLIMATE GRADIENTS ON PHOTOSYNTHETIC AND RESPIRATORY ACCLIMATION IN WHITE SPRUCE	23
2.1 Abstract	23
2.2 Introduction	25
2.3 Material and methods	28
2.3.1 Plant material	28
2.3.2 Experimental conditions	31
2.3.3 Gas exchange measurements	32
2.3.4 Photosynthesis measurements	33
2.3.5 Dark respiration measurements	34
2.3.6 CO ₂ response of net photosynthesis to temperature change	34
2.3.7 Leaf area measurement	36
2.3.8 Statistical analysis	36
2.4 Results	37
2.4.1 Temperature response of photosynthesis	37
2.4.2 Temperature response of dark respiration	40
2.4.3 Temperature response of apparent V_{cmax} and J_{max}	44
2.5 Discussion	48

2.5.1	Thermal acclimation of photosynthesis.....	48
2.5.2	Thermal acclimation of dark respiration.....	50
2.5.3	<i>V_{cmax}</i> and <i>J_{max}</i> temperature responses.....	50
2.5.4	Differences between measured and predicted values of <i>V_{cmax}</i> and <i>J_{max}</i>	51
2.5.5	Implications for assisted migration and forest management.....	52
2.5.6	Future research directions.....	53
2.6	Conclusion.....	54
CONCLUSION.....		56
LISTE DE RÉFÉRENCES.....		59

LISTE DES FIGURES

Figure 1 Effet du déplacement du climat sur l'adaptation des essences forestières.....	11
Figure 2 Aire de répartition de l'épinette blanche.....	14
Figure 3 Différence entre adaptation locale et plasticité phénotypique.....	19
Figure 4 Provenance of the 10 populations used in this study. Alberta sources (AL9129, AL9398 and AL9306), Quebec sources (WEV, BAB, ROB, FAL) and Ontario sources (ON32 and ON34.....	29
Figure 5 Growing conditions in the greenhouses during the study. South, the simulation of the temperature in the southern limit of white spruce (actual temperature in the Quebec's southern limit +4 °C); Center, the simulation of the temperature in Quebec (actual temperature in Quebec's southern limit); North, the simulation of temperature in the northern limit of white spruce (actual temperature in Quebec's southern limit -3 °C).....	32
Figure 6 Optimal photosynthesis rate (A_{opt}) of the 10 genetic sources at the three different growing temperatures (A: $T_a+4^{\circ}C$; B: T_a ; and C: $T_a-3^{\circ}C$).....	38
Figure 7 Optimal photosynthesis rate (T_{opt}) of the 10 genetic sources at the three different growing temperatures (A: $T_a+4^{\circ}C$; B: T_a ; and C: $T_a-3^{\circ}C$).....	39
Figure 8 Dark respiration rate of white spruce seedlings from a northern (AL9306) and southern (ON32) population . (A= $T_a+4^{\circ}C$; B= T_a ; and C= $T_a-3^{\circ}C$).....	42
Figure 9 Quotient Q_{10} values of dark respiration in white spruce seedlings from the northern limit (AL9306, in blue) and southern limit (ON32, in red) (South = $T_a+4^{\circ}C$; Center = T_a ; and North = $T_a-3^{\circ}C$).....	43
Figure 10 Basal rate of respiration R_{d10} in white spruce seedlings from the northern limit (AL9306, in blue) and southern limit (ON32, in red) (South = $T_a+4^{\circ}C$; Center = T_a ; and North = $T_a-3^{\circ}C$).....	43
Figure 11 Apparent (solid lines) and predicted (dashed lines) maximum electron transport rate(J_{max}) of white spruce from the northern limit (AL9306, in blue) and the southern limit (ON32, in red)	46
Figure 12 Apparent (solid lines) and predicted (dashed lines) maximum carboxylation capacity of RuBisCO (V_{cmax}) of white spruce from the northern limit (AL9306, in blue) and the southern limit (ON32, in red)	47

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1 Location coordinates in terms of latitude and longitude of the 10 populations used in this study	30
Tableau 2 Summary statistics of the analysis of variance (ANOVA) of optimal temperature and optimal photosynthesis. G-T: Growing temperature; G-T x populations: interaction between growing temperature and populations	40
Tableau 3 Summary of statistics of the analysis of variance (ANOVA) of basal rate of dark respiration R_{d10} and Q_{10} Coefficient. G-T: Growing temperature; G-T x populations: interaction between growing temperature and populations	44
Tableau 4 Summary statistics of the analysis of variance (ANOVA) of the apparent maximum carboxylation capacity of RuBiCO (V_{cmax}) and the apparent maximum electron transport rate (J_{max}). G-T, Growing temperature; G-T x populations, interaction between growing	48

RÉSUMÉ

Les changements climatiques actuels et à venir posent un défi majeur pour la survie des essences forestières boréales, nécessitant l'élaboration de stratégies telles que la migration assistée pour maintenir la productivité et la résilience des écosystèmes. Il s'agit d'un déplacement intentionnel des essences forestières de leur zone de distribution actuelle vers des régions où le climat est prévu devenir plus favorable, dans le but de limiter les risques de baisse de productivité et de préserver la résilience des écosystèmes face au changement climatique.

L'objectif de cette étude était d'évaluer les réponses de photosynthèse et de respiration de l'épinette blanche (*Picea glauca* [Moench] Voss) vis-à-vis les conditions climatiques de son aire de répartition au Québec. Dix sources génétiques représentant une partie importante de l'aire de répartition de l'épinette blanche au Canada ont été sélectionnées. Les semis ont été exposés pendant l'ensemble de la saison de croissance à des conditions de température moyenne actuelle (basée sur les normales climatiques établies au cours des 30 dernières années) de la saison de croissance dans le sud du Québec (T_a), et aux conditions extrêmes observées dans les marges de distribution, soit les traitements extrêmes Sud ($T_a+4^\circ\text{C}$) et Nord ($T_a-3^\circ\text{C}$) de l'espèce. L'étude visait plus spécifiquement à comparer les réponses photosynthétique et respiratoire aux traitements thermiques appliqués, et à investiguer l'adaptation locale et la plasticité phénotypique en fonction de l'origine des semences.

Les résultats ont révélé que la réponse de la température optimale de photosynthèse aux conditions de croissance variait selon l'origine des semis initialement choisis pour l'étude c'est-à-dire les populations. Cependant, la température optimale de photosynthèse se situait dans une plage relativement étroite de $23 \pm 2^\circ\text{C}$ pour l'ensemble des traitements, suggérant une contrainte physiologique fondamentale chez l'espèce. Les taux de respiration ont montré une différenciation marquée entre les sources génétiques, avec des taux significativement plus élevés chez les populations du Nord comparativement à celles du Sud dans la plupart des conditions de croissance. Cette tendance s'est toutefois inversée aux températures les plus élevées, où la source du Sud a présenté des taux légèrement supérieurs.

L'étude a également mis en évidence une variation significative des réponses thermiques entre les populations du Nord et du Sud. La population du Nord a présenté des valeurs plus élevées du taux maximal de carboxylation (V_{cmax}) et de la vitesse maximale de transport d'électrons (J_{max}) à des températures élevées dans des conditions de croissance à haute température, démontrant une capacité inattendue de plasticité adaptative aux conditions de réchauffement extrême. En revanche, la population du Sud a montré des valeurs plus élevées aux températures de mesures au-delà de 35°C de V_{cmax} et J_{max} dans des conditions de croissance plus modérées (T_a) et plus fraîches ($T_a-3^\circ\text{C}$). Ces résultats remettent en question l'hypothèse simple selon laquelle les populations méridionales seraient nécessairement mieux adaptées aux températures élevées, et suggèrent des mécanismes d'adaptation thermique plus complexes que prévu initialement.

L'énergie d'activation a été utilisée pour comparer les valeurs mesurées et prédites de V_{cmax} et J_{max} . Les analyses ont montré que les modèles standards de prédiction, basés sur une énergie d'activation fixe, ne parvenaient pas à capturer adéquatement la réponse photosynthétique des différentes populations aux températures extrêmes. Ces écarts suggèrent que les populations d'épinette blanche possèdent des adaptations métaboliques spécifiques à leur origine qui modifient leur réponse enzymatique à la température, particulièrement aux limites de leur tolérance thermique.

Les résultats montrent une variation intraspécifique parmi les semis d'épinette blanche, ces variations doivent être intégrées dans les modèles de prédiction des réponses

des écosystèmes forestiers face aux changements climatiques et dans l'élaboration de stratégies de migration assistée.

Mots clés : Épinette blanche, acclimatation thermique, photosynthèse, respiration, plasticité, gradient latitudinal, changements climatiques, migration assistée.

Keywords: White spruce, thermal acclimation, photosynthesis, respiration, phenotypic plasticity, latitudinal gradient, climate change, assisted migration.

INTRODUCTION

Les scénarios d'émissions de gaz à effet de serre prévoient une augmentation des températures moyennes de 1,6 °C à 6,9 °C d'ici la fin du 21^e siècle (Way & Yamori, 2014). Les activités anthropiques ont déjà causé une hausse de 1,1 °C, et on s'attend à une augmentation globale de 1,5 °C à plus de 2 °C si ces activités continuent (Masson-Delmotte et al., 2021).

Au Canada, troisième pays le plus boisé au monde (CCMF, 2021), l'augmentation de la température est deux fois plus rapide que la moyenne mondiale, et trois fois plus rapide dans les régions nordiques (Zhang et al., 2019). Les effets comprennent des extrêmes chauds plus fréquents, des extrêmes froids moins fréquents, ainsi que des incendies, sécheresses, gels et infestations d'insectes plus fréquents, affectant la survie et la productivité des forêts (Allen et al., 2010; Singh et al., 2021). Face à ces défis cités, cette étude examine l'impact du réchauffement climatique en utilisant un gradient climatique simulant les conditions de croissance de l'épinette blanche, en analysant l'acclimatation thermique de la photosynthèse et de la respiration chez différentes sources génétiques de cette espèce.

1. CHANGEMENTS CLIMATIQUES ET MÉCANISMES D'ADAPTATION

1.1 Impact des changements climatiques sur les essences forestières

Face aux changements climatiques, les essences forestières peuvent s'adapter *in situ*, migrer vers des conditions climatiques favorables, ou s'éteindre (Aitken et al., 2008). Les modèles de répartition prévoient un déplacement en latitude vers le nord et aux altitudes plus élevées, des niches climatiques optimales pour les espèces de la forêt boréale. Cependant, le rythme rapide des changements climatiques pourrait dépasser les capacités adaptatives des espèces forestières (Figure 1) (Chevin & Lande, 2011; Davis & Shaw, 2001; Jump & Peñuelas, 2005), entraînant des répercussions négatives sur la productivité de la forêt boréale en raison du déclin des populations locales. Pour mitiger les conséquences des changements climatiques, le gouvernement canadien aide les professionnels du secteur forestier à intégrer ces enjeux dans leurs plans d'aménagements forestiers (Le Goff & Bergeron, 2014).

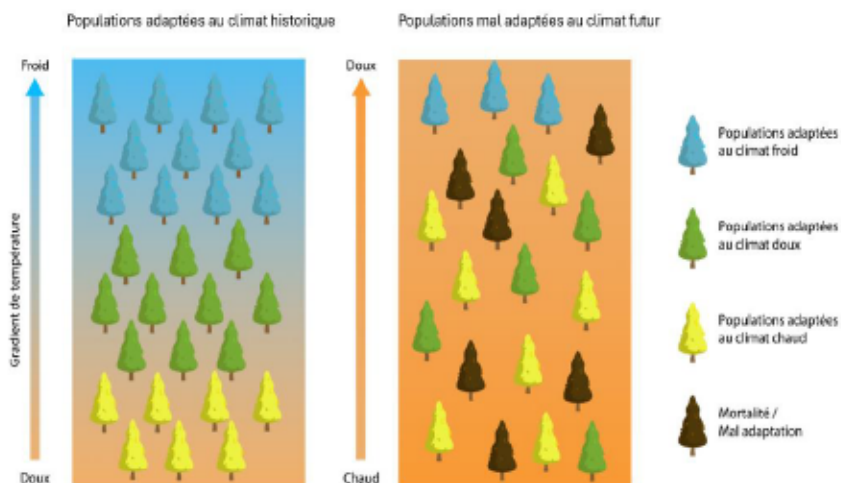


Figure 1

Effet du déplacement du climat sur l'adaptation des essences forestières

Source : adapté de Aitken et al., 2013; Aitken & Bemmels, 2016

1.2 *La migration assistée*

La migration assistée est une stratégie de déplacement intentionnel des populations d'espèces vers des zones où le climat devrait devenir favorable afin de réduire le risque d'extinction lié aux changements climatiques (Aitken et al., 2008; Mueller & Hellmann, 2008). Les gouvernements provinciaux et territoriaux s'appuient sur des recherches avancées pour déterminer les distances optimales de transfert des populations d'arbres, cette approche se fait en désignant des distances géographiques idéales permettant de concilier l'adaptation locale des populations avec les conditions environnementales futures (Benomar et al., 2016; Ste-Marie et al., 2015). Par exemple, en Colombie-Britannique, des ajustements ont été faits, augmentant l'altitude de la zone de transfert des graines pour certaines espèces, comme le mélèze de l'Ouest (O'Neill, 2017). En Alberta, la zone de transfert des graines s'étend sur 200 mètres d'altitude et 2 degrés de latitude vers le nord (Ste-Marie et al., 2011). Au Québec, des recherches sont en cours pour élaborer une stratégie de migration assistée basée sur des modèles de transfert de semences adaptés au gradient climatique (Benomar et al., 2016). Les modèles de transfert s'appuient sur l'analyse des gradients climatiques et de la variabilité génétique pour recommander des stratégies de transfert qui optimisent les opérations de migration assistée (Aitken et al., 2008).

1.3 *L'épinette blanche*

L'épinette blanche (*Picea glauca* [Moench] Voss) est une essence résineuse d'importance économique majeure, utilisée dans les industries du papier et du bois d'œuvre (Nienstaedt & Zasada, 1990). Elle est largement utilisée dans les programmes de reboisement en raison de sa valeur commerciale et de son potentiel de survie, bénéficiant de programmes avancés d'amélioration génétique (Mueller & Hellmann, 2008). Au Québec, plus de 30 millions de plants d'épinette blanche sont produits annuellement. Cependant, cette espèce est menacée par le stress thermique lié aux changements climatiques, comme d'autres espèces de la forêt boréale (Benomar et al., 2018).

L'épinette blanche est répartie sur l'ensemble du territoire canadien, couvrant également une partie du nord des États-Unis, avec des limites d'existence entre 44.14 à 66.52 N de latitude et 61.13 à 159.87 W de longitude (de Lafontaine et al., 2010).



Figure 2
Aire de répartition de l'épinette blanche
Source : (Gouvernement du Canada, 2013)

1.4 Mécanismes d'adaptation aux changements climatiques

Les mécanismes par lesquels les plantes font face aux changements climatiques représentent un véritable défi. En effet, l'adaptation implique des modifications génétiques sur plusieurs générations, alors que l'acclimatation correspond à des ajustements physiologiques à court terme. (Kattge & Knorr, 2007). La photosynthèse et la respiration sont des processus clés régulant le flux de carbone entre la biosphère et l'atmosphère (Bonan, 2008). Cependant, leur réponse aux changements de température est différenciée, ce qui perturbe l'équilibre entre ces deux processus (Silim et al., 2010). L'acclimatation thermique, basée sur la capacité des plantes à ajuster leur métabolisme pour s'adapter à de nouvelles températures de croissance, repose sur leur aptitude à ajuster leur température optimale (Lambers et al., 1998; Sendall et al., 2015). Cette capacité d'acclimatation varie également au sein des espèces, influençant l'effet des changements de température sur le taux de photosynthèse et de respiration (Atkin et al., 2006).

1.4.1 L'acclimatation thermique de la respiration

En ce qui concerne l'acclimatation thermique de la respiration, deux types sont observés : l'acclimatation de type I, caractérisée par l'ajustement du Q_{10} (le changement proportionnel de la respiration pour une augmentation de température de 10 °C), et l'acclimatation de type II, soutenue par des changements de capacité enzymatique, c'est-à-dire la capacité des enzymes à catalyser les réactions métaboliques (Atkin & Tjoelker, 2003). Pour certaines espèces comme *Pinus radiata*, les nouvelles aiguilles formées après un changement de température montrent une acclimatation complète grâce à des ajustements métaboliques, tandis que les aiguilles préexistantes n'y parviennent qu'en partie, ce qui contribue à réduire la respiration nocturne excessive en conditions de forte chaleur (Ow et al., 2008, 2010). Des études ont également démontré une forte acclimatation de la respiration chez plusieurs espèces boréales face au réchauffement expérimental et à la variation saisonnière de la température (Reich et al., 2016). La température optimale de respiration se situe en dessous du seuil de désactivation des enzymes qui sont thermolabiles, c'est-à-dire au-delà de 45 °C (Way & Yamori, 2014).

1.4.2 L'acclimatation thermique de la photosynthèse

Selon Way et Yamori (2014), l'acclimatation thermique de la photosynthèse nette (A_n) permet d'augmenter ou de maintenir le taux d'assimilation du CO_2 et conséquemment la performance de la plante. Cette acclimatation se produit grâce à des changements physiologiques permettant soit (i) l'augmentation de la température optimale de la photosynthèse (T_{opt}) dans les nouvelles conditions de croissance (conditions de température élevée), (ii) le maintien ou l'augmentation du taux de photosynthèse à T_{opt} (A_{opt}) ou (iii) par des ajustements à la fois de T_{opt} et A_{opt} (Sage & Kubien, 2007; Way & Yamori, 2014).

En bibliographie, l'acclimatation thermique de la photosynthèse révèle une variabilité des réponses d'ajustement métabolique. Certaines recherches rapportent des ajustements modestes des paramètres photosynthétiques, tels que T_{opt} et A_{opt} , mais une grande sensibilité du taux maximal de carboxylation (V_{cmax}) et de la vitesse maximale de transport d'électrons (J_{max}) en réponse à la température (Dillaway et Kruger, 2010; Sendall et al., 2015). D'autres travaux montrent des capacités d'adaptation différenciée, comme chez l'épinette noire (*Picea mariana* [Mill.] BSP), où les semis cultivés à haute température (30/22 °C jour/nuit) présentent une photosynthèse nette (P_n) accrue au-delà de 30 °C grâce à une respiration réduite et à une allocation moindre de l'azote dans les aiguilles, tandis qu'à une température de 40 °C, la capacité de Rubisco activase reste limitante pour A_n chez les plantules cultivées à basse température (22/14 °C jour/nuit) (Way & Sage, 2008). En revanche, une acclimatation thermique minimale a été observée chez le bouleau à papier (*Betula papyrifera* Marshall) et l'épinette blanche (*Picea glauca* [Moench] Voss) avec une différence de température de 10°C entre les sites de plantations; les deux espèces montraient une incapacité à ajuster leur photosynthèse sous l'effet de vagues de chaleur répétées, limitant ainsi leur potentiel d'adaptation face aux événements climatiques extrêmes (Gagne et al., 2020).

1.4.3 Mécanismes d'acclimatation thermique de la photosynthèse

Les mécanismes responsables de la régulation de la réponse photosynthétique à la température sont difficiles à cerner (Sage et al., 2008). Néanmoins, l'acclimatation

thermique de la photosynthèse est intimement liée à ses limitations biochimiques et biophysiques (Hikosaka et al., 2006; Way & Yamori, 2014):

- La capacité de la ribulose 1,5 biphosphate carboxylase/oxygénase (Rubisco) à carboxyler son substrat qui est le ribulose biphosphate (RuBP). Dans les conditions où la pression partielle intercellulaire du CO₂ est inférieure à la pression partielle atmosphérique en CO₂, le taux maximal de carboxylation V_{cmax} est la limitation principale de l'acclimatation.
- La capacité de régénération de la Rubilose BisPhosphate RuBP. Dans des conditions sous saturantes de lumière, la vitesse maximale de transport d'électrons J_{max} constitue un facteur limitant de l' A_n (Sage & Kubien, 2007).

La conductance stomatique (g_s) et mésophyllienne (g_m) des feuilles sont aussi des facteurs importants de la photosynthèse, car elles jouent un rôle majeur dans les échanges gazeux et le transport de substances à l'intérieur de la feuille (Flexas et al., 2013). La conductance stomatique g_s est une mesure de la facilité de la diffusion de la vapeur d'eau et du CO₂ entre l'atmosphère et l'espace sous-stomatique (Théroux Rancourt, 2014), alors que la conductance du mésophylle g_m est la diffusion du CO₂ atmosphérique entourant les feuilles vers les sites de carboxylation au niveau du stroma des chloroplastes (Flexas et al., 2008).

Chez le sapin argenté (*Abies alpa* Mill.), la courbe de réponse de V_{cmax} et J_{max} à la température augmente jusqu'à 40 °C. Au-delà de cette température, les deux processus déclinent (Robakowski et al., 2002). L'épinette blanche présente des tendances similaires, mais avec des optima thermiques plus bas, c'est-à-dire une diminution de V_{cmax} au-delà d'une T_{opt} de 22 °C et au-delà de 30 °C pour J_{max} (Benomar et al., 2018). En revanche, le peuplier baumier (*Populus balsamifera* L.) présente un V_{cmax} stable malgré les variations de température de croissance, suggérant une stratégie métabolique indépendante des conditions thermiques (Silim et al., 2010). Chez le peuplier hybride (*Populus* × spp.), l'acclimatation thermique de la photosynthèse était associée à une expression différentielle des isoformes du Rubisco activase (Benomar et al., 2019). Des investigations récentes encouragent l'étude de l'implication de la conductance mésophyllienne dans les mécanismes d'acclimatation (Benomar et al., 2019; Joffe, 2022; Zhu et al., 2021). Ainsi, l'acclimatation thermique

de la photosynthèse implique une multitude de réactions biophysiques et biochimiques, rendant l'étude de cette réponse physiologique particulièrement complexe.

1.5 Variations génétiques : adaptation/plasticité

Les variations génétiques chez les populations d'arbres sont le résultat de sélection naturelle à long terme et de la dérive génétique ; ces variations peuvent s'exprimer sous forme géographique tel qu'un clin latitudinal ou longitudinal (Lamanna et al., 2014). L'adaptation locale est le résultat de la sélection divergente entre les environnements permettant aux populations de s'adapter aux conditions climatiques de leur origine (Aitken & Whitlock, 2013), tandis que la plasticité phénotypique est l'aptitude d'un génotype à exprimer plusieurs phénotypes en fonction de son environnement (figure 3) (Nicotra et al., 2010). Lorsque la variation phénotypique résulte de l'adaptation locale, la variation des traits exprime une sélection divergente ou une adaptation micro-géographique. En revanche quand elle est engendrée par la plasticité, les traits peuvent se modifier rapidement entre les individus de la même génération, et on peut avoir des différences considérables entre les populations appartenant à des habitats différents (Des Roches et al., 2018).

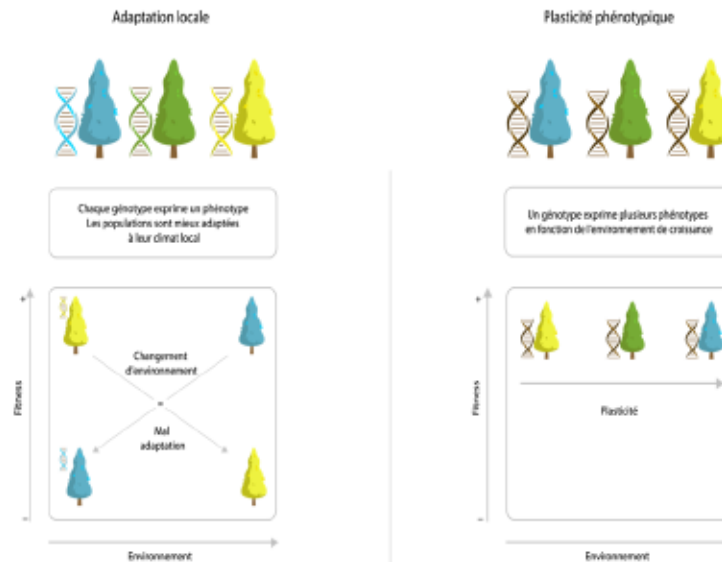


Figure 3
Différence entre adaptation locale et plasticité phénotypique

Les variations au sein des populations appartenant à la même espèce et à différents environnements ont été prouvées du point de vue écologique, mais aussi génétique, biochimique physiologique et morphologique (Linhart & Grant, 1996). Les interactions génotype-phénotype-environnement peuvent donner différents résultats en termes de fitness de la population (Valladares et al., 2014). Ce « fitness » (i.e. valeur sélectif d'adaptation) est influencé par l'adaptation locale et l'environnement de croissance de la population (Banta et al., 2012; Savolainen et al., 2007).

Les variations entre les espèces en termes d'acclimatation de la respiration, mais aussi de la photosynthèse sont bien établies dans la littérature (Berry & Bjorkman, 1980). Cependant, ces variations intraspécifiques n'ont pas été largement étudiées chez les arbres. Des variations intraspécifiques ont été rapportées chez quelques espèces, par exemple, chez l'érable à sucre (*Acer saccharum* Marshall), où le coefficient Q_{10} de la respiration était significativement différent entre les populations (Gunderson et al., 2000). Chez des espèces de conifères, l'augmentation de la masse foliaire par unité de surface est parallèle avec l'augmentation d'altitude (Hultine & Marshall, 2000). Chez des arbres de *Quercus aquifolioides* (Rehder and E.H. Wilson),

il a été rapporté que la concentration en azote et la respiration à l'obscurité des feuilles augmentent avec l'altitude (Quihong et al., 2013). Pour le peuplier baumier (*Populus balsamifera* L.), la photosynthèse était plus élevée de 10 % chez les populations du Nord que chez celles du Sud (Silim et al., 2010; Benomar et al., 2019). Une même tendance a été observée dans une espèce d'arbre répandue en Australie et connue sous le nom de « marri » (*Corymbia calophylla* (Lindl.) Hill & Johnson), (Aspinwall et al., 2017). Il a également été démontré que les arbres d'environnements plus frais peuvent afficher un taux de respiration plus important que ceux d'origine plus chaude (Billings et al., 1971; Oleksyn et al., 1998).

Chez l'épinette blanche, peu de connaissances existent sur l'effet de l'origine génétique sur la capacité d'acclimatation thermique des traits physiologiques (A_n et R_d) à une large échelle. L'étude de Benomar et al. (2018), qui a comparé deux sources différentes de l'épinette blanche, avec une distanciation qui ne dépasse pas 2,2° de latitude et un gradient thermique de 5,5 °C, n'a trouvé aucune preuve d'acclimatation thermique de la photosynthèse mais une acclimatation modérée de R_d . Cependant, sous conditions contrôlées, des variations clonales ont été observées au niveau des traits liés à la photosynthèse chez l'épinette blanche (Benomar et al., 2015).

1.6 Objectifs et hypothèse de recherche

L'objectif général de cette étude était d'évaluer la réponse physiologique et biochimique de différentes sources génétiques de l'épinette blanche face à un gradient de température. L'ensemble des données et considérations mentionnées ci-dessus soulève des questions concernant l'échelle utilisée dans l'étude de Benomar et al. (2018) pour étudier l'acclimatation thermique de la photosynthèse chez l'épinette blanche. Notamment, on se demande quelles sont les principales variations biochimiques et biophysiques qui accompagnent l'acclimatation, si elle existe ? Ces variations résultent-elles de l'adaptation locale des arbres à leur climat d'origine ? Ces changements fonctionnels sont-ils associés à des variations de plasticité phénotypique parmi les populationspopulations ?

Pour répondre à ces interrogations, cette étude a utilisé dix populations en tenant compte de leur distance géographique et climatique, représentant ainsi une partie significative de l'aire de répartition de l'épinette blanche au Canada, comprenant deux

sources génétiques du sud de l'Ontario, cinq du Québec et trois de l'Alberta. Ces sources ont été comparées pour leur réponse photosynthétique et respiratoire aux traitements thermiques subis, et leur capacité d'adaptation locale et de plasticité phénotypique en fonction de l'origine des semences a été étudiée. Les résultats pourront être intégrés dans l'amélioration du programme de migration assistée de l'épinette blanche.

Les hypothèses suivantes ont été formulées :

Nous proposons que chaque population d'épinette blanche présente une réponse physiologique distincte au gradient thermique, reflétant une plasticité génétique parmi les populations. Les populations du Sud, adaptées à des conditions climatiques plus chaudes, devraient démontrer une température optimale de photosynthèse nette A_n plus élevée que celles du Nord, cette différence étant attribuée à une meilleure activation thermique des enzymes photosynthétiques et à une plus grande stabilité des membranes thylakoïdiennes à des températures élevées. De plus, les populations du Sud acclimateraient leur taux de respiration en réduisant leur Q_{10} de respiration, ce qui engendrerait des taux de respiration R_d plus faibles comparés à ceux des populations du Nord. Cette acclimatation thermique de la respiration permettrait aux populations du Sud de maintenir un bilan carbone plus efficace en conditions de réchauffement. Ces hypothèses visent à démontrer que les différences écophysiologiques observées entre les populations nordiques et sudistes d'épinette blanche sont le reflet de mécanismes d'acclimatation distincts, permettant ainsi une adaptation régionale aux variations thermiques.

Nous émettons l'hypothèse que chaque population d'épinette blanche présente une réponse physiologique distincte au gradient thermique, reflétant ainsi une plasticité génétique entre les populations. En particulier, nous prévoyons que la réponse de la photosynthèse et de la respiration aux variations de température dépendra de l'origine géographique de chaque population. Les populations du Sud, évoluant dans des climats plus chauds, devraient présenter une température optimale de photosynthèse nette A_n plus élevée que celles du Nord. Ce phénomène serait dû à une meilleure activation thermique des enzymes photosynthétiques (notamment la Rubisco) et à une plus grande stabilité des membranes thylakoïdiennes, permettant une

assimilation du CO₂ optimisée sous des températures élevées. Par ailleurs, les populations méridionales devraient moduler leur coefficient de sensibilité thermique Q_{10} afin d'acclimater leur taux de respiration, conduisant à des valeurs de respiration inférieures à celles des populations du Nord, mieux adaptées aux climats plus froids. Ces mécanismes physiologiques sous-jacents viendraient ainsi confirmer que la plasticité génétique joue un rôle essentiel dans l'adaptation thermique de l'épinette blanche.

Pour tester ces hypothèses, cette étude comporte trois objectifs spécifiques :

Examiner les variations génétiques de l'acclimatation thermique de la photosynthèse et de la respiration nocturne en relation avec le climat d'origine des sources de semences.

Déterminer les mécanismes biochimiques et biophysiques, notamment V_{cmax} et J_{max} qui contrôlent l'acclimatation thermique de la photosynthèse et de la respiration nocturne chez dix sources génétiques d'épinette blanche le long d'un gradient climatique.

Exploiter ces résultats pour orienter les études prévues pour le perfectionnement du programme de migration assistée de l'épinette blanche.

2. ASSESSING THE IMPACT OF CLIMATE GRADIENTS ON PHOTOSYNTHETIC AND RESPIRATORY ACCLIMATION IN WHITE SPRUCE

2.1 Abstract

Climate change endangers boreal forest species. The development of strategies such as assisted migration might help forest productivity and resilience. The objective of this study was to evaluate white spruce (*Picea glauca* [Moench] Voss) responses to climatic conditions across its distribution range in Quebec. Ten genetic sources representing a significant portion of white spruce's distribution range in Canada were selected based on geographical and climatic distance. White spruce seedlings were grown for the entire growing season (May–September) under three temperature treatments: current average conditions (T_a) based on 30-year climate normals for southern Quebec, an extreme South treatment ($T_a+4^\circ\text{C}$), and an extreme North treatment ($T_a-3^\circ\text{C}$). Within each greenhouse, four blocks were established, and genetic sources were randomly assigned to subplots, with each genetic source represented by three seedlings per block. The study aimed to compare the temperature responses of net photosynthesis and dark respiration under these conditions and to assess local adaptation and phenotypic plasticity based on seed origin. Results revealed that the optimal photosynthesis temperature response to growth conditions varied according to population origin (significant interaction effect between genetic source and growth conditions). The mean optimal photosynthesis temperature was around $23 \pm 2^\circ\text{C}$ across all treatments, suggesting a fundamental physiological constraint in the species, limiting efficient performance outside this narrow range. Respiration rates showed marked differentiation between genetic sources, with significantly higher rates in northern populations compared to southern ones under most growth conditions. However, this trend was reversed at the highest temperatures, where the southern sources showed slightly higher respiratory rates.

The study also highlighted significant variation in thermal responses of photosynthetic parameters between northern and southern populations. Northern population, represent, showed higher V_{cmax} and J_{max} values at high temperatures under $T_a+4^\circ\text{C}$ growth conditions, demonstrating an unexpected capacity for adaptation to

extreme warming conditions. In contrast, southern populations, represented by ON32, showed higher V_{cmax} and J_{max} values under moderate (T_a) and cooler ($T_a-3^\circ\text{C}$) growth conditions. These results challenge the simple hypothesis that southern populations would necessarily be better adapted to high temperatures and suggest more complex thermal adaptation mechanisms than initially anticipated.

Activation energy (Ha) was used to compare measured and predicted values of V_{cmax} and J_{max} . Analyses showed that standard prediction models, based on fixed activation energy, failed to adequately capture the photosynthetic responses of different populations at extreme temperatures. These discrepancies suggest that white spruce populations possess origin-specific metabolic adaptations that modify their enzymatic response to temperature, particularly at the limits of their thermal tolerance.

Keywords: *Picea glauca*, thermal acclimation, photosynthesis, respiration, phenotypic plasticity, latitudinal gradient, climate change, assisted migration.

2.2 Introduction

The escalating spectre of global warming presents a looming threat to forest ecosystems, potentially instigating a marked downturn in forest productivity attributed to shifts in the net assimilation rate of CO₂ (Masson-Delmotte et al., 2021; Lee et al., 2023). This scenario implies significant challenges to boreal forest ecosystems, impacting the resilience and adaptation mechanisms of tree species (Bonan, 2008; Grossiord et al., 2017). Climate change-induced and heat stress will likely influence forest composition and overall ecosystem resilience (Allen et al., 2010). Increasing temperatures and altered climatic conditions may strain the adaptive capacity of trees to changing environments, affecting their growth and survival strategies (Atkin & Tjoelker, 2003; McDowell et al., 2008). Understanding and enhancing the resilience of tree species in boreal forests are crucial for mitigating the adverse effects of climate change and preserving the ecological integrity of these ecosystems (Choat et al., 2018).

Integral physiological processes of plants, notably net photosynthesis (A_n) and dark respiration (R_d) rates, are highly sensitive to temperature. Rising temperatures due to climate change necessitate adaptive mechanisms to mitigate their adverse effects on plant growth and productivity (Atkin & Tjoelker, 2003; Sage & Kubien, 2007). The process of thermal acclimation encompasses intricate adjustments spanning morphological, biochemical, and biophysical facets of photosynthesis, thereby facilitating plant resilience against temperature fluctuations (Berry & Bjorkman, 1980; Way & Oren, 2010). Nonetheless, unravelling the complexities underlying thermal acclimation remains a formidable challenge, with potential variations across populations or species inhabiting regions characterized by distinct thermal regimes (Gunderson et al., 2000; Tjoelker et al., 2001).

Understanding how tree species adapt to changes in their thermal environment is crucial for predicting their responses to climate change (Aitken et al., 2008). Thermal acclimation of photosynthesis varies widely among tree species depending on their thermal environment (Dillaway & Kruger, 2010). The potential thermal acclimation adjustments can occur through shifts in the thermal optimum of photosynthesis T_{opt} ,

maintenance of photosynthetic rates at optimal temperature A_{opt} , or changes in the photosynthetic rate with respect to growth temperature (Way & Yamori, 2014). Additionally, thermal acclimation involves adjustments in the thermal responses of key photosynthetic components such as the maximum rate of carboxylation V_{cmax} and maximum electron transport rate J_{max} (Kattge & Knorr, 2007; Silim et al., 2010). These adjustments include alterations in activation and deactivation energies, as well as changes in basal V_{cmax} and J_{max} (Long & Bernacchi, 2003; Way & Pearcy, 2012). By unravelling these complex mechanisms, scientists are gaining insights into how tree species adapt to changing thermal environments, providing valuable knowledge for informing conservation and management strategies in the face of climate change (Reich et al., 2016; Benomar et al., 2018).

Thermal acclimation of dark respiration R_d in response to temperature fluctuations represents a crucial aspect of plant physiological adaptation to changing environmental conditions (Heskel et al., 2016). Firstly, a decrease in the temperature sensitivity of R_d , quantified by the Q_{10} value (the rate of increase in R_d with a 10 °C rise in temperature), termed type I acclimation, can mitigate the impact of temperature increases on R_d rates. Secondly, a down-regulation of the basal rate of R_d , termed type II acclimation, may occur, representing an adaptive response to higher temperatures (Atkin & Tjoelker, 2003). This comprehensive suite of acclimation strategies underscores the complexity of plant responses to temperature changes and highlights the dynamic nature of R_d regulation in plants (Way & Yamori, 2014). Through these mechanisms, plants can modulate their metabolic activity in response to shifting thermal environments, thereby optimizing energy expenditure, and maintaining metabolic homeostasis (Ow et al., 2010; Reich et al., 2016; Smith et al., 2019). Understanding the intricacies of R_d thermal acclimation is pivotal not only for elucidating fundamental physiological processes but also for informing strategies aimed at mitigating the impacts of climate change on plant ecosystems (Atkin & Tjoelker, 2003; Slot et al., 2014; Way & Yamori, 2014).

Local adaptation, driven by divergent selection between environments, allows populations to tailor their traits to the climatic conditions of their origin (Aitken &

Whitlock, 2013). Conversely, phenotypic plasticity, the ability of a genotype to express multiple phenotypes depending on its environment, can lead to rapid trait variation within and between generations (Nicotra et al., 2010). When phenotypic variation arises from local adaptation, trait variation reflects divergent selection or microgeographic adaptation. In contrast, when it stems from plasticity, traits can vary significantly between individuals of the same generation, resulting in pronounced differences between populations inhabiting different habitats (Des Roches et al., 2018). Intraspecific variations in trees have been observed across different environments, showcasing adaptations at the genetic, biochemical, physiological, and morphological levels (Linhart & Grant, 1996). Fitness outcomes within populations are influenced by the complex interactions between genotype, phenotype, and environment (Valladares et al., 2014).

White spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss) is a conifer species of significant economic importance playing an important role in both the paper and lumber industries (Nienstaedt & Zasada., 1990). Renowned for its high commercial value and survival potential under current climatic conditions, it stands out as one of the most utilized species in reforestation programs, boasting one of the most advanced genetic improvement initiatives (Plomion et al., 2011). Based on a few studies, there appears to be a lack or limited thermal acclimation in white spruce (Benomar et al., 2016, 2018). Our study aimed at examining the thermal acclimation of photosynthesis and respiration, using a broad latitudinal gradient that encompasses geographically distant populationspopulationspopulation to explore potential clinal variations. Through the study of ten genetic sources of white spruce across varying climatic conditions, we sought to elucidate the genetic underpinnings of thermal acclimation mechanisms, shedding light on tree adaptation to environmental changes and offering insights for forest management strategies to reduce climate change effects. We hypothesized that each genetic source of white spruce exhibits a unique physiological response to the imposed thermal gradient, reflecting its intrinsic genetic plasticity. Specifically, populations originating from warmer, southern regions are expected to have a higher optimum temperature for net photosynthesis due to enhanced thermal activation of

key enzymes, such as Rubisco, and improved stability of thylakoid membranes. In addition, these southern populations are anticipated to adjust their Q_{10} values to maintain lower dark respiration rates compared to their northern counterparts, which are naturally adapted to cooler climates. Collectively, these differences underscore the pivotal role of genetic plasticity in the thermal acclimation of white spruce, thereby providing critical insights for refining assisted migration strategies in the context of climate change.

2.3 *Material and methods*

2.3.1 Plant material

The populations in this study were chosen to represent a large part of the white spruce distribution range in Canada (extreme South to North) and to cover a latitudinal gradient of 12° (from 43.77° N to 55.96° N). In total, 10 populations were selected based on their geographic distance and local climate to be compared: five from Quebec (commonly used for reforestation; Benomar et al., 2018; Otis Prud'homme et al., 2018), two from Ontario, and three from Alberta (Figure 4; Table 1). Seedlings (1+0) were produced under the same environmental conditions in a private forest nursery in 45 cells 110 ml deep roottrainer plug plant seed tray (Bechedor inc., Saint-Prospier, Quebec, Canada) starting in September 2020 and were available in spring 2022. The plants produced were evaluated according to the morpho-physiological plant qualification standards and criteria of Quebec's Ministry of Natural Resources and Forests.

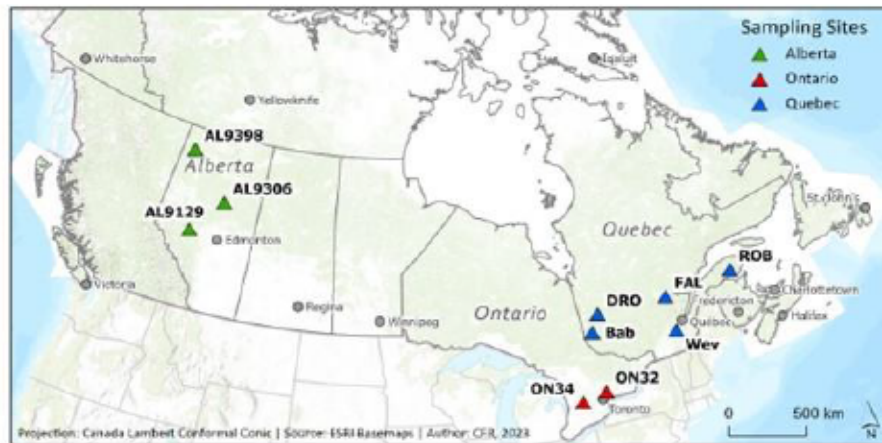


Figure 4
Provenance of the 10 populations used in this study. Alberta sources (AL9129, AL9398 and AL9306), Quebec sources (WEV, BAB, ROB, FAL) and Ontario sources (ON32 and ON34).

The ten genetic sources of white spruce were selected to capture a broad spectrum of adaptive variation. Initially, we focused on provenances from Quebec to validate previous studies conducted on these same sources. To further expand our understanding, we incorporated three populations from Alberta and two from Ontario, chosen for their distinct geographical and climatic differences. This approach allowed us to evaluate both local adaptation and broader responses across diverse environmental gradients.

Tableau 1

Location coordinates in terms of latitude and longitude of the 10 populations used in this study

Location	Source code	Province	Latitude	Longitude	Max./Min. (°C)¹
North Perth	ON32	Ontario	43.77	80.93	25° / 14°
Scugog	ON34	Ontario	44.09	78.93	26° / 13°
Mackenzie county	AL9398	Alberta	58.62	118.68	23° / 9°
Yellowhead county	AL9129	Alberta	53.80	116.43	23° / 11°
Opportunity No 17	AL9306	Alberta	55.96	113.84	20° / 8°
Wendover	QC-WEV	Quebec	46.39	71.94	26° / 16°
Baby	QC-BAB	Quebec	47.75	78.74	23° / 14°
Desroberts	QC-DRO	Quebec	48.76	77.86	24° / 11°
Robidoux	QC-ROB	Quebec	48.55	65.59	25° / 15°
Falardeau	QC-FAL	Quebec	48.37	71.06	26° / 12°

¹ Average July mean high and low temperatures (°C) at the population origin locations

2.3.2 Experimental conditions

The experiment was conducted in greenhouses at Laval University, Québec, Canada (46.7785° N, 71.2769° W), from May to September 2022 for determination of A_n and R_d temperature responses and in summer 2023 for determination of V_{cmax} and J_{max} temperature responses. The measurements of A/C_i curves were performed in June 2023 due to a technical error in the 2022 gas exchange protocol which affected the accuracy and reliability of the data as well as the estimates of V_{cmax} and J_{max} . Plants were transplanted into 4 L pots filled with a pre-moistened substrate [peat: Vermiculite: Perlite at 3:1:0.5 v v⁻¹]. The optimal water content of the substrate for plant growth and physiology (60% v v⁻¹) was maintained and monitored gravimetrically. A split-plot experimental design was used, with three growing temperature treatments (main plot factor) applied to three separate greenhouses. Each greenhouse was divided into four blocks, within which the genetic sources (sub-plot factor) were randomly distributed. In each block, each genetic source was represented by three seedlings. The experiment thus involved a total of 360 plants (3 temperatures * 4 blocks * 10 genetic sources * 3 plants). The growing temperature treatments were chosen to reproduce: 1) actual climatic conditions encountered during the summer (May-August) in southern Quebec, as well as the 2) extreme conditions observed in the species' southern (actual mean temperature + 4 °C) and 3) northern (actual temperature -3 °C) zones. To simulate natural conditions, the photoperiod was set to 12 hours, with growth temperatures adjusted daily for day and night shifts, and monthly for month shifts in each of the three growth temperature treatments (Fig. 5).

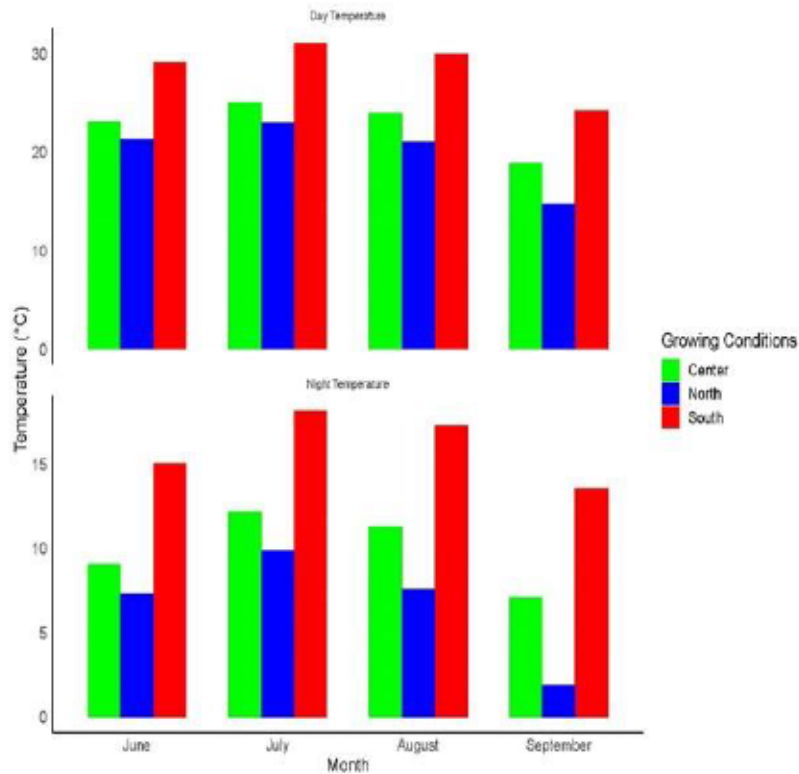


Figure 5

Growing conditions in the greenhouses during the study. South, the simulation of the temperature in the southern limit of white spruce (actual temperature in the Quebec's southern limit +4 °C); Center, the simulation of the temperature in Quebec (actual temperature in Quebec's southern limit); North, the simulation of temperature in the northern limit of white spruce (actual temperature in Quebec's southern limit -3 °C).

2.3.3 Gas exchange measurements

Gas exchange measurements were performed using two cross-calibrated portable photosynthesis systems (LI-6400XT, Li-Cor Inc., Lincoln, NE, USA), each equipped with an Opaque Conifer Chamber (6400-22, Li-Cor, Lincoln, NE, USA). Measurements were performed inside a growth chamber (model PGW40, Conviron, Winnipeg, Can). After two months of acclimation to growth conditions in the greenhouse, one plant was randomly selected by genetic source, growing temperature, and block (a total of 120 plants) for determining photosynthesis response to temperature. Measurements of respiration and CO₂ response curves to temperature were carried out on only two

genetic sources (AL9306 and ON32) per growth temperature and per block (for a total of 24 plants) because measurements on all ten genetic sources was not feasible within the available timeframe. Therefore, AL9306 and ON32 were selected as representative sources to capture the range of physiological responses, with AL9306 representing the northern population and ON32 representing the southern population. This approach allowed for a more manageable yet informative exploration of physiological differences across a climatic gradient.

2.3.4 Photosynthesis measurements

Early in the morning, two plants were brought inside the growth chamber (one for each LI-6400XT) and acclimated to 10°C for approximately 1.5 hour. During that time, a one-year-old shoot was selected on each plant and exposed to the following leaf chamber conditions: photosynthetically photon flux density (PPFD) of 1000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (i.e. light-saturated photosynthetic conditions), block temperature of 10°C (i.e. similar to the growth chamber temperature), CO₂ concentration of 415 ppm (thus matching ambient growth chamber CO₂ concentration) and flow rate of 300 $\mu\text{mol s}^{-1}$. At the end of the acclimation period, photosynthesis was recorded after ensuring that readings were stable and representative of steady-state conditions. The temperature was then increased by 5°C in both the growth chamber and the leaf chamber for another 1-h acclimation period before taking a new measurement, thereby varying temperature sequentially from 10°C to 40°C by 5°C increments. The response of net photosynthesis (A_n) to temperature was modeled using the following equation (Battaglia et al., 1996):

$$R_d R_a(T) = R_{d10} Q_{10}^{[(T-10)/10]} \quad (2)$$

$$A_n = A_{opt} - b(T_{opt} - T_i)^2$$

Where: A_{opt} is the optimum photosynthesis, T_{opt} is the optimum temperature of photosynthesis, and b is the characteristic of the curve describing the degree of sensitivity of photosynthesis to temperature.

2.3.5 Dark respiration measurements

Measurements of R_d were performed on two genetic sources ON32 and AL9306, representing sources from the northern and the southern limit of white spruce distribution, respectively. We selected the same plants used for photosynthesis measurements, one plant per growth temperature per block, resulting in a total of 24 plants. In the morning, these plants were moved from the greenhouse to the growth chambers and acclimated in the dark by turning off the lights in the chamber and ensuring that there was no photosynthetically active radiation PAR in the leaf cuvette (i.e. conifer chamber). During dark respiration measurements, the flow rate and CO_2 concentration were kept identical to those used for the photosynthesis measurements. For the analysis of R_d temperature response curves, the following equation was used to estimate Q_{10} (Atkin & Tjoelker, 2005):

$$R_d(T) = R_{d10} Q_{10}^{[(T-10)/10]} \quad (2)$$

Where $R_d(T)$ is the rate of respiration in the dark at temperature T , R_{d10} is the measured rate of R_d at 10 °C.

2.3.6 CO_2 response of net photosynthesis to temperature change

Measurements of A/C_i response curves at different temperatures are highly time-intensive, with each A/C_i -temperature curve taking approximately one entire working day to complete. The A/C_i curves were measured at four different temperatures (10, 20, 30, and 40 °C in both the growth chamber and conifer chamber) after 30 minutes of acclimation ensuring steady-state of photosynthesis, under a CO_2 concentration of 415 ppm and a PPFD of 1000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. At each temperature, the reference CO_2 was adjusted in the following sequence: 400, 350, 300, 250, 200, 150, 100, 50, 400, 450, 500, 1000, 1100, 1200, 1400 and 1500 ppm.

Values of V_{cmax} and J_{max} were determined from measured A/C_i curves by iterating the biochemical model of photosynthesis following Ethier & Livingston (2004):

$$A_n = \min\{A_c, A_j\} \quad (3)$$

With

$$A_c = V_{cmax} \frac{(C_c - \Gamma^*)}{C_c + K_c(1 + O/K_o)} - R_{day} \quad (4)$$

$$A_j = \frac{(C_c - \Gamma^*)J/4}{(C_c + 2\Gamma^*)} - R_{day} \quad (5)$$

$$A_j = \frac{(C_c - \Gamma^*)J/4}{(C_c + 2\Gamma^*)} - R_{day} \quad (6)$$

$$J = \frac{\alpha Q}{\sqrt{1 + \left(\frac{\alpha Q}{J_{max}}\right)^2}} \quad (7)$$

In equation 4, C_c represents the chloroplastic CO_2 concentration, Γ^* is the CO_2 compensation point in the absence of mitochondrial respiration, K_c is the Michaelis-Menten constant for CO_2 at the carboxylation site, K_o is the Michaelis-Menten constant for O_2 at the carboxylation site, and R_{day} represents the rate of mitochondrial respiration in the light.

In equation 7, J represents the electron transport rate, J_{max} is the maximum electron transport rate, C_c is the chloroplastic CO_2 concentration, Γ^* is the CO_2 compensation point in the absence of mitochondrial respiration.

The predicted values of V_{cmax} and J_{max} were estimated based on activation energy (Ha). Activation energy was estimated following the approach described by Benomar et al. (2018), which applies a modified Arrhenius equation to model the temperature dependence of these two photosynthetic parameters. Specifically, a was determined using non-linear regression of the temperature response curves for V_{cmax} and J_{max} , based on the following modified Arrhenius-type model:

$$K(T_k) = K_{25} \frac{e^{\left[\frac{H_a}{RT_{ref}} \left(1 - \frac{T_{ref}}{T_k}\right)\right]}}{1 + e^{\left[\frac{\Delta ST_k - H_d}{RT_k}\right]}} \left[1 + e^{\left(\frac{\Delta ST_{ref} - H_d}{RT_{ref}}\right)}\right] \quad (8)$$

where $K(T_k)$ is the V_{cmax} or J_{max} at temperature T_k which is the leaf temperature in Kelvin, K_{25} is the value of V_{cmax} or J_{max} at $T_{ref} = 25$ °C, R is the universal gas constant (8.314 J mol⁻¹ K⁻¹), H_a (kJ mol⁻¹) is the activation energy, H_d (kJ mol⁻¹) is the energy of deactivation and ΔS (J mol⁻¹) is an entropy term.

2.3.7 Leaf area measurement

The projected foliage area of each shoot enclosed in the conifer chamber was determined using WinSEEDLE (version 2013 a, Regent Instrument, Canada) and measured gas exchange were corrected accordingly.

2.3.8 Statistical analysis

Analysis of the various variables was carried out using a linear mixed-effects model from lme4 package based on R software (R Core Team, 2023). The random effect was the temperature nested in the block, while the fixed effects were the genetic source, growing temperature, and their relationship with the explained variables (Dependent variable ~ growing temperature * population + (1 | block/growing temperature)). Differences were considered significant at $\alpha < 0.05$. Analysis of variance (ANOVA) was performed on the variables A_{opt} , $V_{cmax} T_{opt} V_{cmax}$ and J_{max} . The presence of a significant effect of growing temperature indicates plasticity. A significant effect of population suggests genetic differentiation between genetic sources. Finally, a significant interaction effect between source and growing temperature indicates that plasticity varies among populations. After performing the ANOVA, post hoc tests were used to compare group means.

For the A/C_i curves we used the plantecophys R-package (version 1.4-6) to estimate the apparent values of V_{cmax} and J_{max} . The day respiration was estimated from the curves using the default parameters. The NLIN procedure in SAS software (version 9.4, SAS Institute Inc., Cary, NC, USA), was used to fit the Arrhenius model to the

temperature response data, allowing for the estimation of activation energy for each population.

2.4 Results

2.4.1 Temperature response of photosynthesis

The study evaluated the photosynthetic response (A_n) of ten genetic sources of white spruce subjected to three growing temperature treatments: actual temperature of Quebec (T_a), extreme southern temperature (T_a+4 °C), and extreme northern temperature (T_a-3 °C). While the ANOVA revealed significant effects of temperature, genetic source, and their interaction on photosynthetic rates ($F = 13$, $df = 9$, value, $P \leq 0.03$; Table 2), the comparison of means showed no clear differences in A_{opt} among populations (Fig.6). Thermal optimum (T_{opt}) varied significantly with the growth temperature, population, and their interaction ($P \leq 0.03$; Table 2). The southern population ON34 had the highest T_{opt} value in the elevated growth temperature (T_a+4 °C) treatment (Fig. 7a), and T_{opt} increased with growing temperature for all populations of Quebec except QC-DRO who had higher optimal temperature in the low growing temperature (T_a-3 °C) treatment (Fig. 7c). The population ON32 had an unexplained low T_{opt} in the high growing temperature (Fig. 7a).

Across all populations temperature and growth temperatures, the average optimal temperature of photosynthesis was 23 ± 2 °C.

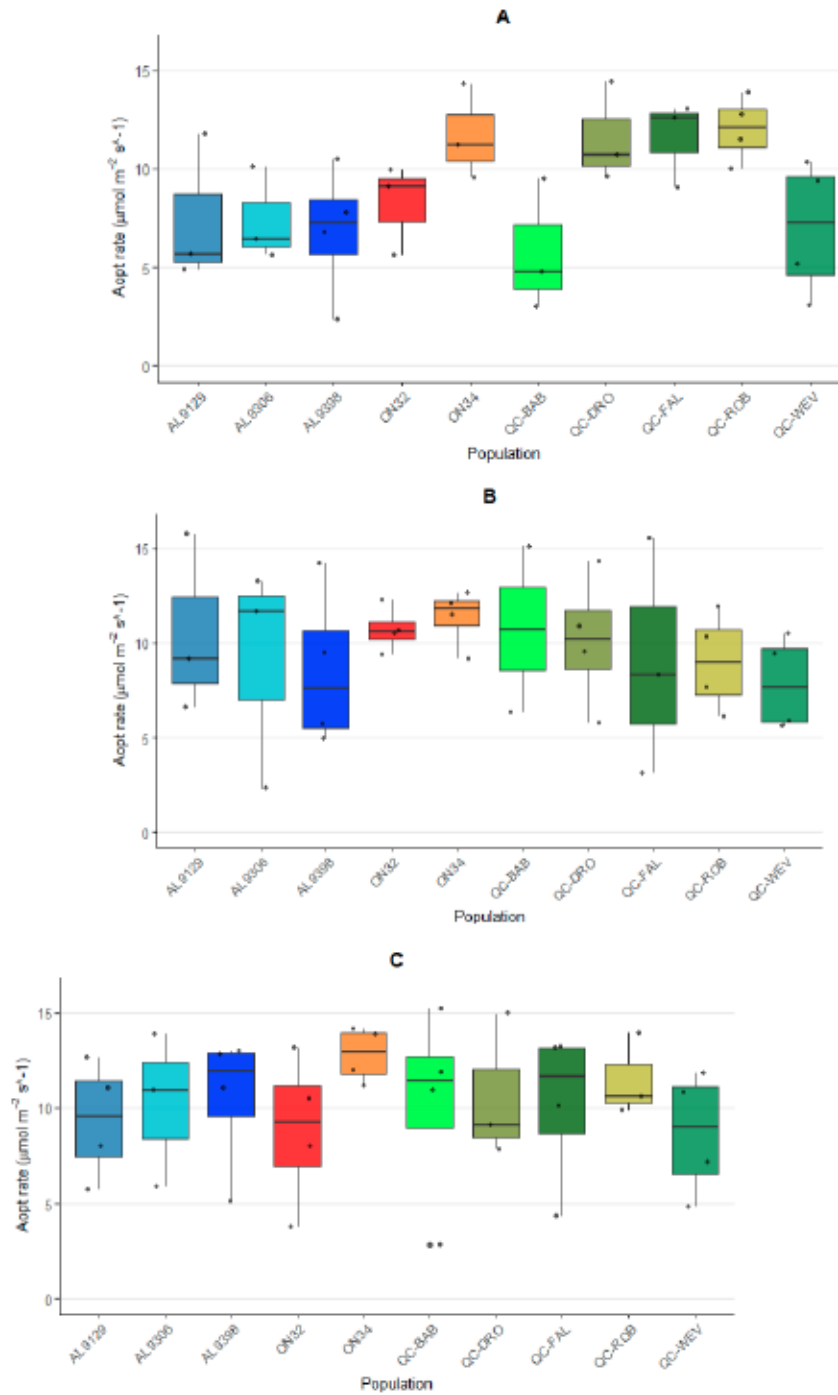


Figure 6
Optimal photosynthesis rate (Aopt) of the 10 genetic sources at the three different growing temperatures (A: Ta+4°C; B: Ta; and C: Ta-3°C).

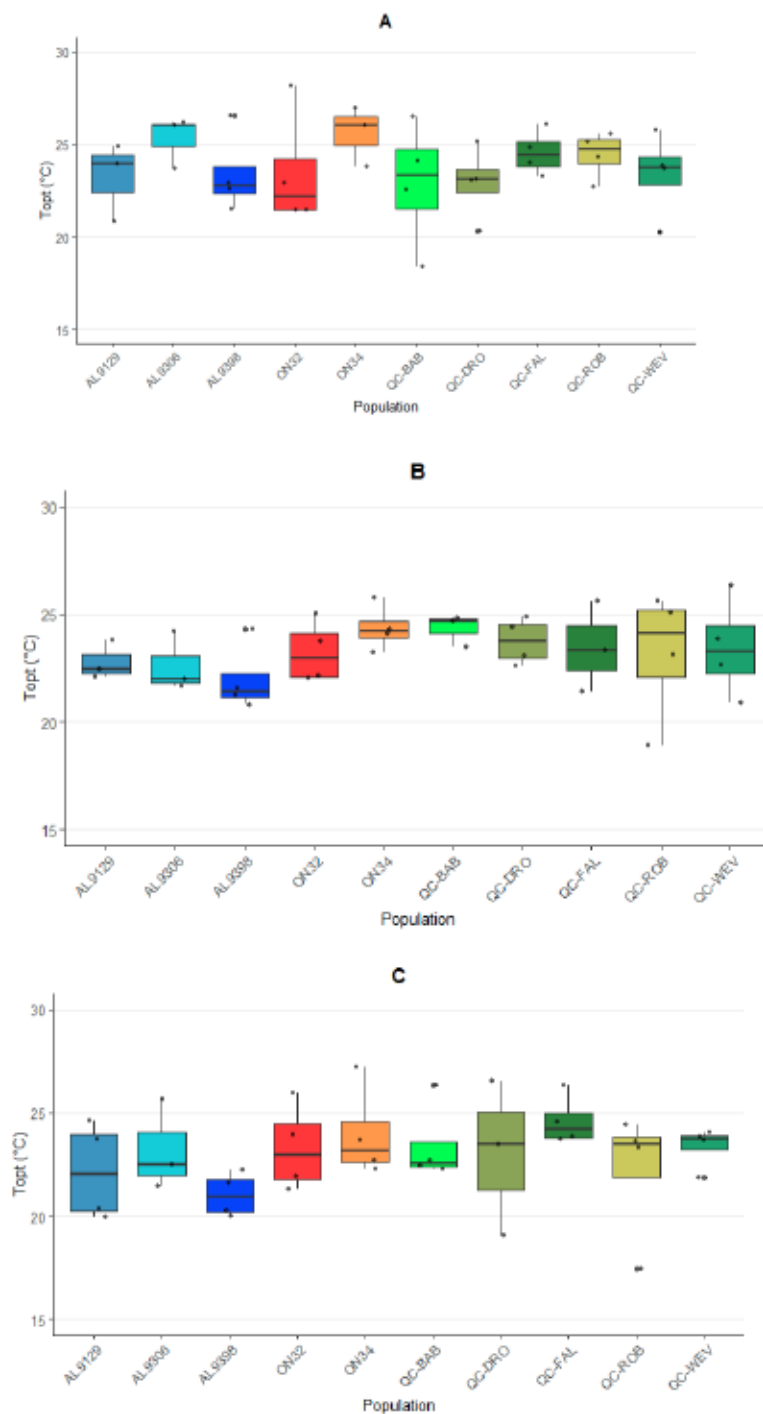


Figure 7
Optimal temperature of photosynthesis (T_{opt}) of the 10 genetic sources at the three different growing temperatures (A: $T_a + 4^\circ\text{C}$; B: T_a ; and C: $T_a - 3^\circ\text{C}$)².

Tableau 2

Summary statistics of the analysis of variance (ANOVA) of optimal temperature and optimal photosynthesis. G-T: Growing temperature; G-T x populations: interaction between growing temperature and populations.

Source of variation	Sum Sq	mean Sq	D.F.	F value	p-value
Optimal temperature (T_{opt})					
G-T	55.43	27.71	2	5.28	0.03
Population	620.49	68.94	9	13.14	< 0.001
G-T x Population	663.43	36.85	18	7.02	< 0.001
Optimal photosynthesis (A_{opt})					
G-T	2.29	0.13	2	0.13	0.87
Population	1204.83	133.87	9	15.43	< 0.001
G-T x Population	924.17	51.35	18	5.92	< 0.001

2.4.2 Temperature response of dark respiration

Dark respiration rates (R_d) averaged across all three growth temperatures were significantly higher in the northern population (AL9306) than in the southern one (ON32) ($P < 0.001$; Table 3). When examining the response of R_d at different measurement temperatures, significant interactions between genetic source and growth temperature were observed ($P < 0.001$; Table 3). At measurement temperatures above 30°C in the Ta+4°C treatment, ON32 exhibited slightly higher

² Seedlings were grown in greenhouses under well-watered conditions. Mean values (\pm SE) are shown (n= 4 repetitions per growing temperature per population).

rates of dark respiration than AL9306 (Fig. 8a), contrasting with the patterns observed at Ta and Ta-3°C treatments, where AL9306 maintained higher respiration rates (Fig. 8 b,c).

The temperature sensitivity of respiration, measured by the Q_{10} coefficient, showed no significant differences between temperature treatments or genetic sources, and no significant interaction was observed between these factors. However, the basal respiration rate R_{d10} demonstrated a contrasting response between the genetic sources across growth temperatures (significant interaction, $P < 0.001$; Table 3). For the southern source ON32, R_{d10} values increased progressively with increasing growth temperature. In contrast, the northern source AL9306 exhibited its highest R_{d10} values in the Ta-3°C treatment, with lower values observed in both Ta and Ta+4°C treatments (Fig. 10).

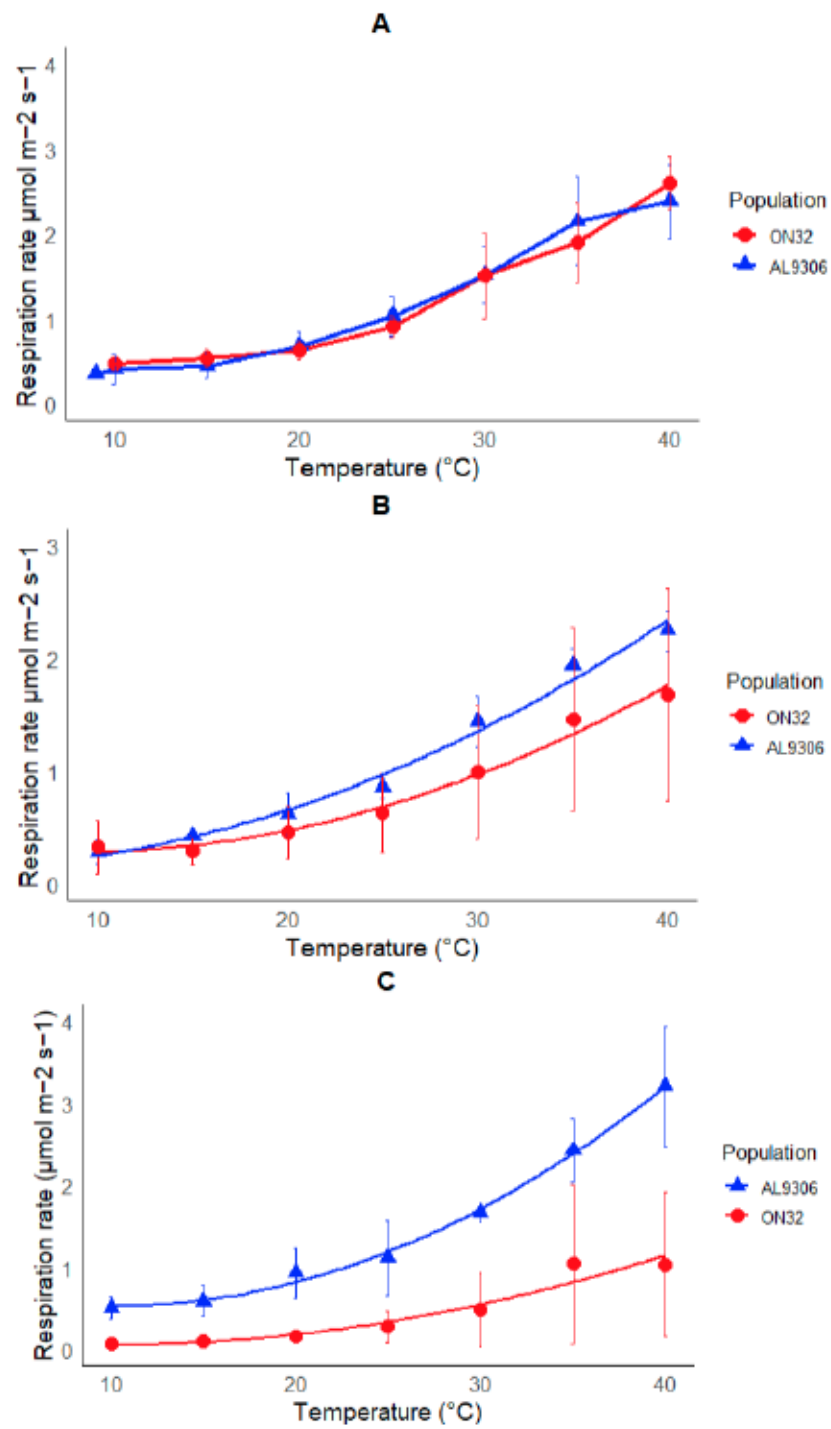


Figure 8
 Dark respiration rate of white spruce seedlings from a northern (AL9306) and southern (ON32) population . (A= $T_a+4^{\circ}\text{C}$; B= T_a ; and C= $T_a-3^{\circ}\text{C}$)³.

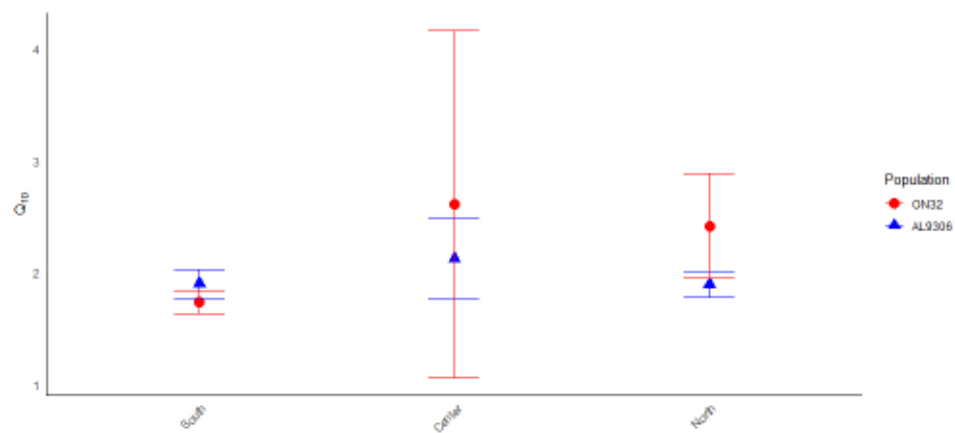


Figure 9
 Quotient 10 Q_{10} values of dark respiration in white spruce seedlings from the northern limit (AL9306, in blue) and southern limit (ON32, in red)⁴. (South = $T_a+4^\circ\text{C}$; Center = T_a ; and North = $T_a-3^\circ\text{C}$).

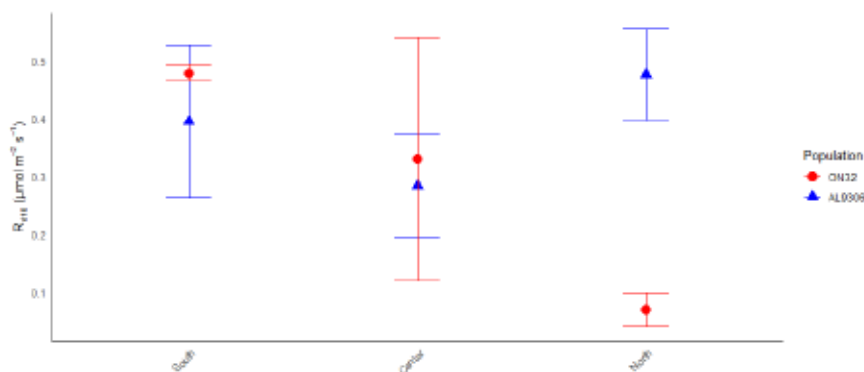


Figure 10
 Basal rate of respiration R_{d10} in white spruce seedlings from the northern limit (AL9306, in blue) and the southern limit (ON32, in red)⁵. (South = $T_a+4^\circ\text{C}$; Center = T_a ; and North = $T_a-3^\circ\text{C}$).

³ Seedlings were grown in greenhouses under well-watered conditions. Mean values (\pm SE) are shown (n= 4 repetitions per growing temperature per population).

⁴ Seedlings were grown in greenhouses under well-watered conditions. Mean values (\pm SE) are shown (n= 4 per growing temperature per population).

Tableau 3

Summary of statistics of the analysis of variance (ANOVA) of basal rate of dark respiration R_{d10} and Q10 Coefficient. G-T: Growing temperature; G-T x populations: interaction between growing temperature and populations.

Source of variation	Sum Sq	Mean Sq	D.F.	F value	p-value
Basal rate of dark respiration R_{d10}					
G-T	0.76	0.38	2	48.59	< 0.001
Population	0.35	0.35	1	22.69	< 0.001
G-T x Population	1.69	0.84	2	101.75	< 0.001
Q₁₀ Coefficient					
G-T	0.11	0.05	2	0.92	0.33
Population	0.02	0.02	1	0.15	0.68
G-T x Population	0.28	0.14	2	2.24	0.13

2.4.3 Temperature response of apparent V_{cmax} and J_{max}

The temperature response of both parameters V_{cmax} and J_{max} was significantly different between the northern and southern populations ($P < 0.001$; Table 4). Moreover, there was a significant interaction between population and growing temperature ($P < 0.001$). While V_{cmax} and J_{max} values of both populations generally increased with temperature up to a certain point before declining (except in Fig. 12a), the seedlings adapted to warmer climates ($T+4^{\circ}\text{C}$) had higher values of V_{cmax} and J_{max} at elevated temperatures (40°C) than those from actual (T_a) and cooler ($T_a-3^{\circ}\text{C}$) growth conditions (Fig. 11 and 12). In the southern (Fig. 11a) and northern (Fig. 11c) growing conditions, the southern population (ON32) showed little deactivation of J_{max} at high temperatures whereas it was slightly more pronounced in the northern population (AL9306).

The predictive models in the package plantecophys used to estimate J_{max} and V_{cmax} showed discrepancies between measured (solid lines) and predicted values (dashed lines), particularly at the warmer and cooler growing temperatures ($T_a+4^\circ\text{C}$ and $T_a-3^\circ\text{C}$; Figs. 11 and 12). The ON32 population, which has a higher activation energy, showed predicted values of V_{cmax} and J_{max} that did not consistently align with the measured values at high temperatures ($\geq 30^\circ\text{C}$). Similarly, the AL9306 population, having a lower activation energy, exhibited significant divergences between predicted and measured values of V_{cmax} and J_{max} , these differences being more pronounced than the ones observed in the southern population especially in pannel B and C (with the exception of seedlings from the T_a growth temperature treatment; Figs. 11b and 12b, where ON32 exhibited higher divergence).

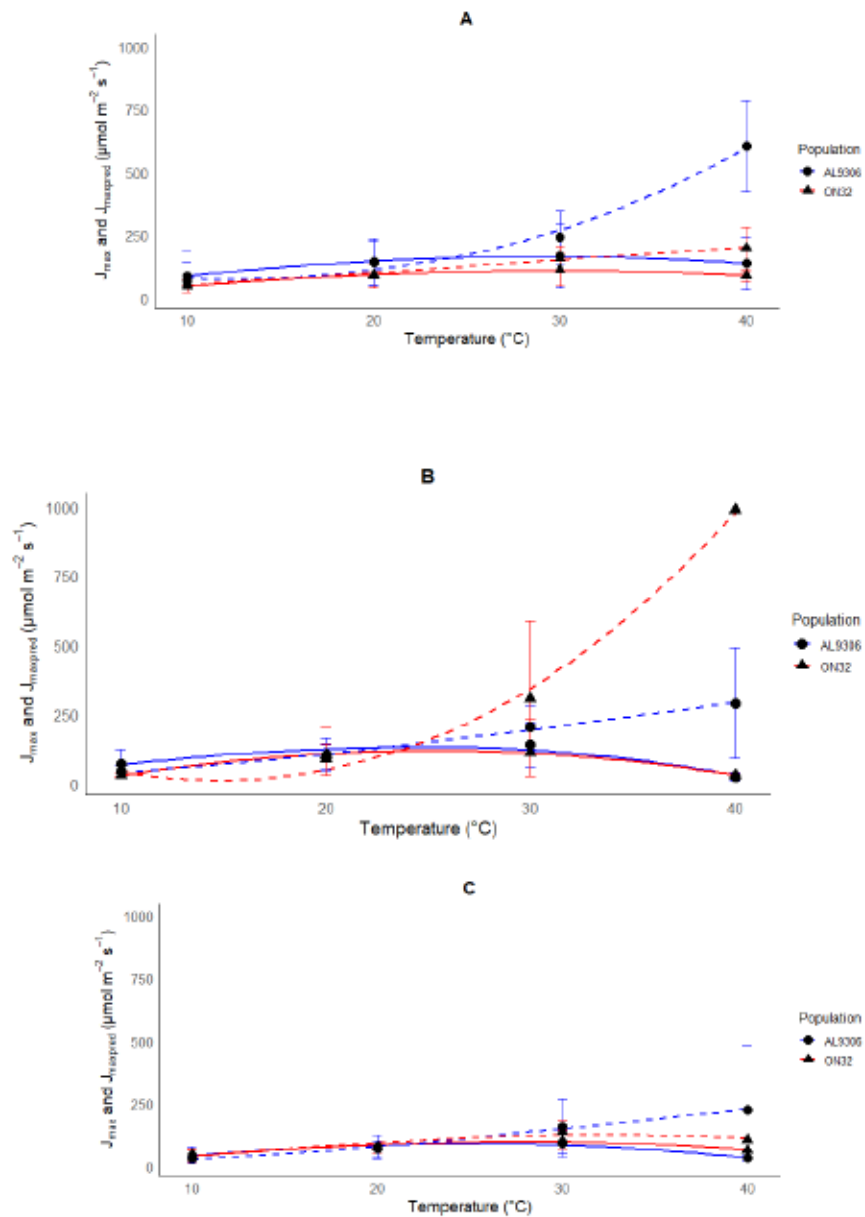


Figure 11
 Apparent (solid lines) and predicted (dashed lines) maximum electron transport rate (J_{max}) of white spruce from the northern limit (AL9306, in blue) and the southern limit (ON32, in red).

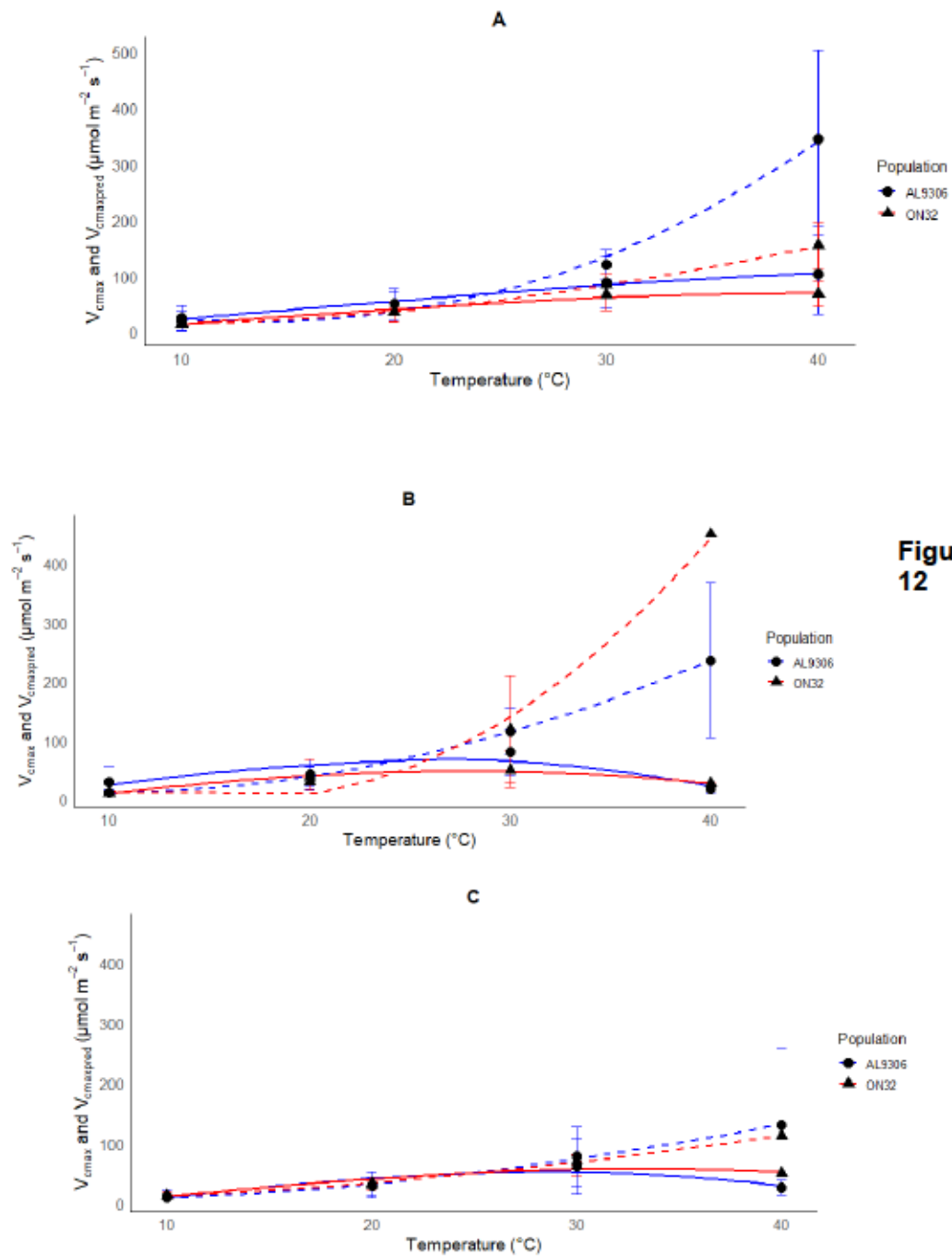


Figure 12

Apparent (solid lines) and predicted (dashed lines) maximum carboxylation capacity of RuBisCO (V_{cmax}) of white spruce from the northern limit (AL9306, in blue) and the southern limit (ON32, in red).

Tableau 4

Summary statistics of the analysis of variance (ANOVA) of the apparent maximum carboxylation capacity of RuBiCO (V_{cmax}) and the apparent maximum electron transport rate (J_{max}). G-T, Growing temperature; G-T x populations, interaction between growing temperature and population.

Source of variation	Sum Sq	Mean Sq	D.F.	F value	p-value
Apparent maximum carboxylation capacity of RuBisCO V_{cmax}					
G-T	6696	3348	2	7.65	< 0.001
Population	156440	156440	1	178.7	< 0.001
G-T x Population	132826	66416	2	151.79	< 0.001
Apparent maximum electron transport rate J_{max}					
G-T	20469	20234	2	6.65	< 0.001
Population	851891	851891	1	277.13	< 0.001
G-T x Population	679831	339915	2	221.15	< 0.001

2.5 Discussion

2.5.1 Thermal acclimation of photosynthesis

Our study highlights the complicated thermal responses of white spruce seedlings, characterized by significant interactions between genetic source and growing temperature. This interaction implies the presence of a variable plasticity among populations. While the ANOVA revealed statistically significant effects, the post-hoc comparisons did not demonstrate clear mean differences, which implies that there are real differences between groups, but these differences are subtle and depend on context, a pattern that aligns with previous observations of thermal acclimation in conifer species (Way & Sage, 2008; Zhang et al., 2015). However, it contrasts with

earlier findings on white spruce in natural conditions, where T_{opt} was constant across growing temperatures of Quebec's seedlings (Benomar et al., 2018). This difference might reflect the capacity of white spruce populations to adjust their photosynthetic apparatus through key mechanisms such as: RuBisCO enzyme kinetics modifications, electron transport chain efficiency adaptations, and thylakoid membrane lipid composition changes (Kurek et al., 2007; Benomar et al., 2018). By sampling across a broader latitudinal gradient, we captured populations with diverse genetic backgrounds that exhibited distinct thermal adaptation strategies.

The consistent overall optimal temperature of $23 \pm 2^\circ\text{C}$ across temperature treatments and populations suggests a fundamental physiological constraint that arises from inherent biochemical and biophysical limitations—such as the temperature sensitivity of key photosynthetic enzymes, the stability of thylakoid membranes, and the kinetics of electron transport that have evolved to operate optimally within a narrow temperature range. (Savolainen et al., 2007), while this narrow optimal temperature range might seem to limit adaptive potential, populations demonstrate considerable plasticity in other physiological parameters (such as V_{cmax} and J_{max}). This plasticity allows short-term adjustments to temperature fluctuations (Nicotra et al., 2010).

We observed lower photosynthetic rates in northern populations compared to central and southern populations, which diverges from patterns reported in other deciduous boreal tree species, where photosynthetic capacity often increased with latitude (Benowicz et al., 2000; Gornall & Guy, 2007). This unexpected result suggests that white spruce may have a unique adaptive strategy across its range, possibly reflecting a trade-off between photosynthetic capacity and other traits advantageous in northern environments, such as cold hardiness or resource conservation (Reich et al., 2016).

Our findings support the hypothesis that southern populations of widespread species may benefit from greater plasticity in their thermal responses, potentially enhancing their resilience to climate change, particularly at the southern edge of their distribution (Valladares et al., 2014). This plasticity could be crucial for maintaining productivity and survival under projected warming scenarios (Way & Yamori, 2014).

2.5.2 Thermal acclimation of dark respiration

The exponential relationship between temperature and respiration rate observed in our study is consistent with the well-established thermodynamic nature of respiratory processes in plants (Atkin & Tjoelker, 2003; Heskell et al., 2016). The variation in basal respiration rates R_{d10} among populations from different latitudes suggests local adaptation to thermal regimes, a phenomenon documented in other boreal tree species (Reich et al., 2016).

The observed differences in respiration rates between northern and southern populations at various temperatures highlight the complex where genetic adaptation establishes a long-term baseline and phenotypic plasticity enables rapid adjustments in shaping plant responses to temperature (Atkin et al., 2015). These findings underscore the importance of considering intraspecific variation in respiration rates when modeling forest ecosystem responses to climate change (Smith & Dukes, 2013).

While temperature is a primary driver of leaf respiration rates, the response of respiration to temperature must be understood in the context of species-specific adaptations, acclimation capacities, and environmental variables that collectively influence the thermal tolerance of plant physiological processes (Crous et al., 2022). Our study demonstrates this complexity through the observed differences in respiratory responses between northern and southern white spruce populations. The higher basal respiration rates in northern populations at low temperatures, coupled with their reduced respiration at high temperatures, suggest specialized metabolic adaptations to their native thermal regimes. These findings highlight how local adaptations can modify respiratory responses beyond simple temperature dependencies, potentially affecting species' resilience to climate change. The contrasting respiratory patterns between populations also indicate that genetic background plays a crucial role in determining how trees may respond to future warming scenarios.

2.5.3 V_{cmax} and J_{max} temperature responses

Maximum carboxylation capacity (V_{cmax}) and maximum electron transport rate (J_{max}) are two key parameters that determine the photosynthesis process, with V_{cmax} being related to the carboxylation efficiency of the enzyme Rubisco and J_{max} to the electron transport rate, which affects the regeneration of RuBP (Sage & Kubien, 2007). Our analysis revealed significant interactions between genetic source and growth temperature in their effects on both V_{cmax} and J_{max} responses. The nature of these interactions was particularly evident in how the two populations responded differently across growth temperature treatments. In the Ta+4°C treatment, the northern population (AL9306) maintained higher V_{cmax} and J_{max} values than the southern population (ON32), particularly at measurement temperatures above 30°C (Figs. 11a, 12a). However, this pattern shifted in the Ta and Ta-3°C treatments, where different responses emerged. At measurement temperatures near 40°C in both Ta and Ta-3°C conditions, ON32 exhibited relatively higher V_{cmax} and J_{max} values compared to AL9306 (Figs. 11b-c, 12b-c), indicating a complex temperature-dependent response that varied with both genetic source and growth conditions.

These results suggest a more complex pattern of thermal adaptation than previously observed in other conifer species, such as black spruce, which demonstrated seasonal adjustments in photosynthetic apparatus (Way & Sage, 2008). The unexpected variation in these key photosynthetic parameters among white spruce populations indicates the need for more nuanced approaches to selective breeding for enhanced thermal tolerance in the face of climate change (Aitken & Bemmels, 2016).

2.5.4 Differences between measured and predicted values of V_{cmax} and J_{max}

The observed discrepancies between measured and predicted values of V_{cmax} and J_{max} underscore the complexity of modeling temperature responses in white spruce. Activation energy (Ha) plays a crucial role in these models, influencing the accuracy of predictions under varying temperature conditions. Both the ON32 and the AL9306 populations exhibited discrepancies between predicted and measured values, particularly at higher measuring temperatures, highlighting potential limitations in their acclimation capacity.

Several factors could contribute to these discrepancies. First, the variability in H_a among different populations indicates genetic differences in their biochemical and physiological responses to temperature (Hikosaka et al. 2006; Yamori et al. 2010). Higher H_a in the ON32 population suggests a greater sensitivity to temperature changes, which might confer an advantage in warmer climates by optimizing enzymatic activity and electron transport processes at elevated temperatures. However, this also means that the ON32 population may be more susceptible to inaccuracies in predictive models that do not fully account for such high sensitivity.

Conversely, the AL9306 population had lower H_a and showed less sensitivity to temperature changes, which might be an adaptation to the more stable, cooler environments of the north. This reduced sensitivity could result in a mismatch between predicted and actual photosynthetic rates under higher temperature conditions, where the physiological mechanisms of this population may not respond as dynamically as those of the ON32 population (Sage & Kubien 2007).

2.5.5 Implications for assisted migration and forest management

The pronounced genetic variation in thermal responses among white spruce populations (i.e. populations) has significant implications for assisted migration strategies aimed at mitigating climate change impacts on boreal forests (Williams & Dumroese, 2013). Higher net photosynthesis of southern populations under elevated temperatures suggests they may be better suited for reforestation in areas projected to experience significant warming (Aitken & Whitlock, 2013), though recent evidence suggests the benefits and risks of such assisted gene flow may be more limited than previously thought (Roskilly & Aitken, 2024). Additionally, managers should consider that translocating southern species may have unintended consequences, potentially decreasing forest canopy buffering capacity and increasing wildfire risks in northern regions (Michalet et al., 2024). Conversely, the stable photosynthetic responses and higher respiration rates of northern populations at lower temperatures indicate their importance in maintaining forest resilience in cooler regions (Benomar et al., 2018).

These findings support a nuanced approach to assisted migration, where genetic sources are carefully matched to projected future climates rather than current conditions (Pedlar et al., 2012). Success of such an approach requires consideration of both aboveground components such as canopy structure, species composition, and interspecific interactions, and belowground including soil structure and nutrient dynamics. (Argüelles-Moyao & Galicia, 2024).

2.5.6 Future research directions

While this study provides valuable insights into the thermal acclimation of white spruce, several areas warrant further investigation. Long-term field trials across a range of latitudes and elevations could help validate the patterns observed under controlled conditions and elucidate the interaction between genetic adaptation and environmental plasticity in natural settings (Way & Yamori, 2014). Additionally, understanding drought tolerance in white spruce is crucial, as water availability is a significant factor influencing tree growth and survival under climate change (Montwé et al., 2016).

Integrating genomic approaches to identify specific genes or gene complexes associated with thermal tolerance could greatly enhance our understanding of the molecular basis of climate adaptation in trees (Holliday et al., 2017). Such knowledge could inform advanced breeding programs to develop climate-resilient forest stocks (Lind et al., 2018; McKown et al., 2014).

Finally, ecosystem-level studies examining how intraspecific variation in thermal responses affects forest community composition, productivity, and carbon sequestration under climate change scenarios would provide valuable insights for forest management and climate mitigation strategies (Duveneck & Scheller, 2015). These studies should consider both climatically derived seed sourcing and local ecological factors such as herbivory and intraspecific competition that may influence seedling success in assisted migration programs (Royo et al., 2023).

2.6 Conclusion

Our study provides a comprehensive view of the thermal acclimation responses in white spruce, revealing that intraspecific variation is both significant and multifaceted. First, our results demonstrate that the optimal temperature for photosynthesis T_{opt} across populations averaged around $23 \pm 2^\circ\text{C}$, yet this optimum shifted considerably with different growth temperature treatments (T_a , $T_a+4^\circ\text{C}$, $T_a-3^\circ\text{C}$). These shifts were accompanied by distinct variations in key physiological parameters such as V_{cmax} and J_{max} . Notably, populations originating from northern regions (e.g., AL9306) exhibited higher V_{cmax} and J_{max} under elevated temperature conditions ($T_a+4^\circ\text{C}$), while southern populations (e.g., ON32) tended to perform better under moderate or cooler growth conditions. This indicates a strong influence of local adaptation, where historical climatic conditions have shaped the capacity of each population to cope with thermal stress.

Moreover, our findings reveal that the traditional predictive models based on fixed activation energy do not fully capture the complexity of the biochemical responses observed. The discrepancies between measured and predicted values of V_{cmax} and J_{max} suggest that white spruce employs dynamic metabolic adjustments possibly involving modifications in enzyme kinetics and electron transport processes to optimize photosynthetic efficiency under varying temperatures. Similarly, the study of dark respiration showed that while northern populations typically display higher respiration rates under cooler conditions, this pattern reverses at higher temperatures. Such nuanced regulation of respiration, including adjustments in the Q10 response, underscores the interplay between metabolic control and thermal acclimation.

Our study highlights that these physiological responses are not merely a product of short-term plasticity but also reflect long-term genetic adaptation. Intraspecific variability in thermal acclimation among white spruce populations emphasizes that genetic diversity is a critical component in determining resilience to climate change. This inherent variability has profound implications for forest management strategies, particularly in the context of assisted migration. By integrating genetic and physiological data, forest managers can better predict which populations are likely to

be most resilient under future warming scenarios, ensuring that reforestation and conservation practices are based on robust, science-driven criteria.

In conclusion, our multidisciplinary approach—combining detailed physiological measurements, controlled environmental treatments, and genetic insights—advances our understanding of how white spruce responds to thermal stress along broad latitudinal gradients. The rich tapestry of acclimation responses observed in our study not only enhances our understanding of plant physiological adaptation in a warming world but also provides a critical framework for future research. Moving forward, long-term field trials, genomic analyses, and refined predictive modeling will be essential to fully elucidate the mechanisms of thermal acclimation. Such integrative efforts will ultimately guide the development of robust management and conservation strategies, ensuring the sustainability of white spruce and other boreal species in the face of rapid climate change.

CONCLUSION

Notre étude a apporté plusieurs contributions significatives à la compréhension de l'acclimatation thermique chez l'épinette blanche. Premièrement, l'utilisation d'un gradient latitudinal plus large, dans le choix des populations, que les études précédentes nous a permis de capturer une plus grande variabilité génétique et d'observer des réponses physiologiques contrastées entre les populations. Les différences observées dans les taux de respiration et les paramètres photosynthétiques V_{cmax} et J_{max} entre les populations du Nord et du Sud suggèrent des adaptations distinctes à leurs environnements d'origine.

La découverte d'une température optimale de photosynthèse relativement constante ($23 \pm 2^\circ\text{C}$) à travers les populations, malgré leurs origines géographiques diverses, soulève des questions intéressantes sur les contraintes évolutives de l'espèce. Cette apparente conservation de la température optimale, combinée aux variations significatives dans d'autres paramètres physiologiques, suggère que l'adaptation aux différents régimes thermiques s'opère principalement à travers d'autres mécanismes que le déplacement de l'optimum thermique.

Implications pour la migration assistée au Québec. Les résultats de notre étude soulèvent des questions importantes concernant les stratégies actuelles de migration assistée au Québec. Le fait que les populations maintiennent une température optimale de photosynthèse similaire suggère que le potentiel d'adaptation aux températures plus élevées pourrait être plus limité qu'initialement supposé.

Les directives actuelles du ministère des Ressources naturelles et des Forêts, qui permettent le déplacement des sources de semences sur une distance limitée vers le nord, semblent prudentes à la lumière de nos résultats. Cependant, nos observations sur les variations des paramètres biochimiques V_{cmax} et J_{max} suggèrent qu'il pourrait être nécessaire d'affiner ces directives en tenant compte de la capacité d'acclimatation spécifique de chaque population.

Perspectives face aux changements climatiques. Les projections climatiques pour le Québec prévoient une augmentation des températures de 1,7 à 4,4°C d'ici 2050, avec des impacts plus prononcés dans les régions nordiques. Nos résultats suggèrent que l'épinette blanche pourrait faire face à des défis significatifs dans ce contexte. La température optimale de photosynthèse observée est déjà proche des maximums prévus pour certaines régions, ce qui pourrait limiter la capacité d'adaptation de l'espèce. Néanmoins, il serait prématuré de conclure à un scénario catastrophique. La variabilité observée dans les réponses physiologiques entre les populations suggère l'existence d'un potentiel adaptatif. De plus, l'épinette blanche a survécu à des changements climatiques importants dans le passé, démontrant une certaine résilience sur des échelles de temps plus longues.

Limites de l'étude et perspectives de recherche. Nos résultats soulignent la nécessité d'approfondir plusieurs aspects dans des recherches futures. Bien que notre étude se soit concentrée sur des semis de deux ans, il serait pertinent de réaliser des études sur des arbres matures et sur plusieurs années afin de mieux comprendre les réponses à long terme. Par ailleurs, l'impact combiné de la température avec d'autres facteurs tels que la sécheresse, les pathogènes ou la compétition demeure à explorer. Des études génomiques pourraient également permettre d'identifier les gènes impliqués dans l'acclimatation thermique et d'évaluer le potentiel d'adaptation évolutive. Enfin, la mise en place d'essais en conditions naturelles s'avère indispensable pour valider les observations effectuées en milieu contrôlé.

Recommandations pour l'aménagement forestier

Pour optimiser les programmes de reboisement, il serait pertinent d'utiliser une diversité de sources génétiques afin de maximiser le potentiel adaptatif des plantations. Par ailleurs, l'établissement de zones tampons, c'est-à-dire des zones de transition où différentes sources génétiques sont testées, permettrait d'identifier les meilleures adaptations locales. Un suivi systématique à long terme des plantations issues de ces diverses sources offrirait par ailleurs une évaluation précise de leur performance dans le temps. Enfin, il conviendrait d'adopter une approche adaptative,

en ajustant les stratégies de migration assistée en fonction des résultats du monitoring et des nouvelles découvertes de la recherche.

Réflexions finales. Nos résultats suggèrent que si l'épinette blanche fait face à des défis importants dans le contexte des changements climatiques, il existe des raisons d'être prudemment optimiste. La variabilité des réponses des paramètres photosynthétiques entre les populations observée offre des possibilités d'adaptation, même si celles-ci pourraient être plus limitées que souhaité. Cependant, il est crucial d'adopter une approche proactive et adaptative dans la gestion forestière. La clé réside dans la diversification des stratégies, le monitoring continu, et l'ajustement des pratiques en fonction des nouvelles connaissances.

La conservation de la diversité génétique existante, combinée à des stratégies de migration assistée bien planifiées, offre la meilleure chance de maintenir des forêts résilientes face aux changements climatiques. Notre étude n'est qu'un pas dans cette direction, mais elle souligne l'importance cruciale de continuer à approfondir notre compréhension des mécanismes d'adaptation des arbres forestiers.

LISTE DE RÉFÉRENCES

- Aitken, S. N., & Bemmels, J. B. (2016). Time to get moving: Assisted gene flow of forest trees. *Evolutionary Applications*, 9(1), 271-290.
<https://doi.org/10.1111/eva.12293>
- Aitken, S. N., & Whitlock, M. C. (2013). Assisted gene flow to facilitate local adaptation to climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 44(1), 367-388. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110512-135747>
- Aitken, S. N., Yeaman, S., Holliday, J. A., Wang, T., & Curtis-McLane, S. (2008). Adaptation, migration or extirpation: Climate change outcomes for tree populations. *Evolutionary Applications*, 1(1), 95-111.
<https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2007.00013.x>
- Allen, C. D., Macalady, A. K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., Kitzberger, T., Rigling, A., Breshears, D. D., Hogg, E. H. (Ted), Gonzalez, P., Fensham, R., Zhang, Z., Castro, J., Demidova, N., Lim, J.-H., Allard, G., Running, S. W., Semerci, A., & Cobb, N. (2010). A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management*, 259(4), 660-684.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.09.001>
- Argüelles-Moyao, A., & Galicia, L. (2024). Assisted migration and plant invasion: Importance of belowground ecology in conifer forest tree ecosystems. *Canadian Journal of Forest Research*, 54(1), 110-121.
<https://doi.org/10.1139/cjfr-2023-0016>
- Aspinwall, M. J., Vårhammar, A., Blackman, C. J., Tjoelker, M. G., Ahrens, C., Byrne, M., Tissue, D. T., & Rymer, P. D. (2017). Adaptation and acclimation both influence photosynthetic and respiratory temperature responses in *Corymbia calophylla*. *Tree Physiology*, 37(8), 1095-1112.
<https://doi.org/10.1093/treephys/tpx047>
- Atkin, O. K., Bloomfield, K. J., Reich, P. B., Tjoelker, M. G., Asner, G. P., Bonal, D., Bönisch, G., Bradford, M. G., Cemusak, L. A., Cosio, E. G., Creek, D., Crous, K. Y., Domingues, T. F., Dukes, J. S., Egerton, J. J. G., Evans, J. R., Farquhar, G. D., Fyllas, N. M., Gauthier, P. P. G., ... Zaragoza-Castells, J. (2015). Global variability in leaf respiration in relation to climate, plant functional types and leaf traits. *New Phytologist*, 206(2), 614-636.
<https://doi.org/10.1111/nph.13253>
- Atkin, O. K., Bruhn, D., & Tjoelker, M. G. (2005). Response of plant respiration to changes in temperature: mechanisms and consequences of variations in Q10 values and acclimation. In H. Lambers & M. Ribas-Carbo (Éds.), *Plant*

Respiration (Vol. 18, p. 95-135). Springer-Verlag. https://doi.org/10.1007/1-4020-3589-6_7

Atkin, O. K., Scheurwater, I., & Pons, T. L. (2006). High thermal acclimation potential of both photosynthesis and respiration in two lowland *Plantago* species in contrast to an alpine congeneric: Photosynthetic and respiratory thermal acclimation. *Global Change Biology*, 12(3), 500-515. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01114.x>

Atkin, O., & Tjoelker, M. G. (2003). Thermal acclimation and the dynamic response of plant respiration to temperature. *Trends in Plant Science*, 8(7), 343-351. [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(03\)00136-5](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(03)00136-5)

Banta, J. A., Ehrenreich, I. M., Gerard, S., Chou, L., Wilczek, A., Schmitt, J., Kover, P. X., & Purugganan, M. D. (2012). Climate envelope modelling reveals intraspecific relationships among flowering phenology, niche breadth and potential range size in *Arabidopsis thaliana*. *Ecology Letters*, 15(8), 769-777. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01796.x>

Battaglia, M., Beadle, C., & Loughhead, S. (1996). Photosynthetic temperature responses of *Eucalyptus globulus* and *Eucalyptus nitens*. *Tree Physiology*, 16(1-2), 81-89. <https://doi.org/10.1093/treephys/16.1-2.81>

Benomar, L., Lamhamedi, M. S., Pepin, S., Rainville, A., Lambert, M.-C., Margolis, H. A., Bousquet, J., & Beaulieu, J. (2018). Thermal acclimation of photosynthesis and respiration of southern and northern white spruce seed sources tested along a regional climatic gradient indicates limited potential to cope with temperature warming. *Annals of Botany*, 121(3), 443-457. <https://doi.org/10.1093/aob/mcx174>

Benomar, L., Lamhamedi, M. S., Rainville, A., Beaulieu, J., Bousquet, J., & Margolis, H. A. (2016). Genetic adaptation vs. ecophysiological plasticity of photosynthetic-related traits in young *picea glauca* trees along a regional climatic gradient. *Frontiers in Plant Science*, 0. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00048>

Benomar, L., Lamhamedi, M. S., Villeneuve, I., Rainville, A., Beaulieu, J., Bousquet, J., & Margolis, H. A. (2015). Fine-scale geographic variation in photosynthetic-related traits of *Picea glauca* seedlings indicates local adaptation to climate. *Tree Physiology*, 35(8), 864-878. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpv054>

Benomar, L., Moutaoufik, M. T., Elferjani, R., Isabel, N., DesRochers, A., Guellab, A. E., Khelifa, R., & Hassania, L. A. I. (2019). Thermal acclimation of photosynthetic activity and RuBisCO content in two hybrid poplar clones. *PLOS ONE*, 14(2), e0206021. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0206021>

- Benowicz, A., Guy, R. D., & El-Kassaby, Y. A. (2000). Geographic pattern of genetic variation in photosynthetic capacity and growth in two hardwood species from British Columbia. *Oecologia*, 123(2), 168-174.
<https://doi.org/10.1007/s004420051002>
- Berry, J., & Bjorkman, O. (1980). Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology*, 31(1), 491-543. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.31.060180.002423>
- Billings, W. D., Godfrey, P. J., Chabot, B. F., & Bourque, D. P. (1971). Metabolic acclimation to temperature in arctic and alpine ecotypes of *Oxyria Digyna*. *Arctic and Alpine Research*, 3(4), 277-289.
<https://doi.org/10.1080/00040851.1971.12003619>
- Bonan, G. B. (2008). Forests and climate change: forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. *Science*, 320(5882), 1444-1449.
<https://doi.org/10.1126/science.1155121>
- CCMF. (2021). Des forêts vastes et abondantes—*Conseil canadien des ministres des forêts (CCMF)*. <https://www.ccmf.org/des-for%C3%AAts-saines/des-forets-vastes-et-abondantes-entrefilet/>
- Chevin, L.-M., & Lande, R. (2011). Adaptation to marginal habitats by evolution of increased phenotypic plasticity: Evolving plasticity in marginal populations. *Journal of Evolutionary Biology*, 24(7), 1462-1476.
<https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2011.02279.x>
- Choat, B., Brodribb, T. J., Brodersen, C. R., Duursma, R. A., López, R., & Medlyn, B. E. (2018). Triggers of tree mortality under drought. *Nature*, 558(7711), 531-539. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0240-x>
- Crous, K. Y., Uddling, J., & De Kauwe, M. G. (2022). Temperature responses of photosynthesis and respiration in evergreen trees from boreal to tropical latitudes. *New Phytologist*, 234(2), 353-374.
<https://doi.org/10.1111/nph.17951>
- databasin (Réalisateur). (2014, mars 17). *Will my forests look good in those genes?* [Enregistrement vidéo]. <https://www.youtube.com/watch?v=dYMhw1yRDkw>
- Davis, M. B., & Shaw, R. G. (2001). Range shifts and adaptive responses to quaternary climate change. *Science*, 292(5517), 673-679.
<https://doi.org/10.1126/science.292.5517.673>
- De Lafontaine, G., Turgeon, J., & Payette, S. (2010). Phylogeography of white spruce (*Picea glauca*) in eastern North America reveals contrasting ecological trajectories. *Journal of Biogeography*, 37(4), 741-751.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2009.02241.x>

- Des Roches, S., Post, D. M., Turley, N. E., Bailey, J. K., Hendry, A. P., Kinnison, M. T., Schweitzer, J. A., & Palkovacs, E. P. (2018). The ecological importance of intraspecific variation. *Nature Ecology & Evolution*, 2(1), 57-64. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0402-5>
- Dillaway, D. N., & Kruger, E. L. (2010a). Thermal acclimation of photosynthesis : A comparison of boreal and temperate tree species along a latitudinal transect. *Plant, Cell & Environment*, 33(6), 888-899. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2010.02114.x>
- Dillaway, D. N., & Kruger, E. L. (2010b). Thermal acclimation of photosynthesis : A comparison of boreal and temperate tree species along a latitudinal transect: Photosynthetic thermal acclimation in boreal and temperate trees. *Plant, Cell & Environment*, 33(6), 888-899. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2010.02114.x>
- Duveneck, M. J., & Scheller, R. M. (2015). Climate-suitable planting as a strategy for maintaining forest productivity and functional diversity. *Ecological Applications*, 25(6), 1653-1668. <https://doi.org/10.1890/14-0738.1>
- Environnement et changements climatique Canada*. (2023).
- Ethier, G. J., & Livingston, N. J. (2004). On the need to incorporate sensitivity to CO₂ transfer conductance into the Farquhar-von Caemmerer-Berry leaf photosynthesis model. *Plant, Cell and Environment*, 27(2), 137-153. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2004.01140.x>
- Qiuhong, F., Mauro, C., Ruimei, C., Shirong, L., & Zuomin, S. (2013). Leaf Functional Trait Responses of *Quercus aquifolioides* to High Elevations. *International Journal of Agriculture & Biology*, 15(1).
- Flexas, J., Ribas-Carbó, M., Diaz-Espejo, A., Galmés, J., & Medrano, H. (2008). Mesophyll conductance to CO₂: Current knowledge and future prospects. *Plant, Cell & Environment*, 31(5), 602-621. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2007.01757.x>
- Forêt boréale*. (s. d.). Consulté 9 novembre 2022, à l'adresse <https://www.mcan.qc.ca/nos-ressources-naturelles/forets/amenagement-forestier-durable-canada/foret-boreale/13072>
- Gagne, M. A., Smith, D. D., & McCulloh, K. A. (2020). Limited physiological acclimation to recurrent heatwaves in two boreal tree species. *Tree Physiology*, 40(12), 1680-1696. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpaa102>
- Gornall, J. L., & Guy, R. D. (2007). Geographic variation in ecophysiological traits of black cottonwood (*Populus trichocarpa*) This article is one of a selection of papers published in the Special Issue on Poplar Research in Canada.

Canadian Journal of Botany, 85(12), 1202-1213. <https://doi.org/10.1139/B07-079>

- Grossiord, C., Sevanto, S., Borrego, I., Chan, A. M., Collins, A. D., Dickman, L. T., Hudson, P. J., McBranch, N., Michaletz, S. T., Pockman, W. T., Ryan, M., Vilagrosa, A., & McDowell, N. G. (2017). Tree water dynamics in a drying and warming world. *Plant, Cell & Environment*, 40(9), 1861-1873. <https://doi.org/10.1111/pce.12991>
- Gunderson, C. A., Norby, R. J., & Wullschleger, S. D. (2000). Acclimation of photosynthesis and respiration to simulated climatic warming in northern and southern populations of *Acer saccharum* : Laboratory and field evidence. *Tree Physiology*, 20(2), 87-96. <https://doi.org/10.1093/treephys/20.2.87>
- Hänninen, H., & Tanino, K. (2011). Tree seasonality in a warming climate. *Trends in Plant Science*, 16(8), 412-416. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2011.05.001>
- Heskel, M. A., O'Sullivan, O. S., Reich, P. B., Tjoelker, M. G., Weerasinghe, L. K., Penillard, A., Egerton, J. J. G., Creek, D., Bloomfield, K. J., Xiang, J., Sinca, F., Stangl, Z. R., Martinez-de la Torre, A., Griffin, K. L., Huntingford, C., Hurry, V., Meir, P., Turnbull, M. H., & Atkin, O. K. (2016). Convergence in the temperature response of leaf respiration across biomes and plant functional types. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(14), 3832-3837. <https://doi.org/10.1073/pnas.1520282113>
- Hikosaka, K., Ishikawa, K., Borjigidai, A., Muller, O., & Onoda, Y. (2006). Temperature acclimation of photosynthesis : Mechanisms involved in the changes in temperature dependence of photosynthetic rate. *Journal of Experimental Botany*, 57(2), 291-302. <https://doi.org/10.1093/jxb/erj049>
- Hultine, K. R., & Marshall, J. D. (2000). Altitude trends in conifer leaf morphology and stable carbon isotope composition. *Oecologia*, 123(1), 32-40. <https://doi.org/10.1007/s004420050986>
- Joffe, R. (2022). The role of mesophyll conductance in the regulation of photosynthesis under ozone-induced oxidative stress in poplar : *Ecophysiological, anatomical and biochemical aspects* [Phdthesis, Université de Lorraine]. <https://hal.univ-lorraine.fr/tel-04257968>
- Jump, A. S., & Peñuelas, J. (2005). Running to stand still : Adaptation and the response of plants to rapid climate change. *Ecology Letters*, 8(9), 1010-1020. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00796.x>
- Kattge, J., & Knorr, W. (2007). Temperature acclimation in a biochemical model of photosynthesis : A reanalysis of data from 36 species. *Plant, Cell & Environment*, 30(9), 1176-1190. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2007.01690.x>

- Kurek, I., Chang, T. K., Bertain, S. M., Madrigal, A., Liu, L., Lassner, M. W., & Zhu, G. (2007). Enhanced thermostability of *arabidopsis* rubisco activase improves photosynthesis and growth rates under moderate heat stress. *The Plant Cell*, 19(10), 3230-3241. <https://doi.org/10.1105/tpc.107.054171>
- Lamanna, C., Blonder, B., Violle, C., Kraft, N. J. B., Sandel, B., Šímová, I., Donoghue, J. C., Svenning, J.-C., McGill, B. J., Boyle, B., Buzzard, V., Dolins, S., Jørgensen, P. M., Marcuse-Kubitza, A., Morueta-Holme, N., Peet, R. K., Piel, W. H., Regetz, J., Schildhauer, M., ... Enquist, B. J. (2014). Functional trait space and the latitudinal diversity gradient. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(38), 13745-13750. <https://doi.org/10.1073/pnas.1317722111>
- Lambers, H., Chapin, F. S., & Pons, T. L. (1998). *Plant Physiological Ecology*. Springer New York. <https://doi.org/10.1007/978-1-4757-2855-2>
- Le Goff, H., & Bergeron, Y. (2014). Évaluation de la vulnérabilité aux changements climatiques de trois projets d'aménagement forestier écosystémique au Québec. *The Forestry Chronicle*, 90(02), 228-243. <https://doi.org/10.5558/tfc2014-041>
- Lee, H., Calvin, K., Dasgupta, D., Krinner, G., Mukherji, A., Thome, P., Trisos, C., Romero, J., Aldunce, P., Barret, K., Blanco, G., Cheung, W. W. L., Connors, S. L., Denton, F., Diongue-Niang, A., Dodman, D., Garschagen, M., Geden, O., Hayward, B., ... Park, Y. (2023). IPCC, 2023 : Climate Change 2023: Synthesis Report, Summary for Policymakers. Contribution of Working Groups I, II and III to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, H. Lee and J. Romero (eds.)]. *IPCC, Geneva, Switzerland*. [Monograph]. Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). <https://doi.org/10.59327/IPCC/AR6-9789291691647.001>
- Lind, B. M., Menon, M., Bolte, C. E., Faske, T. M., & Eckert, A. J. (2018). The genomics of local adaptation in trees : Are we out of the woods yet? *Tree Genetics & Genomes*, 14(2), 29. <https://doi.org/10.1007/s11295-017-1224-y>
- Linhart, Y. B., & Grant, M. C. (1996). Evolutionary significance of local genetic differentiation in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27(1), 237-277. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.27.1.237>
- Long, S. P., & Bernacchi, C. J. (2003). Gas exchange measurements, what can they tell us about the underlying limitations to photosynthesis? Procedures and sources of error. *Journal of Experimental Botany*, 54(392), 2393-2401. <https://doi.org/10.1093/jxb/erg262>
- Masson-Delmotte, V., Zhai, P., Pirani, A., Connors, S. L., Péan, C., Berger, S., Caud, N., Chen, Y., Goldfarb, L., Gomis, M. I., Huang, M., Leitzell, K.,

- Lonnoy, E., Matthews, J. B. R., Maycock, T. K., Waterfield, T., Yelekçi, Ö., Yu, R., & Zhou, B. (Éds.). (2021). *Climate Change 2021 : The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/9781009157896>
- McDowell, N., Pockman, W. T., Allen, C. D., Breshears, D. D., Cobb, N., Kolb, T., Plaut, J., Sperry, J., West, A., Williams, D. G., & Yezzer, E. A. (2008). Mechanisms of plant survival and mortality during drought : Why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologist*, 178(4), 719-739. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02436.x>
- McKown, A. D., Klápště, J., Guy, R. D., Geraldes, A., Porth, I., Hannemann, J., Friedmann, M., Muchero, W., Tuskan, G. A., Ehrling, J., Cronk, Q. C. B., El-Kassaby, Y. A., Mansfield, S. D., & Douglas, C. J. (2014). Genome-wide association implicates numerous genes underlying ecological trait variation in natural populations of *Populus trichocarpa*. *New Phytologist*, 203(2), 535-553. <https://doi.org/10.1111/nph.12815>
- Michalet, R., Carcaillet, C., Delerue, F., Domec, J.-C., & Lenoir, J. (2024). Assisted migration in a warmer and drier climate : Less climate buffering capacity, less facilitation and more fires at temperate latitudes? *Oikos*, 2024(8), e10248. <https://doi.org/10.1111/oik.10248>
- Montwé, D., Isaac-Renton, M., Hamann, A., & Spiecker, H. (2016). Drought tolerance and growth in populations of a wide-ranging tree species indicate climate change risks for the boreal north. *Global Change Biology*, 22(2), 806-815. <https://doi.org/10.1111/gcb.13123>
- Mueller, J. M., & Hellmann, J. J. (2008). An assessment of invasion risk from assisted migration. *Conservation Biology*, 22(3), 562-567. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2008.00952.x>
- Nicotra, A. B., Atkin, O. K., Bonser, S. P., Davidson, A. M., Finnegan, E. J., Mathesius, U., Poot, P., Purugganan, M. D., Richards, C. L., Valladares, F., & van Kleunen, M. (2010). Plant phenotypic plasticity in a changing climate. *Trends in Plant Science*, 15(12), 684-692. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2010.09.008>
- Nienstaedt, H., & Zasada, J. C. (1990). In *Silvics of North America*. U.S. Government Printing Office.
- Oleksyn, J., Modrzyński, J., Tjoelker, M. G., Z-ytkowski, R., Reich, P. B., & Karolewski, P. (1998). Growth and physiology of *Picea abies* populations from elevational transects : Common garden evidence for altitudinal ecotypes and cold adaptation: Altitudinal ecotypes of *Picea abies*. *Functional Ecology*, 12(4), 573-590. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.1998.00236.x>

- O'Neill, G. (2017). A Proposed Climate-based Seed Transfer System for British Columbia 2017. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.16545.86885>
- Otis Prud'homme, G., Lamhamedi, M. S., Benomar, L., Rainville, A., DeBlois, J., Bousquet, J., & Beaulieu, J. (2018). Ecophysiology and growth of white spruce seedlings from various seed sources along a climatic gradient support the need for assisted migration. *Frontiers in Plant Science*, 8, 2214. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.02214>
- Ow, L. F., Whitehead, D., Walcroft, A. S., & Turnbull, M. H. (2008). Thermal acclimation of respiration but not photosynthesis in *Pinus radiata*. *Functional Plant Biology*, 35(6), 448-461. <https://doi.org/10.1071/FP08104>
- Ow, L. F., Whitehead, D., Walcroft, A. S., & Turnbull, M. H. (2010). Seasonal variation in foliar carbon exchange in *Pinus radiata* and *Populus deltoides*: Respiration acclimates fully to changes in temperature but photosynthesis does not. *Global Change Biology*, 16(1), 288-302. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.01892.x>
- Pedlar, J. H., McKenney, D. W., Aubin, I., Beardmore, T., Beaulieu, J., Iverson, L., O'Neill, G. A., Winder, R. S., & Ste-Marie, C. (2012). Placing forestry in the assisted migration debate. *BioScience*, 62(9), 835-842. <https://doi.org/10.1525/bio.2012.62.9.10>
- Plomion, C., Bousquet, J., & Kole, C. (2011). Genetics, Genomics and Breeding of Conifers. CRC Press.
- Reich, P. B., Sendall, K. M., Stefanski, A., Wei, X., Rich, R. L., & Montgomery, R. A. (2016). Boreal and temperate trees show strong acclimation of respiration to warming. *Nature*, 531(7596), 633-636. <https://doi.org/10.1038/nature17142>
- Robakowski, P., Montpied, P., & Dreyer, E. (2002). Temperature response of photosynthesis of silver fir (*Abies alba* Mill.) seedlings. *Annals of Forest Science*, 59(2), 163-170. <https://doi.org/10.1051/forest:2002003>
- Roskilly, B., & Aitken, S. (2024). Weak local adaptation to climate in seedlings of a deciduous conifer suggests limited benefits and risks of assisted gene flow. *Evolutionary Applications*, 17(9), e70001. <https://doi.org/10.1111/eva.70001>
- Royo, A. A., Raymond, P., Kern, C. C., Adams, B. T., Bronson, D., Champagne, E., Dumais, D., Gustafson, E., Marquardt, P. E., McGraw, A. M., Miesel, J. R., Munson, A. D., Périé, C., Moreira, F. J. T., Ola, A., Bouchard, M., & Bissonnette, J.-F. (2023). Desired regeneration through assisted migration (dream): Implementing a research framework for climate-adaptive silviculture. *Forest Ecology and Management*, 546, 121298. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2023.121298>

- Sage, R. F., & Kubien, D. S. (2007). The temperature response of C₃ and C₄ photosynthesis. *Plant, Cell & Environment*, 30(9), 1086-1106. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2007.01682.x>
- Sage, R. F., Way, D. A., & Kubien, D. S. (2008). Rubisco, Rubisco activase, and global climate change. *Journal of Experimental Botany*, 59(7), 1581-1595. <https://doi.org/10.1093/jxb/ern053>
- Savolainen, O., Pyhäjärvi, T., & Knürr, T. (2007). Gene flow and local adaptation in trees. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 38(1), 595-619. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095646>
- Sendall, K. M., Reich, P. B., Zhao, C., Jihua, H., Wei, X., Stefanski, A., Rice, K., Rich, R. L., & Montgomery, R. A. (2015). Acclimation of photosynthetic temperature optima of temperate and boreal tree species in response to experimental forest warming. *Global Change Biology*, 21(3), 1342-1357. <https://doi.org/10.1111/qcb.12781>
- Silim, S. N., Ryan, N., & Kubien, D. S. (2010). Temperature responses of photosynthesis and respiration in *Populus balsamifera* L.: Acclimation versus adaptation. *Photosynthesis Research*, 104(1), 19-30. <https://doi.org/10.1007/s11120-010-9527-y>
- Silvics of North America*. (1990). U.S. Government Printing Office.
- Singh, H., Najafi, M. R., & Cannon, A. J. (2021). Characterizing non-stationary compound extreme events in a changing climate based on large-ensemble climate simulations. *Climate Dynamics*, 56(5-6), 1389-1405. <https://doi.org/10.1007/s00382-020-05538-2>
- Slot, M., Rey-Sánchez, C., Gerber, S., Lichstein, J. W., Winter, K., & Kitajima, K. (2014). Thermal acclimation of leaf respiration of tropical trees and lianas: Response to experimental canopy warming, and consequences for tropical forest carbon balance. *Global Change Biology*, 20(9), 2915-2926. <https://doi.org/10.1111/qcb.12563>
- Smith, N. G., & Dukes, J. S. (2013). Plant respiration and photosynthesis in global-scale models: Incorporating acclimation to temperature and CO₂. *Global Change Biology*, 19(1), 45-63. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2012.02797.x>
- Smith, N. G., Li, G., & Dukes, J. S. (2019). Short-term thermal acclimation of dark respiration is greater in non-photosynthetic than in photosynthetic tissues. *AoB PLANTS*, 11(6), plz064. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plz064>
- Ste-Marie, C., A. Nelson, E., Dabros, A., & Bonneau, M.-E. (2011). Assisted migration: Introduction to a multifaceted concept. *The Forestry Chronicle*, 87(06), 724-730. <https://doi.org/10.5558/tfc2011-089>

- Ste-Marie, C., Canadian Council of Forest Ministers, Canadian Council of Forest Ministers, & Groupe de travail sur les changements climatiques. (2015). Adapter l'aménagement forestier durable aux changements climatiques : Examen de la migration assistée des espèces d'arbres et son rôle potentiel dans l'adaptation de l'aménagement forestier durable aux changements climatiques.
- Théroux Rancourt, G. (2014). Relations entre la conductance du mésophylle au CO₂ et l'hydraulique des tiges et des feuilles chez des clones de peupliers hybrides variant en sensibilité à la sécheresse. <https://hdl.handle.net/20.500.11794/25571>
- Tjoelker, M. G., Oleksyn, J., & Reich, P. B. (2001). Modelling respiration of vegetation : Evidence for a general temperature-dependent Q10. *Global Change Biology*, 7(2), 223-230. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2001.00397.x>
- Valladares, F., Matesanz, S., Guilhaumon, F., Araújo, M. B., Balaguer, L., Benito-Garzón, M., Cornwell, W., Gianoli, E., Kleunen, M., Naya, D. E., Nicotra, A. B., Poorter, H., & Zavala, M. A. (2014). The effects of phenotypic plasticity and local adaptation on forecasts of species range shifts under climate change. *Ecology Letters*, 17(11), 1351-1364. <https://doi.org/10.1111/ele.12348>
- Valladares, F., Matesanz, S., Guilhaumon, F., Araújo, M. B., Balaguer, L., Benito-Garzón, M., Cornwell, W., Gianoli, E., van Kleunen, M., Naya, D. E., Nicotra, A. B., Poorter, H., & Zavala, M. A. (2014). The effects of phenotypic plasticity and local adaptation on forecasts of species range shifts under climate change. *Ecology Letters*, 17(11), 1351-1364. <https://doi.org/10.1111/ele.12348>
- Way, D. A., & Oren, R. (2010). Differential responses to changes in growth temperature between trees from different functional groups and biomes : A review and synthesis of data. *Tree Physiology*, 30(6), 669-688. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpq015>
- Way, D. A., & Pearcy, R. W. (2012). Sunflecks in trees and forests : From photosynthetic physiology to global change biology. *Tree Physiology*, 32(9), 1066-1081. <https://doi.org/10.1093/treephys/tps064>
- Way, D. A., & Sage, R. F. (2008). Thermal acclimation of photosynthesis in black spruce [*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.]. *Plant, Cell & Environment*, 31(9), 1250-1262. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2008.01842.x>
- Way, D. A., & Yamori, W. (2014). Thermal acclimation of photosynthesis : On the importance of adjusting our definitions and accounting for thermal acclimation

of respiration. *Photosynthesis Research*, 119(1-2), 89-100.
<https://doi.org/10.1007/s11120-013-9873-7>

Williams, M. I., & Dumroese, R. K. (2013). Preparing for Climate Change : Forestry and Assisted Migration. *Journal of Forestry*, 111(4), 287-297.
<https://doi.org/10.5849/jof.13-016>

Zhang, X. W., Wang, J. R., Ji, M. F., Milne, R. I., Wang, M. H., Liu, J.-Q., Shi, S., Yang, S.-L., & Zhao, C.-M. (2015). Higher thermal acclimation potential of respiration but not photosynthesis in two alpine picea taxa in contrast to two lowland congeners. *PLOS ONE*, 10(4), e0123248.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0123248>

Zhu, L., Li, H., Thorpe, M. R., Hocart, C. H., & Song, X. (2021). Stomatal and mesophyll conductance are dominant limitations to photosynthesis in response to heat stress during severe drought in a temperate and a tropical tree species. *Trees*, 35, 1613-1626. <https://doi.org/10.1007/s00468-021-02140-9>