



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 la personne autrice 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'autrice ou 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

BANQUE SOUTERRAINE DE GÉNOTYPES CHEZ LE PEUPLIER FAUX-
TREMBLE (*POPULUS TREMULOIDES*) À TRAVERS LE GREFFAGE
RACINAIRE

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

Par
Nataliia Kryvda

Avril 2026

© Nataliia Kryvda, 2026

REMERCIEMENTS

La réalisation de ce mémoire de recherche n'aurait pas été possible sans le soutien et l'inspiration de nombreuses personnes que je tiens à remercier chaleureusement.

Tout d'abord, ce mémoire de recherche a pu voir le jour grâce à l'inspiration et aux concepts novateurs d'Annie DesRochers et de Francine Tremblay. Merci également à Hana Jelínková, dont les premiers travaux ont posé les bases et ouvert la voie à cette recherche passionnante.

Je remercie chaleureusement Annie DesRochers, ma directrice de recherche, pour son soutien constant, ses précieux conseils et son expertise. Son optimisme et son accompagnement ont été une véritable source d'inspiration tout au long de ce parcours.

Je tiens également à remercier Mebarek Lamara, mon co-directeur de recherche, pour sa confiance et ses conseils avisés, qui ont grandement contribué à l'avancement de ce travail. Un grand merci aussi à Ilga Porth pour son soutien inconditionnel, son expertise et ses recommandations toujours pertinentes.

J'apprécie également les connaissances et l'expérience de tous les auteurs et chercheurs dont les travaux ont enrichi cette recherche. Je remercie également toutes les personnes et institutions qui ont contribué à ce projet, notamment le corps professoral, les équipes de terrain, les laboratoires de séquençage, ainsi que les collaborateurs scientifiques.

Je suis reconnaissante au ministère des Ressources naturelles et des Forêts, Unité de gestion Harricana-Sud, pour leur soutien dans l'identification des sites d'étude et l'obtention des permis de recherche et d'intervention. Cette recherche a également bénéficié du soutien du Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada, grâce à une subvention de découverte attribuée à Annie DesRochers, ainsi que de l'Institut de recherche sur les forêts de l'Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue et du Centre d'étude de la forêt.

Cette recherche a été réalisée sur les terres ancestrales de la Nation Abitibiwinni, et j'exprime la respect envers les Premiers Peuples de ce territoire.

Un grand merci à mes amis et collègues, sincères et rayonnants : Mialintsoa Aroniaina Randriamananjara, Nasolo Tokiniaina Randriambelason, Martin Alcalá Pajares, Kenza Raiq, Siamak Razzagh, Hélène Lavoie, Dany Charron, Nada Meddeb, Ons Abdi, Geoffrey Zanin, Amélie Bergeron, Annie-Claude Malenfant, Olivier Pitre, Martine Hardy, Mathias Mayen, Magalie Roy, Louis-Philippe Charest, Simon Filiatrault, Liv Jessen, Charlie Yongchao, Magali Mabondo, Abigail Leavens, Mila Witcher, Roos Goessen, Julie-Pascale Labrecque-Foy, Marc-André Lemay, Ariane Barrette, Sabrina Cloutier, Mathieu Gnocchini, Lucie Nina Barbier et Hengyi Bai. Votre présence et votre bienveillance sont d'une grande importance pour moi, et je vous en remercie du fond du cœur.

Avec toute ma gratitude, je remercie ma famille : vous êtes le miracle et la lumière qui sont apparus dans ma vie. Je vous suis profondément reconnaissante pour votre amour et pour chaque moment passé avec vous.

« La forêt, c'est ce qui nous reste à nous, la communauté... Sans elle, je serais perdue »

Témoignage d'une aînée Abitibiwinni (Germain, 2012)

AVANT-PROPOS

Le mémoire se divise en trois sections. La première correspond à l'introduction générale, qui met en contexte le sujet d'étude, présente l'état des connaissances ainsi que les objectifs et les hypothèses. La deuxième section est présentée sous forme d'article scientifique rédigé en anglais, avec comme auteures : « Nataliia Kryvda, Ilga M. Porth, Roos Goessen, Mebarek Lamara et Annie DesRochers ». L'article sera soumis à une revue scientifique avec évaluation par les pairs. Annie DesRochers et Francine Tremblay ont conceptualisé l'ensemble de l'étude. Nataliia Kryvda, Annie DesRochers et Mebarek Lamara ont conçu les expériences. Nataliia Kryvda et Annie DesRochers ont réalisé les expériences, l'analyse et l'interprétation des données, et rédigé l'article. Roos Goessen, Ilga Porth et Mebarek Lamara ont contribué à l'analyse génétique. Annie DesRochers, Mebarek Lamara et Ilga Porth ont révisé l'article. Tous les auteurs ont lu et approuvé la version finale du manuscrit. La troisième section présente la conclusion générale, ainsi que les implications et les perspectives de l'étude.

RÉSUMÉ

La diversité génétique du peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michx.) est souvent sous-estimée lorsqu'elle est évaluée à partir de critères morphologiques ou phénologiques, comme le débourrement printanier. De plus, la présence de génotypes multiples après des perturbations ne résulte pas nécessairement de la reproduction sexuée, mais peut être expliquée par une régénération rapide et massive de drageons d'origine végétative issus de différentes sections du réseau racinaire. L'hypothèse centrale de cette étude était que le système racinaire du peuplier faux-tremble agit comme une réserve de génotypes, permettant la conservation des génotypes au fil des générations, même en l'absence de reproduction sexuée. Pour tester cette hypothèse, trois peuplements naturels de peupliers matures ont été sélectionnés et coupés afin d'en stimuler le drageonnement. Des échantillons de tissus (jeunes branches et écorce) ont été prélevés sur chaque arbre coupé et sur tous les drageons produits l'année suivante pour une analyse génétique par séquençage à haut débit. Les systèmes racinaires ont été excavés à l'aide d'un jet d'eau à haute pression afin de vérifier l'origine des drageons sur les racines parentales. Les résultats ont révélé une fréquence élevée de greffes racinaires dans les trois sites étudiés: 22, 6 et 6 greffes respectivement. Des racines vivantes issues de souches mortes ont aussi été observées dans tous les sites (6, 4 et 4 par site). L'analyse de 421 individus, basée sur 49 000 SNPs (polymorphismes de nucléotides simples), a permis d'identifier 32 clones distincts. Parmi ces clones, 17 ont été identifiés chez les arbres matures avant la perturbation, et 15 uniquement chez les drageons régénérés après la perturbation. Une forte proportion d'individus apparentés a été détectée (21 % avec un coefficient de parenté $\phi \geq 0,1$), et 16 520 paires présentaient un $\phi \geq 0,45$, suggérant une origine clonale. Trois clones absents de la canopée ont été retrouvés dans des drageons issus de racines vivantes provenant de souches d'arbres morts; ces racines d'arbres morts étaient greffées à des arbres voisins vivants de génotypes différents. Sept autres clones nouvellement détectés dans la population de drageons étaient chacun représentés par un seul ramet. Les résultats de cette étude indiquent que les connexions fonctionnelles entre arbres vivants et anciens réseaux racinaires permettent de conserver des génotypes dans le sol, favorisant ainsi la survie de clones anciens et leur réapparition dans la canopée après perturbation. Ainsi, malgré une régénération strictement végétative, une diversité génétique significative est maintenue et peut même s'accroître localement, grâce à la coexistence de multiples clones et à l'émergence de nouveaux ramets isolés.

Mots-clés : anastomose racinaire, diversité clonale, séquençage génétique, régénération végétative, réseau racinaire, tremble, greffe racinaire

Keywords: root anastomosis, clonal diversity, genetic sequencing, vegetative regeneration, root network, aspen, root grafting

ABSTRACT

The genetic diversity of trembling aspen (*Populus tremuloides* Michx.) is often underestimated when assessed using morphological or phenological traits, such as spring bud break. Moreover, the presence of multiple genotypes following disturbances does not necessarily result from sexual reproduction, but can instead be explained by the rapid and abundant regeneration of vegetative suckers originating from different sections of the root network. The central hypothesis of this study was that the root system of trembling aspen acts as a reservoir of genotypes, enabling the persistence of genotypes across generations, even in the absence of sexual reproduction. To test this hypothesis, three natural stands of mature aspens were selected and harvested to stimulate suckering. Tissue samples (young branches and bark) were collected from each felled tree and from all suckers produced the following year for genetic analysis using high-throughput sequencing. Root systems were excavated using a high-pressure water jet to verify the origin of suckers on parental roots. The results revealed a high frequency of root grafting across the three study sites: 22, 6, and 6 grafts, respectively. Living roots originating from dead stumps were also observed at all sites (6, 4, and 4 per site). The analysis of 421 individuals, based on 49,000 SNPs (single nucleotide polymorphisms), identified 32 distinct clones. Among these, 17 were detected in mature trees prior to disturbance, and 15 only in suckers regenerated after disturbance. A high proportion of related individuals was observed (21% with a relatedness coefficient $\phi \geq 0.1$), and 16,520 pairs showed $\phi \geq 0.45$, suggesting a clonal origin. Three clones absent from the canopy were found in suckers originating from living roots of dead trees; these roots were grafted to neighboring living trees with different genotypes. Seven additional clones newly detected in the sucker population were each represented by a single ramet. The results of this study indicate that functional connections between living trees and legacy root networks enable the preservation of genotypes in the soil, thereby promoting the survival of older clones and their re-emergence in the canopy following disturbance. Thus, despite strictly vegetative regeneration, significant genetic diversity is maintained and may even increase locally through the coexistence of multiple clones and the emergence of new isolated ramets.

Keywords: root anastomosis, clonal diversity, genetic sequencing, vegetative regeneration, root network, aspen, root grafting

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	III
AVANT-PROPOS	VI
RÉSUMÉ	VII
ABSTRACT	XIV
TABLE DES MATIÈRES	IX
LISTE DES FIGURES	XI
LISTE DES TABLEAUX	XII
LISTE DES SIGLES ET DES ABRÉVIATIONS	XIII
LISTE DES SYMBOLES ET DES UNITÉS	XIV
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
1. UNDERGROUND GENOTYPE BANK IN ASPEN (<i>POPULUS TREMULOIDES</i>) THROUGH ROOT GRAFT FORMATION	20
1.1 Introduction	22
1.2 Materials and methods.....	27
1.2.1 Study sites.....	27
1.2.2 Sampling and root excavation.....	29
1.2.3 Determination of root origin using dendrochronology.....	31
1.2.4 Root graft identification and measurements	31
1.2.5 Statistical analysis.....	32
1.2.6 Genetic analysis.....	32
1.2.7 Clonal identification.....	35
1.3 Results	37
1.3.1 Origin of root systems (dendrochronology)	37
1.3.2 Root structure and size hierarchy	37
1.3.3 Root grafting and spatial structure.....	38
1.3.4 Living roots from dead stumps (LRDS)	40
1.3.5 Clonal structure and identification.....	40
1.3.6 Genetic relatedness and clonemate identification.....	42
1.3.7 Genetic diversity and differentiation.....	44

1.3.8	Population structure (PCA) and phylogenetics	44
1.4	Discussion	46
1.5	Conclusion.....	53
1.6	Acknowledgements.....	54
	CONCLUSION GÉNÉRALE	55
	ANNEXE A	68
	LISTE DE RÉFÉRENCES	81

LISTE DES FIGURES

Figure 1 Schéma représentant diversité génétique du peuplier faux-tremble via le greffage racinaire	19
Figure 2 Geographical extent of trembling aspen (<i>Populus tremuloides</i>) and study sites in Abitibi-Témiscamingue, Québec, Canada	28
Figure 3 Map and photo of excavated root systems of trembling aspen at Rapide, Berry and Desboues sites	30
Figure 4 Root grafts between living trees (top of (a) and (b)) and between living trees and living roots of dead stumps (LRDS) (bottom of (a) and (b)) in trembling aspen populations.....	39
Figure 5 Clonal distribution and regeneration of trembling aspen at the Rapide site following a disturbance.....	41
Figure 6 Kinship network colored by site.....	43
Figure 7 Phylogenetic tree showing different clones in various colors	45
Figure 8 Distribution and dispersion of kinship coefficients in trembling aspen	75
Figure 9 Distribution of genetic relatedness coefficients in trembling aspen sites.....	76
Figure 10 Analyse de l'hétérozygotie partagée (SH) paire à paire.....	77
Figure 11 Principal Component Analysis (PCA) of trembling aspen populations at three sites: Berry, Desboues, and Rapide.....	78
Figure 12 Relationship between the total number of SNPs and the ratio of (A+C)/B, showing the predominantly diploid population (red points) with two triploid individuals (blue points).....	79
Figure 13 Circular phylogenetic tree showing different clones across three study sites (various colors).....	80

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1 Caractéristique du site et données sur les arbres pour le peuplier faux-tremble	68
Tableau 2 Characteristics of trees and roots of trembling aspen in the studied areas .	70
Tableau 3 Summary of trembling aspen root grafts characteristics and tree density in the study areas	71
Tableau 4 Presence and genetic identity of living roots from dead stumps (LRDS) across trembling aspen sites	72
Tableau 5 Clonal diversity and ploidy of studied trembling aspen populations	73
Tableau 6 Genetic diversity statistics by site. Observed heterozygosity (H_o), expected heterozygosity (H_s), the inbreeding coefficient (FIS), and the average number of alleles per locus for each sampling site in trembling aspen.....	74

LISTE DES SIGLES ET DES ABRÉVIATIONS

CRSNG : Conseil de Recherches en Sciences Naturelles et en Génie

DNA: Deoxyribonucleic Acid

F_{IS} : Inbreeding coefficient

F_{ST} : Fixation index among subpopulations

GbS: Genotyping-by-sequencing

HWE : Hardy-Weinberg equilibrium

IBIS : Institut de biologie intégrative et des systèmes

IRF : Institut de recherche sur les forêts

LRDS: Living roots of dead stumps

N_{SH} : Number of loci wher both individuals are identically heterozygous

N_{Het} : Total number of heterozygous loci for each individual

PCA: Principal Component Analysis

SH: Shared Heterozygosity index emphasizes shared heterozygous loci

SNP: Single nucleotide polymorphism

SSR : Simple sequence repeat (répétition de courtes séquences d'ADN), microsatellite

UQAT : Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue

LISTE DES SYMBOLES ET DES UNITÉS

PstI : Enzymes de restriction - reconnaît la séquence 5'-CTGCA|G-3' et coupe entre le A et le G.

NsiI : Enzymes de restriction - reconnaît la séquence 5'-ATGCA|T-3' et coupe entre le A et le T.

MspI : Enzymes de restriction - reconnaît la séquence 5'-C|CGG-3' et coupe entre le premier C et le C suivant.

grit : Échelle qui décrit la grosseur des particules abrasives sur du papier de verre ou du papier émeri

ϕ : Pairwise Relatedness

kb : kilobase, 1 000 bases d'ADN

μL : microlitre = 10^{-6} litre

ng : nanogramme = 10^{-9} gramme

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Mise en contexte. La diversité génétique des espèces végétales est largement déterminée par la reproduction sexuée, qui assure une recombinaison génétique et une variabilité sur plusieurs générations. Cependant, certaines espèces à reproduction clonale remettent en question ce principe, car leur adaptabilité et diversité génétique semblent contredire les règles classiques de l'évolution. Chez des espèces comme le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides*), qui se reproduit principalement par clonage végétatif, la question se pose de savoir comment ces populations maintiennent une diversité génétique suffisante pour résister aux perturbations environnementales sans avoir recours à la reproduction sexuée.

Les recherches sur les mécanismes de persistance des clones dans les systèmes forestiers révèlent que les processus clonaux ne se limitent pas simplement à la multiplication des génotypes existants mais peuvent également favoriser l'adaptation locale et la résilience à long terme (Gailing et al., 2025; Kremer et al., 2025). Bien que ces espèces ne se reproduisent pas significativement par graines, la variabilité génétique parmi les clones ne se limite pas à une simple perte génétique, contrairement aux modèles classiques de génétique des populations (Balloux et al., 2003; Moriguchi et al., 2001; Pornon et al., 2000; Shapcott, 1995). En réalité, les populations clonales parviennent à maintenir, voire à accroître, leur diversité génotypique sur de longues périodes (Bengtsson, 2003; Erickson & Hamrick, 2003; Latutrie et al., 2019). Cette diversité n'est pas seulement liée aux conditions climatiques (Wan et al., 2016), aux incendies ou à des processus comme la mutation (Million et al., 2021), la perte de gènes (Bolotin & Hershberg, 2015) ou les variations somatiques et épigénétiques (Barrett, 2015). Elle résulte également de mécanismes associés à la régénération clonale et, surtout, à des niveaux élevés de connectivité racinaire, permettant la diversification génétique malgré un mode de reproduction principalement végétatif (Latutrie et al., 2019). Les racines, et plus spécifiquement les réseaux racinaires interconnectés, jouent un rôle bien au-delà de la simple compétition pour les ressources. Dans le cas du

peuplier faux-tremble, ces réseaux complexes relient les arbres via leurs racines parentales, et ces connexions se renforcent au fil du temps grâce à la formation de greffes racinaires naturelles, parfois entre individus de géotypes différents (DesRochers & Lieffers, 2001b; Jelínková et al., 2009). Ces réseaux souterrains permettent l'échange d'eau, de nutriments et de glucides, soutenant ainsi la survie des clones qui, autrement, risqueraient de disparaître. Ce phénomène remet en question la vision traditionnelle des arbres comme des individus isolés et strictement en compétition les uns avec les autres, et souligne la dimension collective des peuplements clonaux.

De plus, ce système racinaire joue un rôle crucial dans la dynamique de la population. Grâce à la reproduction clonale par drageons racinaires, les racines peuvent survivre longtemps après la mort des tiges aériennes. Des études ont montré que des racines vivantes provenant de souches d'arbres morts mais reliées à des arbres vivants, peuvent régénérer de nouvelles pousses après une perturbation (DesRochers & Lieffers, 2001a, 2001b). Ces racines, soutenues par les ressources échangées via les greffes racinaires, peuvent survivre pendant plusieurs décennies, renforçant ainsi l'intégration physiologique et la résilience du peuplement.

Cependant, cette interconnexion racinaire n'est pas sans enjeux. Bien que les racines permettent le partage des ressources et la survie des clones, elles génèrent également une compétition accrue pour l'accès à la lumière, aux nutriments et aux autres ressources écologiques. Ce phénomène de compétition racinaire est particulièrement marqué dans des habitats à ressources limitées, où des processus comme l'auto-éclaircissement régulent la densité des drageons (Bell et al., 1998; DesRochers & Lieffers, 2001b; Krasny & Johnson, 1992). Ainsi, en facilitant la survie et la régénération, ces réseaux racinaires contribuent à la résilience à long terme des forêts, tout en maintenant un équilibre entre coopération et compétition.

Toutefois, l'étude de la diversité génétique dans les populations clonales présente plusieurs défis méthodologiques. Les méthodes classiques de mesure de la diversité génétique, qui se concentrent sur l'analyse de la variation génétique des graines et des semis, négligent souvent les dimensions souterraines et clonales (Bengtsson, 2003). Par conséquent, il existe un risque considérable de sous-estimer la richesse génétique réelle des populations clonales, en particulier dans les forêts tempérées, où les réseaux racinaires sont particulièrement complexes et difficiles à analyser. Des études récentes (DeWoody et al., 2008; Jelínková et al., 2009) ont démontré que, en limitant l'évaluation de la diversité génétique aux seules structures aériennes des individus (tiges et feuilles), on risque de manquer une part substantielle de la complexité génétique des populations, qui est souvent bien plus élevée que celle estimée par les approches traditionnelles basées sur les individus issus de la reproduction sexuée.

Les effets des perturbations environnementales, telles que les incendies ou les épidémies de ravageurs, sont particulièrement influencés par ces mécanismes de résilience clonale. La résurgence de génotypes après une perturbation ne relève pas seulement de la survie des tissus racinaires, mais aussi de la capacité des clones à se régénérer de manière autonome via leurs racines et par greffage, une capacité rarement observée dans les espèces à reproduction sexuée (Johnston, 2024). Ce phénomène de régénération différée peut permettre à certaines populations de résister aux perturbations environnementales sur des périodes beaucoup plus longues que ne le suggèrent les modèles classiques d'évolution des espèces.

Ainsi, la gestion de la biodiversité forestière, en particulier dans le contexte du changement climatique et de la fragmentation des habitats, nécessite de réévaluer les modèles de dynamique des populations végétales. Les approches classiques de conservation et de gestion sylvicole, qui se concentrent souvent sur la diversité génétique des individus sexués, doivent être ajustées pour prendre en compte les processus clonaux et les réseaux souterrains. Les pratiques sylvicoles modernes

devraient intégrer des stratégies permettant de maintenir la continuité génétique des clones et de promouvoir les interactions entre les individus dans un cadre de résilience à long terme (Seidl et al., 2017). L'étude du peuplier faux-tremble et de ses réseaux racinaires interconnectés soulève des questions fondamentales sur la définition même de l'individu végétal et de l'unité d'évolution.

État des connaissances

Diversité génétique chez les plantes. La diversité génétique est essentielle pour l'adaptation des plantes et leur survie à long terme. En effet, cette diversité permet aux plantes de surmonter une variété de stress biotiques, tels que les maladies et les ravageurs, ainsi que des stress abiotiques, notamment la sécheresse, la salinité et les variations climatiques (Carvalho et al., 2019; Chung et al., 2023; Swarup et al., 2021). Le mode de reproduction des populations végétales, qu'il soit sexuel ou asexué (clonal), influence profondément la variation génétique à l'intérieur et entre les populations, affectant leur potentiel évolutif, leur résilience écologique et leurs besoins en matière de conservation.

La reproduction sexuée favorise généralement une plus grande diversité génétique au sein des populations, en raison de la recombinaison génétique et de l'échange de gènes, comme cela est observé chez les espèces hermaphrodites et dioïques (Lasky et al., 2014). Ce mécanisme, par la recombinaison méiotique et la fécondation, génère de nouvelles combinaisons d'allèles, accélérant ainsi l'adaptation des populations aux changements environnementaux (Johnston, 2024; Stetsenko & Roze, 2022). En revanche, les plantes clonales, qui se reproduisent par voie asexuée (drageons, rhizomes, stolons), produisent des individus génétiquement identiques, appelé ramets, issus d'un même ancêtre ou génome (Silvertown, 2008; Yang et al., 2023).

En théorie, la reproduction asexuée, ou clonale, tend à mener à une diversité génétique plus faible, les populations étant parfois dominées par un ou quelques génotypes

(Balloux et al., 2003; Vallejo-Marín et al., 2010). Toutefois, des exceptions existent, certaines plantes clonales maintiennent une diversité génétique modérée à élevée grâce à des événements sexuels occasionnels, à des mutations somatiques ou à des origines multiples de clones (Lira, 2024). Cette divergence a conduit à une réévaluation des mécanismes évolutifs et écologiques chez les espèces clonales. Ainsi, la diversité génétique dans les plantes, qu'elles soient sexuées ou clonales, est façonnée par une combinaison complexe de plusieurs facteurs, dont le mode de reproduction, les événements de mutation, et les conditions écologiques locales. Ces mécanismes ont des implications importantes pour la gestion de la conservation des populations végétales et leur capacité d'adaptation aux conditions environnementales changeantes.

Les méthodes modernes d'évaluation de la diversité génétique des plantes ont considérablement évolué grâce à l'avènement des technologies moléculaires. Les approches traditionnelles basées sur des marqueurs morphologiques et biochimiques ont été largement complétées ou remplacées par des marqueurs moléculaires, tels que les microsatellites (SSR), les polymorphismes de nucléotides simples (SNP) et les méthodes de séquençage à haut débit, qui permettent des évaluations précises et reproductibles de la diversité génétique à l'échelle du génome (Bidyananda et al., 2024; Govindaraj et al., 2015). Ces techniques, indépendantes des influences environnementales, accélèrent la découverte de ressources génétiques et facilitent les efforts de conservation (Mondini et al., 2009). En particulier, le séquençage à haut débit permet des analyses globales du génome, contribuant ainsi à l'identification d'allèles précieux et de traits d'intérêt pour la sélection de matériel végétal plus résilient et performant (De Ronne et al., 2023).

La conservation de la diversité génétique repose sur deux stratégies principales : la conservation *in situ* (dans les habitats naturels) et *ex situ* (banques de gènes, cryopréservation). Les outils moléculaires jouent un rôle essentiel dans l'identification des ressources génétiques importantes et dans la gestion des populations d'espèces

rare ou menacées (Carvalho et al., 2019). Par ailleurs, l'intégration de cette diversité dans les programmes de sélection permet non seulement d'améliorer le rendement et la qualité, mais aussi d'augmenter la résilience face aux stress environnementaux (Swarup et al., 2021).

Diversité génétique chez les espèces des plantes clonales. Les espèces clonales, qui se reproduisent asexuellement par des mécanismes comme la propagation végétative (stolons, rhizomes, tubercules, bulbes, drageons) ou par fragmentation des tiges ou des feuilles, ont longtemps été considérées comme génétiquement homogènes en raison de l'absence de recombinaison méiotique (Barrett, 2015; Fogle et al., 2008; Vranken et al., 2022; Wahl & Tanaka, 2022). Cette idée de diversité génétique limitée découle du faible échange génétique lié à la reproduction clonale, ce qui restreint la diversité nécessaire à l'adaptation aux environnements changeants (Blundell et al., 2019; Pereyra et al., 2023). Cependant, des études récentes montrent que les populations clonales peuvent conserver et accumuler une variation génétique significative grâce à des mécanismes comme la mutation (Million et al., 2021; Pelosi et al., 2025), la perte de gènes (Bolotin & Hershberg, 2015), ainsi que des variations somatiques et épigénétiques (Barrett, 2015; Verhoeven & Preite, 2014). De plus, bien que rares, des événements de reproduction sexuée peuvent accroître la diversité génétique en introduisant de nouveaux allèles dans les populations (Bengtsson, 2003; Jokela et al., 2003; Sofi et al., 2021).

D'autres facteurs influencent également la diversité clonale et génétique, tels que la taille des populations (Ellegren & Galtier, 2016), la perturbation de l'habitat (Brzyski & Culley, 2011) et les gradients environnementaux (altitude, climat) (Wu et al., 2022), qui modulent les taux de mutation, les pressions de sélection et les possibilités de recrutement sexuel. Par ailleurs, des mécanismes, tels que la sélection dépendante de la fréquence, les fluctuations environnementales (Ryderheim & Kiørboe, 2024; Weeks & Hoffmann, 2008), ainsi que les processus de dispersion et de migration (Da Cunha

et al., 2022; Vrijenfoek, 1979), favorisent la coexistence de plusieurs clones et aident à maintenir la diversité, notamment dans des environnements hétérogènes.

Certaines populations clonales présentent des dynamiques complexes, où des facteurs écologiques et évolutifs, comme les interactions souterraines et l'intégration physiologique, influencent la diversité génétique, bien que ces mécanismes soient peu étudiés (Jelínková, 2013). Comprendre ces mécanismes est crucial pour évaluer le potentiel adaptatif des espèces clonales, leur évolution à long terme et les défis de leur conservation face aux changements environnementaux.

Les modèles de diversité génétique chez les espèces clonales révèlent également une variation considérable à travers différents écosystèmes et échelles. De nombreuses populations de plantes clonales montrent des niveaux de diversité génétique intermédiaires, voire élevés, et la présence de populations multiclonaux est courante (Ellstrand & Roose, 1987). Par exemple, chez des espèces comme *Eichhornia crassipes*, la diversité génétique varie en fonction des mécanismes de dispersion et des facteurs écologiques (Da Cunha et al., 2022). De manière similaire, chez les populations bactériennes clonales, la perte de gènes peut jouer un rôle majeur dans la variation génétique, entraînant parfois une diversification comparable à celle des espèces à reproduction sexuée (Bolotin & Hershberg, 2015). Chez les animaux clonaux, les mutations somatiques, l'épigénétique et les événements sexuels occasionnels jouent également un rôle clé pour maintenir la diversité génétique et l'adaptabilité face aux pressions écologiques (Weeks & Hoffmann, 2008).

L'étude des arbres clonaux, en particulier ceux qui se reproduisent principalement par propagation végétative, offre des perspectives intéressantes sur la manière dont des organismes à longue durée de vie accumulent une diversité génétique au fil du temps (Jelínková et al., 2009; Namroud, Tremblay, et al., 2005; Suvanto & Latva-Karjanmaa, 2005; Valbuena-Carabaña et al., 2008). Parmi ces espèces, le peuplier faux-tremble et *Pando* (un peuplement de peuplier faux-tremble dans l'Utah, aux États-Unis) sont

souvent considérés comme les plus grands et les plus anciens organismes vivants sur Terre. Longtemps, on a pensé que la faible reproduction sexuée du peuplier faux-tremble signifiait une faible diversité génétique au sein de ces peuplements, souvent perçus comme composés d'un ou de quelques grands clones. Cette hypothèse reposait sur l'idée que les différences clonales étaient faciles à identifier par des caractéristiques visuelles comme la couleur de l'écorce, la forme des feuilles ou la phénologie. Cependant, l'utilisation de techniques moléculaires, telles que les marqueurs allozymes (Cheliak & Pitel, 1984) et les microsatellites (Miwa et al., 2001; Wyman et al., 2003), a révélé une diversité clonale plus élevée que prévu. Par exemple, dans une zone de 2100 ha en Utah, 189 clones distincts ont été identifiés dans 30 peuplements de peuplier faux-tremble (Mock et al., 2008). Même dans le clone célèbre de Pando, qui était supposément un seul clone génétique (DeWoody et al., 2008; Kemperman & Barnes, 1976), 52 génotypes distincts ont été détectés dans le même peuplement (Mock et al., 2008), remettant ainsi en question les hypothèses antérieures fondées sur des critères morphologiques (Long & Mock, 2012).

Cependant, les mécanismes classiques expliquant cette diversité, tels que les rares événements de reproduction sexuée ou les mutations somatiques, ne suffisent pas toujours à rendre compte de la complexité génétique observée dans les populations clonales. En effet, bien que la reproduction sexuée puisse introduire de nouveaux génotypes, sa contribution à la diversité génétique, par exemple chez le peuplier faux-tremble, est limitée en raison de conditions strictes de germination et de la forte mortalité des semis dans les forêts à canopée fermée, réduisant ainsi son rôle dans la structure génétique des populations (Kreider & Yocom, 2021a). Malgré une production élevée de graines, l'établissement des semis demeure rare, ce qui restreint la contribution de la régénération par graines (Barnes, 1966). Des études à long terme, combinant l'excavation des racines et la dendrochronologie, ont montré que, dans certaines régions, la régénération du peuplier faux-tremble était exclusivement clonale (Desrochers et al., 2002; DesRochers & Lieffers, 2001a; Jelínková et al., 2009). Ces

recherches ont montré que la régénération clonale par drageons racinaires était à l'origine de tous les arbres, remettant en question les stratégies reproductives mixtes présumées ailleurs. Elles suggèrent que la diversité clonale peut persister sans recrutement de semis, indiquant l'existence d'autres mécanismes contribuant à cette diversité.

Les mutations somatiques, fréquemment observées chez les plantes clonales, ont été proposées comme un mécanisme expliquant la diversité génétique en l'absence de reproduction sexuée (Dixon, 2012). Toutefois, les taux de mutation somatique chez des arbres à longue durée de vie, tels que le chêne pédonculé (*Quercus robur*) ou l'épinette de sitka (*Picea sitchensis*), sont relativement faibles (Hanlon et al., 2019; Schmid-Siegert et al., 2017). Pour *Populus trichocarpa*, le taux de mutation somatique est estimé à $1,33 \times 10^{-10}$ mutations par base et par an, soit un taux par génération de $2,66 \times 10^{-8}$ (Hofmeister et al., 2020), ce qui reste faible comparé à des plantes annuelles comme *Arabidopsis thaliana* (Ossowski et al., 2010). Bien que les mutations somatiques puissent induire des changements phénotypiques, leur contribution à la diversité génétique globale reste modeste.

En somme, bien que la reproduction asexuée des plantes clonales entraîne en théorie une homogénéité génétique, de nombreux mécanismes écologiques et évolutifs peuvent soutenir une diversité génétique significative, remettant en cause l'idée que les populations clonales sont génétiquement homogènes. Les interactions complexes entre la reproduction sexuée occasionnelle, les mutations somatiques, les phénomènes épigénétiques, ainsi que les dynamiques des réseaux racinaires souterrains, sont essentielles pour comprendre la diversité génétique et l'adaptation des plantes clonales face aux défis environnementaux.

Peuplier faux-tremble comme modèle d'étude des populations clonales. Le peuplier faux-tremble constitue un modèle particulièrement pertinent pour l'étude des dynamiques des populations clonales, en raison de sa forte capacité à se reproduire par

clonage, de sa large distribution géographique et de son rôle écologique majeur dans les écosystèmes forestiers (Goessen et al., 2022; Mock et al., 2008; Namroud, Park et al., 2005). En tant qu'espèce pionnière, il s'installe rapidement après des perturbations écologiques, et se caractérise par sa remarquable capacité à dominer la canopée grâce à sa croissance rapide et sa tolérance à des conditions environnementales variées (Burns & Honkala, 1990). L'étude du peuplier faux-tremble permet ainsi d'approfondir la compréhension des interactions complexes entre la clonalité, la diversité génétique et les facteurs environnementaux, tout en éclairant les mécanismes de résilience des populations clonales face aux changements écologiques (Bishop et al., 2019; Ding et al., 2020; Ding & Brouard, 2022).

Le peuplier faux-tremble est reconnu pour sa structure génétique unique et sa diversité observées au sein de ses populations clonales (Callahan et al., 2013). Des études ont montré que la diversité génétique au sein de ces populations est enrichie par des processus d'intégration clonale (Latutrie, 2017; Namroud et al., 2006). En particulier, le greffage des racines entre les clones voisins peut permettre aux populations de survivre aux conditions environnementales changeantes et de favoriser l'adaptation aux perturbations (DesRochers & Lieffers, 2001b, 2001a; Jelínková et al., 2009). Ces processus d'intégration clonale jouent ainsi un rôle fondamental dans la résilience des populations de peuplier faux-tremble, en permettant à différents clones d'échanger des ressources et d'assurer leur pérennité dans un environnement fluctuant (Cairns et al., 2000; Jelínková et al., 2009).

Un autre facteur clé des dynamiques des populations clonales du peuplier faux-tremble est la polyploïdie, en particulier la triploïdie, caractérisée par la présence de trois ensembles de chromosomes (Greer et al., 2018). La triploïdie est fréquente chez le peuplier faux-tremble, notamment dans les régions non glaciaires de l'ouest de l'Amérique du Nord (Goessen et al., 2025; Mock et al., 2012). Cette caractéristique génétique confère aux individus triploïdes une croissance plus rapide et une meilleure

tolérance aux conditions environnementales difficiles, telles que la sécheresse (Goessen et al., 2022; Greer et al., 2018; Liao et al., 2016). Bien que la fertilité des triploïdes soit généralement réduite, leur présence dans les populations contribue à la diversité génétique et renforce la stabilité de ces populations face aux stress environnementaux (Eisenring et al., 2023).

Les dynamiques des populations clonales de peuplier faux-tremble sont fortement influencées par les perturbations environnementales et historiques, telles que les incendies, les changements climatiques et l'histoire glaciaire (Goessen et al., 2025; Krasnow & Stephens, 2015; Nlungu-Kweta et al., 2017). Les incendies de forêt, par exemple, jouent un rôle crucial dans le renouvellement des populations de peuplier faux-tremble en créant des opportunités pour la colonisation par de nouveaux clones soit par la régénération végétative ou pas graines, lorsque les conditions sont favorables (Wan et al., 2014). La reproduction du peuplier faux-tremble par drageonnement est stimulée par les perturbations qui interrompent l'action d'hormones qui régulent la dominance apicale et augmente la disponibilité de la lumière et la température du sol (Farmer, 1962; Fraser et al., 2004; G. Wang, 2003). Après un feu, un peuplier faux-tremble peut produire un grand nombre de drageons dépassant parfois 90 000 tiges/ha, permettant une colonisation rapide du site (Jean et al., 2020), suivi par une période d'auto-éclaircie rapide qui diminue considérablement la densité des tiges dès les premières années (Krasny & Johnson, 1992). Ce processus de régénération permet au peuplier de se maintenir dans les écosystèmes perturbés, bien que des conditions extrêmes de sécheresse ou d'humidité excessive puissent freiner sa capacité à produire des drageons (Boucher et al., 2020; Crouch et al., 2025). La lumière, bien que non essentielle pour initier le drageonnement, est cruciale pour la croissance des nouvelles tiges (Deighton et al., 2021). En outre, la migration post-glaciaire a favorisé la dispersion et l'établissement de nouvelles populations, contribuant à maintenir une diversité génétique élevée malgré la dominance clonale (Ding et al., 2017; Goessen et al., 2025).

La régénération par graine du peuplier faux-tremble est peu fréquente en raison de la courte durée de vie des graines et de la faible survie des semis (Landhäusser et al., 2019). Cependant, lorsque la production de graines coïncide avec des perturbations comme les incendies, la colonisation de nouveaux sites devient plus efficace (Kreider & Yocom, 2021b). Par exemple, un arbre de 23 ans peut produire jusqu'à 1,6 million de graines, dispersées jusqu'à 15 km, ce qui permet au peuplier de coloniser de nouveaux territoires, notamment ceux qui étaient auparavant exempts de peupliers ou le long des chemins forestiers, qui servent de corridors de dispersion (Landhäusser et al., 2019; Marchais et al., 2024). Toutefois, l'impact de ces corridors est généralement limité aux zones voisines et ne favorise pas une expansion importante dans les habitats intacts (Marchais et al., 2024). La germination des semis dépend de nombreux facteurs, tels que la présence des sols minéraux-organiques ouverts, des microsites concaves (Krasny et al., 1988; Schott et al., 2014), ainsi que des conditions favorables de lumière, d'humidité, de température et d'intensité des perturbations (Gill et al., 2017; Landhäusser et al., 2010, 2019). Des substrats comme la mousse *Polytrichum strictum* peuvent également stimuler la germination (Causse, 2006).

Racines parentales

Système racinaire clonal du peuplier faux-tremble. Les drageons émergent principalement des racines latérales superficielles des arbres morts ou abattus, appelées racines mères ou racines parentales. Une même racine mère peut ainsi donner naissance à plusieurs drageons qui seront ainsi reliés entre eux. Ces racines mères jouent un rôle essentiel dans la persistance des peuplements, le partage des ressources et le maintien de la diversité génétique. Les premières études sur le système racinaire des peupliers faux-tremble expliquaient que les racines parentales se dégradent avec le temps, à mesure que les drageons développaient leurs propres racines, et que les drageons initialement interconnectés devenaient indépendants les uns des autres avec le temps (Peterson & Peterson, 1992; Schier et al., 1985). Cependant, des excavations à grande échelle ont montré que tel n'était pas le cas : Les arbres adultes conservent leurs racines

parentales tout au long de leur vie, même si de nouvelles racines se forment rapidement après l'émergence des drageons (DesRochers & Lieffers, 2001b). Les ramets (tiges clonales) ne deviennent donc pas indépendants, mais intègrent les racines parentales dans leurs propres systèmes, créant ainsi un réseau racinaire commun et interconnecté. Ces racines parentales sont facilement identifiables à l'aide de la dendrochronologie, puisqu'elles sont obligatoirement plus anciennes que les tiges qu'elles supportent puisqu'elles étaient là avant la production des drageons (DesRochers & Lieffers, 2001b).

Des recherches ont démontré qu'il existait une dépendance relative entre les drageons et les racines parentales et que la mort ou l'abattage des arbres n'entraînaient pas nécessairement la coupure des connexions racinaires d'origine ni la mort des racines parentales (DeByle & Winokur, 1985b; Desrochers, 2000). Les études récentes apportent une preuve supplémentaire que la souche de l'arbre peut rester vivante pendant une longue période de temps à cause des racines parentales qui sont connectées aux racines d'autres arbres vivants et rester ainsi conservées et intégrées dans le système racinaire de la génération suivante d'arbres (DesRochers & Lieffers, 2001b). Ces résultats contredisent quelque peu les études précédentes sur les peupliers, qui rapportaient que les extrémités distales ou proximales des racines parentales ne persistaient que jusqu'à ce que l'un des deux arbres connectés meurent, finissant par pourrir et rendant les arbres indépendants l'un de l'autre (Gifford, 1966; Maini, 1990; Sandberg & Schneider, 1953).

Greffes racinaires naturelles

L'intégration des population de peupliers faux-tremble par leur racines parentales augmente également avec le temps, avec la formation de greffes racinaires entre individus qui n'étaient pas originalement connectés (DesRochers & Lieffers, 2001b; Jelínková et al., 2009). Le phénomène de greffage racinaire naturel, ou anastomose racinaire, est un mécanisme fréquemment observé dans de nombreuses espèces

ligneuses vivaces, et documenté dans plus de 200 espèces d'arbres à travers le monde (Graham & Bormann, 1966). Ce processus découle de la fusion des systèmes vasculaires des racines, facilitée par le cambium vasculaire, qui s'active pendant la croissance secondaire des racines (Lev-Yadun & Sprugel, 2011).

Parmi les facteurs les plus importants influençant le greffage racinaire, on trouve la proximité des arbres, le nombre de racines par arbre, ainsi que la densité du peuplement, l'âge et la taille des arbres et des racines (Gaspard & DesRochers, 2020; Külla & Lõhmus, 1999; Quer et al., 2020; Tarroux et al., 2014). La proximité entre les arbres augmente la possibilité de croisement des racines, favorisant ainsi l'abrasion mécanique et la friction des racines dues aux mouvements par le vent, ce qui conduit au greffage racinaire (La Rue, 1934). La plupart des greffes racinaires naturelles se produisent au sein du système racinaire d'un même individu (auto-greffage), mais elles peuvent aussi avoir lieu entre des individus voisins de la même espèce (greffage intraspécifique) ou entre différentes espèces d'arbres (greffage interspécifique) (Graham & Bormann, 1966; La Rue, 1934).

Les fonctions des greffes racinaires sont multiples et apportent de nombreux avantages, tout en pouvant s'avérer coûteuses dans certaines circonstances. D'une part, elles permettent aux arbres de partager des ressources vitales telles que l'eau, les minéraux et les glucides, renforçant ainsi leur résilience face aux périodes de sécheresse ou autres stress environnementaux, et contribuent à la stabilité des communautés forestières (Basnet et al., 1993; Opazo et al., 2020; Vovides et al., 2021; Wimmmler et al., 2022). Les avantages incluent des bénéfices pour les arbres greffés avant que l'un d'eux ne perde son feuillage, comme un potentiel reproductif accru, l'effet du "cher ennemi" (un voisin faible peut être un meilleur concurrent qu'un arbre plus fort qui pourrait le remplacer), une augmentation de la défense chimique et une meilleure résistance aux herbivores et pathogènes (Baret & DesRochers, 2011; Jelínková et al., 2012). Les arbres greffés peuvent acquérir des champignons ou des micro-organismes bénéfiques

de leur voisin greffé. De plus, cette connexion renforce l'ancrage des arbres dans le sol, ce qui réduit les risques de déracinement lors de tempêtes ou de vents violents et aide à maintenir la structure forestière après des perturbations (Alcalá Pajares et al., 2025; Basnet et al., 1993; Lev-Yadun & Sprugel, 2011). D'autre part, les greffes peuvent être bénéfiques pour l'arbre restant intact ou pour un arbre ayant perdu sa couronne mais dont les racines restent connectées à un arbre greffé intact, ce qui le protège partiellement de la concurrence pour l'eau, les minéraux et la lumière avec d'autres arbres.

Cependant, ces avantages doivent être mis en perspective, car le greffage racinaire comporte aussi des inconvénients. Il peut faciliter la propagation de pathogènes, de virus et de ravageurs entre les arbres greffés, augmentant ainsi le risque de maladies (Goldschmidt, 2014; Lev-Yadun & Sprugel, 2011; Vovides et al., 2021). De plus, les arbres interconnectés peuvent entrer en compétition pour les ressources, ce qui désavantage les individus plus faibles ou favorise les arbres dominants, menant parfois à des relations parasitaires et à une réduction de la croissance des arbres (Quer et al., 2022; Wimpler et al., 2022). Le processus même de greffage, bien qu'offrant des bénéfices, peut être énergétiquement coûteux et ralentir initialement la croissance des arbres (Tarroux & Desrochers, 2011). De plus, l'incompatibilité entre les arbres greffés peut entraîner des dysfonctionnements physiologiques (Pâques, 2025).

En ce qui concerne les aspects génétiques et évolutifs, les greffes racinaires peuvent jouer un rôle important en soutenant la survie de certains génotypes après la perte de la canopée. Bien qu'elles ne conduisent pas directement à la spéciation des plantes, elles créent des conditions qui peuvent favoriser l'évolution et éventuellement la formation de nouvelles groupes génétiquement distincts. Par exemple, chez le peuplier faux-tremble, les greffes racinaires sont courantes, tant au sein d'un même clone qu'entre différents clones (Jelínková et al., 2009). Ces greffes facilitent la formation d'unités physiologiques génétiquement diversifiées et permettent l'intégration des racines des

arbres morts. Cela peut améliorer les chances de survie des clones et contribuer à l'établissement de réseaux racinaires communautaires étendus, augmentant ainsi la stabilité des peuplements (Goldschmidt, 2014; Jelínková et al., 2009; Lev-Yadun & Sprugel, 2011). En résumé, le peuplier faux-tremble forme des systèmes racinaires communautaires persistants grâce aux racines-mères et aux greffes racinaires fréquentes, soutenant ainsi l'intégration clonale, le partage des ressources et la diversité génétique. Ces réseaux contribuent à la résilience des peuplements, bien que tous les signaux physiologiques ne soient pas transmis via les racines (Jelínková et al., 2012).

Racines vivantes de souches d'arbres morts

La présence de racines vivantes sur des souches d'arbres morts, ou la croissance continue de souches d'arbres coupés, ont constitué l'une des premières preuves du phénomène de greffage racinaire (Graham & Bormann, 1966 ; Liphshitz et al., 1987). Ce processus a été observé dans de nombreuses espèces d'arbres. Par exemple, la repousse des souches a été bien décrite chez *Pseudotsuga menziesii*, ainsi que dans les genres *Abies*, *Picea*, *Pinus* et *Tsuga* (Davidson, 1963; Graham & Bormann, 1966; Lanner, 1961; Liphshitz et al., 1987; Schultz, 1972; Zajączkowska, 2014). Ces souches, correspondent aux parties du tronc restant après perturbation naturelle, artificielle ou une opération d'éclaircie, peuvent maintenir une activité cambiale et rester vivantes pendant plusieurs décennies. Elles continuent de croître et de se réparer grâce à l'eau et aux ressources fournies par les arbres vivants voisins au travers les greffes racinaires (Schweingruber, 2007). L'étude de Lanner (1961) a rapporté des souches vivantes de *Pseudotsuga menziesii* âgées d'environ 90 ans et d'*Abies magnifica* âgée de de 60 ans, tandis qu'Eis (1972) a observé que les racines sur les souches mortes de *Pseudotsuga menziesii* restaient vivantes jusqu'à 32 ans après des coupes sélectives. La croissance continue des racines vivantes sur des souches mortes a été observée dans plus de 50 espèces d'arbres, certaines ayant persisté jusqu'à 90 ans (Graham & Bormann, 1966).

L'activité cambiale de souches d'arbres coupés permet la formation continue de nouvelles couches de xylème et de phloème, contribuant à la réparation des tissus et à la régénération des fonctions mécaniques et de transport du tronc (Gričar et al., 2024). Toutefois, l'absence de la couronne vivante affecte profondément le système hormonal de l'arbre, perturbant les concentrations et les voies hormonales, ce qui induit divers ajustements physiologiques et anatomiques (Tulik et al., 2017; Bhalerao & Fischer, 2017). Parmi ces ajustements, on observe la différenciation de nouveaux tissus vasculaires et des changements dans la structure du bois, comme l'ont montré des études sur l'anatomie du tronc après blessure (Gričar et al., 2024; Lamara et al., 2025). Ces processus de régénération des souches incluent également une réorganisation cellulaire, où des tissus vasculaires se forment à partir de cellules parenchymateuses initialement désorganisées (Zajaczkowska, 2014). Ces observations soulignent l'importance des mécanismes de régénération sur les souches d'arbres morts, où les racines vivantes jouent un rôle important en maintenant des connexions vitales entre les arbres vivants, contribuant ainsi à la préservation de la diversité génétique des populations.

Objectifs et hypothèses. Cette étude visait à évaluer le rôle écologique des greffes racinaires dans la diversité génétique et la régénération post-perturbation du peuplier faux-tremble. L'hypothèse était que les greffes racinaires naturelles soutiennent la survie de génotypes absents de la canopée en maintenant des connexions physiologiques entre des souches d'arbres morts et d'arbres vivants, permettant ainsi la réémergence de génotypes disparus après perturbation (Figure 1). Nous proposons que les réseaux racinaires souterrains agissent comme une « banque génétique souterraine », préservant la diversité clonale au-delà de la durée de vie des ramets. Pour tester cette hypothèse, les actions suivantes ont été menées : 1) Identifier les racines vivantes dans les souches mortes pour vérifier leur activité physiologique grâce aux connexions avec des arbres vivants. 2) Évaluer la capacité de ces racines à régénérer des drageons après une perturbation du peuplement. 3) Analyser la structure des greffes

racinaires entre arbres vivants et souches mortes par excavation et confirmation anatomique. 4) Quantifier la diversité clonale avant et après perturbation en utilisant le géotypage SNP pour mesurer l'impact des greffes racinaires sur la diversité génétique.

Cette étude combine la génétique, l'anatomie et la dendrochronologie afin de déterminer si les greffes racinaires entre souches mortes et arbres vivants expliquent l'apparition de nouveaux géotypes après perturbation. Si confirmé, cela pourrait changer notre compréhension de la persistance clonale et de la régénération dans les forêts clonales, avec des implications importantes pour la gestion forestière et la conservation des plantes pérennes.

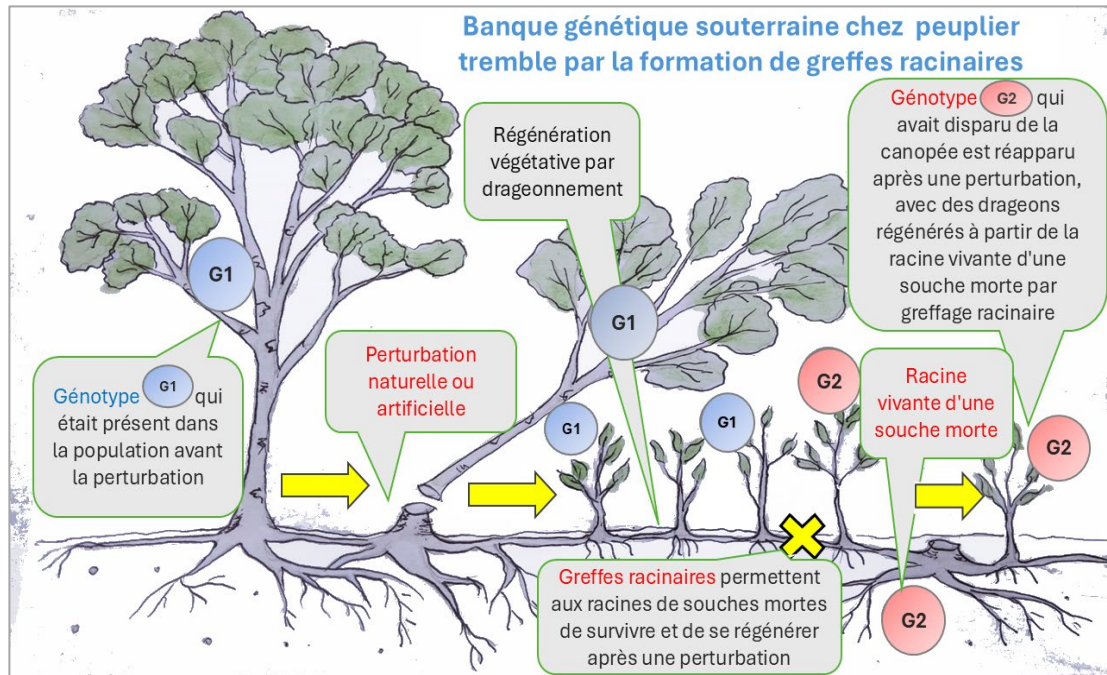


Figure 1

Schéma représentant diversité génétique du peuplier faux-tremble via le greffage racinaire

Diagramme montre comment le greffage racinaire aide à régénérer les génotypes de peuplier faux-tremble disparus après une perturbation. Génotypes absents (cercles rouges) réapparaissent grâce aux greffes entre les racines des souches mortes et les racines des arbres vivants perturbés. Cercles bleus représentent les génotypes présents avant la perturbation, régénérés par drageonnement. Greffage racinaire (croix jaune) soutient les racines des souches mortes en partageant les ressources avec les arbres vivants.

**1. UNDERGROUND GENOTYPE BANK IN ASPEN (*POPULUS
TREMULOIDES*) THROUGH ROOT GRAFT FORMATION**

Nataliia Kryvda¹, Ilga M. Porth², Roos Goessen², Mebarek Lamara¹, Annie
DesRochers¹

¹ Forest Research Institute (IRF), Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue
(UQAT), 341 Rue Principale Nord, Amos, Québec, J9T 2L8 Canada

² Department of Wood and Forest Sciences, Faculty of Forestry, Geography, and
Geomatics, Laval University, Charles-Eugène Marchand Pavilion, Office 2165, 1030
Avenue de la Médecine, Quebec City, Quebec, Canada, G1V 0A6

Abstract

Trembling aspen (*Populus tremuloides*), mostly reproducing asexually via root suckers, shows surprisingly high clonal diversity across its North American range. This pattern of genetic variability cannot be fully explained by gene flow or known rates of somatic mutation, suggesting the involvement of additional, previously undefined, mechanisms that promote clonal differentiation.

We investigated whether natural root grafting—connections between tree roots—functions as a subterranean genetic bank that sustains clonal diversity after discrete suckering events. In three natural aspen stands in Quebec’s boreal forest, we combined dendrochronology, root excavation, and genetic analyses based on 49,000 SNP markers from 421 individuals to identify living roots and root grafts, including those involving dead stumps. Our results demonstrate that 70% of sampled trees were connected by root grafts or parental roots, including grafts linking living trees to living roots of dead stumps. Phylogenetic analyses identified 32 distinct clones, some of which were absent from the pre-disturbance canopy but re-emerged post-disturbance via suckers.

These findings indicate that root grafts facilitate long-term clonal persistence by preserving belowground genetic diversity, supporting the concept of a subterranean “genetic memory bank.” This mechanism enhances forest resilience and has significant implications for sustainable management and conservation of clonal tree populations.

Keywords: Boreal forest, clonal diversity, disturbance ecology, genetic diversity, high-throughput sequencing, root grafting, trembling aspen

1.1 Introduction

Genetic diversity is essential for the evolutionary potential and ecological resilience of plant populations, enabling adaptation to environmental changes, resistance to pathogens, and recovery from disturbances (Carvalho et al., 2019; Chung et al., 2023). In sexually reproducing species, this diversity arises from meiotic recombination and fertilization (specifically outcrossing) (Stetsenko & Roze, 2022), which generate novel allele combinations and promote rapid adaptation (Johnston, 2024). In contrast, clonal plants reproduce asexually via root suckering, rhizomes, or stolons, producing genetically identical individuals (ramets) from a single ancestor, or genet (Silvertown, 2008; Yang et al., 2023). Theoretically, clonal reproduction, while advantageous for rapid colonization and persistence in stable environments, is expected to result in low within-population genetic diversity due to the lack of recombination, with genetic variation primarily arising from rare somatic mutations (Balloux et al., 2003; Vallejo-Marín et al., 2010). However, many studies have observed unexpectedly high genetic and genotypic diversity in clonal populations, even in species that rarely reproduce sexually (Ellstrand & Roose, 1987; Hernández-Velasco et al., 2025; Latutrie et al., 2019; Namroud, Park, et al., 2005). This discrepancy has led to a re-evaluation of the evolutionary and ecological mechanisms underlying diversity maintenance in clonal species.

Trembling or quaking aspen (*Populus tremuloides* Michx.), the most widely distributed tree species in North America, is a key example for studying clonal population dynamics. It dominates large areas of boreal and temperate forests (Burns & Honkala, 1990) and plays vital ecological roles, such as supporting biodiversity, facilitating nutrient cycling (Légaré et al., 2005), and storing carbon (Shinde et al., 2018). Its genetic and plastic responses to environmental stresses allow aspen to remain resilient across diverse ecological environments (Goessen et al., 2022). Root suckering enables rapid regeneration after disturbances like fire or logging (DeByle & Winokur, 1985), promoting clonal expansion and enhancing population resilience (Peterson & Peterson,

1992). Although aspen primarily reproduces vegetatively, numerous studies have observed the persistence and sometimes increase of clonal diversity after stand reinitiation (Bengtsson, 2003; Erickson & Hamrick, 2003; Hernández-Velasco et al., 2025; Latutrie et al., 2019; Namroud et al., 2005; Pluess & Stöcklin, 2004). This is surprising, as vegetative reproduction is typically thought to reduce genetic diversity in clonal populations (Barrett, 2015). Additionally, many aspen populations consist primarily of single-tree genets, with estimates indicating that up to 75% of clones are represented by just one individual (Namroud et al., 2005). This pattern suggests that significant genotypic mixing can occur through clonal dynamics alone, even in the absence of sexual reproduction. The frequent presence of genotypes represented by single trees challenges the assumption that vegetative reproduction leads to genetic uniformity (Namroud et al., 2005; Mock et al., 2008). Understanding how such high genetic diversity is maintained in a largely asexual species remains a key challenge for ecologists and geneticists. Genetic diversity in trembling aspen is often attributed to rare sexual reproduction events that introduce novel genotypes, which can then spread vegetatively (Ally et al., 2008; DeWoody et al., 2008; Mock et al., 2008). However, sexual reproduction is limited by strict germination requirements, such as light, bare mineral soil, moisture and high seedling mortality in closed-canopy, mature forests (Kreider & Yocom, 2021a). Despite high seed production, seedling establishment is rare due to small seed size, lack of endosperm, and sensitivity to desiccation (Landhäusser et al., 2019). As a result, seed-derived regeneration plays a minimal role in shaping population structure in most mature aspen forests (Barnes, 1966).

A notable example is the Pando clone in central Utah, covering over 40 hectares with approximately 47,000 stems. Initially classified as a single clone based on morphology (Kemperman & Barnes, 1976), genetic analyses later revealed at least 40 additional genotypes nearby (DeWoody et al., 2008). This high local genetic diversity was thought to result from a mix of sexual reproduction and vegetative spread, or from other mechanisms (DeWoody et al., 2008). Further studies around Pando identified

additional clones and unique genets, attributed to mixed reproductive strategies or somatic mutations that help maintain genetic diversity under favorable conditions (Mock et al., 2008; Dixon, 2012; Pineau et al., 2024). However, long-term studies combining root excavation and dendrochronology found that aspen regeneration in certain areas was exclusively clonal, with all natural stands originating from root suckering and not from mixed reproductive strategies (DesRochers & Lieffers, 2001b, 2001a; Jelínková et al., 2009). Parental roots older than the above-ground stems were consistently found, with no evidence of sexual and vegetative regeneration occurring together (DesRochers & Lieffers, 2001b, 2001a; Jelínková et al., 2009). These findings challenge the Pando model and suggest that high clonal diversity can persist without seedling recruitment, with other mechanisms likely involved.

Localized somatic mutations arising from mitotic divisions are often cited to explain genotypic diversity in clonal plants without sexual reproduction (Dixon, 2012; Pineau et al., 2024). These mutations accumulate over the lifespan of long-lived genets, leading to intra-clonal genetic mosaicism or divergence among ramets (Klekowski, 2003; Barrett, 2015; Schoen and Schultz, 2019; Pineau et al., 2024). However, somatic mutation rates in long-lived trees are generally considered low. For example, in oak (*Quercus robur*), rates are estimated at $4.2\text{--}5.8 \times 10^{-8}$ per base per generation (Schmid-Siebert et al., 2017), and in spruce (*Picea sitchensis*) at 2.7×10^{-8} (Hanlon et al., 2019). In black cottonwood (*Populus trichocarpa*), the somatic mutation rate was estimated at 1.33×10^{-10} mutations per base per year corresponding to 2.66×10^{-8} per generation assuming a 200-year lifespan (Hofmeister et al., 2020; Rood & Polzin, 2003). The somatic mutation rate in Bolle's poplar (*Populus alba* var. *pyramidalis*) is 9.24×10^{-9} per base per year (Zheng et al., 2022), which is higher than for some other long-lived trees. However, mutation rates in long-lived trees are generally lower than those observed in annual species, such as thale cress (*Arabidopsis thaliana*), which has a rate of 7.1×10^{-9} per base per generation (Ossowski et al., 2010). Despite the higher rates in some species, the somatic mutation rate remains low compared to non-tree taxa.

The lower mutation rate in long-lived trees, compared to annuals, reflects evolutionary adaptations in perennials that limit mutation accumulation through enhanced DNA repair and reduced cell division in meristems over longer lifespans (Monroe et al., 2022; Zheng et al., 2022). These mechanisms result in lower mutation rates in perennials than in annuals (Groot & Laux, 2016; Orr et al., 2020; Sarkar et al., 2017; Schmid-Siegert et al., 2017; Schoen & Schultz, 2019; L. Wang et al., 2019). By preserving clonal integrity and reducing the number of cell divisions between the meristem and new branches, long-lived trees limit harmful mutations and protect shoot meristematic cells from mutation accumulation (Burian et al., 2016; Schmid-Siegert et al., 2017; Schoen and Schultz, 2019; Duan et al., 2022). As a result, a large number of cell divisions is needed to produce even minimal variation.

In long-lived trees like trembling aspen, somatic mutations accumulate over centuries. While they can cause phenotypic changes, their contribution to genetic diversity is modest (Hofmeister et al., 2020). The large genetic differences observed in aspen populations, such as hundreds or thousands of SNPs, cannot be explained by somatic mutations alone. For instance, genotyping-by-sequencing (GbS) studies have identified 27,000 to 35,000 SNPs across individuals from different populations (Schilling et al., 2014; Bagley et al., 2020). While somatic mutations may contribute to intra-clonal mosaicism or local adaptations, their role in shaping genetic diversity in clonal populations is secondary, and other factors must also explain the full extent of genotypic variation in aspen stands.

Non-genetic factors also play key roles in clonal diversity, particularly through interactions within belowground clonal networks. Epigenetic modifications, physiological plasticity, and root grafting contribute to functional diversity in clonal populations (Douhovnikoff & Dodd, 2015; Latzel et al., 2016). Root grafting, the fusion of roots between trees of the same species, aids resource redistribution, stress buffering, and tree viability within the system (Adonsou, Drobyshev, et al., 2016;

Bormann, 1966; Loehle & Jones, 1990). Together, these processes help preserve and even enhance genotypic richness, especially in the absence of regular sexual reproduction, highlighting the largely unexplored role of belowground interactions in maintaining diversity within clonal systems. Root grafts enable the exchange of water, nutrients, and carbohydrates, supporting the survival of clones that might otherwise perish. This challenges the traditional view of trees as isolated individuals. In species like trembling aspen, root graft networks are common and functionally active in boreal regions, with over 150 species, both clonal and non-clonal, documented to exhibit such networks (Jelínková et al., 2009; Tarroux and DesRochers, 2010; Adonsou et al., 2016; Salomón et al., 2016; Gaspard and DesRochers, 2020; Quer et al., 2022). The formation of these grafts depends on the proximity of trees and mechanical root contact, often aided by wind-induced stem movement (Alcalá Pajares et al., 2025). Root grafts enhance tree resilience to stress; In girdling experiments, suppressed trees continued to grow with minimal effect on dominant neighbors (Bormann, 1966). During defoliation, grafted trees experienced less growth loss than non-grafted trees (Adonsou, Drobyshev, et al., 2016; Salomón et al., 2016), and adjacent trees compensated by increasing photosynthesis, especially if the defoliated tree was dominant (Baret & DesRochers, 2011). Grafted trees also maintained function under drought (Adonsou, DesRochers, & Tremblay, 2016) and could support high carbohydrate levels and stem growth in shaded conditions (Fraser et al., 2006). However, root grafting can suppress growth in smaller trees due to resource competition and hormonal dominance from larger neighbors (Eis, 1972; Quer et al., 2022).

In trembling aspen, root grafting has implications beyond short-term physiological benefits. Root grafts occur not only between trees of the same genotype but also between genetically distinct individuals, and even between roots of living trees and dead stumps (Jelínková et al., 2009). Since trembling aspen reproduces clonally through root suckering, its root systems can persist long after aerial stems die. Studies showed that living roots within dead stumps, when connected to live trees, can remain

viable and regenerate new shoots after disturbance (DesRochers & Lieffers, 2001b, 2001). These roots can stay alive for decades, sustained by resource flow from neighboring trees through root grafts (Bormann, 1966; DesRochers & Lieffers, 2001a, 2001b; Jelínková et al., 2009). This reflects the high level of physiological integration in trembling aspen, where forest stands operate as a collective organism.

The objective of this study was to assess the ecological role of root grafting in genotype diversity and post-disturbance regeneration of trembling aspen. We hypothesized that natural root grafts sustain the underground tissues of genotypes absent from the canopy by maintaining their root systems through physiological connections with neighboring living trees. We propose that these preserved roots could serve as a source for new suckers, enabling the re-emergence of genotypes previously absent from the population, thus creating a "genetic bank" underground that preserves clonal diversity beyond the lifespan of individual ramets.

1.2 Materials and methods

1.2.1 Study sites

The study was conducted in three natural trembling aspen stands located in the boreal forest of Abitibi-Témiscamingue, northwestern Quebec, Canada, between latitudes 48°52'N and 48°57'N and longitudes 78°08'W and 78°09'W (Figure 2a). The region has a cold, continental climate with a mean annual temperature of 1.5 °C, average annual precipitation of 929 mm, and a frost-free period of about 97 days. The study sites are situated on the Clay Belt, where clay soils formed from lacustrine and glaciolacustrine deposits left by the glacial lakes Barlow and Ojibway (Vincent & Hardy, 1977). Located at the southern edge of the boreal forest, most stands in the region originate from natural forest fires (Figure 2b,c). Each site was selected for its high stem density and predominance of mature trembling aspen trees, minimizing interference from other species. The stands varied in age, but were not too old, as root grafting frequency increases with age (Basnet et al., 1993; Bormann & Graham, 1959;

Stout, 1963), while stem density declines (Brassard et al., 2008) (Table 1, Annexe). At each site, a 50 m² plot was established, including about 12-14 mature aspen trees located on gentle slopes near water, facilitating root system excavation (Figure 2c). The sites were named Rapide, Berry, and Desboues, reflecting their proximity to water features.

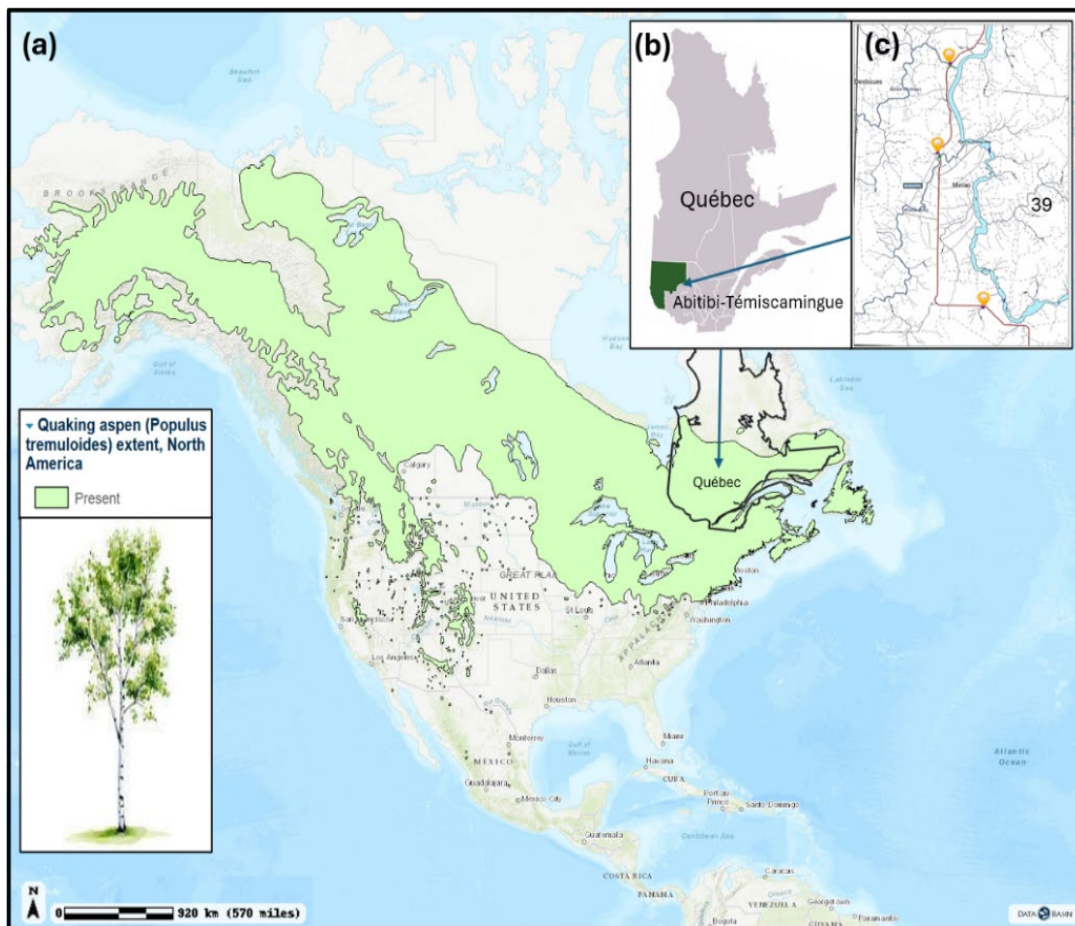


Figure 2
Geographical extent of trembling aspen (*Populus tremuloides*) and study sites in Abitibi-Témiscamingue, Québec, Canada
(a) Species' distribution across North America. (Little, 1971). (b) Location of Abitibi-Témiscamingue within Québec, Canada. (c) Map showing the three trembling aspen study sites (Rapide, Berry, and Desboues) in Abitibi-Témiscamingue.

1.2.2 Sampling and root excavation

In fall 2023, living trees were sampled for bark and young branches, which were stored at -80°C for DNA extraction. The trees were then felled to simulate a large-scale disturbance and trigger root suckering regeneration the following spring. For each tree, cross-sections were taken from each primary roots (diameter > 2 cm) near the stump. In summer 2024, root systems were hydraulically excavated using a high-pressure water pump (Mark III; Wajax, Quebec) to a depth of 30–60 cm to expose lateral roots, root grafts, and root systems of dead trees/stumps (Tarroux & DesRochers, 2010). Excavation was performed after sucker shoots reached 50–100 cm in height to avoid damage. Root systems were mapped, and samples (sucker, leaves and bark from living roots of dead stumps (LRDS) were collected for genotyping (Figure 3). Root suckers produced abundantly in harvested plots were sampled and genotyped, and their genotypes were compared with those of parent trees and the living roots under the dead stumps.

Sucker shoots were distinguished from seedlings based on growth rate, stem sturdiness, and root structure (Kreider et al., 2020). Seedlings have slow growth, fragile stems, a vertical taproot, cotyledons, and opposite leaves. In contrast, suckers grow quickly, often exceeding one meter in the first year, they are robust and well-anchored, with visible parental roots from which they originated. Roots were classified as living or dead based on visual, tactile, and structural criteria: living roots were firm, turgid, and white to yellowish in color, whereas dead roots were brittle, pale, and lacked elasticity (Ohashi et al., 2025). Root grafts were also collected for dendrochronological analysis to determine age and identify shared growth rings.

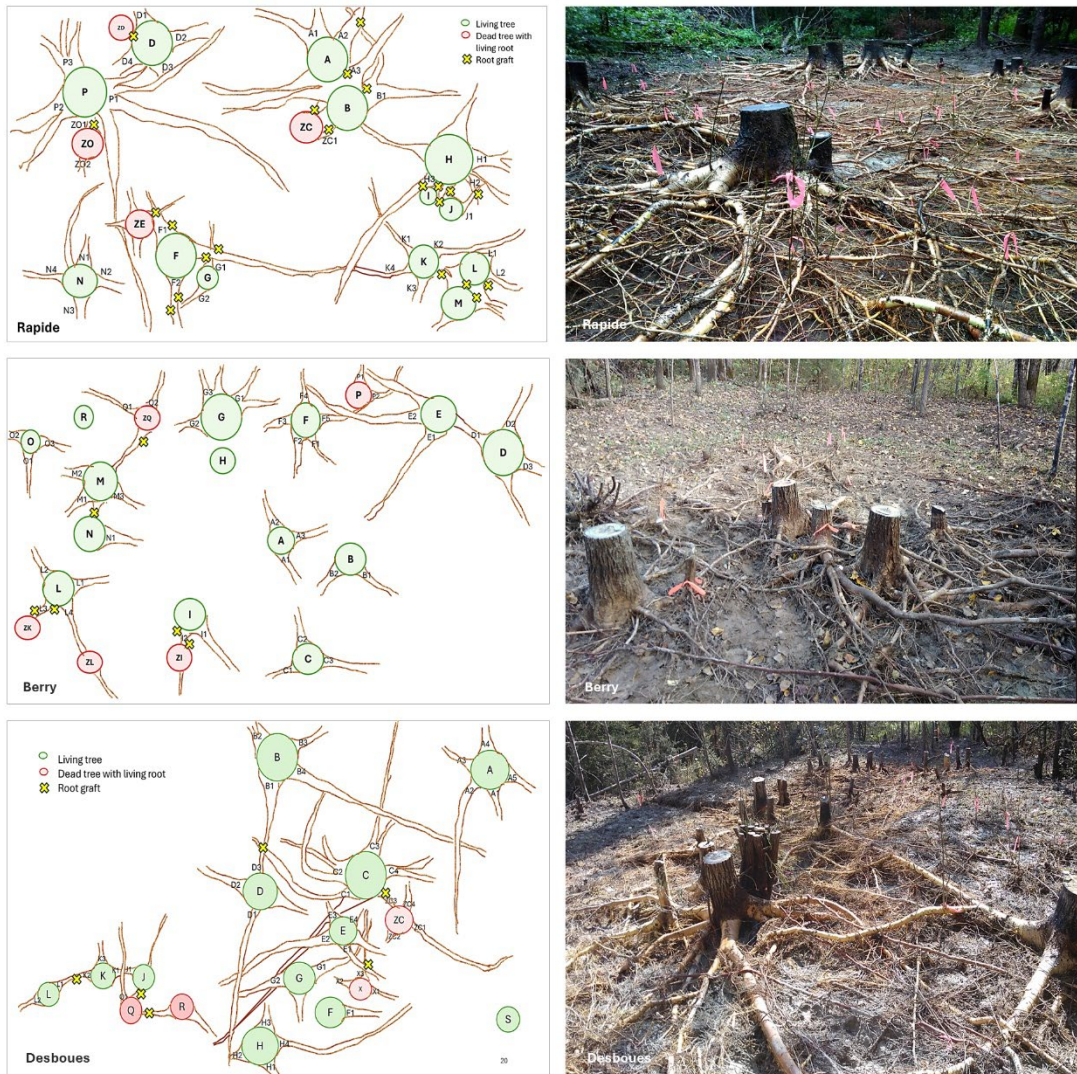


Figure 3

Map and photo of excavated root systems of trembling aspen at Rapide, Berry and Desboues sites

Green circles indicate cut trees for suckering; red circles show dead stumps with live roots; yellow crosses mark root grafts. Trees are labeled with uppercase letters, and cross-sectioned roots are labeled with letters and numbers.

1.2.3 Determination of root origin using dendrochronology

To determine the origin and developmental history of root systems, we compared the age of roots and their associated stems using dendrochronological analysis. Cross-sections were collected from stems and main roots near the stump. After three months of air-drying, samples were sanded (80–400 grit) to reveal growth rings, which were counted under a binocular microscope. High-resolution images of each cross-section were obtained using a specialized scanner to ensure accurate ring visualization and measurement. Annual growth rings were visually identified under a binocular microscope. Ring widths were measured along multiple radii when necessary to account for eccentric growth, which is common in roots (Fayle, 1975; Krause & Eckstein, 1993; Tarroux & Desrochers, 2011). Some root sections were cut and rubbed with white chalk to enhance contrast (DesRochers & Lieffers, 2001b). Cross-dating was performed to ensure accurate ring assignment and to detect missing or false rings. Ring-width series from roots and stems were compared using the software CoRecorder (Larsson, 2014) : (1) ring boundaries were manually marked on scanned images, (2) ring-width series were measured and visually compared among samples, and (3) when possible, root ring series were cross-dated against stem series from the same tree or neighboring trees to improve dating accuracy. The origin of each root was determined by directly comparing its age to that of the associated stem: i) roots older than their corresponding stem were classified as parental roots, indicating vegetative regeneration through root suckering; ii) roots of similar or younger age than their corresponding stem were considered newly formed roots. This approach allowed reconstruction of the temporal relationship between belowground and aboveground structures and identification of clonal regeneration pathways. Root diameters were measured using the mean of perpendicular axes (Di Iorio et al., 2005; Ruel et al., 2003).

1.2.4 Root graft identification and measurements

Root grafts were identified during excavation and confirmed by examining the cross-sections showing shared growth rings between connected roots. For each graft, we

recorded: graft type (between living trees, between trees and living roots of dead stumps (LRDS), spatial distance between connected stems, estimated age at graft formation based on ring analysis.

1.2.5 Statistical analysis

Statistical analyses were conducted to quantify differences in root structure and spatial organization. Differences in root diameter between parental and newly formed roots were tested using the Wilcoxon rank-sum test. Spatial proximity between grafted trees and overall tree spacing was assessed using a paired t-test. Variation in graft frequency among sites and graft types was analyzed using a Poisson regression model. To assess genetic differentiation between sites, the pairwise F_{ST} method of Weir & Cockerham was applied. All analyses were performed in R (R Core Team, 2023), with significance set at $P < 0.05$.

1.2.6 Genetic analysis

Genetic analyses were conducted to identify clonal structure and evaluate how belowground connections related to genetic identity.

DNA extraction, quantification and normalization

Samples were ground in liquid nitrogen to ensure tissue disruption and DNA preservation. Genomic DNA was extracted from 421 samples using the DNeasy Plant Pro Kit (QIAGEN), following the manufacturer's protocol (<https://www.qiagen.com/us/resources>). DNA concentration was quantified with the Quant-iT™ dsDNA Broad Range Assay Kit (Invitrogen) and measured using an Agilent BioTek Synergy LX plate reader. DNA was normalized to 2 ng/μL (40 ng in 20 μL per sample). For low DNA concentrations, the full 20 μL volume was used.

3D Genotyping-by-Sequencing (3D-GbS) Library Preparation

Genotyping libraries were prepared using a modified genotyping-by-sequencing (GbS) protocol (Elshire et al., 2011; Poland et al., 2012) at the Genomic Analysis Platform of

IBIS (Laval University, Québec, Canada). Modifications included the use of three restriction enzymes (PstI, NsiI, and MspI) instead of the standard PstI/MspI combination to enhance genome complexity reduction (De Ronne et al., 2023). Library size selection was performed using the BluePippin system (Sage Science) on a 2% agarose gel, with DNA fragments eluted between 50 and 65 minutes. Samples were barcoded using plate-specific indices (Colston-Nepali et al., 2020).

High-Throughput Sequencing

Following quantification and pooling, six normalized libraries were combined in equimolar amounts and sequenced on the AVITI™ platform (Element Biosciences) at the IBIS sequencing facility (De Ronne et al., 2025). Sequencing was performed using the SE150 chemistry with a paired-end 2×75 bp read configuration, utilizing the CB Freestyle High Yield Kit. The resulting reads were processed for downstream genotyping and SNP discovery.

Data Preparation

Data preparation, genotyping, and SNP filtering were performed using STACKS v2.66 (Catchen et al., 2013) and the companion pipeline `stacks_workflow` v2.66, (https://github.com/enormandeau/stacks_workflow). Raw reads were trimmed for adapters and low-quality bases using `cutadapt` v4.9 (error rate 0.2, minimum length 50 bp) (Martin, 2011). Demultiplexing was performed with the `process_radtags` module of STACKS, allowing barcode mismatches and RAD-tag rescue (`-c -r -t 120 -q -s 0 --barcode_dist_1 2 -E phred33`).

Genotyping

After quality control, trimmed reads from 550 samples were aligned to the trembling aspen reference genome (Goessen et al., 2025) using BWA v0.7.18-r1243 with default parameters. Alignment files were processed with SAMtools v1.21 (Li et al., 2009) to exclude low-quality and non-primary alignments (`-Sb -q 1 -F 4 -F 256 -F 2048`),

resulting in the removal of 69 samples with low alignment rates and leaving 481 high-quality samples. Genotype calling was performed using the `gstacks` module with the `--max-clipped` option, followed by the `population's` module, where loci had to be present in $\geq 50\%$ of individuals (`-p 1 -r 0.5 --ordered-export --fasta-loci --vcf`). The final dataset included 248,830 SNPs across 32,307 loci, with an average coverage of $20.46\times$ and a missing data rate of 15.3%.

Filtration

SNP filtering was performed using custom scripts from the `stacks_workflow` pipeline. First, SNPs were filtered with the `05_filter_vcf_fast.py` script (parameters: 4, 80, 0, 3) to retain genotypes with a minimum coverage of 4, loci with $\leq 20\%$ missing data, and SNPs with at least 3 samples carrying the rare allele. This step allowed for calculation of missing data proportions, and samples with $>30\%$ missing genotypes ($n = 60$) were excluded. The filtering was repeated on the reduced dataset for consistency. Additional filtering using the modified HD-plot approach removed loci showing signs of paralogy or over-merging, such as excess heterozygosity. Only canonical SNPs were retained, and SNPs within 100 kb of each other were pruned. The final dataset included 421 individuals and 48,976 high-confidence SNPs across 17,578 loci, with a mean genotype coverage of $24.6\times$ and an overall missing data rate of 4.5%.

Missing Data Imputation

To impute the missing genotypes, population structure was first assessed using `ADMIXTURE v1.3.0`. Cross-validation was performed for K values from 1 to 20, and $K = 1$ was selected based on the lowest cross-validation error and visual inspection of the admixture barplots, indicating no significant population subdivision. Missing genotypes were then imputed probabilistically by randomly drawing two alleles per locus, with allele frequencies derived from the full dataset (Browning & Browning, 2011). This approach preserved the global allelic distribution and ensured data integrity for subsequent analyses.

1.2.7 Clonal identification

PCA Analysis

A principal component analysis (PCA) was performed on the 421 trembling aspen individuals sampled from three sites (Berry, Desboues, and Rapide) using SNP data from genotyping-by-sequencing (GbS). SNPs were filtered for quality using a minimum sequencing depth of 4, locus presence in at least $\geq 80\%$ of individuals, linkage disequilibrium pruning $r^2 < 0.5$ within 100-kb window. PCA was performed using PLINK, and the included independent SNPs were exported as *.eigenvec* and *.eigenval* files. Individual genotypes were linked to metadata including sampling site, clonal group, and other annotations. Visualization of the two- and three-dimensional plots (PC1 vs PC2, PC1 vs PC3, and 3D PCA) was performed, and the variance explained by each principal component was assessed using various R packages, including *tidyverse*, *ggplot2*, *ggrepel*, *plotly*, and *scatterplot3d*.

Pairwise Relatedness (ϕ) and Shared Heterozygosity (SH)

Clone identification was performed using two complementary approaches based on genetic relatedness: Pairwise Relatedness (ϕ) and Shared Heterozygosity (SH). Pairwise relatedness (ϕ) was estimated using the *relatedness2* function in VCFtools, which applies the KING-robust estimator to calculate genetic relatedness from SNPs (Manichaikul et al., 2010). The results were saved in the *out.relatedness2* file and visualized in R as a network, where nodes represented individuals, and edges indicated genetic relatedness weighted by the ϕ coefficient (ranging from 0 to 1). Only pairs with $\phi \geq 0.1$ were retained, excluding self-comparisons ($\phi = 1$). Pairs with $\phi \geq 0.45$ were considered genetically related enough to belong to the same clone. Shared Heterozygosity (SH index) was calculated from unlinked SNPs (Yu et al., 2023) as:

$$SH(X_1, X_2) = \frac{N_{SH}}{\max(N_{Het}(X_1), N_{Het}(X_2))}$$

where N_{SH} is the number of loci where both individuals (X_1 and X_2) are identically heterozygous. N_{Het} is the total number of heterozygous loci for each individual. The SH index emphasizes shared heterozygous loci, which are particularly useful for distinguishing clones in species with low allelic diversity. Pairs with $SH \geq 0.9$ were considered clonal. We calculated SH and NSH for each pair of individuals, visualized SH values against NSH, and constructed clonal networks using the *igraph* package in R (Csardi & Nepusz, 2005).

Genetic diversity and population differentiation statistics

To assess genetic diversity across «sucker populations» and pre-disturbance «parent tree populations», general diversity statistics, including pairwise F_{ST} values and observed and expected heterozygosity, were calculated. The *Adegenet*, *hierfstat*, and *vcfR* packages (Knaus & Grünwald, 2017) were used for data manipulation and diversity estimation. The dataset was first converted into appropriate formats (e.g., *genind* and *genlight* objects) using *vcfR* and *adegenet*, followed by diversity calculations with *hierfstat*. Pairwise F_{ST} values were computed using Weir and Cockerham's method (Weir & Cockerham, 1984).

Population Structure and Phylogenetics

The VCF file was converted to PHYLIP format using the *vcf2phylip.py* script (Ortiz, 2019), available at GitHub (<https://github.com/edgardomortiz/vcf2phylip>), which is required for RAxML phylogenetic analysis (Stamatakis, 2014). The following command was used to run RAxML: `raxmlHPC-PTHREADS-SSE3 -n $output_file -s $input_file -m GTRGAMMA -f a -p 164655 -x 12345 -# 1000 -T 20`. This generated a high-resolution maximum likelihood tree with 1,000 bootstrap replicates, for statistical support of clone-level relationships. The resulting phylogenetic tree was visualized using the *ggtree* package in R. Tree visualization and integration with metadata were performed using the R packages *tidyverse*, *ggtree*, *ggplot2*, *dplyr*, and *treeio*. The tree was displayed in multiple layouts, including circular, daylight, and equal angle.

Branches and tips were color-coded by sampling site or clonal group, with clades grouped by node and linked to the corresponding metadata.

Ploidy Analysis

Ploidy levels were determined using the *FastPloidy* R package (Goessen et al., 2022). A minimum depth of 16× was applied to calculate allele frequency ratios and reduce data noise. The analysis was conducted on a filtered VCF file, selecting biallelic, unlinked SNPs with at least 80% presence, a depth of at least 4, and an r^2 value below 0.5. The focus was on heterozygous SNPs where the reference allele (REF) frequency ranged from 0.1 to 0.9. Allelic ratios were categorized into three groups based on the ratio between the REF and the alternative allele (ALT): a ratio of approximately 33% corresponds to a triploid profile (AAB), around 50% to a diploid profile (AB), and approximately 66% to a triploid profile (ABB). To identify triploidy, two ratios were calculated: the global ratio, as $(A + C) / B$, and the ABB ratio, as C / B . A triploidy threshold was set at a global ratio of ≥ 1.5 .

1.3 Results

1.3.1 Origin of root systems (dendrochronology)

To characterize the temporal relationship between roots and stems, dendrochronological analyses were conducted on trees and associated root systems. Across all sites, a high proportion of trees (86–100%) were associated with at least one root older than the stem. Mean tree age ranged from 30 to 43 years, while the oldest roots reached up to 49 years (Table 2, Annexe).

1.3.2 Root structure and size hierarchy

Average tree diameter varied among sites: 16.6 cm at Rapide, 12.2 cm at Berry, and 10.4 cm at Desboues. Root diameter followed a similar trend, with averages of 16.8 cm at Rapide, 13 cm at Berry, and 11.4 cm at Desboues. Across all sites, parental roots had larger diameters than newly formed roots. This difference was statistically significant (Wilcoxon test, $P = 0.04$). At Rapide, roots reached 38.6 cm on average compared to

25.4 cm for younger roots. At Berry and Desboues, older roots also showed greater diameters (15.4 cm and 12 cm) than younger roots (10.9 cm and 10.2 cm, respectively).

1.3.3 Root grafting and spatial structure

Root grafting was assessed to characterize physical connections among trees and root systems. Across the three study sites—Rapide, Berry, and Desboues—root grafting patterns showed differences in frequency, structure, and function. A total of 34 root grafts were detected, with the highest number at Rapide (22), followed by Berry and Desboues (6 each). Overall, 70% of trees were grafted to at least one neighbor. Rapide showed the highest grafting intensity (94% of trees, 1.3 grafts per tree), whereas Berry and Desboues showed lower grafting frequencies (44% and 73%, respectively) (Figure 4, Table 3 (Annexe)). Three graft types were identified: between living trees, between living trees and living roots of dead stumps. The distribution of graft types varied among sites, with grafts between living trees being the most frequent. Grafts between living trees were most common, particularly at Rapide (16), while grafts involving roots of dead stumps were also widespread (15 total) (Table 3, Annexe). Intra-clonal grafts were observed only at Rapide (7), whereas inter-clonal grafts occurred at Rapide and Berry. Dendrochronological observations showed that the average root age at the time of grafting was 22 years, ranging from 13 years at Desboues to 38 years at Rapide. Cross-sectioning of roots confirmed the presence of shared growth rings, indicating long-term persistence of grafts.

Grafted stems were significantly closer together (mean distance of 0.4 m) than the average distance between trees (2.89 m, paired t-test, $P = 0.006$), with a mean difference of 2.5 meters (Table 3, Annexe). A Poisson regression model indicated that Rapide had a significantly higher number of grafts (coefficient = 2.773, $P = 0.007$) and a significant interaction was found between site and graft type ($P = 0.030$), particularly for grafts involving roots of dead stumps that were more frequent at Rapide site.



Figure 4

Root grafts between living trees (top of (a) and (b)) and between living trees and living roots of dead stumps (LRDS) (bottom of (a) and (b)) in trembling aspen populations.

(a) Arrows indicate the grafting locations between two trees.

(b) Cross-sections of root grafts: Red lines and arrows show the first growth rings shared by the grafted roots.

1.3.4 Living roots from dead stumps (LRDS)

Living roots from dead stumps (LRDS) were identified and analysed to assess the persistence of root systems after tree mortality. Excavations across the three study sites identified 14 living roots from dead stumps (LRDS): 6 at Rapide, 4 at Berry, and 4 at Desboues (Table 4, Annexe). Of these, 10 (71%) were grafted to living trees within the excavated area. Among the grafted LRDS, 8 (57%) were connected to trees of different genotypes, while 2 (14%) were grafted to trees of the same genotype. These observations provide quantitative data on (i) the occurrence of LRDS and (ii) their connectivity to living trees.

1.3.5 Clonal structure and identification

To link belowground connections with genetic identity of «sucker populations» and pre-disturbance «parent tree populations», clonal structure and root system dynamics of trembling aspen were analyzed across the three study sites, Rapide, Berry, and Desboues, using SNP data. A total of 421 individuals were genotyped, including 40 mature trees, 10 living roots from dead stumps and 371 suckers. Genetic analysis identified 17 clones before disturbance and 32 distinct clones after disturbance across three sites, with clone sizes ranging from 1 to 106 ramets. Of these, 17 clones included both mature trees before cutting and newly regenerated suckers, while 15 single and multi-ramet clones that were absent from the canopy before the disturbance consisted exclusively of newly regenerated suckers (Table 5, Annexe). The Rapide site showed the highest clonal diversity, with 28 clones identified and sizes ranging from 2 to 52 individuals. At this site, 14 clones were identified among mature trees with newly regenerated suckers, and 14 single and multi-ramet clones were found, all of which were exclusively regenerated from new suckers after the disturbance. Three of these 14 clones, absent from the canopy prior to the disturbance, were identified among suckers originating from living roots of dead tree stumps grafted onto roots of neighboring living trees (Figure 5). Notably, no seedling regeneration was observed at any of the study sites. All post-disturbance regeneration occurred through suckers and living roots

from dead stumps (LRDS), indicating that clonal propagation was the predominant mechanism of regeneration in these trembling aspen populations.

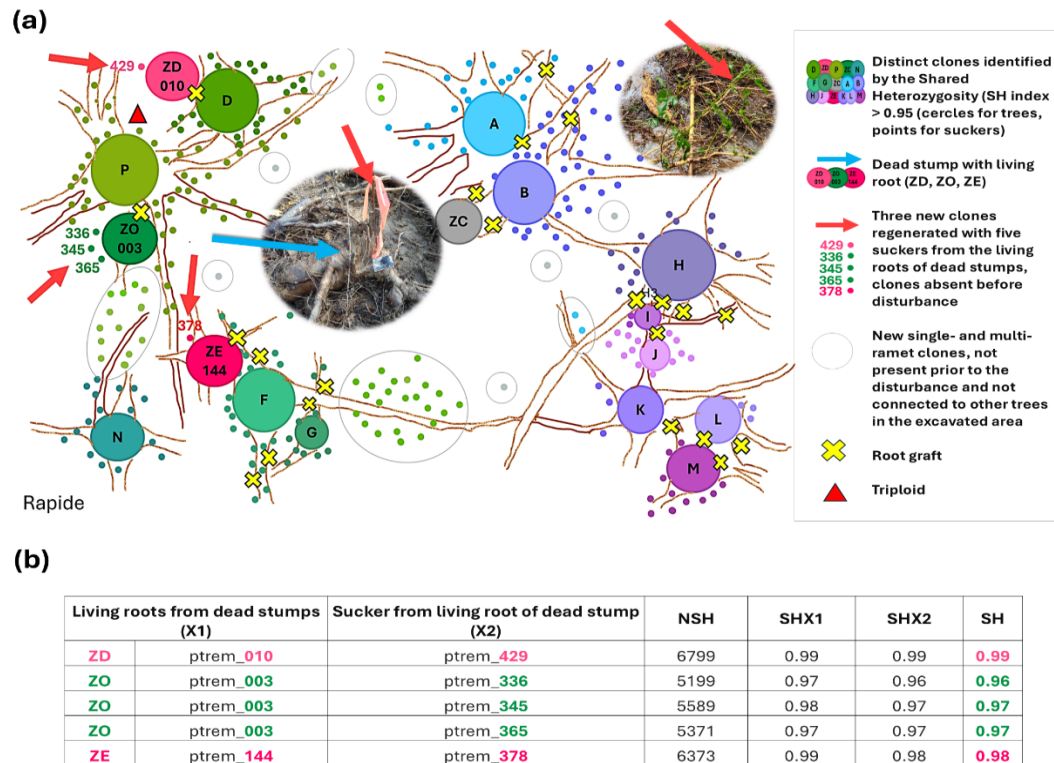


Figure 5

Clonal distribution and regeneration of trembling aspen at the Rapide site following a disturbance

(a) Map of trembling aspen root system and trees at the Rapide site, illustrating the distribution of clonal genotypes following a disturbance. Dead stumps with living roots (ZD, ZO, ZE) are indicated by the numbers 010, 003, and 144, as well as by light blue arrows. Colored circles represent living and dead trees with living roots, while points mark suckers regenerated post-disturbance. The suckers of three new clones, regenerated from living roots of dead stumps (LRDS), are indicated by the red arrows. Distinct clones are identified by the Shared Heterozygosity (SH) index (>0.95). Red points show suckers of new genotypes, absent before the disturbance, regenerated from LRDS through root grafting with living trees (yellow crosses). Suckers from new clones, not present prior to the disturbance and not linked to other trees in the excavated area, are marked with gray circles. (b) Clonemate identification via SH index between suckers and roots (dead stumps ZO, ZD, ZE) in trembling aspen. The table

shows pairwise comparisons between suckers (living plants) and associated roots, with SH values reflecting shared heterozygous loci (SHX1, SHX2, and mean SH). All pairs exceeding the SH > 0.95 threshold (yellow) confirm clonemates.

1.3.6 Genetic relatedness and clonemate identification

To quantify genetic similarity among individuals, pairwise relatedness (ϕ) and Shared Heterozygosity (SH) were calculated. Genetic relatedness analysis corresponding to 88,410 possible pairwise comparisons revealed 18,554 pairs ($\phi \geq 0.1$) showed moderate relatedness, and 16,520 pairs had $\phi \geq 0.45$, indicating they belong to the same clone (Figures 8, 9, Annexe). The relatedness coefficients (ϕ) were higher between closely related individuals than between unrelated individuals, confirming that ϕ accurately reflected the degree of genetic relationship (Figure 8 b, c and Figure 9 c, d (Annexe)). Moreover, trees from the same site showed stronger kinship values than between sites, indicating greater local genetic similarity (Figures 8 a, d; 9 a, b (Annexe)).

Clonal groups were visualized through the Shared Heterozygosity (SH) index, where pairs with $SH \geq 0.95$ were classified as clonemates (Yu et al., 2023) (Figure 10, Annexe). Across the three sites, 8,817 pairs of individuals shared over 95% of their heterozygous loci, confirming a high genetic similarity between individuals belonging to the same clone. These clonemates were identified from approximately 88,000 pairwise comparisons. Seven new genets with single ramets were observed, appearing only in suckers.

This analysis led to the identification of 32 genetic groups (clones), ranging in size from small clusters to 106 individuals. Clonal groups were primarily localized, indicating vegetative propagation via root connections. These groups were visualized using igraph software, with genetic relationships shown as weighted edges (Figure 6).

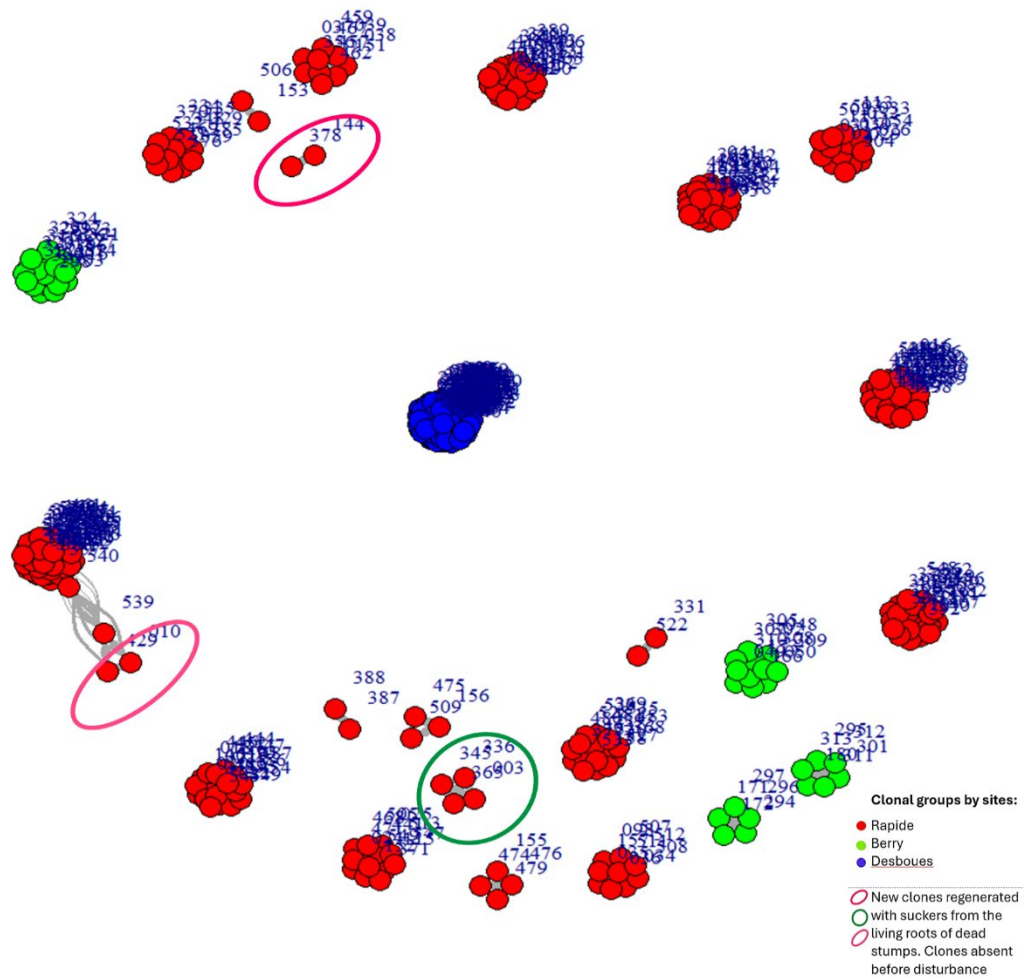


Figure 6
Kinship network colored by site
 Kinship relationships among individual trembling aspen trees across the three study sites (Berry, Desboues, and Rapide) are shown, with each site color-coded (red for Rapide, green for Berry, and blue for Desboues). The nodes represent individual trees, and node size reflects the degree of relatedness. Light pink, green, and dark pink circles represent new clones that were absent from the canopy before the disturbance and appeared afterward, through suckers originating from the living roots of dead stumps. The numbers next to the nodes represent individual identifiers, illustrating the kinship network across the different sites.

1.3.7 Genetic diversity and differentiation

To assess genetic diversity within and among sites, heterozygosity indices and population differentiation metrics were calculated. Genetic diversity analysis showed that observed heterozygosity ($H_o = 0.137$) was slightly higher than the expected heterozygosity ($H_s = 0.122$), with a positive difference ($H_o - H_s = +0.015$), indicating an excess of heterozygotes. This was statistically significant, as confirmed by paired t-tests and Wilcoxon tests ($P < 2.2 \times 10^{-16}$) (Table 6, Annexe). The inbreeding coefficient ($F_{IS} = -0.041$) indicated an excess of heterozygotes. An F_{ST} value of 0.231 indicates moderate genetic differentiation between the sites.

1.3.8 Population structure (PCA) and phylogenetics

The genetic structure of the populations was further explored through Principal Component Analysis (PCA). The first two principal components (PC1, PC2) explained a substantial portion of the genetic variation, with PC1 accounting for 10.9%, and PC2 for 7.24% of the total variation (Figure 11, Annexe). At Desboues, the PCA showed tight grouping of individuals. At Berry and Rapide, the populations exhibited more genetic dispersion.

The phylogenetic analysis revealed that the aspen individuals from the three sites clustered into 32 distinct clonal groups, ranging in size from 2 to 106 individuals. At Desboues, a large clonal group of 106 individuals dominated, whereas Berry exhibited four smaller clonal groups. The Rapide site displayed the highest clonal diversity with 27 clonal groups (Figure 7 and Figure 13 (Annexe)).

Analysis of the ploidy levels across the 421 individuals revealed that the population was predominantly diploid (99.6%), with only two individuals exhibiting triploid genotypes (Table 5, Figure 12 (Annexe)).

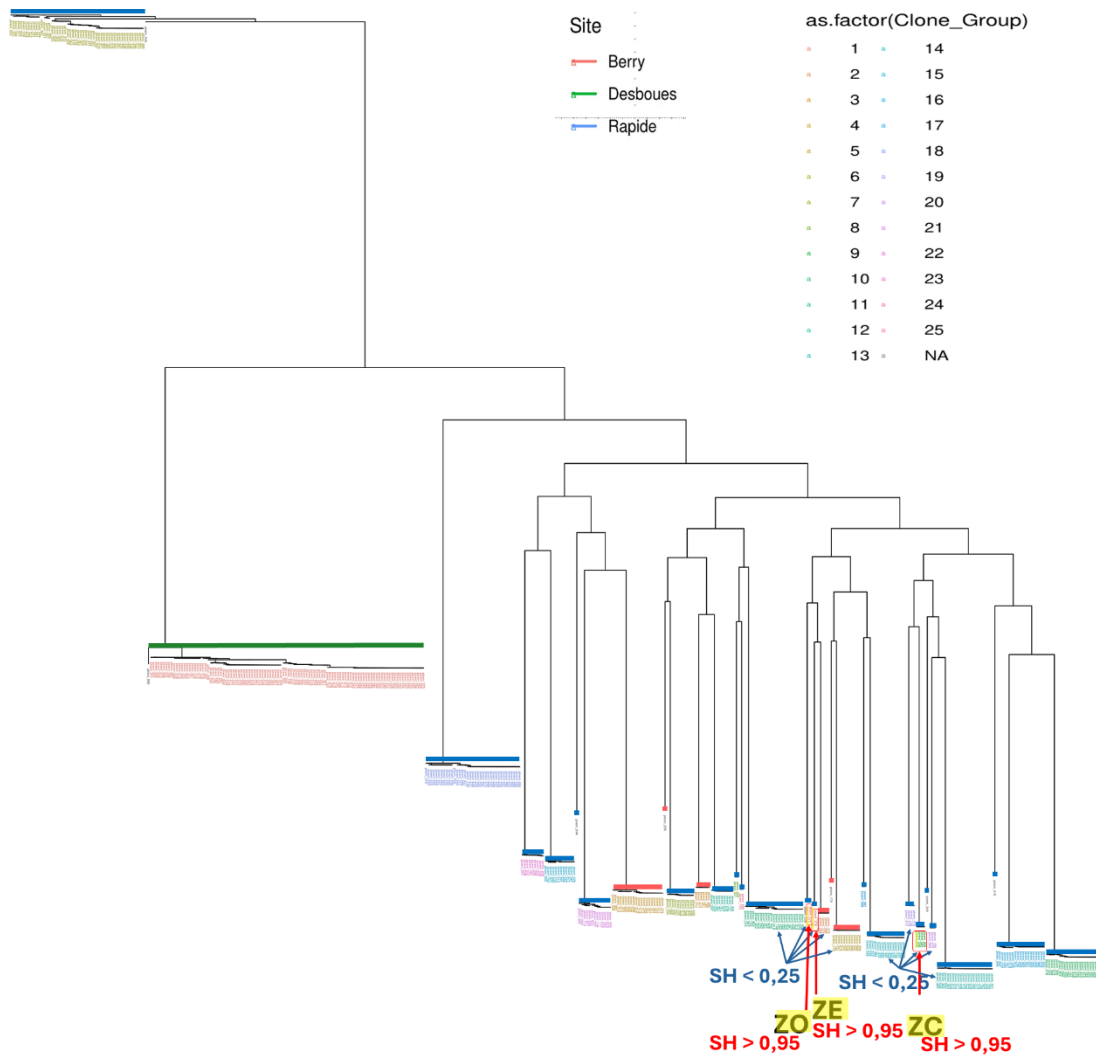


Figure 7

Phylogenetic tree showing different clones in various colors

Yellow highlights suckers of new genotypes that were absent in the population before the sucker-triggering disturbance but were regenerated afterward through suckering from living roots in dead stumps, which are connected by root grafts that share resources with neighboring living trees. The labels ZO, ZE, and ZC refer to stumps with living roots. SH index (Shared Heterozygosity) values greater than 0.95 (marked in red) indicate high genetic similarity between living roots from dead stumps and the suckers they regenerated, forming three new clones. SH index values below 0.25 (marked in blue) represent a high genetic distance, indicating greater divergence between these clones and others

in the population. The clones of three sites represented by a different color: red for Berry, green for Desboues, and blue for Rapide.

1.4 Discussion

Root suckering of grafted roots played a crucial role in the clonal expansion of trembling aspen populations. Such regenerative strategy indicates an active subterranean genetic reservoir, where clonal propagation via root systems ensures continuity in the face of disturbances (Figure 1). This regenerative process was particularly evident at Rapide, where root grafting between living trees and dead stumps facilitated the emergence of new genetic lineages in the aboveground portion of the stand, in the form of new suckers, absent from the pre-disturbance stand (Figures 5, 7). This study highlights the role of subterranean structures in maintaining genetic continuity and resilience in trembling aspen populations. It emphasizes how parental roots, root grafting, and living roots from dead stumps (LRDS) all contribute to clonal integration. Contrary to the expectation that clonal identity is mainly maintained by living stems, our genetic analysis shows that a significant portion of genetic diversity is preserved underground and potentially reintroduced in the canopy after a sucker-triggering disturbance event through underground mechanisms, particularly root grafting and LRDS persistence.

Genetic analysis of 421 individuals using 49,000 SNPs identified 17 clones before disturbance and 32 distinct clones after disturbance across the three sites (including 28 clones at the Rapide site) (Table 5, Annexe). The number of clones thus essentially doubled in the sucker regeneration and in the complete absence of sexual reproduction highlighting root grafting's role in propagating "new" clones.

Additionally, seven new clones, each represented by a single ramet, appeared exclusively in suckers, further emphasizing the role of subterranean genetic reservoirs. It is possible that living trees of the same genotype existed outside our excavated areas, as it is possible that these genotypes only existed in living root fragments that had

belonged to dead trees no longer visible in the studied plots. Across the three study sites, a significant proportion of trees exhibited roots that predated their stems, highlighting the presence of parental root that contribute to the clonal structure of aspen stands. These parental roots play a critical functional role in the growth and maintenance of current trees, particularly in disturbed environments, where they may support tree resilience by providing additional resources or facilitating physiological integration. Extensive root grafting was observed, with LRDS playing a key role in clonal integration. Grafted LRDS were thus present at all three sites, connecting living trees with dead stumps and also facilitating exchange across trees of different genotypes. These processes maintain genetic continuity and diversity within the population, suggesting that clonal expansion via root grafting and LRDS is particularly important following disturbance events.

We found that 70% of trees were connected to at least one neighbor, with grafting rates particularly high at Rapide, where nearly 94% of trees were connected. A total of 34 grafts were observed across the three sites, showing diverse grafting types (Table 3, Annexe). Several trees also remained connected by parental roots (9, 8, and 7 trees for the Rapide, Berry, and Desboues sites, respectively). Notably, 47.5% of grafts occurred between trees of different clones, and a similar proportion occurred between living trees and roots of dead stumps. Contrary to previous assumptions (Tarroux et al., 2014), trees with the same genotype were not more likely to graft. Root grafting in trembling aspen thus serves not only for resource sharing but also as a genetic “bridge” across generations and between genotypes, reinforcing the genetic mosaic nature and continuity of aspen stands.

In this study, genetic analyses showed that most trembling aspen individuals are diploid, with a few cases of triploidy and low inbreeding (Figure 5, Annexe). These results align with studies suggesting high genetic variability due to diverse environmental conditions, particularly in northern populations, where low genetic

differentiation is observed (Goessen et al., 2022, 2025). This indicates that clonal regeneration does not increase inbreeding. The predominance of diploid individuals, even in our harsh boreal forest environment, supports this idea. Differences in traits like carbon uptake, water loss, and water-use efficiency between diploid and triploid aspen influence their distribution. Triploids have larger leaf areas and higher carbon assimilation potential, while diploids are better adapted to water stress with more efficient stomatal regulation (Eisenring et al., 2023; Greer et al., 2018). The low inbreeding observed in this study is also linked to historical factors like post-glacial recolonization and specific ecological conditions, such as drier environments, which influence triploidy rates (Greer et al., 2018). Overall, these findings underscore how clonal reproduction and genetic resilience maintain low inbreeding in aspen populations, promoting genetically diverse physiological networks rather than isolated clones.

Trembling aspen uses root grafting not only for resource sharing but also to maintain genetic stability across distinct clones. Root grafts enable trees to physically connect, facilitating nutrient exchange and cooperation, which could enhance stand resilience, particularly during tree mortality from diseases or droughts (Adonsou, Drobyshev, et al., 2016). However, under harsh conditions, interconnected trees may suffer as a “physiological unit” (DesRochers & Lieffers, 2001a; Eis, 1972), as root systems of dead trees must be maintained by fewer aboveground ramets (Desrochers et al., 2002). This may explain the large aspen decline that occurred in western Canada and USA in the early 2000’s (Hogg et al., 2008; Michaelian et al., 2011), where stands were affected by repetitive droughts and forest tent caterpillar epidemics (Chen et al., 2018; Cooke, 2024; Man & Rice, 2010; Worrall et al., 2013).

As with previous studies on aspen and other species, tree proximity played a key role in grafting (DesRochers & Lieffers, 2001b; Jelínková et al., 2009). Moreover, the fact that grafted trees are often located close to one another suggests they are found in high-

density areas, where resource sharing (water and nutrients) is particularly advantageous. This raises the question of whether root connections increase competition or foster cooperation to enhance survival in complex environments. In densely packed areas, roots from multiple clones likely intermingle, promoting interclonal graft formation. Trembling aspen's tendency to form overlapping clonal clusters (Namroud et al., 2005) increases the likelihood of intergenotypic connections, particularly in early successional stages when space is limited and root systems expand quickly.

Root suckering in trembling aspen occurs when apical dominance is broken by tree death (Farmer, 1962), stimulating dormant or newly-formed buds on the roots to produce new shoots (Wan et al., 2006). It is common to find roots older than the trees themselves (parental roots), with interconnected shoots sprouting from them. These connections can remain functional throughout the tree's life (DesRochers & Lieffers 2001a), connecting trees of the same genotype. As stands develop, trees become even more integrated by forming root grafts between roots of trees that were not originally growing on the same parental roots. These can be of the same or different genotypes, as shown in the present study. The high level of interconnection (up to 71% in this study) means that the death of a few ramets does not threaten the integrity of the underground root network. This mechanism allows lost genotypes to persist, with the root system re-sprouting after disturbances, ensuring genetic continuity.

One can view the parental roots as a reservoir of resources, allowing the young trees to tap into reserves for their survival and growth during periods of environmental stress (El Omari, 2022). Clonal root systems can remain viable for decades, even after the aboveground stems die, as long as they stay connected to living trees. After maturing trees die, the parental root system continues to support the growth of suckers (clonal shoots), which depend on it for rapid growth. However, this substantial underground biomass serves as a heavy sink for carbohydrates, since respiration needs for

maintenance are prioritized over growth (Desrochers et al., 2002; DesRochers & Lieffers, 2001a; Hirano et al., 2023; Högberg et al., 2002; Rui Cui et al., 2021). Thus, the parental roots depend on the photosynthetic production of the suckers to maintain viability (DesRochers & Lieffers, 2001a). This also explains the general growth pattern of sucker-regenerated aspen stands (DeByle & Winokur, 1985), where shoot growth sharply declines after initial production, not necessarily due to soil temperature or insulation, but because the suckers must sustain root respiration, leaving limited energy for further shoot growth (Landhäusser et al., 2006; Landhäusser & Lieffers, 1998). This ongoing exchange between suckers and the root system is crucial for maintaining root viability and plays a central role in the long-term persistence of clonal populations, supporting both regeneration and the preservation of genetic continuity within the ecosystem.

In our study, all 421 sampled shoots (suckers) were of vegetative origin, with 32 distinct clones identified. The distinction between seed- and vegetative-origin one-year-old shoots is easily made in the field, based on size and morphology of the shoots and roots (Kreider et al., 2020). Our genetic analyses also revealed that clonal reproduction predominated in the populations, with clonal groups ranging from very small (one individual) to very large (106 individuals). At Desboues, all cut trees had the same genotype, indicating vegetative origin, likely from a single parent tree before disturbance, which produced suckers that grew into the observed trees. In contrast, it appears that the mature cut trees at Rapide may have originated mostly from seedlings, based on the small age difference between roots and stems, and the absence of parental roots in some trees. This difference in clonal structure may result from local factors like soil type, climate, or past disturbances influencing clonal reproduction dynamics. It is important to note that all the trees of interest in our study (the suckers) were of clonal origin. Clonal diversity was higher at Rapide pre disturbance with 14 distinct groups, and even higher in the suckers produced after disturbance (28 genotypes) which may offer better resilience to environmental changes or diseases. In contrast, Desboues

had a more homogeneous structure, with just one clonal group, possibly due to a more recent installation.

While somatic mutation and sexual regeneration are often suggested to explain the emergence of new genotypes in clonal populations, our results offer limited support for these mechanisms as major contributors to the observed clonal diversity in this study. We found no fine-scale intra-clonal variation that would suggest mutational drift within clones. Moreover, the newly identified clones were genetically distinct, not derivative variants, implying that somatic mutation alone cannot explain their origin. The relatively low rate in tree meristems and the absence of phenotypic divergence within clones further weaken the case for somatic mutation as a major driver of genetic diversity. Previous studies highlighted the weak spatial genetic structure in trembling aspen, attributing it to the rapid growth of aspen roots (up to 15 meters per generation), which could homogenize genetic variation (Pineau et al., 2024). Moreover, somatic mutations may not always be passed to asexual offspring, limiting their role in long-term evolution (Wang et al., 2019). Protective mechanisms, such as restricted mutation accumulation in meristematic tissues, likely explain the low intra-clonal variation observed in trembling aspen (Burian et al., 2016). This is further supported by the low number of somatic SNP differences (17 mutations) found between two leaves from a 236-year-old oak tree (Schmid-Siegert et al., 2017). Although somatic mutations can accumulate in long-lived species like trembling aspen, especially within large clonal systems, their overall contribution to genotypic diversity appears marginal in this context.

Furthermore, the role of sexual reproduction in maintaining diversity at our sites appears negligible. All sampled individuals emerged through vegetative propagation with no seedlings detected, and no signs of recent recombination typical of sexual regeneration. This lack of sexual reproduction may be due to several ecological constraints: poor seedbed conditions, competition from suckers, low seed viability, or

infrequent flowering in established stands (Kreider & Yocom, 2021a; Landhäusser et al., 2019). Even when seeds are produced, conditions for germination and survival are rarely met in aspen-dominated systems (Barnes, 1966). Despite typically regenerating asexually through root suckering, sexual reproduction via seed can play a significant role in areas where organic layers have been disturbed, such as road verges or reclaimed land (Landhäusser et al., 2010; Laquerre et al., 2011; Marchais et al., 2024). Roads act as corridors for seed dispersal, although their impact is often limited to nearby areas and does not lead to significant expansion into intact habitats (Marchais et al., 2024). Successful seedling establishment depends on factors like open mineral-organic soils, concave microsites (Krasny et al., 1988; Schott et al., 2014), adequate light, moisture, temperature, and disturbance intensity (Gill et al., 2017; Landhäusser et al., 2010, 2019), as well as specific substrates like *Polytrichum strictum* moss, which promotes germination (Causse, 2006). Therefore, while seedling survival is often low and depends on micro-site conditions, we have shown here that the resurgence of clones previously absent from the canopy was due to the long-term persistence of genetically distinct clones within the communal root system, reactivated by stand-replacing disturbances, rather than recent sexual reproduction.

As forest stands mature, root grafting becomes more common as roots of different trees intercross, particularly in seed-origin stands. In these systems, self-thinning, a natural process where weaker individuals die off due to competition, plays a crucial role in plant dynamics and regeneration (DeByle & Winokur, 1985). Although certain trees are lost through self-thinning, their genetic material is not entirely erased from the ecosystem. Instead, these genotypes are preserved within the root systems of neighboring survivors. Root grafting, where trees' roots merge and exchange resources, preserves genotypes underground. Dormant within the root network, our study showed that these preserved genotypes can re-sprout when triggered by environmental changes such as moisture, temperature fluctuations, or disturbance. This process is crucial for maintaining genetic diversity and enhancing forest resilience to stressors.

1.5 Conclusion

These findings support a paradigm shift in how we interpret clonal diversity in trembling aspen: not as a result of ongoing sexual recruitment or mutational novelty, but as a consequence of root system longevity, clonal memory, and physiological integration via root grafting. The concept of a communal root system, integrating both living trees and remnants of past generations, finds strong support in these results. Trembling aspen stands are often seen as collections of individual trees or genetically uniform clonal patches. However, our findings suggest that they are better conceptualized as dynamic, interconnected systems where past and present genotypes coexist and interact belowground. This root-level integration not only preserves genetic diversity but also facilitates rapid regeneration and physiological resilience - key advantages in environments prone to fire, drought, or logging. The presence of genotypes previously absent from the canopy, as well as the extensive grafting between living trees and LRDS, suggests that such a mechanism may operate more widely than previously recognized.

Despite the robustness of our integrative approach combining high-resolution dendrochronological analyses and genome-wide SNP genotyping, some methodological limitations should be acknowledged. Our excavation-based sampling design, while allowing detailed reconstruction of root connections, remains spatially constrained and may underestimate the full extent of belowground networks, including additional grafts, connections, and genotypes occurring beyond the sampled area. Consequently, the inference of clonal continuity and the origin of newly observed genotypes should be interpreted within the limits of the sampled plots. In addition, although trembling aspen is a dioecious species, sex was not explicitly considered in our analyses. Given that sex-specific differences in clonal growth, spatial structure, and stress response may influence genetic diversity and reproductive dynamics, integrating sex into future studies would provide important insights, particularly in the context of climate change. Nevertheless, the convergence of anatomical and genetic evidence

provides strong support for the existence of long-lived, interconnected root systems acting as reservoirs of genetic diversity.

To conclude, our study emphasizes that the structure and resilience of aspen populations depend not only on aboveground stems and visible clonal patterns, but also on a rich and active underground network composed of older roots, LRDS, and extensive root interconnection. These elements collectively serve to preserve genetic diversity, ensure physiological support among individuals, and facilitate regeneration in dynamic landscapes. Trembling aspen should therefore be viewed not just as a species reliant on vegetative reproduction, but as a forest architect capable of constructing and maintaining complex, genetically rich, and physiologically interconnected root systems across space and time.

1.6 Acknowledgements

We acknowledge the conceptual contribution of retired prof. Francine Tremblay to this research. We thank Liv Jessen, Abigail Leavens, Simon Filiatrault, Louis-Philippe Charest, Mathias Mayen, Martine Hardy and Mila Witcher for their invaluable assistance in field and laboratory work. We are grateful to the Ministère des Ressources naturelles et des Forêts, Unité de gestion Harricana-Sud, for their support in identifying field sites and obtaining research and intervention permits. We also wish to thank all individuals and institutions who contributed to this project, including field teams, sequencing laboratories, and scientific collaborators. Their expertise and dedication were essential to the success of this research. This study was supported by National Science and Engineering Research Council through a discovery grant to A.D. (RGPIN #2024-06615), the Forestry Research Institute of University of Quebec in Abitibi-Témiscamingue and Centre for Forest Research.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Les greffes racinaires jouent un rôle clé dans l'expansion clonale des populations de peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides*), agissant comme une stratégie régénérative essentielle. Ce processus met en évidence la présence d'une *banque souterraine de génotypes* actifs, où les systèmes racinaires permettent la propagation clonale et assurent la résilience des populations après perturbation. À l'exemple du site Rapide, les greffes entre arbres vivants et souches mortes ont été cruciales pour la réémergence de lignées génétiques absentes de la canopée, via la régénération de nouveaux drageons après une perturbation. Ce phénomène remet en question la conception classique selon laquelle la diversité clonale est uniquement visible dans la canopée. Évolutivement, cette *mémoire génétique souterraine* constitue une stratégie adaptative particulièrement efficace dans des environnements perturbés (feu, coupe, tempêtes), permettant aux clones de survivre à des périodes de régression aérienne tout en conservant leur potentiel de régénération.

Importance des greffes racinaires dans la régénération clonale. L'une des principales découvertes de cette étude est l'importance des greffes racinaires pour la résilience après perturbation. Nos résultats montrent que 70 % des arbres étudiés étaient reliés par des greffes racinaires, atteignant même 94 % sur le site de Rapide. De plus, 47,5 % des greffes observées étaient interclonales, montant à 68 % à Rapide, ce qui souligne l'importance du greffage racinaire pour maintenir la diversité génétique. Des greffes intra-clonales ont également été observées, bien que moins fréquentes, ce qui indique un échange de ressources entre individus du même clone. Cette étude confirme les résultats d'autres travaux, notamment ceux de Jelinkova (2009), qui ont montré que des clones différents de peuplier faux-tremble peuvent être intégrés par greffes racinaires dans un même réseau racinaire communautaire. Bien que d'autres études suggèrent que des génotypes similaires ont plus de chances de former des greffes racinaires (Loehle & Jones, 1990; Stone, 1974), nous avons été surpris de constater que, dans nos sites, la fréquence des greffes entre clones était aussi élevée que celle des

greffes intra-clonales. Cela peut être expliqué par la forte densité de plantation et la proximité des arbres dans les jeunes peuplements, ainsi que par la morphologie clonale spécifique du peuplier faux-tremble, où les ramets de différents clones sont souvent mélangés, augmentant ainsi la probabilité de formation de greffes (Namroud et al., 2005).

Dans notre étude, la distance moyenne entre les arbres greffés était de 0,4 m, similaire à celle de Jelinkova (2009) pour le peuplier faux-tremble, et confirme que la proximité des arbres est un facteur clé de la fréquence des greffes racinaires (Adonsou, DesRochers, & Tremblay, 2016; Alcalá Pajares et al., 2025; Gaspard & DesRochers, 2020; Külla & Lõhmus, 1999; Tarroux et al., 2014). La fréquence des greffes, environ 0,7 par arbre, correspond aux observations au Québec (Jelínková et al., 2009) et en Alberta (DesRochers & Lieffers, 2001b), mais contraste avec des études montrant la rareté des greffes naturelles chez les peupliers (Barnes, 1966; Shepperd, 1993). L'étude a également révélé des variations significatives entre les sites en termes de densité de greffes racinaires et de distribution spatiale. Par exemple, sur le site de Rapide, la densité des greffes était plus élevée (0,4 greffe/m²) par rapport aux sites de Berry et Desboues (0,1 greffe/m²). Cela peut s'expliquer par des facteurs écologiques locaux tels que la profondeur du sol ou la proximité des racines. Des sols plus profonds, où la densité des racines est plus faible, peuvent offrir moins d'opportunités pour les racines de se rencontrer et de former des greffes. De plus, les conditions climatiques, comme le vent et la sécheresse, peuvent également jouer un rôle dans l'initiation des greffes racinaires. La morphologie des racines semble également jouer un rôle dans la formation des greffes. En effet, le diamètre moyen des racines à Rapide (16,77 cm) est plus large qu'à Berry (13,03 cm) et Desboues (11,40 cm). Cette différence suggère que des racines plus grosses facilitent la formation des greffes, tandis que des racines plus petites pourraient limiter leur occurrence sur les autres sites. Bien que l'âge moyen des arbres et des racines soit similaire entre les sites, la taille des racines semble jouer un

rôle majeur dans la fréquence des greffes, probablement en raison des échanges de ressources et de l'activité photosynthétique entre les arbres greffés.

Historique de recherche sur le greffage racinaire. Historiquement, le greffage racinaire naturel a été peu étudié en raison de la complexité méthodologique associée à l'analyse des systèmes racinaires, et a longtemps été considéré comme rare ou anecdotique chez les espèces forestières (Barnes, 1966; DeByle & Winokur, 1985; Perala, 1977; Peterson & Peterson, 1992; Schier, 1982). Les greffes ont pu être manquées parce que les souches n'étaient pas excavées, que les peuplements étaient jeunes et présentaient moins de greffes, ou parce que certaines greffes ont été confondues avec des racines d'origine ou des connexions parentales. Même si les chercheurs avaient réussi à identifier les greffes, il était généralement admis à l'époque que, bien qu'il y ait des échanges de substances plastiques au niveau des zones de greffage, leur influence sur la croissance des arbres et le fonctionnement du peuplement restait incertaine (Savelyeva, 1969; Usoltsev, 2025).

Cependant, à partir des années 2000, les excavations racinaires audacieuses à grande échelle ont permis de visualiser et de cartographier précisément les connexions entre les arbres, révélant ainsi l'organisation complexe des réseaux racinaires au sein des peuplements (DesRochers & Lieffers, 2001b). Ces recherches ont montré que le greffage racinaire est beaucoup plus fréquent que ce que l'on pensait, tant chez les espèces forestières clonales que non clonales (Alcalá Pajares et al., 2025; DesRochers & Lieffers, 2001b; Gaspard & DesRochers, 2020; Jelínková et al., 2009; Tarroux & DesRochers, 2010).

Rôle des greffes racinaires dans les populations clonales et non clonales. Étant donné la grande fréquence des greffes naturelles de racines chez les arbres, qu'ils se reproduisent de manière végétative ou sexuée, celles-ci devraient être considérées comme un trait écologique structurant, et non comme un simple effet secondaire de la proximité des racines. Leur prévalence dans divers groupes taxonomiques et contextes

écologiques suggère qu'elles répondent à plusieurs pressions sélectives, avec des fonctions et des conséquences qui varient significativement entre les populations clonales et non clonales.

Chez les espèces clonales telles que peuplier faux-tremble ou peuplier baumier (*Populus balsamifera*), les greffes racinaires s'intègrent à un système de reproduction végétative basé sur le drageonnement racinaire en reliant non seulement des ramets d'un même clone, mais aussi des génotypes distincts (Adonsou et al., 2016; Jelínková et al., 2009). Ces connexions forment des réseaux racinaires complexes, capables de persister bien après la vie des tiges aériennes. Dans les peuplements clonaux, les greffes racinaires ne se limitent donc pas à une fonction physiologique : elles renforcent la résilience évolutive des populations, en amortissant les perturbations et en prolongeant la persistance des génotypes sur le long terme.

Dans les peuplements non clonaux (comme les pins, sapins ou mangroves), où les greffes racinaires sont également fréquentes, leur rôle est fondamentalement différent (Alcalá Pajares et al., 2025; Quer et al., 2022; Tarroux & Desrochers, 2011; Vovides et al., 2021). En l'absence de reproduction clonale, elles ne contribuent pas directement à la conservation des génotypes. Dans ces systèmes, les greffes transforment des individus génétiquement distincts en unités physiologiques partiellement intégrées, facilitant les transferts d'eau, de nutriments et de sucres. Cette intégration peut améliorer la stabilité mécanique des arbres exposés au vent, atténuer les contraintes hydriques ou nutritives, et prolonger la survie d'individus affaiblis, ombragés ou partiellement défoliés. En conditions de stress environnemental, ces réseaux racinaires agissent comme des systèmes de coopération facultative, redistribuant les ressources à l'échelle locale. Cependant, ces bénéfices entraînent des coûts écologiques, tels qu'un risque accru de propagation des pathogènes telluriques et vasculaires, ainsi qu'une intensification de la compétition intra cohorte. Ainsi, dans les peuplements non clonaux, les greffes racinaires semblent représenter un compromis évolutif plutôt

qu'une stratégie adaptative visant spécifiquement à la conservation de la diversité génétique.

Contribution des racines vivantes des souches mortes à la diversité clonale. Les excavations racinaires ont également permis de découvrir les souches mortes qui peuvent conserver des racines vivantes grâce à des greffes avec des arbres voisins. Dans notre étude, sur trois sites de peuplier faux-tremble, 14 racines vivantes issues de souches mortes ont été identifiées, dont 71 % étaient greffées à des arbres vivants, principalement de génotypes différents (59 %). Ces résultats montrent que les greffes interclonales avec les LRDS sont aussi fréquentes, voire plus fréquentes, que les greffes intraclonales, suggérant un flux génétique entre génotypes différents au sein des réseaux racinaires.

Contrairement à l'étude précédente sur la diversité génétique du peuplier faux-tremble (Jelínková et al., 2009), l'excavation de systèmes racinaires dans notre étude ont révélé des « génotypes cachés », c'est-à-dire des génotypes qui n'étaient pas présents dans la partie aérienne des peuplements avant la perturbation, i.e. avant la coupe des arbres matures. En particulier, sur le site de Rapide, plusieurs génotypes absents de la canopée ont réémergé grâce à la régénération végétative à partir des racines après la perturbation. Par exemple, 3 clones, qui n'étaient pas présents avant la perturbation, ont été retrouvés dans des drageons issus des racines vivantes des souches d'arbres morts. De plus, 10 autres nouveaux clones, à tige unique ou à tiges multiples, qui étaient absents des arbres échantillonnés avant la perturbation, ont émergé grâce à la régénération par drageonnage. Il est important de souligner que ces nouveaux génotypes ne peuvent pas résulter de régénération sexuée par semis, car aucune régénération par semis n'a été observée au cours de notre étude, tant lors de la première que de la deuxième saison suivant la coupe des arbres. Nous avons donc strictement échantillonné des drageons régénérés végétativement après la perturbation. L'apparition de ces trois nouveaux clones impliquant des racines vivantes de souches

mortes et des greffes racinaires, ainsi que la régénération des drageons à partir des racines vivantes de souches mortes, confirme la possibilité de conservation de génotypes dans le réseau souterrain jusqu'à une nouvelle perturbation. Dans ce contexte, les mutations somatiques ne peuvent pas expliquer l'augmentation de la diversité génétique observée après la perturbation. En effet, la différence entre les clones associés aux racines vivantes de souches mortes et les autres clones du peuplement, mesurée par l'indice d'hétérozygotie partagée, était toujours inférieure à 0,25, excluant ainsi une proximité génétique entre ces arbres. En revanche, un indice SH supérieur à 0,95 au sein de chaque groupe clonal avec racines vivantes de souches mortes confirme la forte similarité génétique au sein de ces trois nouveaux clones.

L'étude de la longévité des racines vivantes dérivées de souches mortes joue un rôle très important dans le mécanisme de la conservation et persistance des clones qui a été proposé dans notre étude. La survie de ces racines dépend de leur connexion avec un arbre vivant et de l'apport continu en sucres et autres substances provenant des arbres en croissance (DesRochers & Lieffers, 2001b; Eissenstat et al., 2000; Fraser et al., 2006) et peut durer plusieurs décennies. Selon les études, nous avons des preuves que les souches vivantes de sapin argenté (*Abies concolor*) fonctionnent au moins jusqu'à 45 ans, celles de sapin rouge (*Abies magnifica*) jusqu'à 61 ans, et celles du sapin de Douglas (*Pseudotsuga menziesii*) jusqu'à 87 ans, avec un record de 200 ans pour le Douglas (Lanner, 1961; Newins, 1916). Cependant, chez le peuplier faux-tremble, comme ce sont principalement de petites racines (1-4 cm) qui produisent des drageons (DesRochers & Lieffers, 2001b), les racines de souches mortes (qui auront passablement grossi) ne généreront probablement pas de nouveaux drageons lors de la perturbation suivante et finiront par disparaître alors que de « nouvelles » racines feront le relai pour la prochaine génération. Ainsi, les drageons issus de génotypes « fantômes » développeront de nouvelles racines capables de drageonner lors de perturbations futures, permettant ainsi la persistance de ces génotypes au fil des rotations. La longévité des LRDS est un facteur important pour la conservation des clones dans les

forêts, car elle permet aux racines de souches mortes de contribuer à la régénération et à la résilience des écosystèmes après une perturbation.

Limites de l'établissement par semis et des mutations somatiques. Bien que l'établissement du peuplier faux-tremble par graines (régénération sexuée) soit possible, il reste fortement dépendant de perturbations sévères qui éliminent la litière et exposent le sol minéral ou carbonisé humide. Ces perturbations incluent les feux de forte intensité, certaines scarifications des terrains, des coupes forestières spécifiques, ainsi que les surfaces récemment exposées, comme les talus routiers et les fossés (Jean et al., 2020; Kreider & Yocom, 2021a; Landhäusser et al., 2010; Maleki et al., 2024; Romme et al., 2005). Ces événements créent des fenêtres temporelles limitées propices à la germination, en particulier près de sources de graines viables et dans des microsites frais et humides où la compétition herbacée est réduite (Gill et al., 2017; Turner et al., 2003). Cependant, le recrutement sexué est généralement restreint aux trois premières années suivant la perturbation et est accompagné d'une mortalité élevée, principalement en raison de la compétition rapide des drageons clonaux et de la végétation concurrente (Kreider & Yocom, 2021b; Romme et al., 2005). À mesure que la canopée se referme, la faible inflammabilité des peuplements favorise l'accumulation d'une litière épaisse et humide, ce qui limite fortement l'émergence de nouveaux semis et rend le recrutement sexué marginal aux stades avancés de la succession (Landhäusser et al., 2019). Le développement des peuplements repose alors principalement sur la survie des arbres établis, la régénération végétative par drageonnement racinaire et la dynamique des trouées, plutôt que sur un recrutement sexué continu (DesRochers & Lieffers, 2001b; Landhäusser et al., 2010). Le drageonnement assure une régénération rapide après perturbation et permet la persistance des génotypes, tandis que les peuplements de faux-tremble peuvent, à plus long terme, faciliter l'installation d'espèces plus tolérantes à l'ombre et contribuer à la succession forestière (Bergeron, 2000).

Par ailleurs, nos résultats mettent en lumière que les mutations somatiques ne peuvent pas constituer une explication convaincante de la diversité génétique élevée dans les forêts matures clonales de peuplier faux-tremble. Chez les espèces d'arbres à longue durée de vie, les mutations somatiques sont rares et localisées, et n'affectent que quelques SNPs ne modifiant pas le génotype global des clones (Ally et al., 2008, 2010; Hanlon et al., 2019; Hofmeister et al., 2020; Zhu et al., 2025). De plus, l'efficacité des mécanismes de réparation de l'ADN impliquant les enzymes de type poly (ADP-ribose) polymérase (PARP), limite fortement leur accumulation au cours de la longue vie des arbres (Blue et al., 2021; Zhu et al., 2025). Ainsi, les mécanismes de régénération de génotypes perdus à partir du système racinaire constituent l'explication la plus logique de la diversité génétique élevée observée dans les forêts matures de peuplier faux-tremble, où la dynamique à long terme dépend surtout des processus clonaux.

Conséquences pour la gestion forestière et la conservation. Les résultats de cette étude mettent en évidence l'importance du réseau racinaire souterrain, des interactions racinaires et des greffes entre racines vivantes de souches mortes dans la dynamique et la gestion des écosystèmes forestiers. Bien que les connexions racinaires entre les arbres soient de plus en plus reconnues, elles ont longtemps été négligées, principalement en raison des difficultés associées à l'étude des caractéristiques souterraines des arbres. L'absence d'expérimentations contrôlées et répliquées a conduit à une perception réductrice de ces phénomènes, les réduisant à de simples anecdotes sans influence significative sur la dynamique forestière. Dans les peuplements clonaux, la régénération après perturbation repose principalement sur le maintien des réseaux racinaires, ce que permet également à des génotypes absents en surface de survivre et de réapparaître. Donc, se limiter à l'observation des arbres visibles sous-estime la résilience réelle des forêts. Ainsi, la gestion forestière bénéficierait de l'intégration des processus souterrains, en privilégiant des pratiques qui préservent les réseaux racinaires, telles que la réduction des perturbations mécaniques du sol par la machinerie

lourde, la conservation des souches après récolte et en favorisant la régénération naturelle notamment dans les forêts boréales fréquemment perturbées.

La fréquence des greffes racinaires augmente avec l'âge et la densité des peuplements. Elles commenceraient à se former vers 20 ans, puis leur proportion croît avec l'âge des arbres et la densité de peuplement, comme observé chez le pin sylvestre (*Pinus sylvestris*) (Podzorov, 1963), le pin tordu (*Pinus contorta*) (Fraser et al., 2005), l'épinette de Norvège (*Picea abies*) (Küllä & Lõhmus, 1999), le sapin baumier (*Abies balsamea*) (Quer et al., 2020), le pin gris (*Pinus banksiana*) (Alcalá Pajares et al., 2025; Tarroux & DesRochers, 2010), le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides*) (Jelínková et al., 2009) et les clones de peupliers hybrides (*Populus* spp.) (Gaspard & DesRochers, 2020). Ces observations suggèrent que les peuplements plus âgés et plus denses possèdent des réseaux racinaires plus interconnectés. Il a également été démontré que la coupe de peuplier faux-tremble à différentes saisons et à différentes hauteurs peut affecter la régénération par drageonnement (l'augmenter ou la diminuer) (Bell et al., 1998) en raison de la relation entre la dominance apicale et les fluctuations saisonnières des réserves de glucides (Desrochers et al., 2002). Dans ce contexte, la réalisation de coupes dans des peuplements matures et denses, en automne et à faible hauteur (environ 25 cm), pourrait augmenter considérablement la régénération par drageonnage et ainsi les chances de maintenir la diversité génétique du peuplement par régénération de génotypes dormants dans le système racinaire.

La richesse génétique souvent sous-estimée des peuplements de peuplier faux-tremble peut ouvrir de nouvelles perspectives pour la gestion des forêts. Traditionnellement, la populiculture repose sur un nombre restreint de clones de peuplier, sélectionnés principalement pour leur croissance rapide, leur productivité et leur résistance aux maladies. Cette approche suppose que le peuplier est une espèce clonale homogène. Toutefois, cette étude révèle une grande diversité génétique souterraine, même dans des peuplements apparemment clonaux. Il serait donc judicieux d'introduire une plus

grande variété de clones dans les plantations, afin de mieux exploiter cette diversité cachée. Une telle diversification améliorerait non seulement la résilience des peupliers face aux maladies et aux perturbations environnementales (comme la sécheresse ou les insectes), mais favoriserait également leur adaptation à une plus large gamme de sols et de microclimats. En enrichissant ainsi les peuplements, on renforcerait leur durabilité et leur capacité à faire face aux changements à long terme.

Lors de la planification des plantations de peupliers, une gestion plus ciblée des densités de plantation pourrait être adoptée pour favoriser les interactions racinaires entre les clones. En variant les distances entre les arbres et en plantant des clones différents de manière plus aléatoire, on maximiserait les opportunités de greffes racinaires interclonales. Cela encouragerait les échanges génétiques entre les individus et renforcerait la diversité génétique à l'échelle du peuplement. En outre, il serait possible d'adopter des pratiques de gestion qui minimisent les perturbations du sol, afin de préserver les réseaux racinaires souterrains existants et maximiser la régénération naturelle.

En cas de perturbations forestières telles que tempêtes ou incendies, le peuplier faux-tremble se régénère naturellement sans recours à la plantation. La régénération clonale, facilitée par les réseaux racinaires et les greffes, permet aux jeunes drageons de s'établir rapidement tout en maintenant la continuité génétique. Cette dynamique naturelle favorise la diversité génétique et la résilience des peuplements, tout en accélérant la récupération forestière après perturbation.

3.7 Limitations et perspectives de recherche

Cette étude fournit des informations détaillées sur la connectivité souterraine grâce à l'intégration de l'approche dendrochronologique et des analyses génomiques, mais plusieurs limites doivent être soulignées. L'échantillonnage repose sur trois sites, ne représentant qu'une fraction de la variabilité environnementale et génétique de l'aire

de distribution du peuplier faux-tremble. Par conséquent, la fréquence des greffes racinaires, la persistance des racines issues de souches mortes et leur rôle dans le maintien de la diversité clonale peuvent varier selon d'autres contextes écologiques. L'étendue spatiale limitée de l'échantillonnage peut également sous-estimer le nombre de génotypes et de connexions, masquant ainsi la complexité réelle des réseaux clonaux. Enfin, le rôle fonctionnel des greffes racinaires — notamment pour le transfert de carbone, d'eau, de nutriments ou de pathogènes — n'a pas été directement quantifié.

Au-delà de ces contraintes, la signification écologique des greffes racinaires dépasse la simple connectivité structurelle et génétique. La compétition pour les ressources et l'auto-éclaircissement sont traditionnellement considérés comme des moteurs centraux du développement des peuplements, influençant la répartition spatiale, la variabilité des tailles et les taux de croissance dans les forêts clonales et non clonales (Forrester et al., 2021; Hara, 1994; Rozendaal et al., 2020; Velázquez et al., 2016; Wang et al., 2024). Cependant, dans les peuplements clonaux de peuplier faux-tremble, la croissance des jeunes pousses dépend fortement du système racinaire parental et des connexions entre les drageons, renforcées par les greffes racinaires (DesRochers & Lieffers, 2001b; Jelínková et al., 2009). Les greffes peuvent accélérer l'auto-éclaircissement et inhiber la croissance des petites pousses par contrôle apical, facilitant ainsi l'établissement rapide des peuplements (Krasny & Johnson, 1992); (Quer et al., 2020, 2022). Même dans les forêts non clonales, comme celles de pins ou d'épinettes, les connexions souterraines peuvent influencer significativement la croissance et le développement (Alcalá Pajares et al., 2025; Tarroux & Desrochers, 2011).

Au-delà des échanges de ressources, les greffes racinaires peuvent permettre une intégration physiologique et hormonale, coordonnant des processus clés comme l'initiation des drageons et l'allocation de la croissance via des signaux tels que les auxines, les cytokinines et l'acide abscissique. Cette intégration pourrait favoriser des

comportements collectifs au niveau du peuplement : les perturbations modifiant l'équilibre hormonal pourraient se propager dans le réseau, influençant la régénération et modulant la croissance et la redistribution des ressources entre individus connectés (Loehle & Jones, 1990). Les réseaux souterrains révèlent ainsi une combinaison de compétition et de coopération, remettant en question le modèle classique de compétition individualiste et suggérant que les forêts clonales fonctionnent comme des systèmes semi-intégrés. Les flux de ressources via les greffes sont souvent asymétriques, dirigés des arbres dominants vers des arbres subordonnés ou stressés, et peuvent synchroniser des phénomènes phénologiques tels que le débourrement, même entre clones génétiquement différents (Fraser et al., 2006; Quer et al., 2022; Usoltsev, 2025; Wimmer et al., 2022).

La reproduction sexuée et les traits liés au sexe restent également des aspects importants mais peu explorés. En tant qu'espèce dioïque, le peuplier faux-tremble peut présenter des différences sexospécifiques de croissance, d'organisation spatiale et de réponse au stress, influençant la diversité génétique, le potentiel reproductif et la résilience des populations. Les réseaux racinaires interconnectés peuvent fonctionner comme des réservoirs souterrains, tamponnant les fluctuations de la proportion des sexes et préservant plusieurs génotypes, un mécanisme particulièrement pertinent face aux changements climatiques. L'établissement initial des peuplements à partir d'un nombre limité de semences façonne également la composition génétique à long terme, limitant le potentiel adaptatif sous des dynamiques majoritairement clonales.

Les recherches futures devraient combiner perspectives structurelles, fonctionnelles et physiologiques. L'élargissement de l'échantillonnage à de plus grandes échelles spatiales et environnementales permettrait d'évaluer la généralité des modèles de connectivité clonale. L'utilisation d'analyses génomiques haute résolution, couplée à une cartographie détaillée des systèmes racinaires, améliorerait la détection des génotypes rares, des cytotypes et des patterns sexospécifiques. Des approches

expérimentales — incluant le traçage isotopique, le profilage hormonal et la manipulation des connexions racinaires — sont essentielles pour quantifier les flux de ressources et de signaux, tester les hypothèses de coordination hormonale et mieux comprendre comment l'intégration clonale influence le développement, la stabilité et la résilience des peuplements face aux conditions changeantes.

En conclusion, la dynamique des peuplements de peuplier faux-tremble repose fortement sur des réseaux racinaires complexes et les greffes, qui régulent la croissance des individus, favorisent la persistance des génotypes et contribuent à la résilience des populations face aux variations environnementales. L'intégration de ces interactions souterraines — incluant redistribution des ressources et la signalisation hormonale — est cruciale pour améliorer la gestion forestière, orienter la régénération naturelle et prédire la diversité et la stabilité des peuplements.

ANNEXE A

Tableau 1
Caractéristique du site et données sur les arbres pour le peuplier faux-tremble

Sites d'étude	Rapide	Berry	Desboues
Nombre d'arbres excavés	14	14	12
Hauteur moyenne des arbres (m)	16	16	15
Diamètre moyen des arbres (cm)	16,62 (\pm 1,13)	11,52 (\pm 0,81)	10,35 (\pm 0,78)
Diamètre moyen des racines (cm)	16,77 (\pm 1,72)	13,03 (\pm 1,11)	11,40 (\pm 1,17)
Âge moyen des arbres (ans)	37 (\pm 0,84)	42 (\pm 0,84)	28 (\pm 0,94)
Âge moyen des racines (ans)	38 (\pm 1,58)	45 (\pm 1,49)	30 (\pm 1,75)
Nombre total de drageons	394	56	121
Nombre de greffes	22	6	6
Composition du peuplement	60% Peuplier faux-tremble, 30% Bouleau à papier, 10% Conifères indéterminés	50% Peuplier faux-tremble, 10% Feuillus non commerciaux, 30% Pin gris, 10% Conifères indéterminés	40% Épinette blanche, 30% Épinette noire, 20% Peuplier faux-tremble, 10% Pin gris
Type de couverture	Feuillu (F)	Forêt mixte (FM)	Conifère (R)
Densité de couverture (%)	85	65	75
Densité (arbres/ha)	1466	5127	2058
Pente	Douce	Douce	Douce à modérée
Indice d'humidité topographique	9	3	2

Perturbation partielle (année)	Coupe totale (1979)	Éclaircie commerciale (1989)	Coupe totale (1970)
Perturbation initiale (année)	-	Brûlage total (1906)	-
Dépôt de surface	Lacustre, Glaciolacustre (facies eau profonde)	Lacustre, Glaciolacustre (facies eau profonde)	Lacustre, Glaciolacustre (facies eau profonde)
Classe de drainage	30	30	40
Classe de drainage	30 (modéré)	30 (modéré)	40 (imparfait)
Description écologique	Marais de bouleau blanc sur dépôts fins, de mince à épais, drainage mésique	Marais d'épinette noire et PT sur dépôts fins, de mince à épais, drainage mésique	-

Note :

Les valeurs des erreurs standard (EStand) sont indiquées entre parenthèses à côté des moyennes respectives pour chaque caractéristique. Ces erreurs standard représentent la précision de la moyenne calculée à partir des données échantillonnées.

Tableau 2
Characteristics of trees and roots of trembling aspen in the studied areas

Variable	Rapide	Berry	Desboues	Total
Total number of sampled mature trees	14 (100%)	14(100%)	12 (100%)	40
Number of trees with older roots than tree	12 (86%)	12 (86%)	12 (100%)	36
Total number of sampled roots	29 (100%)	34(100%)	41 (100%)	104
Average age of trees (years)	37 ($\pm 0,84$)	42($\pm 0,84$)	28 ($\pm 0,94$)	36
Average age of roots (years)	38 ($\pm 1,58$)	45($\pm 1,49$)	30 ($\pm 1,75$)	37
Average age of roots younger than the tree (years)	36	40	30	35
Average age of roots older than the tree (years)	41	49	32	41
Average tree diameter (cm)	16.6 ($\pm 1,13$)	12.2 ($\pm 0,81$)	10.4 ($\pm 0,78$)	13.4
Average root diameter (cm)	16.8 ($\pm 1,72$)	13.0 ($\pm 1,11$)	11.4 ($\pm 1,17$)	13.1
Average root diameter older than the tree (cm)	38.6	15.4	12.0	21.3
Average root diameter younger than the tree (cm)	25.4	10.9	10.2	15.2

Note :

Les valeurs des erreurs standard (EStand) sont indiquées entre parenthèses à côté des moyennes respectives pour chaque caractéristique. Ces erreurs standard représentent la précision de la moyenne calculée à partir des données échantillonnées.

Tableau 3
Summary of trembling aspen root grafts characteristics and tree density in the study areas

Graft variable	Rapide	Berry	Desboues	Total
Nb. of sampled mature trees and LRDS	14	14	12	40
Nb. of sampled LRDS	4	4	3	11
Nb. of grafted trees (%)	16 (94%)	8 (44%)	11 (73%)	35 (70%)
Total nb. of grafts	22	6	6	34
Nb. of grafts per tree	1.3	0.3	0.4	
Nb. of grafts per m ²	0.4	0.1	0.1	
Grafts between living trees	16	1	2	19
Grafts between living trees and living roots of dead stumps	6	5	4	15
Grafts between different clones	15	1	–	16
Grafts within the same clone	7	–	–	7
Total nb. of new clones not present in sampling trees before disturbance	10	-	-	10
Nb. of new clones with LRDS not presents in sampling trees before disturbance	3	-	-	3
Mean age of roots at the time of grafting (years)	24	23	19	22
Mean distance between trees (m)	3.3	2.8	2.6	2.9
Mean distance between grafted stems (m)	0.4	0.4	0.4	0.4

Tableau 4
Presence and genetic identity of living roots from dead stumps (LRDS) across
trembling aspen sites

Variable	Rapide	Berry	Desboues	Total
Nb. of LRDS detected	6	4	4	14
Nb. of LRDS grafted to living trees	4	3	3	10
Nb. of LRDS grafted to trees of different genotype	3	2	-	5
% of inter-genotypic LRDS (of total LRDS per site)	50%	50%	0%	50%

Tableau 5
Clonal diversity and ploidy of studied trembling aspen populations

	Rapide	Berry	Desboues	Total
Total number of sampled individuals (mature trees, LRDS and suckers)	279	39	103	421
Nb. of sampled mature trees	14	14	12	40
Nb. of sampled LRDS	4	3	3	10
Nb. of sampled regenerated suckers	261	22	88	371
Average age of trees (yrs)	37	42	28	
Nb. of identified clones	28 (100%)	2 (100%)	2 (100%)	33
Nb. clones (mature trees)	14	2	1	17
Nb. clones (only new suckers with LRDS)	3	-	-	3
Nb. clones single ramet (only new suckers)	6	-	1	7
Nb. clones multiramet (only new suckers)	5	-	-	5
Minimum nb. of individuals in a clone	1	1	1	1
Maximum nb. of individuals in a clone	52	20	106	60
Average nb. of individuals in a clone	27	12	54	32
Total nb. of diploids	264 (99,6%)	43 (100%)	105 (99,1%)	419
Total nb. of triploids	1 (0,4%)	-	1 (0,9%)	2

Tableau 6

Genetic diversity statistics by site. Observed heterozygosity (H_o), expected heterozygosity (H_s), the inbreeding coefficient (F_{IS}), and the average number of alleles per locus for each sampling site in trembling aspen

Site	H_o	H_s	F_{IS}	Average nb of alleles per locus
Rapide	0.151	0.164	+0.079	1.93
Berry	0.156	0.149	-0.047	1.56
Desboues	0.104	0.053	-0.962	1.16

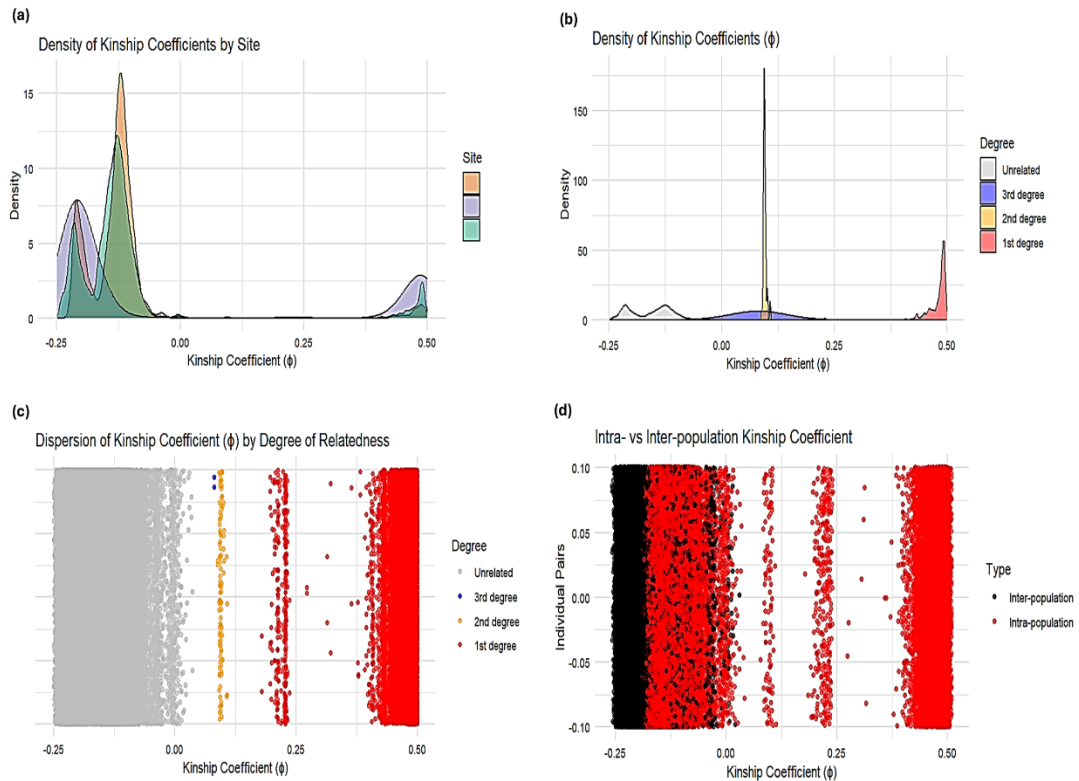


Figure 8

Distribution and dispersion of kinship coefficients in trembling aspen

(a) Density of Kinship by Site. Distribution of kinship coefficients (ϕ) across different trembling aspen sites, with each site shown in a different color. **(b) Density of Kinship by Degree of Relatedness.** Distribution of kinship coefficients (ϕ) by relatedness degree, from unrelated (blue) to 1st-degree relatives (red). **(c) Dispersion of Kinship by Degree of Relatedness.** Scatter plot shows the variation in kinship coefficients (ϕ) for different relatedness degrees. **(d) Intra- vs Inter-population Kinship.** Comparison of kinship coefficients (ϕ) between intra-population (red) and inter-population (black) pairs, with higher kinship seen within populations.

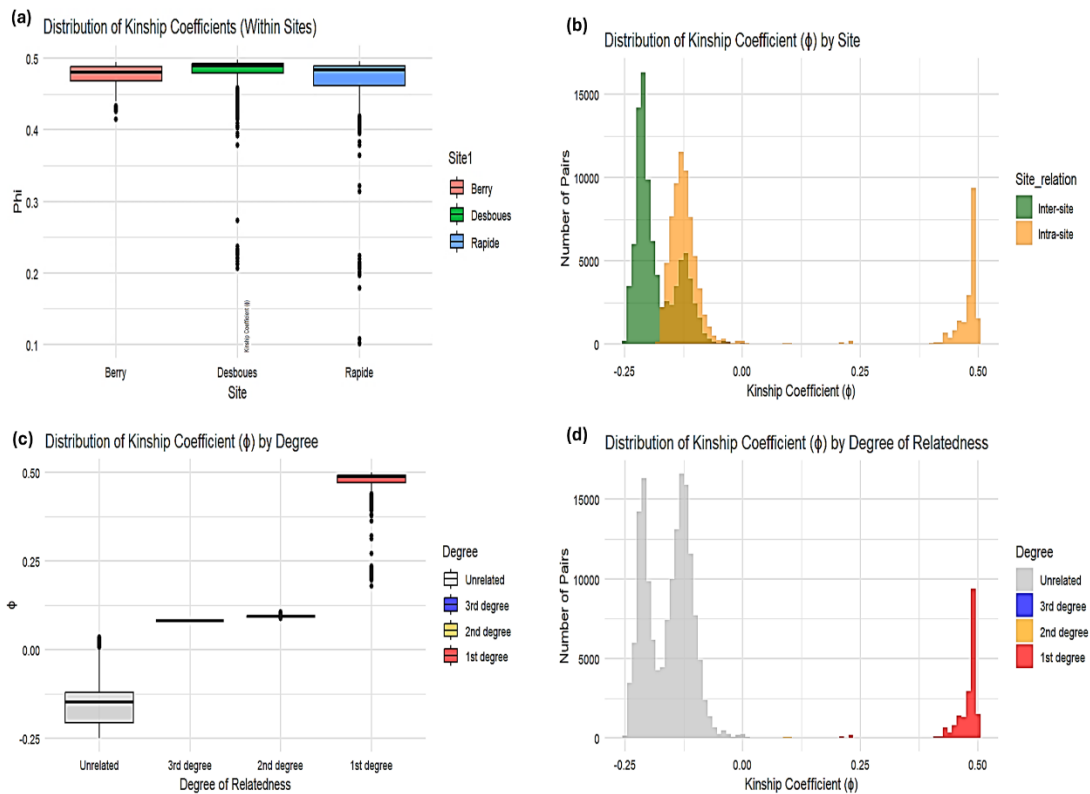


Figure 9

Distribution of genetic relatedness coefficients in trembling aspen sites

(a) Kinship within sites. Distribution of kinship coefficients (ϕ) within each site (Berry, Desbouvés, and Rapide). The y-axis represents pair count, and the x-axis shows relatedness values. **(b) Kinship by site.** Comparison of kinship coefficients between intra-site (orange) and inter-site (green) pairs, showing higher relatedness within sites. **(c) Kinship by degree of relatedness.** Distribution of ϕ across different degrees of relatedness, from unrelated (gray) to 1st-degree (red), with 1st-degree relatives showing the highest kinship. **(d) Kinship by degree of relatedness (histogram).** Histogram of kinship coefficients by relatedness degree, highlighting the dominance of higher kinship in 1st-degree relatives.

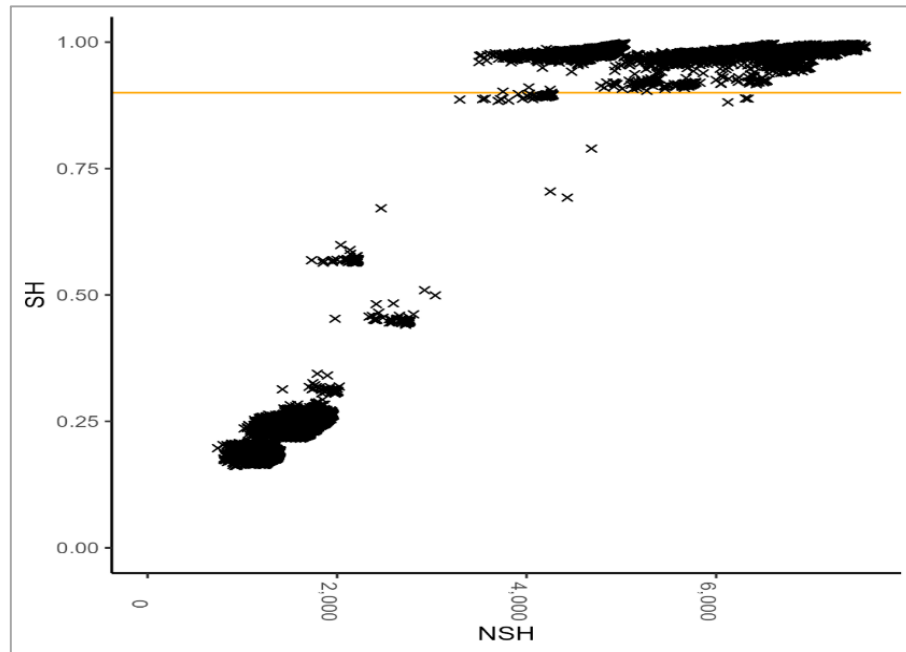


Figure 10

Analyse de l'hétérozygotie partagée (SH) paire à paire

SH is plotted as a function of the number of shared heterozygous loci (NSH).

The orange line at SH = 0.95 marks the clonemate threshold (Yu et al., 2023).

Pairs above this threshold (8,817 out of ~88,000) were classified as clonemates, supporting the clonal structure of trembling aspen populations and revealing genetic connections.

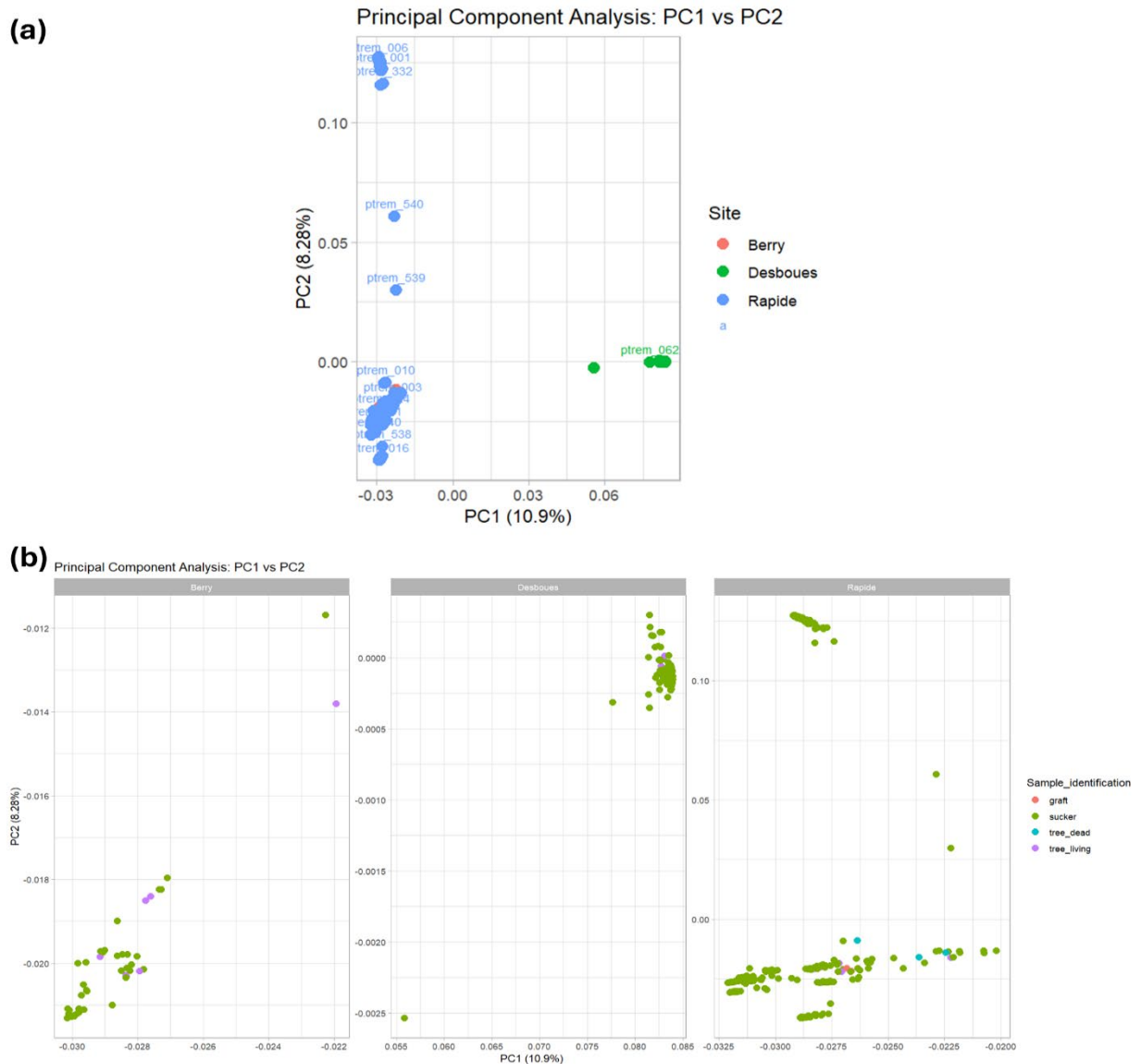


Figure 11

Principal Component Analysis (PCA) of trembling aspen populations at three sites: Berry, Desboues, and Rapide

(a) PCA plot showing the distribution of samples along PC1 and PC2, with the proportion of variance explained by each component indicated. Samples are color-coded by site (red for Berry, blue for Desboues, green for Rapide). **(b)** PCA plots for each site, highlighting different sample types (sucker, tree_dead, tree_living) and their clustering patterns based on Sample_Identification.

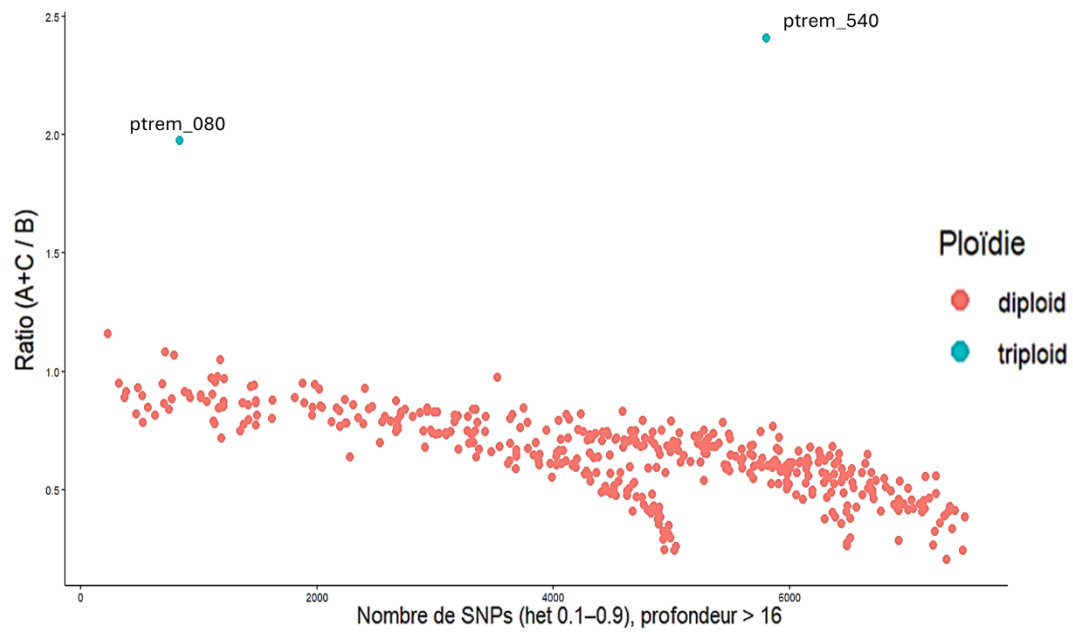


Figure 12
Relationship between the total number of SNPs and the ratio of (A+C)/B, showing the predominantly diploid population (red points) with two triploid individuals (blue points)

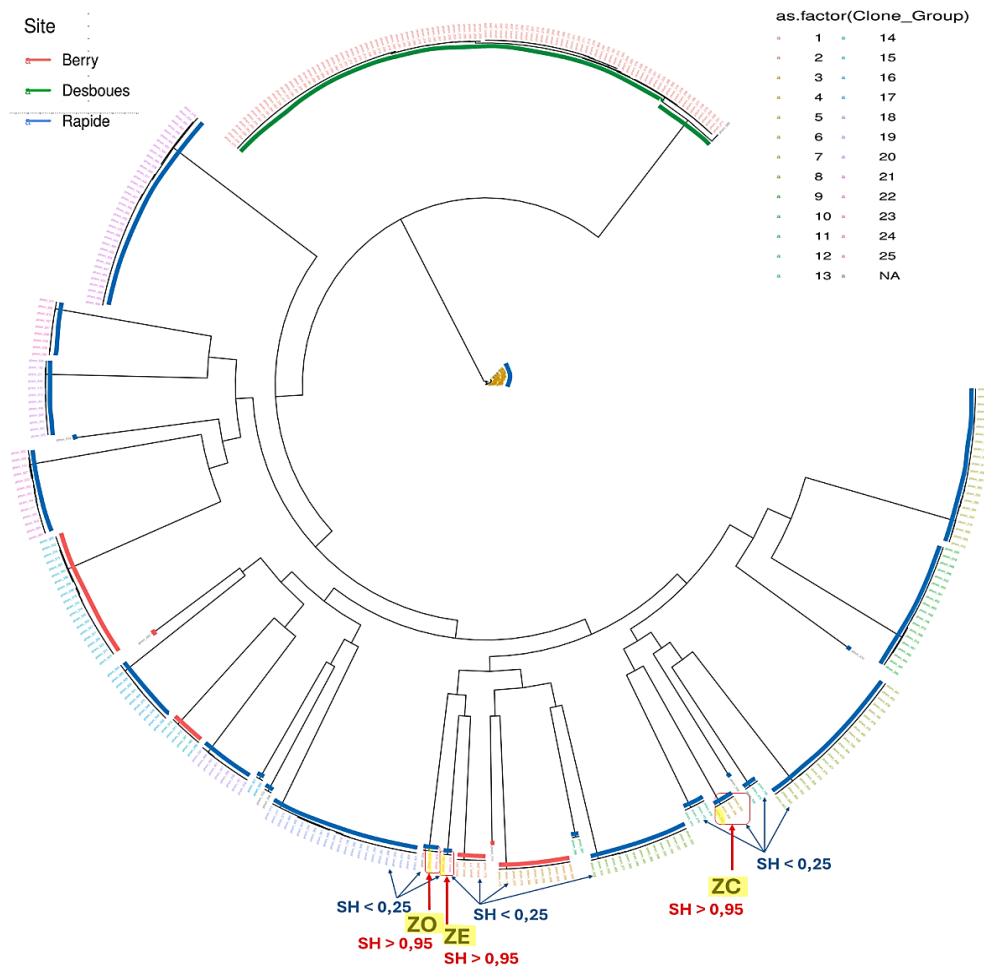


Figure 13

Circular phylogenetic tree showing different clones across three study sites (various colors)

Yellow highlights suckers of new genotypes that were absent in the population before the sucker-triggering disturbance but were regenerated afterward through suckering from living roots in dead stumps, which are connected by root grafts that share resources with neighboring living trees. The labels ZO, ZE, and ZC refer to stumps with living roots. SH index (Shared Heterozygosity) values greater than 0.95 (marked in red) indicate high genetic similarity between living roots from dead stumps and the suckers they regenerated, forming three new clones. SH index values below 0.25 (marked in blue) represent a high genetic distance, indicating greater divergence between these clones and others in the population. The clones of three sites represented by a different color: red for Berry, green for Desboues, and blue for Rapide.

LISTE DE RÉFÉRENCES

- Adonsou, K. E., DesRochers, A., & Tremblay, F. (2016). Physiological integration of connected balsam poplar ramets. *Tree Physiology*, *36*(7), 797-806. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpv142>
- Adonsou, K. E., DesRochers, A., Tremblay, F., Thomas, B. R., & Isabel, N. (2016). The clonal root system of balsam poplar in upland sites of Quebec and Alberta. *Ecology and Evolution*, *6*(19), 6846-6854. <https://doi.org/10.1002/ece3.2441>
- Adonsou, K. E., Drobyshev, I., DesRochers, A., & Tremblay, F. (2016). Root connections affect radial growth of balsam poplar trees. *Trees*, *30*(5), 1775-1783. <https://doi.org/10.1007/s00468-016-1409-2>
- Alcalá Pajares, M., Montoro Girona, M., & Desrochers, A. (2025). Windthrow mortality influenced by natural root grafting in boreal jack pine forests. *Trees*, *39*(3). <https://doi.org/10.1007/s00468-025-02624-y>
- Ally, D., Ritland, K., & Otto, S. P. (2008). Can clone size serve as a proxy for clone age? An exploration using microsatellite divergence in *Populus tremuloides*. *Molecular Ecology*, *17*(22), 4897-4911. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.03962.x>
- Ally, D., Ritland, K., & Otto, S. P. (2010). Aging in a long-lived clonal tree. *PLOS Biology*, *8*(8), e1000454. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1000454>
- Bagley, J. C., Heming, N. M., Gutiérrez, E. E., Devisetty, U. K., Mock, K. E., Eckert, A. J., & Strauss, S. H. (2020). Genotyping-by-sequencing and ecological niche modeling illuminate phylogeography, admixture, and Pleistocene range dynamics in quaking aspen (*Populus tremuloides*). *Ecology and Evolution*, *10*(11), 4609-4629. <https://doi.org/10.1002/ece3.6214>
- Balloux, F., Lehmann, L., & de Meeûs, T. (2003). The population genetics of clonal and partially clonal diploids. *Genetics*, *164*(4), 1635-1644. <https://doi.org/10.1093/genetics/164.4.1635>
- Baret, M., & DesRochers, A. (2011). Root connections can trigger physiological responses to defoliation in nondefoliated aspen suckers. *Botany*, *89*(11), 753-761. <https://doi.org/10.1139/b11-062>
- Barnes, B. V. (1966). The clonal growth habit of American aspens. *Ecology*, *47*(3), 439-447. <https://doi.org/10.2307/1932983>

- Barrett, S. C. (2015). Influences of clonality on plant sexual reproduction. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *112*(29), 8859-8866. <https://doi.org/10.1073/pnas.1501712112>
- Basnet, K., Scatena, F. N., Likens, G. E., & Lugo, A. E. (1993). Ecological consequences of root grafting in Tabonuco (*Dacryodes excelsa*) trees in the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico. *Biotropica*, *25*(1), 28-35. <https://doi.org/10.2307/2388976>
- Bell, F. W., Pitt, D. G., Morneault, A. E., & Pickering, S. M. (1998). *Response of immature trembling aspen to season and height of cut. (Abstract) 1998. Bell, F.W.; Pitt, D.G.; Morneault, A.E.; Pickering, S.M. Third International Conference on Forest Vegetation Management : Popular summaries. Ontario Ministry Natural Resources. Ontario Forest Research Institute. Forest Research Information Paper No. 141. p54-56.* <https://ostrnrcan-dostrnrcan.canada.ca/handle/1845/249744>
- Bengtsson, B. O. (2003). Genetic variation in organisms with sexual and asexual reproduction. *Journal of Evolutionary Biology*, *16*(2), 189-199. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2003.00523.x>
- Bergeron, Y. (2000). Species and stand dynamics in the Mixed Woods of Quebec's Southern Boreal forest. *Ecology*, *81*(6), 1500-1516. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[1500:SASDIT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[1500:SASDIT]2.0.CO;2)
- Bhalerao, R. P., & Fischer, U. (2017). Environmental and hormonal control of cambial stem cell dynamics. *Journal of Experimental Botany*, *68*(1), 79-87. <https://doi.org/10.1093/jxb/erw466>
- Bidyananda, N., Jamir, I., Nowakowska, K., Varte, V., Vendrame, W. A., Devi, R. S., & Nongdam, P. (2024). Plant genetic diversity studies : Insights from DNA marker analyses. *International Journal of Plant Biology*, *15*(3), 607-640. <https://doi.org/10.3390/ijpb15030046>
- Bishop, M., Furniss, T. J., Mock, K. E., & Lutz, J. A. (2019). Genetic and spatial structuring of (*Populus tremuloides*) in a mixed-species forest of southwestern Utah, USA. *Western North American Naturalist*, *79*(1), 63-71. <https://doi.org/10.3398/064.079.0107>
- Blue, Y. A., Kusumi, J., & Satake, A. (2021). Copy number analyses of DNA repair genes reveal the role of poly(ADP-ribose) polymerase (PARP) in tree longevity. *iScience*, *24*(7). <https://doi.org/10.1016/j.isci.2021.102779>

- Blundell, J. R., Schwartz, K., Francois, D., Fisher, D. S., Sherlock, G., & Levy, S. F. (2019). The dynamics of adaptive genetic diversity during the early stages of clonal evolution. *Nature Ecology & Evolution*, 3(2), 293-301. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0758-1>
- Bolotin, E., & Hershberg, R. (2015). Gene loss dominates as a source of genetic variation within clonal pathogenic bacterial species. *Genome Biology and Evolution*, 7(8), 2173-2187. <https://doi.org/10.1093/gbe/evv135>
- Bormann, F. H. (1966). The structure, function, and ecological significance of root grafts in *Pinus strobus* L. *Ecological Monographs - Wiley Online Library*, 36(1), 1-26. <https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.2307/1948486>
- Bormann, F. H., & Graham, B. F. (1959). The occurrence of natural root grafting in eastern white pine (*Pinus Strobus* L.), and its ecological implications. *Ecology*, 40(4), 677-691. <https://doi.org/10.2307/1929820>
- Boucher, D., Gauthier, S., Thiffault, N., Marchand, W., Girardin, M., & Urli, M. (2020). How climate change might affect tree regeneration following fire at northern latitudes : A review. *New Forests*, 51(4), 543-571. <https://doi.org/10.1007/s11056-019-09745-6>
- Brassard, B., Wang, J., & Duinker, P. (2008). Effects of time since stand-replacing fire and overstory composition on live-tree structural diversity in the boreal forest of central Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 38(1), 52-62.
- Browning, B. L., & Browning, S. R. (2011). A fast, powerful method for detecting identity by descent. *American Journal of Human Genetics*, 88(2), 173-182. <https://doi.org/10.1016/j.ajhg.2011.01.010>
- Brzyski, J. R., & Culley, T. M. (2011). Genetic variation and clonal structure of the rare, riparian shrub (*Spiraea virginiana* (Rosaceae)). *Conservation Genetics*, 12(5), 1323-1332. <https://doi.org/10.1007/s10592-011-0233-x>
- Burian, A., Barbier de Reuille, P., & Kuhlemeier, C. (2016). Patterns of Stem Cell Divisions Contribute to Plant Longevity. *Current Biology: CB*, 26(11), 1385-1394. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.03.067>
- Burns, R. M., & Honkala, B. H. (1990). *Silvics of North America*. U.S. Government Printing Office.
- Callahan, C. M., Rowe, C. A., Ryel, R. J., Shaw, J. D., Madritch, M. D., & Mock, K. E. (2013). Continental-scale assessment of genetic diversity and population

- structure in quaking aspen (*Populus tremuloides*). *Journal of Biogeography*, 40(9), 1780-1791. <https://doi.org/10.1111/jbi.12115>
- Carvalho, Y. G. S., Vitorino, L. C., Souza, U. J. B. D., & Bessa, L. A. (2019). Recent trends in research on the genetic diversity of plants : Implications for conservation. *Diversity*, 11(4), 62. <https://doi.org/10.3390/d11040062>
- Catchen, J., Hohenlohe, P. A., Bassham, S., Amores, A., & Cresko, W. A. (2013). Stacks : An analysis tool set for population genomics. *Molecular Ecology*, 22(11), 3124-3140. <https://doi.org/10.1111/mec.12354>
- Causse, V. (2006). *The role of substrate characteristics in Populus tremuloides (MICHX.) seed germination in post-disturbance black spruce-feathermoss forest in northwestern Quebec* [Thesis, McGill University]. <https://escholarship.mcgill.ca/concern/theses/4j03d410s>
- Cheliak, W. M., & Pitel, J. A. (1984). Electrophoretic identification of clones in trembling aspen. *Canadian Journal of Forest Research*, 14(5), 740-743. <https://doi.org/10.1139/x84-131>
- Chen, L., Huang, J.-G., Dawson, A., Zhai, L., Stadt, K. J., Comeau, P. G., & Whitehouse, C. (2018). Contributions of insects and droughts to growth decline of trembling aspen mixed boreal forest of western Canada. *Global Change Biology*, 24(2), 655-667. <https://doi.org/10.1111/gcb.13855>
- Chung, M. Y., Merilä, J., Li, J., Mao, K., López-Pujol, J., Tsumura, Y., & Chung, M. G. (2023). Neutral and adaptive genetic diversity in plants : An overview. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 11. <https://doi.org/10.3389/fevo.2023.1116814>
- Colston-Nepali, L., Provencher, J. F., Mallory, M. L., Franckowiak, R. P., Sun, Z., Robertson, G. J., & Friesen, V. L. (2020). Using genomic tools to inform management of the Atlantic northern fulmar. *Conservation Genetics*, 21(6), 1037-1050. <https://doi.org/10.1007/s10592-020-01309-y>
- Cooke, B. J. (2024). Forest tent caterpillar (Lepidoptera : Lasiocampidae) across Canada, 1938–2001: I. Periodic outbreaks; episodic impacts. *The Canadian Entomologist*, 156, e8. <https://doi.org/10.4039/tce.2024.4>
- Crouch, C. D., Wilhelmi, N. P., Rogers, P. C., Moore, M. M., & Waring, K. M. (2025). Sustainability and drivers of *Populus tremuloides* regeneration and recruitment near the southwestern edge of its range. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 98(2), 148-166. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpae018>

- Csardi, G., & Nepusz, T. (2005). The Igraph software package for complex network research. *InterJournal, Complex Systems*, 1695.
- Da Cunha, N. L., Xue, H., Wright, S. I., & Barrett, S. C. H. (2022). Genetic variation and clonal diversity in floating aquatic plants : Comparative genomic analysis of water hyacinth species in their native range. *Molecular Ecology*, 31(20), 5307-5325. <https://doi.org/10.1111/mec.16664>
- Davidson, D. W. (1963). Living stumps of *Tsuga canadensis* (L.) Carr. (Hemlock) in Northern New Jersey. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 90(3), 204-207. <https://doi.org/10.2307/2482756>
- De Ronne, M., Boyle, B., & Torkamaneh, D. (2025). AVITI as an alternative to Illumina for low-cost genome-wide genotyping. *Genome*, 68, 1-4. <https://doi.org/10.1139/gen-2024-0068>
- De Ronne, M., Légaré, G., Belzile, F., Boyle, B., & Torkamaneh, D. (2023). 3D-GBS : A universal genotyping-by-sequencing approach for genomic selection and other high-throughput low-cost applications in species with small to medium-sized genomes. *Plant Methods*, 19(1), 13. <https://doi.org/10.1186/s13007-023-00990-7>
- DeByle, N. V., & Winokur, R. P. (1985). *Aspen : Ecology and management in the western United States. USDA Forest Service General Technical Report RM-119* (General Technical Report 10.2737/RM-GTR-119; p. 295). <https://doi.org/10.2737/RM-GTR-119>
- Deighton, H., Groot, A., Thiffault, N., & Rice, M. (2021). Twenty-six years of aspen regeneration under varying light conditions in a boreal mixedwood forest. *Forestry Chronicle*, 97. <https://doi.org/10.5558/tfc2021-026>
- Desrochers, A. (2000). *Aspen (Populus Tremuloides Michx.) Clonal Root Dynamics and Respiration* [Thèse de doctorat]. Department of Renewable Resources In Forest Biology and Management, University of Alberta, 90 pages.
- Desrochers, A., Landhäusser, S. M., & Lieffers, V. J. (2002). Coarse and fine root respiration in aspen (*Populus tremuloides*). *Tree Physiology*, 22(10), 725-732. <https://doi.org/10.1093/treephys/22.10.725>
- DesRochers, A., & Lieffers, V. J. (2001a). Root biomass of regenerating aspen (*Populus tremuloides*) stands of different densities in Alberta. *Canadian Journal of Forest Research*, 31(6), 1012-1018. <https://doi.org/10.1139/cjfr-31-6-1012>

- DesRochers, A., & Lieffers, V. J. (2001b). The coarse-root system of mature *Populus tremuloides* in declining stands in Alberta, Canada. *Journal of Vegetation Science*, 12(3), 355-360. <https://doi.org/10.2307/3236849>
- DeWoody, J., Rowe, C. A., Hipkins, V. D., & Mock, K. E. (2008). « Pando » lives : Molecular genetic evidence of a giant aspen clone in Central Utah. *Western North American Naturalist*, 68(4), 493-497. <https://www.jstor.org/stable/41717712>
- Di Iorio, A., Lasserre, B., Scippa, G. S., & Chiatante, D. (2005). Root system architecture of *Quercus pubescens* trees growing on different sloping conditions. *Annals of Botany*, 95(2), 351-361. <https://doi.org/10.1093/aob/mci033>
- Ding, C., & Brouard, J. S. (2022). Assisted migration is plausible for a boreal tree species under climate change : A quantitative and population genetics study of trembling aspen (*Populus tremuloides* Michx.) in western Canada. *Ecology and Evolution*, 12. <https://doi.org/10.1002/ece3.9384>
- Ding, C., Hamann, A., Yang, R.-C., & Brouard, J. S. (2020). Genetic parameters of growth and adaptive traits in aspen (*Populus tremuloides*) : Implications for tree breeding in a warming world. *PLoS ONE*, 15. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0229225>
- Ding, C., Schreiber, S. G., Roberts, D. R., Hamann, A., & Brouard, J. S. (2017). Post-glacial biogeography of trembling aspen inferred from habitat models and genetic variance in quantitative traits. *Scientific Reports*, 7(1), 4672. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-04871-7>
- Dixon, G. B. (2012). *Relationships between genetic diversity, clonal structure and sudden aspen decline in Kaibab National Forest, Arizona* [M.S.]. <https://www.proquest.com/docview/1036200533/abstract/590248BAE309409EPQ/1>
- Douhovnikoff, V., & Dodd, R. (2015). Epigenetics : A potential mechanism for clonal plant success. *Plant Ecology*, 216, 227-233. <https://doi.org/10.1007/s11258-014-0430-z>
- Duan, Y., Yan, J., Zhu, Y., Zhang, C., Tao, X., Ji, H., Zhang, M., Wang, X., & Wang, L. (2022). Limited accumulation of high-frequency somatic mutations in a 1700-year-old *Osmanthus fragrans* tree. *Tree Physiology*, tpac058. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpac058>

- Eis, S. (1972). Root grafts and their silvicultural implications. *Canadian Journal of Forest Research*, 2(2), 111-120. <https://doi.org/10.1139/x72-022>
- Eisenring, M., Lindroth, R. L., Flansburg, A., Giezendanner, N., Mock, K. E., & Kruger, E. L. (2023). Genotypic variation rather than ploidy level determines functional trait expression in a foundation tree species in the presence and absence of environmental stress. *Annals of Botany*, 131(1), 229-242. <https://doi.org/10.1093/aob/mcac071>
- Eissenstat, D. M., Wells, C. E., Yanai, R. D., & Whitbeck, J. L. (2000). Building roots in a changing environment : Implications for root longevity. *New Phytologist*, 147(1), 33-42. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2000.00686.x>
- El Omari, B. (2022). Accumulation versus storage of total non-structural carbohydrates in woody plants. *Trees*, 36(3), 869-881. <https://doi.org/10.1007/s00468-021-02240-6>
- Ellegren, H., & Galtier, N. (2016). Determinants of genetic diversity. *Nature Reviews Genetics*, 17(7), 422-433. <https://doi.org/10.1038/nrg.2016.58>
- Ellstrand, N. C., & Roose, M. L. (1987). Patterns of genotypic diversity in clonal plant species. *American Journal of Botany*, 74(1), 123-131. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1987.tb08586.x>
- Elshire, R. J., Glaubitz, J. C., Sun, Q., Poland, J. A., Kawamoto, K., Buckler, E. S., & Mitchell, S. E. (2011). A robust, simple genotyping-by-sequencing (GBS) approach for high diversity species. *PLOS ONE*, 6(5), e19379. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0019379>
- Erickson, D. L., & Hamrick, J. L. (2003). Genetic and clonal diversity for *Myrica cerifera* along a spatiotemporal island chronosequence. *Heredity*, 90(1), Article 1. <https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6800172>
- Farmer, R. E. (1962). Aspen root sucker formation and apical dominance. *Forest Science*, 8(4), 403-410. <https://doi.org/10.1093/forestscience/8.4.403>
- Fayle, D. C. F. (1975). Extension and longitudinal growth during the development of red pine root systems. *Canadian Journal of Forest Research*, 5(1), 109-121. <https://doi.org/10.1139/x75-016>
- Fogle, C. A., Nagle, J. L., & Desai, M. M. (2008). Clonal interference, multiple mutations and adaptation in large asexual populations. *Genetics*, 180(4), 2163-2173. <https://doi.org/10.1534/genetics.108.090019>

- Forrester, D. I., Baker, T. G., Elms, S. R., Hobi, M. L., Ouyang, S., Wiedemann, J. C., Xiang, W., Zell, J., & Pulkkinen, M. (2021). Self-thinning tree mortality models that account for vertical stand structure, species mixing and climate. *Forest Ecology and Management*, 487, 118936. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.118936>
- Fraser, E. C., Landhäusser, S., & Lieffers, V. (2004). The effect of fire severity and salvage logging traffic on regeneration and early growth of aspen suckers in north-central Alberta. *The Forestry Chronicle*, 80(2), 251-256. <https://doi.org/10.5558/tfc80251-2>
- Fraser, E. C., Lieffers, V. J., & Landhäusser, S. M. (2005). Age, stand density, and tree size as factors in root and basal grafting of lodgepole pine. *Canadian Journal of Botany*, 83(8), 983-988. <https://doi.org/10.1139/b05-048>
- Fraser, E. C., Lieffers, V. J., & Landhäusser, S. M. (2006). Carbohydrate transfer through root grafts to support shaded trees. *Tree Physiology*, 26(8), 1019-1023. <https://doi.org/10.1093/treephys/26.8.1019>
- Gailing, O., Budde, K. B., Leinemann, L., Müller, M., & Wilhelmi, S. (2025). Genetic connectivity and local adaptation of forest trees in the face of climate change. In K. Lapin, J. Oettel, M. Braun, & H. Konrad (Éds.), *Ecological Connectivity of Forest Ecosystems* (p. 91-113). Springer Nature Switzerland. https://doi.org/10.1007/978-3-031-82206-3_5
- Gaspard, D. T., & DesRochers, A. (2020). Natural root grafting in hybrid poplar clones. *Trees*, 34(4), 881-890. <https://doi.org/10.1007/s00468-020-01966-z>
- Gifford, G. F. (1966). Aspen root studies on three sites in Northern Utah. *The American Midland Naturalist*, 75(1), 132-141. <https://doi.org/10.2307/2423485>
- Gill, N. S., Sangermano, F., Buma, B., & Kulakowski, D. (2017). *Populus tremuloides* seedling establishment : An underexplored vector for forest type conversion after multiple disturbances. *Forest Ecology and Management*, 404, 156-164. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.08.008>
- Goessen, R., Isabel, N., Wehenkel, C., Hernández-Velasco, J., Mendoza-Maya, E., Saenz-Romero, C., Blanco-Garcia, A., Bousquet, J., & Porth, I. M. (2025). *Elucidating continental-wide phylogeographic and adaptive processes shaping the genome-wide diversity of North America's most widely distributed tree* (p. 2025.07.08.663217). bioRxiv. <https://doi.org/10.1101/2025.07.08.663217>

- Goessen, R., Isabel, N., Wehenkel, C., Pavy, N., Tischenko, L., Touchette, L., Giguère, I., Gros-Louis, M.-C., Laroche, J., Boyle, B., Soolanayakanahally, R., Mock, K., Hernández-Velasco, J., Simental-Rodriguez, S. L., Bousquet, J., & Porth, I. M. (2022). Coping with environmental constraints : Geographically divergent adaptive evolution and germination plasticity in the transcontinental *Populus tremuloides*. *PLANTS, PEOPLE, PLANET*, 4(6), 638-654. <https://doi.org/10.1002/ppp3.10297>
- Goldschmidt, E. E. (2014). Plant grafting : New mechanisms, evolutionary implications. *Frontiers in Plant Science*, 5. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00727>
- Govindaraj, M., Vetriventhan, M., & Srinivasan, M. (2015). Importance of genetic diversity assessment in crop plants and its recent advances : An overview of its analytical perspectives. *Genetics Research International*, 2015(1), 431487. <https://doi.org/10.1155/2015/431487>
- Graham, B. F., & Bormann, F. H. (1966). Natural root grafts. *Botanical Review*, 32(3), 255-292. <https://www.jstor.org/stable/4353731>
- Greer, B., Still, C., Cullinan, G., Brooks, J. R., & Meinzer, F. (2018). Polyploidy influences plant-environment interactions in quaking aspen (*Populus tremuloides* Michx.). *Tree physiology*, 38, 630-640. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpx120>
- Gričar, J., Drolc, M., Prislán, P., & Šircelj, H. (2024). Differences in xylem and phloem structure in living stumps of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) and silver fir (*Abies alba* Mill.). *IWA Journal*, 46(2), 276-295. <https://doi.org/10.1163/22941932-bja10171>
- Groot, E. P., & Laux, T. (2016). Ageing : How do long-lived plants escape mutational meltdown? *Current Biology: CB*, 26(13), R530-R532. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.05.049>
- Hanlon, V. C. T., Otto, S. P., & Aitken, S. N. (2019). Somatic mutations substantially increase the per-generation mutation rate in the conifer *Picea sitchensis*. *Evolution Letters*, 3(4), 348-358. <https://doi.org/10.1002/evl3.121>
- Hara, T. (1994). Growth and competition in clonal plants-persistence of shoot populations and species diversity. *Folia Geobotanica*, 29(2), 181-201. <https://doi.org/10.1007/BF02803794>
- Hernández-Velasco, J., Hernández-Díaz, J. C., Simental-Rodríguez, S. L., Jaramillo-Correa, J. P., Gernandt, D. S., Vargas-Hernández, J. J., Porth, I., Goessen, R.,

- González-Elizondo, M. S., Fladung, M., Sáenz-Romero, C., Martínez-Ávalos, J. G., Carrillo-Parra, A., Mendoza-Maya, E., Blanco-García, A., & Wehenkel, C. (2025). Causes of heterozygosity excess : The case of Mexican populations of *Populus tremuloides*. *Plant Diversity*, 47(3), 415-428.
<https://doi.org/10.1016/j.pld.2024.12.006>
- Hirano, T., Cui, R., Sun, L., Teramoto, M., & Liang, N. (2023). Partitioning of root respiration into growth, maintenance, and ion uptake components in a young larch-dominated forest. *Plant and Soil*, 482(1), 57-72.
<https://doi.org/10.1007/s11104-022-05674-0>
- Hofmeister, B. T., Denkena, J., Colomé-Tatché, M., Shahryary, Y., Hazarika, R., Grimwood, J., Mamidi, S., Jenkins, J., Grabowski, P. P., Sreedasyam, A., Shu, S., Barry, K., Lail, K., Adam, C., Lipzen, A., Sorek, R., Kudrna, D., Talag, J., Wing, R., ... Schmitz, R. J. (2020). A genome assembly and the somatic genetic and epigenetic mutation rate in a wild long-lived perennial *Populus trichocarpa*. *Genome Biology*, 21(1), 259. <https://doi.org/10.1186/s13059-020-02162-5>
- Högberg, P., Nordgren, A., & Ågren, G. I. (2002). Carbon allocation between tree root growth and root respiration in boreal pine forest. *Oecologia*, 132(4), 579-581. <https://doi.org/10.1007/s00442-002-0983-8>
- Hogg, E. H. (Ted), Brandt, J. P., & Michaelian, M. (2008). Impacts of a regional drought on the productivity, dieback, and biomass of western Canadian aspen forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 38(6), 1373-1384.
<https://doi.org/10.1139/X08-001>
- Jean, S. A., Pinno, B. D., Nielsen, S. E., Jean, S. A., Pinno, B. D., & Nielsen, S. E. (2020). Early Regeneration Dynamics of Pure Black Spruce and Aspen Forests after Wildfire in Boreal Alberta, Canada. *Forests*, 11(3).
<https://doi.org/10.3390/f11030333>
- Jelínková, H. (2013). *Contribution des liens racinaires aux composantes génétiques et physiologiques de la structure clonale du peuplier faux-tremble. Thèse de doctorat. Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue. 108 pages.* [Phd]. Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue.
- Jelínková, H., Tremblay, F., & DesRochers, A. (2009). Molecular and dendrochronological analysis of natural root grafting in *Populus tremuloides* (Salicaceae). *American Journal of Botany*, 96(8), 1500-1505.
<https://doi.org/10.3732/ajb.0800177>

- Jelínková, H., Tremblay, F., & Desrochers, A. (2012). Herbivore-simulated induction of defenses in clonal networks of trembling aspen (*Populus tremuloides*). *Tree Physiology*, 32(11), 1348-1356. <https://doi.org/10.1093/treephys/tps094>
- Johnston, S. E. (2024). Understanding the genetic basis of variation in meiotic recombination : Past, present, and future. *Molecular Biology and Evolution*, 41. <https://doi.org/10.1093/molbev/msae112>
- Jokela, J., LIVELY, C. M., DYBDAHL, M. F., & FOX, J. A. (2003). Genetic variation in sexual and clonal lineages of a freshwater snail. *Biological Journal of the Linnean Society*, 79(1), 165-181. <https://doi.org/10.1046/j.1095-8312.2003.00181.x>
- Kemperman, J., & Barnes, B. (1976). Clone size in American aspens. *Canadian Journal of Botany*, 54(22), 2603-2607. https://digitalcommons.usu.edu/aspen_bib/4996
- Klekowski, E. J. (2003). Plant clonality, mutation, diplontic selection and mutational meltdown. *Biological Journal of the Linnean Society*, 79(1), 61-67. <https://doi.org/10.1046/j.1095-8312.2003.00183.x>
- Knaus, B. J., & Grünwald, N. J. (2017). vcfr : A package to manipulate and visualize variant call format data in R. *Molecular Ecology Resources*, 17(1), 44-53. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12549>
- Krasnow, K. D., & Stephens, S. L. (2015). Evolving paradigms of aspen ecology and management : Impacts of stand condition and fire severity on vegetation dynamics. *Ecosphere*, 6(1), art12. <https://doi.org/10.1890/ES14-00354.1>
- Krasny, M. E., & Johnson, E. A. (1992). Stand development in aspen clones. *Canadian Journal of Forest Research*, 22(9), 1424-1429. <https://doi.org/10.1139/x92-190>
- Krasny, M. E., Vogt, K. A., & Zasada, J. C. (1988). Establishment of four Salicaceae species on river bars in interior Alaska. *Ecography*, 11(3), 210-219. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1988.tb00803.x>
- Krause, C., & Eckstein, D. (1993). Dendrochronology of roots. *Dendrochronologia*, (11), 9-23. https://www.researchgate.net/publication/284042666_Dendrochronology_of_roots

- Kreider, M. R., Mock, K. E., & Yocom, L. L. (2020). Methods for distinguishing aspen seedlings from suckers in the field. *Journal of Forestry*, *118*(6), 561-568. <https://doi.org/10.1093/jofore/fvaa030>
- Kreider, M. R., & Yocom, L. L. (2021a). Aspen seedling establishment, survival, and growth following a high-severity wildfire. *Forest Ecology and Management*, *493*, 119248. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119248>
- Kreider, M. R., & Yocom, L. L. (2021b). Low-density aspen seedling establishment is widespread following recent wildfires in the western United States. *Ecology*, *102*(10), e03436. <https://doi.org/10.1002/ecy.3436>
- Kremer, A., Chen, J., & Lascoux, M. (2025). 'Chimes of resilience' : What makes forest trees genetically resilient? *New Phytologist*, *246*(5), 1934-1951. <https://doi.org/10.1111/nph.70108>
- Küllä, T., & Lõhmus, K. (1999). Influence of cultivation method on root grafting in Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.). *Plant and Soil*, *217*(1), 91-100. <https://doi.org/10.1023/A:1004733724093>
- La Rue, C. D. (1934). Root grafting in trees. *American journal of botany*, *21*, 121-127. <https://deepblue.lib.umich.edu/bitstream/handle/2027.42/141997/ajb204952.pdf?sequence=1>
- Lamara, M., Halima, M. B., Bouslimi, B., Perron, M., Gassara, D. H., & Koubaa, A. (2025). Variations in ring width density and tracheid morphology of tamarack wood (*Larix laricina*). *Canadian Journal of Forest Research*, *55*, 1-15. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2024-0288>
- Landhäusser, S. M., Deshaies, D., & Lieffers, V. J. (2010). Disturbance facilitates rapid range expansion of aspen into higher elevations of the Rocky Mountains under a warming climate. *Journal of Biogeography*, *37*(1), 68-76. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2009.02182.x>
- Landhäusser, S. M., & Lieffers, V. J. (1998). Growth of *Populus tremuloides* in association with *Calamagrostis canadensis*. *Canadian Journal of Forest Research*, *28*(3), 396-401. <https://doi.org/10.1139/x98-006>
- Landhäusser, S. M., Lieffers, V. J., & Mulak, T. (2006). Effects of soil temperature and time of decapitation on sucker initiation of intact *Populus tremuloides* root systems. *Scandinavian Journal of Forest Research*, *21*(4), 299-305. <https://doi.org/10.1080/02827580600813313>

- Landhäusser, S. M., Pinno, B. D., & Mock, K. E. (2019). Tamm Review : Seedling-based ecology, management, and restoration in aspen (*Populus tremuloides*). *Forest Ecology and Management*, 432, 231-245. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.09.024>
- Lanner, R. M. (1961). Living stumps in the Sierra Nevada. *Ecology*, 42(1): 170-173, 42, 170-173. <https://research.fs.usda.gov/treesearch/48522>
- Laquerre, S., Harvey, B. D., & Leduc, A. (2011). Spatial analysis of response of trembling aspen patches to clearcutting in black spruce-dominated stands. *The Forestry Chronicle*, 87(1), 77-85. <https://doi.org/10.5558/tfc87077-1>
- Larsson, L. (2014). *CooRecorder and Cdendro programs of the CooRecorder/Cdendro package version 7.7* [Logiciel].
- Lasky, J. R., Uriarte, M., Boukili, V. K., Erickson, D. L., John Kress, W., & Chazdon, R. L. (2014). Corrigendum to “The relationship between tree biodiversity and biomass dynamics changes with tropical forest succession”. *Ecology Letters*, 17(11), 1478-1478. <https://doi.org/10.1111/ele.12370>
- Latutrie, M. (2017). *Structure clonale, diversité génétique et croissance radiale du peuplier faux-tremble au Canada* [Phd, Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue]. <https://depositum.uqat.ca/id/eprint/708/>
- Latutrie, M., Tóth, E. Gy., Bergeron, Y., & Tremblay, F. (2019). Novel insights into the genetic diversity and clonal structure of natural trembling aspen (*Populus tremuloides* Michx.) populations : A transcontinental study. *Journal of Biogeography*, 46(6), 1124-1137. <https://doi.org/10.1111/jbi.13574>
- Latzel, V., Rendina González, A. P., & Rosenthal, J. (2016). Epigenetic memory as a basis for intelligent behavior in clonal plants. *Frontiers in Plant Science*, 7. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01354>
- Légaré, S., Paré, D., & Bergeron, Y. (2005). Influence of aspen on forest floor properties in black spruce dominated stands. *Plant and Soil*, 275(1-2), 207-220. <https://doi.org/10.1007/s11104-005-1482-6>
- Lev-Yadun, S., & Sprugel, D. (2011). Why should trees have natural root grafts? *Tree Physiology*, 31(6), 575-578. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpr061>
- Li, H., Handsaker, B., Wysoker, A., Fennell, T., Ruan, J., Homer, N., Marth, G., Abecasis, G., Durbin, R., & Subgroup, 1000 Genome Project Data Processing. (2009). The sequence alignment/Map format and SAMtools. *Bioinformatics*, 25(16), 2078-2079. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btp352>

- Liao, T., Cheng, S., Zhu, X., Min, Y., & Kang, X. (2016). Effects of triploid status on growth, photosynthesis, and leaf area in *Populus*. *Trees*, 30(4), 1137-1147. <https://doi.org/10.1007/s00468-016-1352-2>
- Liphschitz, N., Bonnef, O., & Mendel, Z. (1987). Living stumps—Circumstantial evidence for root grafting in *Pinus halepensis* and *P. brutia* plantations in Israel. *Israel Journal of Botany*. (world). <https://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/0021213X.1987.10677065>
- Lira, C. da F. (2024). Neutral genetic diversity of Brazilian native flora : Current approaches and gaps. *Environmental and Earth Sciences Proceedings*, 31(1), 7. <https://doi.org/10.3390/eesp2024031007>
- Little, E. L. (avec U. S. Department of Agriculture, N. A. L.). (1971). *Atlas of United States trees*. Washington, D.C. : U.S. Dept. of Agriculture, Forest Service. <http://archive.org/details/CAT87209954>
- Loehle, C., & Jones, R. H. (1990). Adaptive significance of root grafting in trees. *Functional Ecology*, 4(2), 268-271. <https://www.jstor.org/stable/2389347>
- Long, J. N., & Mock, K. (2012). Changing perspectives on regeneration ecology and genetic diversity in western quaking aspen : Implications for silviculture. *Canadian Journal of Forest Research*, 42(12), 2011-2021. <https://doi.org/10.1139/x2012-143>
- Maini, J. S. (1990). Sustainability—Sustainable development of forests. *The Forestry Chronicle*, 346-349. <https://www.fao.org/3/u6010E/u6010e03.htm>
- Maleki, K., Marchand, P., Charron, D., & Bergeron, Y. (2024). Seedling recruitment in response to stand composition, interannual climate variability, and soil disturbance in the boreal mixed woods of Canada. *Journal of Vegetation Science*, 35(2), e13237. <https://doi.org/10.1111/jvs.13237>
- Man, R., & Rice, J. A. (2010). Response of aspen stands to forest tent caterpillar defoliation and subsequent overstory mortality in northeastern Ontario, Canada. *Forest Ecology and Management*, 260(10), 1853-1860. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.08.032>
- Manichaikul, A., Mychaleckyj, J. C., Rich, S. S., Daly, K., Sale, M., & Chen, W.-M. (2010). Robust relationship inference in genome-wide association studies. *Bioinformatics*, 26(22), 2867-2873. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btq559>

- Marchais, M., Arseneault, D., & Bergeron, Y. (2024). Forest roads act as habitat corridors for *Populus tremuloides* in the boreal forest of eastern Canada. *Frontiers in Ecology and Evolution*, *11*, 1336409. <https://doi.org/10.3389/fevo.2023.1336409>
- Martin, M. (2011). Cutadapt removes adapter sequences from high-throughput sequencing reads. *EMBnet.Journal*, *17*(1), 10-12. <https://doi.org/10.14806/ej.17.1.200>
- Michaelian, M., Hogg, E. H., Hall, R. J., & Arsenault, E. (2011). Massive mortality of aspen following severe drought along the southern edge of the Canadian boreal forest. *Global Change Biology*, *17*(6), 2084-2094. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02357.x>
- Million, K. M., Bhattacharya, A., Dinges, Z. M., Montgomery, S., Smith, E., & Lively, C. M. (2021). DNA content variation and SNP diversity within a single population of asexual snails. *Journal of Heredity*, *112*(1), 58-66. <https://doi.org/10.1093/jhered/esaa048>
- Miwa, M., Tanaka, R., Yamanoshita, T., Norisada, M., Kojima, K., & Hogetsu, T. (2001). Analysis of clonal structure of *Melaleuca cajuputi* (Myrtaceae) at a barren sandy site in Thailand using microsatellite polymorphism. *Trees*, *15*(4), 242-248. <https://doi.org/10.1007/s004680100098>
- Mock, K. E., Callahan, C. M., Islam-Faridi, M. N., Shaw, J. D., Rai, H. S., Sanderson, S. C., Rowe, C. A., Ryel, R. J., Madritch, M. D., Gardner, R. S., & Wolf, P. G. (2012). Widespread triploidy in western North American aspen (*Populus tremuloides*). *PLOS ONE*, *7*(10), e48406. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0048406>
- Mock, K. E., Rowe, C. A., Hooten, M. B., Dewoody, J., & Hipkins, V. D. (2008). Clonal dynamics in western North American aspen (*Populus tremuloides*). *Molecular Ecology*, *17*(22), 4827-4844. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.03963.x>
- Mondini, L., Noorani, A., & Pagnotta, M. A. (2009). Assessing plant genetic diversity by molecular tools. *Diversity*, *1*(1), 19-35. <https://doi.org/10.3390/d1010019>
- Monroe, J. G., Srikant, T., Carbonell-Bejerano, P., Becker, C., Lensink, M., Exposito-Alonso, M., Klein, M., Hildebrandt, J., Neumann, M., Kliebenstein, D., Weng, M.-L., Imbert, E., Ågren, J., Rutter, M. T., Fenster, C. B., & Weigel, D. (2022). Mutation bias reflects natural selection in *Arabidopsis*

- thaliana*. *Nature*, 602(7895), 101-105. <https://doi.org/10.1038/s41586-021-04269-6>
- Moriguchi, Y., Matsumoto, A., Saito, M., Tsumura, Y., & Taira, H. (2001). DNA analysis of clonal structure of an old growth, isolated forest of *Cryptomeria japonica* in a snowy region. *Canadian Journal of Forest Research*, 31(3), 377-383. <https://doi.org/10.1139/x00-177>
- Namroud, M.-C., Leduc, A., Tremblay, F., & Bergeron, Y. (2006). Simulations of clonal species genotypic diversity – trembling aspen (*Populus tremuloides*) as a case study. *Conservation Genetics*, 7(3), 415-426. <https://doi.org/10.1007/s10592-005-9051-3>
- Namroud, M.-C., Park, A., Tremblay, F., & Bergeron, Y. (2005). Clonal and spatial genetic structures of aspen (*Populus tremuloides* Michx.). *Molecular Ecology*, 14(10), 2969-2980. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02653.x>
- Namroud, M.-C., Tremblay, F., & Bergeron, Y. (2005). Temporal variation in quaking aspen (*Populus tremuloides*) genetic and donai structures in the mixedwood boreal forest of eastern Canada. *Écoscience*, 12(1), 82-91. <https://www.jstor.org.proxy.cegepat.qc.ca:2048/stable/42902562>
- Nlungu-Kweta, P., Leduc, A., & Bergeron, Y. (2017). Climate and disturbance regime effects on aspen (*Populus tremuloides* Michx.) stand structure and composition along an east–west transect in Canada’s boreal forest. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 90(1), 70-81. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpw026>
- Ohashi, M., Makita, N., Dannoura, M., Fukuzawa, K., & Hirano, Y. (2025). Mission impossible? Criteria for judging dead fine roots in forest field studies. *Journal of Forest Research*, 30(3), 156-164. <https://doi.org/10.1080/13416979.2025.2465818>
- Opazo, I., Toro, G., Salvatierra, A., Pastenes, C., & Pimentel, P. (2020). Rootstocks modulate the physiology and growth responses to water deficit and long-term recovery in grafted stone fruit trees. *Agricultural Water Management*, 228, 105897. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2019.105897>
- Orr, A. J., Padovan, A., Kainer, D., Külheim, C., Bromham, L., Bustos-Segura, C., Foley, W., Haff, T., Hsieh, J.-F., Morales-Suarez, A., Cartwright, R. A., & Lanfear, R. (2020). A phylogenomic approach reveals a low somatic mutation rate in a long-lived plant. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 287(1922), 20192364. <https://doi.org/10.1098/rspb.2019.2364>

- Ortiz, E. M. (2019). *vcf2phytip v2.0 : Convert a VCF matrix into several matrix formats for phylogenetic analysis*. [Logiciel]. Zenodo.
<https://doi.org/10.5281/zenodo.2540861>
- Ossowski, S., Schneeberger, K., Lucas-Lledó, J. I., Warthmann, N., Clark, R. M., Shaw, R. G., Weigel, D., & Lynch, M. (2010). The rate and molecular spectrum of spontaneous mutations in *Arabidopsis thaliana*. *Science*, 327(5961), 92-94. <https://doi.org/10.1126/science.1180677>
- Pâques, L. E. (2025). Rootstock effects on growth, reproduction and wood properties in hybrid larch (*Larix x eurolepis* Henry) and in some other *Larix* sp. Grafting associations. *Annals of Forest Science*, 82(1), 9.
<https://doi.org/10.1186/s13595-025-01281-y>
- Pelosi, J. A., Sorojsrisom, E. S., Barbazuk, W. B., & Sessa, E. B. (2025). Population genomics of the gametophyte-only fern *Vittaria appalachiana* provides insights into clonal plant evolution. *New Phytologist*, 246(1), 349-364.
<https://doi.org/10.1111/nph.20433>
- Perala, D. A. (1977). *Manager's handbook for aspen in the North Central States*. Department of Agriculture, Forest Service, North Central Forest Experiment Station.
- Pereyra, R. T., Rafajlović, M., De Wit, P., Pinder, M., Kinnby, A., Töpel, M., & Johannesson, K. (2023). Clones on the run : The genomics of a recently expanded partially clonal species. *Molecular Ecology*, 32(15), 4209-4223.
<https://doi.org/10.1111/mec.16996>
- Peterson, E. B., & Peterson, N. M. (1992). *Ecology, management, and use of aspen and balsam poplar in the prairie provinces, Canada*. Forestry Canada, Northwest Region, Northern Forestry Centre.
- Pineau, R. M., Mock, K. E., Morris, J., Kraklow, V., Brunelle, A., Pageot, A., Ratcliff, W. C., & Gompert, Z. (2024). Mosaic of somatic mutations in Earth's oldest living organism, Pando. *bioRxiv*, 2024.10.19.619233.
<https://doi.org/10.1101/2024.10.19.619233>
- Pluess, A. R., & Stöcklin, J. (2004). Population genetic diversity of the clonal plant *Geum reptans* (Rosaceae) in the Swiss Alps. *American Journal of Botany*, 91(12), 2013-2021. <https://doi.org/10.3732/ajb.91.12.2013>
- Podzorov, N. V. (1963). Fusion of root systems of Scots pine (*Pinus sylvestris*). *Forestry*, (10), 29-30.

- Poland, J. A., Brown, P. J., Sorrells, M. E., & Jannink, J.-L. (2012). Development of high-density genetic maps for barley and wheat using a novel two-enzyme genotyping-by-sequencing approach. *PLOS ONE*, 7(2), e32253. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0032253>
- Pornon, A., Escaravage, N., Thomas, P., & Taberlet, P. (2000). Dynamics of genotypic structure in clonal *Rhododendron ferrugineum* (Ericaceae) populations. *Molecular Ecology*, 9(8), 1099-1111. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.2000.00976.x>
- Quer, E., Baldy, V., & DesRochers, A. (2020). Ecological drivers of root grafting in balsam fir natural stands. *Forest Ecology and Management*, 475, 118388. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118388>
- Quer, E., Helluy, M., Baldy, V., & Desrochers, A. (2022). Does natural root grafting make trees better competitors? *Oikos*, 2022. <https://doi.org/10.1111/oik.09666>
- R Core Team. (2023). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.r-project.org/>
- Romme, W. H., Turner, M. G., Tuskan, G. A., & Reed, R. A. (2005). Establishment, Persistence and growth of aspen (*Populus tremuloides*) seedlings in Yellowstone National Park. *Ecology*, 86(2), 404-418. <https://www.jstor.org/stable/3450961>
- Rood, S. B., & Polzin, M. L. (2003). Big old cottonwoods. *Canadian Journal of Botany*, 81(7), 764-767. <https://doi.org/10.1139/b03-065>
- Rozendaal, D. M. A., Phillips, O. L., Lewis, S. L., Affum-Baffoe, K., Alvarez-Davila, E., Andrade, A., Aragão, L. E. O. C., Araujo-Murakami, A., Baker, T. R., Bánki, O., Brienen, R. J. W., Camargo, J. L. C., Comiskey, J. A., Djuikouo Kamdem, M. N., Fauset, S., Feldpausch, T. R., Killeen, T. J., Laurance, W. F., Laurance, S. G. W., ... Vanderwel, M. C. (2020). Competition influences tree growth, but not mortality, across environmental gradients in Amazonia and tropical Africa. *Ecology*, 101(7), e03052. <https://doi.org/10.1002/ecy.3052>
- Ruel, J.-C., Larouche, C., & Achim, A. (2003). Changes in root morphology after precommercial thinning in balsam fir stands. *Canadian Journal of Forest Research*, 33(12), 2452-2459. <https://doi.org/10.1139/x03-178>
- Rui Cui, Hirano, T., Lifei Sun, Teramoto, M., & Naishen Liang. (2021). Variations in biomass, production and respiration of fine roots in a young larch forest. *Journal of Agricultural Meteorology*, 77(3), 167-178. <https://doi.org/10.2480/agrmet.D-20-00049>

- Ryderheim, F., & Kiørboe, T. (2024). Intraspecific genetic diversity and coexistence in phytoplankton populations. *Limnology and Oceanography*, 69(6), 1450-1463. <https://doi.org/10.1002/lno.12587>
- Salomón, R. L., Tarroux, E., & DesRochers, A. (2016). Natural root grafting in *Picea mariana* to cope with spruce budworm outbreaks. *Canadian Journal of Forest Research*, 46(8), 1059-1066. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2016-0121>
- Sandberg, D., & Schneider, A. E. (1953). *The regeneration of aspen by suckering* [Report]. St. Paul, Minn. : School of Forestry, University of Minnesota. <http://conservancy.umn.edu/handle/11299/56316>
- Sarkar, N., Schmid, E., Iseli, C., Calderon Copete, S., Gouhier-Darimont, C., Chrast, J., Cattaneo, P., Schutz, F., Farinelli, L., Pagni, M., Schneider, M., Voumard, Jérémie, Jaboyedoff, M., Fankhauser, C., Hardtke, C., Keller, L., Pannell, J., Reymond, A., Robinson-Rechavi, M., & Reymond, P. (2017). Low rate of somatic mutations in a long-lived oak tree. *bioRxiv*.
- Savelyeva, L. (1969). *Fusion of the root systems of forest species*. Forestry industry. <http://libarch.nmu.org.ua/handle/GenofondUA/29356>
- Schier, G. A. (1982). Sucker regeneration in some deteriorating Utah aspen stands : Development of independent root systems. *Canadian Journal of Forest Research*, 12(4), 1032-1035. <https://doi.org/10.1139/x82-152>
- Schier, G. A., Shepperd, W. D., & Jones, J. R. (1985). *Regeneration in aspen : Ecology and management in the Western United States*.
- Schilling, M. P., Wolf, P. G., Duffy, A. M., Rai, H. S., Rowe, C. A., Richardson, B. A., & Mock, K. E. (2014). Genotyping-by-sequencing for *Populus* population genomics : An assessment of genome sampling patterns and filtering approaches. *PLOS ONE*, 9(4), e95292. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0095292>
- Schmid-Siegert, E., Sarkar, N., Iseli, C., Calderon, S., Gouhier-Darimont, C., Chrast, J., Cattaneo, P., Schütz, F., Farinelli, L., Pagni, M., Schneider, M., Voumard, J., Jaboyedoff, M., Fankhauser, C., Hardtke, C. S., Keller, L., Pannell, J. R., Reymond, A., Robinson-Rechavi, M., ... Reymond, P. (2017). Low number of fixed somatic mutations in a long-lived oak tree. *Nature Plants*, 3(12), 926-929. <https://doi.org/10.1038/s41477-017-0066-9>
- Schoen, D., & Schultz, S. (2019). Somatic Mutation and Evolution in Plants. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 50. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110218-024955>

- Schott, K. M., Karst, J., & Landhäusser, S. M. (2014). The Role of Microsite Conditions in Restoring Trembling Aspen (*Populus tremuloides* Michx.) from Seed. *Restoration Ecology*, 22(3), 292-295. <https://doi.org/10.1111/rec.12082>
- Schultz, R. P. (1972). Intraspecific root grafting in slash pine. *Botanical Gazette*, 133(1), 26-29. <https://doi.org/10.1086/336608>
- Schweingruber, F. H. (2007). *Wood structure and environment* (1st ed. 2007.). Springer. <https://doi.org/10.1007/978-3-540-48548-3>
- Seidl, R., Thom, D., Kautz, M., Martin-Benito, D., Peltoniemi, M., Vacchiano, G., Wild, J., Ascoli, D., Petr, M., Honkaniemi, J., Lexer, M. J., Trotsiuk, V., Mairota, P., Svoboda, M., Fabrika, M., Nagel, T. A., & Reyer, C. P. O. (2017). Forest disturbances under climate change. *Nature Climate Change*, 7(6), 395-402. <https://doi.org/10.1038/nclimate3303>
- Shapcott, A. (1995). The spatial genetic structure in natural populations of the Australian temperate rainforest tree *Atherosperma moschatum* (Labill.) (Monimiaceae). *Heredity*, 74(1), 28-38. <https://doi.org/10.1038/hdy.1995.4>
- Shepperd, W. D. (1993). *Initial growth, development, and clonal dynamics of regenerated aspen in the Rocky Mountains* (Research paper RM-312, 8 p. 2278; p. 8) [Microform]. U.S. Dept. of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Forest and Range Experiment Station.
- Shinde, S., Naik, D., & Cumming, J. (2018). Carbon allocation and partitioning in *Populus tremuloides* are modulated by ectomycorrhizal fungi under phosphorus limitation. *Tree Physiology*, 38. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpx117>
- Silvertown, J. (2008). The Evolutionary Maintenance of sexual reproduction : Evidence from the ecological distribution of asexual reproduction in clonal plants. *International Journal of Plant Sciences*, 169. <https://doi.org/10.1086/523357>
- Sofi, I. A., Rashid, I., Lone, J. Y., Tyagi, S., Reshi, Z. A., & Mir, R. R. (2021). Genetic diversity may help evolutionary rescue in a clonal endemic plant species of Western Himalaya. *Scientific Reports*, 11(1), 19595. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-98648-8>
- Stamatakis, A. (2014). RAxML version 8 : A tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies. *Bioinformatics*, 30(9), 1312-1313. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btu033>

- Stetsenko, R., & Roze, D. (2022). The evolution of recombination in self-fertilizing organisms. *Genetics*, 222(1), iyac114.
<https://doi.org/10.1093/genetics/iyac114>
- Stone, E. L. (1974). The communal root system of red pine : Growth of girdled trees. *Forest Science*, 20(4), 294-305. <https://doi.org/10.1093/forestscience/20.4.294>
- Stout, B. B. (1963). [Review of manual of the trees of North America., par C. S. Sargent]. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 90(1), 63-63.
<https://doi.org/10.2307/2482865>
- Suvanto, L. I., & Latva-Karjanmaa, T. B. (2005). Clone identification and clonal structure of the European aspen (*Populus tremula*). *Molecular Ecology*, 14(9), 2851-2860. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02634.x>
- Swarup, S., Cargill, E. J., Crosby, K., Flagel, L., Kniskern, J., & Glenn, K. C. (2021). Genetic diversity is indispensable for plant breeding to improve crops. *Crop Science*, 61(2), 839-852. <https://doi.org/10.1002/csc2.20377>
- Tarroux, E., & DesRochers, A. (2010). Frequency of root grafting in naturally and artificially regenerated stands of *Pinus banksiana* : Influence of site characteristics. *Canadian Journal of Forest Research*, 40(5), 861-871.
<https://doi.org/10.1139/X10-038>
- Tarroux, E., & Desrochers, A. (2011). Effect of natural root grafting on growth response of jack pine (*Pinus banksiana*) Pinaceae. *American Journal of Botany*, 98(6), 967-974. <https://doi.org/10.3732/ajb.1000261>
- Tarroux, E., DesRochers, A., & Tremblay, F. (2014). Molecular analysis of natural root grafting in jack pine (*Pinus banksiana*) trees : How does genetic proximity influence anastomosis occurrence? *Tree Genetics & Genomes*, 10(3), 667-677. <https://doi.org/10.1007/s11295-014-0712-6>
- Tulik, M., Zakrzewski, J., Adamczyk, J., Tereba, A., Yaman, B., & Nowakowska, J. A. (2017). Anatomical and genetic aspects of ash dieback : A look at the wood structure. *iForest - Biogeosciences and Forestry*, 10(2), 522. (world).
<https://doi.org/10.3832/ifor2080-010>
- Turner, M. G., Romme, W. H., Reed, R. A., & Tuskan, G. A. (2003). Post-fire aspen seedling recruitment across the Yellowstone (USA) Landscape. *Landscape Ecology*, 18(2), 127-140. <https://doi.org/10.1023/A:1024462501689>

- Usoltsev, V. A. (2025). Grafting of tree root systems. Ecology, biology, modeling. *Siberian Journal of Forest Science*, (2), 20-46. <https://doi.org/10.15372/SJFS20250202>
- Valbuena-Carabaña, M., González-Martínez, S. C., & Gil, L. (2008). Coppice forests and genetic diversity : A case study in *Quercus pyrenaica* Willd. from Central Spain. *Forest Ecology and Management*, 254(2), 225-232. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.08.001>
- Vallejo-Marín, M., Dorken, M. E., & Barrett, S. C. H. (2010). The ecological and evolutionary consequences of clonality for plant mating. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 41(Volume 41, 2010), 193-213. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120258>
- Velázquez, J., Allen, R. B., Coomes, D. A., & Eichhorn, M. P. (2016). Asymmetric competition causes multimodal size distributions in spatially structured populations. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1823), 20152404. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.2404>
- Verhoeven, K. J. F., & Preite, V. (2014). Epigenetic variation in asexually reproducing organisms. *Evolution*, 68(3), 644-655. <https://doi.org/10.1111/evo.12320>
- Vincent, J.-S., & Hardy, L. (1977). L'évolution et l'extension des lacs glaciaires Barlow et Ojibway en territoire québécois. *Géographie physique et Quaternaire*, 31(3-4), 357-372. <https://doi.org/10.7202/1000283ar>
- Vovides, A. G., Wimpler, M.-C., Schrewe, F., Balke, T., Zwanzig, M., Piou, C., Delay, E., López-Portillo, J., & Berger, U. (2021). Cooperative root graft networks benefit mangrove trees under stress. *Communications Biology*, 4(1), Article 1. <https://doi.org/10.1038/s42003-021-02044-x>
- Vranken, S., Scheben, A., Batley, J., Wernberg, T., & Coleman, M. A. (2022). Genomic consequences and selection efficacy in sympatric sexual versus asexual kelps. *Frontiers in Marine Science*, 9. <https://doi.org/10.3389/fmars.2022.921912>
- Vrijenhoek, R. C. (1979). Factors affecting clonal diversity and coexistence. *American Zoologist*, 19(3), 787-797. <https://doi.org/10.1093/icb/19.3.787>
- Wahl, L. M., & Tanaka, M. M. (2022). Hazardous loss of genetic diversity through selective sweeps in asexual populations. *The American Naturalist*, 199(3), 313-329. <https://doi.org/10.1086/717813>

- Wan, H. Y., Olson, A. C., Muncey, K. D., & St. Clair, S. B. (2014). Legacy effects of fire size and severity on forest regeneration, recruitment, and wildlife activity in aspen forests. *Forest Ecology and Management*, 329, 59-68.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.06.006>
- Wan, J.-Z., Wang, C.-J., Liu, C.-X., & Li, H.-L. (2016). Climate change may alter genetic diversity of *Duchesnea indica*, a clonal plant species. *Biochemical Systematics and Ecology*, 66, 114-122.
<https://doi.org/10.1016/j.bse.2016.03.002>
- Wan, X., Landhäusser, S. M., Lieffers, V. J., & Zwiazek, J. J. (2006). Signals controlling root suckering and adventitious shoot formation in aspen (*Populus tremuloides*). *Tree Physiology*, 26(5), 681-687.
<https://doi.org/10.1093/treephys/26.5.681>
- Wang, G. (2003). Early regeneration and growth dynamics of *Populus tremuloides* suckers in relation to fire severity. *Canadian Journal of Forest Research*, 33(10), 1998-2006. <https://doi.org/10.1139/x03-123>
- Wang, L., Ji, Y., Hu, Y., Hu, H., Jia, X., Jiang, M., Zhang, X., Zhao, L., Zhang, Y., Jia, Y., Qin, C., Yu, L., Huang, J., Yang, S., Hurst, L. D., & Tian, D. (2019). The architecture of intra-organism mutation rate variation in plants. *PLoS Biology*, 17(4), e3000191. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.3000191>
- Wang, Y., Liu, Z., Li, J., Cao, X., Lv, Y., Wang, Y., Liu, Z., Li, J., Cao, X., & Lv, Y. (2024). Assessing the relationship between tree growth, crown size, and neighboring tree species diversity in mixed coniferous and broad forests using crown size competition indices. *Forests*, 15(4).
<https://doi.org/10.3390/f15040633>
- Weeks, A. R., & Hoffmann, A. A. (2008). Frequency-dependent selection maintains clonal diversity in an asexual organism. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(46), 17872-17877. <https://doi.org/10.1073/pnas.0806039105>
- Weir, B. S., & Cockerham, C. C. (1984). Estimating F-Statistics for the Analysis of Population Structure on JSTOR. *Evolution*, 1358-1370.
https://www.jstor.org/stable/2408641?casa_token=onucvc_QdRIAAAAA%3ANxD7C1iwFluc7LusFwMi87yF9Hygdo56SQKaFnTgXnuRmnpFHA31XYgfIclFfvymJ47cfF9yU4rJQwWJm2nF-YzGsSOAGYtVh3r0Q4x8BOFFmKom39LR&seq=1
- Wimmler, M.-C., Vovides, A. G., Peters, R., Walther, M., Nadezhdina, N., & Berger, U. (2022). Root grafts matter for inter-tree water exchange – a quantification of water translocation between root grafted mangrove trees using field data

- and model-based indications. *Annals of Botany*, 130(3), 317-330.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcac074>
- Worrall, J. J., Rehfeldt, G. E., Hamann, A., Hogg, E. H., Marchetti, S. B., Michaelian, M., & Gray, L. K. (2013). Recent declines of *Populus tremuloides* in North America linked to climate. *Forest Ecology and Management, Resilience in Quaking Aspen: restoring ecosystem processes through applied science*, 299, 35-51. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.12.033>
- Wu, Z., Wang, Z., Xie, D., Wang, H., Zhao, A., Wang, Y., Wang, H., Xu, X., Li, T., & Zhao, J. (2022). Effects of highland environments on clonal diversity in aquatic plants : An interspecific comparison study on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Frontiers in Plant Science*, 13.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1040282>
- Wyman, J., Bruneau, A., & Tremblay, M.-F. (2003). Microsatellite analysis of genetic diversity in four populations of *Populus tremuloides* in Quebec. *Canadian Journal of Botany*, 81(4), 360-367. <https://doi.org/10.1139/b03-021>
- Yang, P., Huang, L., He, S., Zeng, X., Chen, Y., & Wang, H. (2023). Adaptive strategies employed by clonal plants in heterogeneous patches. *Forests*, 14(8), 1648. <https://doi.org/10.3390/f14081648>
- Yu, L., Stachowicz, J. J., DuBois, K., & Reusch, T. B. H. (2023). Detecting clonemate pairs in multicellular diploid clonal species based on a shared heterozygosity index. *Molecular Ecology Resources*, 23(3), 592-600.
<https://doi.org/10.1111/1755-0998.13736>
- Zajączkowska, U. (2014). Regeneration of scots pine stem after wounding. *IAWA Journal*, 35, 270-280. <https://doi.org/10.1163/22941932-00000065>
- Zheng, Z., Hu, H., Lei, W., Zhang, J., Zhu, M., Li, Y., Zhang, X., Ma, J., Wan, D., Ma, T., Ren, G., & Ru, D. (2022). Somatic mutations during rapid clonal domestication of *Populus alba* var. *Pyramidalis*. *Evolutionary Applications*, 15(11), 1875-1887. <https://doi.org/10.1111/eva.13486>
- Zhu, L., Beichman, A., & Harris, K. (2025). Population size interacts with reproductive longevity to shape the germline mutation rate. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 122(21), e2423311122.
<https://doi.org/10.1073/pnas.2423311122>