

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

PLASTICITÉ PHÉNOTYPIQUE DE JEUNES ARBRES LE LONG D'UN
GRADIENT D'URBANISATION

MÉMOIRE
PRÉSENTÉ
COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE
EXTENSIONNÉE
DE
L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC EN OUTAOUAIS

PAR
PIERRE-ANTOINE BOULIANE

JUILLET 2021

REMERCIEMENTS

Je tiens tout d'abord à remercier ma direction de maîtrise, Christian et Alain, pour leur grande disponibilité et pour la confiance qu'ils m'ont accordée tout au long de ce long cheminement. Merci pour vos conseils avisés, vos sages paroles et votre partage de connaissance, ainsi que votre enthousiasme soutenu envers ce projet. Un grand merci également à l'administration de la pépinière de la ville de Montréal pour nous avoir accordé la permission d'échantillonné leur arbre. Une mention honorable à Michael Belluau pour le partage de sagesse, d'idées, de musique, d'humour et son inestimable empathie. J'éprouve également une grande reconnaissance envers Mélanie Desrochers pour son expertise en géomatique et Stéphane Daigle pour l'aide au développement des analyses statistiques. Merci également à Bastien, Simon, Ananda, Élise, Daniel, Jon, Johana, Orane, Mégane et tous les autres étudiant(e)s de l'ISFORT et de l'UQAM que j'ai côtoyés et qui ont su enjoliver et enrichir l'ambiance de travail, chacun(e)s à leur manière. Merci à Bleue, Charlotte, Virginie, André-Philippe et Nicolas pour le support émotionnel exceptionnel. Je vous aime et je vous dois tant.

TABLE DES MATIÈRES

LISTE DES FIGURES.....	vi
LISTE DES TABLEAUX.....	vii
LISTE DES ABRÉVIATIONS, SIGLES ET ACRONYMES	viii
RÉSUMÉ	x
CHAPITRE I INTRODUCTION.....	1
1.1 Problématique	1
1.1.1 Milieu urbain.....	1
1.1.2 Diversité de la canopée urbaine	2
1.1.3 Défi d'augmentation et de diversification de la canopée urbaine	4
1.2 État des connaissances	8
1.2.1 Facteurs abiotiques limitants pour les arbres en milieu urbain.....	8
1.2.2 Impacts des facteurs de stress sur les arbres	9
1.2.3 Présentation des espèces d'arbres incluses dans l'étude.....	11
1.2.4 Traits fonctionnels et plasticité phénotypique	15
1.2.5 Traits fonctionnels étudiés	18
1.2.6 Réponse phénotypique et gradient environnementaux multiples	24
1.3 Objectifs et hypothèses de travail	26
CHAPITRE II PHENOTYPIC PLASTICITY OF TREES ALONG AN URBANIZATION GRADIENT	28
Authors.....	28
Abstract	29
2.1 Introduction.....	30

2.2 Methods.....	34
2.2.1 Study sites	34
2.2.2 Experimental design.....	34
2.2.3 Environmental characterization	35
2.2.4 Trait acquisition and quantification	36
2.4 Results.....	41
2.3.1 Environmental characterization	41
2.3.2 Interspecific comparison	41
2.3.3 Intraspecific traits variation across the urbanization gradient	42
2.4 Discussion	44
2.4.1 Acclimation of young trees to urban sites implies phenotypic plasticity. ..	44
2.4.2 Interspecific comparison across the urbanization gradient	47
2.5 Conclusion	50
2.6 Acknowledgments.....	51
CHAPITRE III CONCLUSION	68
ANNEXE A FINE ROOT SCANS OF ACXFR	73
ANNEXE B FINE ROOT SCANS OF SYRE.....	74
ANNEXE C FINE ROOT OF THE THREE FIRST ORDER.....	75
ANNEXE D LEAVES OF ACXFR.....	76
ANNEXE E LEAVES OF ACPL	77
ANNEXE F LEAVES OF ACXFR	78
ANNEXE G COMPOUND LEAVES OF GLTR.....	79
ANNEXE H LEAFLETS OF GLTR	80
ANNEXE I EXAMPLE OF AN URBAN STREET TREE	81

ANNEXE J EXAMPLE OF AN URBAN PARK TREE 82

BIBLIOGRAPHIE 83

LISTE DES FIGURES

Figure		Page
2.1	Geographic localisation of the borough of Ahuntsic-Cartierville in Montreal, Canada, and of the tree nursery agricultural site located at the municipality of l'Assomption, in a rural context.	52
2.2	Satellite imagery illustrating the maximal surface temperature class (STC) in the summer of 2013 for the two localities, the borough of Ahuntsic-Cartierville and Montreal's municipal tree nursery in L'Assomption, and their surroundings areas.	53
2.3	Principal component analysis of the quantified environmental parameters measured at each tree included in the study.	57
2.4	Principal component analysis of the whole species and traits dataset for each species.	59
2.5	Intraspecific comparison PI_{adj} of leaf mass area, specific root length, fine root mean diameter for the three first order and branching intensity for the six studied species.	60
2.6	Interspecific comparison PI_{adj} of leaf mass area, specific root length, fine root mean diameter for the three first order and branching intensity for the six studied species.	61
2.7	Functional traits and their components mean and standard deviation for trees located in the rural tree nursery, urban parks, and urban streets for the six species.	63
2.8	Principal component analysis of the whole species and traits (leaf mass area, specific root length, fine root mean diameter for the three first order and branching intensity).	67

LISTE DES TABLEAUX

Tableau		Page
2.1	Population size for each species by habitat, range of min. – max. diameter at breast high and the number of years since urban transplanted from TN at the moment that sampling was performed.	54
2.2	General presentation of the six studied species : cultivar, geographical origin taxonomical clade, taxonomical family, mycorrhization type, relative abundance rank in Montreal's managed canopy, average seed mass, average wooden density, shade tolerance index, drought tolerance index, prolonged waterlogging tolerance index and relative abundance in Montreal's managed canopy.	55
2.3	Overall presentation of the selected functional traits, their abbreviation, their units of measurement and their ecological relevance.	56
2.4	Environmental parameters means and standard deviation for the three types of habitats for the six studied species.	58
2.5	Interspecific comparison of PI_{adj} for leaf mass area, specific root length, fine root mean diameter for the three first order and branching intensity for the six studied species.	62
2.6	Horticultural profile of the study's species as of Hiron et Sjöman (2018).	64
2.7	Horticultural profile of the study's species as of Bassuk (2009).	65
2.8	Range of water availability tolerance for the six species.	66

LISTE DES ABRÉVIATIONS, SIGLES ET ACRONYMES

ANOVA	Analyse de variance
ACPL	Érable de Norvège (<i>Acer platanoides</i>)
ACXFR	Érable de Freeman (<i>Acer x freemanii</i>)
BENI	Bouleau noir (<i>Betula nigra</i>)
BI	Niveau d'intensité de ramification des racines fines
CV	Variabilité phénotypique totale
D ₁₋₃	Diamètre des racines fines des trois premiers ordres
DBH	Diamètre hauteur poitrine
GIBI	<i>Ginkgo biloba</i>
GLTR	Févier d'Amérique (<i>Gleditsia triacanthos</i>)
LA	Surface foliaire
LMA	Masse sèche foliaire par unité de surface fraîche
LVA	Volume foliaire par unité de surface fraîche
LD	Densité des tissus foliaires
LDM	Masse sèche de feuilles
LT	Épaisseur de feuilles
<i>max_{hab}</i>	Habitat avec la valeur moyenne maximale
<i>min_{hab}</i>	Habitat avec la valeur moyenne minimale
OM	Teneur en matière organique du sol

SRL	Longueur spécifique racinaire
RD	Densité des tissus racinaires
RDW	Masse sèche des racines fines
RL	Longueur des racines fines
PCA	Analyse en composantes principales
PI	Indice de plasticité
PI _{adj}	Indice ajusté de plasticité
PP	Plasticité phénotypique
RGR	Taux de croissance relatif
SE	Services écosystémiques
SLA	Surface spécifique foliaire
STC	Catégorie de température de surface maximale
SYRE	Lilas japonais (<i>Syringa reticulata</i>)
SWC	Conductivité de la teneur eau du sol
TN	Pépinière municipale de la Ville de Montréal
UP	Parcs urbains publics
US	Bords de rues urbaines
VPD	Déficit de pression vaporeuse
VWC	Teneur volumétrique en eau du sol
WL	Engorgement en eau prolongé du sol
WUE	Efficacité d'utilisation de l'eau

RÉSUMÉ

Les conditions environnementales retrouvées en milieu urbain causent un haut taux de mortalité chez les jeunes arbres plantés en bord de rues et en parcs, complexifiant le processus d'association des arbres avec les sites pour les aménagistes forestiers urbains. Il a été démontré que la plasticité phénotypique (PP), soit l'ajustement morphologique d'un organisme aux conditions environnementales locales, peut augmenter la tolérance à certains facteurs de stress, permettre de coloniser une plus grande diversité de niches écologiques, augmenter leur performance (*i.e. fitness*) et réduire la mortalité dans lorsqu'exposé à un habitat aux paramètres environnementaux très stochastiques. La PP pourrait donc être déterminante quant au succès d'implantation des jeunes arbres dans les différents sites urbains. La présente étude a été entreprise afin d'évaluer la PP de jeunes arbres de même génotype horticole entre deux types de sites urbains sur l'île de Montréal, soit des parcs ouverts (UP) et des bords de rue (US), ainsi que la pépinière municipale d'où proviennent les arbres, localisée en milieu agricole (TN). Pour chacun de ces trois habitats, au moins cinq représentants de six espèces de taille et d'âge similaire, reconnues pour leur potentiel urbain, ont été échantillonnés. La PP a été mesurée sur des traits foliaires et racinaires centraux à l'acquisition des ressources et associés à la tolérance aux différents facteurs de stress urbain. Les traits étudiés étaient la masse sèche foliaire par unité de surface fraîche (LMA), la longueur spécifique racinaire (SRL), le diamètre moyen des trois premiers ordres d'embranchement (D_{1-3}) et l'intensité d'embranchement des racines fines (BI). Nos résultats démontrent que : (1) chacune des espèces a exprimé de la PP pour au moins un trait entre les habitats; (2) que la combinaison des traits sensibles et l'amplitude de la réponse dépendaient de l'identité de l'espèce. Il n'a toutefois pas été possible de tirer des conclusions claires quant aux facteurs abiotiques influençant la direction de la variation des traits en raison des limites de l'étude, telles que l'absence de quantification de certaines composantes des traits (*e.g.* l'épaisseur des feuilles (LT) et la densité foliaire par unité de surface (LD)) et de lacunes concernant la caractérisation des paramètres environnementaux. Malgré ces limites, cette étude constitue une source d'information intéressante quant à la réponse phénotypique des jeunes arbres après leur plantation en milieu urbain.

Mots clés : Foresterie urbaine; plasticité phénotypique; masse sèche foliaire par unité de surface fraîche; longueur spécifique racinaire; diamètre des racines fines; intensité d'embranchement des racines fines; jeunes arbres urbains

CHAPITRE I

INTRODUCTION

1.1 Problématique

1.1.1 Milieu urbain

La proportion de la population vivant en milieu urbain ne cesse de croître à l'échelle mondiale, représentant près de 55% de la population mondiale et plus de 80% des Canadiens en 2017 (BIRD, 2018). La présence d'une forêt contribue à la qualité de vie des citoyens en fournissant une grande diversité de services écosystémiques (SE) (*e.g.* diminution des coûts d'utilisation en énergie par la réduction de la température estivale, régulation des débits par temps pluvieux, diminution des problèmes de santé tant physique que psychologique (Nowak et Dwyer, 2007; Bosch *et al.*, 2016; Kondo *et al.*, 2018; Turner-Skoff et Cavender, 2019). Sur l'île de Montréal, la forêt urbaine publique représente environ 675 000 arbres, à laquelle est accordée une valeur totale de 700 millions de dollars par la ville, en considérant les coûts d'acquisition, de gestion et d'entretien des arbres (Ville de Montréal, 2005; AQPP, 2014). La valeur de la forêt urbaine est encore plus importante lorsque les SE sont pris en considération, bien que cette valeur fluctue énormément dépendamment de l'échelle spatiale, des SE considérés et de la méthode de monétarisation : une évaluation allant de 22,4 M\$/année pour l'île de Montréal (Alexander et Depratto, 2014) jusqu'à 2,2 – 4,2 G\$ par année pour la grande région de Montréal (Groupe AGÉCO, 2013; Dupras, 2014). Le maintien

de la valeur économique et des services qui découlent de la présence de ces écosystèmes dépend évidemment de la superficie et de l'état de santé de la canopée urbaine.

1.1.2 Diversité de la canopée urbaine

Même si les forêts urbaines sont très diversifiées sur le plan spécifique, même davantage qu'en milieu naturel (Nock *et al.*, 2013), la composition de celles-ci est généralement dominée par quelques espèces (Pauleit *et al.*, 2002). Au Québec, environ 60% du couvert forestier urbain est attribuable à dix espèces pour la Capitale-Nationale (Paquette, 2016) et seulement cinq espèces représentent près de 70% pour la ville de Montréal (Paquette et Messier, 2016, Ville de Montréal, 2016). En effet, les aménagistes doivent tenir compte de plusieurs filtres biotiques, abiotiques, sociaux, économiques et techniques qui agissent comme un entonnoir décisionnel lors du processus de sélection de l'identité des arbres et des géotypes à planter dans nos villes (*e.g.* Sæbø *et al.*, 2003; Hiron et Sjöman, 2018). Le bassin d'espèces et de géotypes restreint résultant de ces filtres, dont les attributs concordent davantage avec les besoins et les contraintes des aménagistes forestiers urbains, sont conséquemment largement reproduits en pépinière, ce qui engendre également une certaine uniformité génétique (Sæbø *et al.*, 2005). Néanmoins, cette uniformité est recherchée par les aménagistes, en raison de la fiabilité de phénotype et de la simplification du processus décisionnel qui en découle. Ceux-ci prônent historiquement davantage un *mélange d'uniformité*, en diversifiant maximale au meilleur de leur connaissance les cultivars et les espèces utilisées (Santamour, 1990). La faible abondance spécifique au sein du couvert forestier urbain, bien qu'avantageuse sur le plan de l'aménagement, peut diminuer la résistance de la canopée et de ses SE.

L'augmentation prédite des épisodes de température extrême en milieux urbains pour les villes d'Amérique du Nord engendrée par les changements climatiques (GIEC, 2007) risque d'augmenter le taux de mortalité des jeunes arbres et la fréquence de perturbations ponctuelles à large échelle, tel que l'arrivée de pathogènes et d'insectes exotiques potentiellement épidémiques (McKenney *et al.*, 2009; Winder *et al.*, 2011). Lorsque ces nouveaux arrivants s'attaquent à une ou plusieurs espèces d'arbres qui composent une grande proportion de la canopée urbaine, les conséquences peuvent être catastrophiques. Par exemple, les villes du Québec ont déjà subi cette situation à deux reprises au cours du dernier demi-siècle. Notamment, la perte de l'orme américain (*Ulmus americana*) à la suite d'une épidémie de graphiose de l'orme (*Ophiostoma novo-ulmi*), qui n'a épargné qu'une infime proportion des 35 000 ormes qui étaient jadis à la ville de Montréal (MFFP, 2003) et de ceux implantés à la ville de Québec (Paquette et Messier, 2016). Un scénario similaire se répète actuellement, avec l'arrivée de l'agrile du frêne (*Agrilus planipennis*), menaçant la pérennité de l'ensemble du genre *Fraxinus*, dont le frêne de Pennsylvanie (*Fraxinus pennsylvanica*); la deuxième espèce la plus abondante sur l'île de Montréal (Table 2.2). L'espèce la plus répandue sur l'île de Montréal, l'érable de Norvège (*Acer platanoides*), pourrait également être atteinte de manière similaire dans les prochaines décennies avec l'arrivée anticipée du longicorne asiatique (*Anoplophora glabripennis*). Cet insecte est plus généraliste que l'agrile du frêne et s'attaque, entre autres, aux représentants du genre *Acer*, mais également à d'autres espèces d'arbres provenant d'un autre genre taxonomique et possédant un certain potentiel urbain, comme les *Aesculus*, *Populus*, *Ulmus*, *Salix*, *Sorbus*, *Ficus*, *Celtis* et *Betula* (Ressources Naturelles Canada, 2016).

Considérant l'incertitude environnementale croissante causée par les changements climatiques actuels et l'introduction d'insectes et maladies exotiques, il est nécessaire d'adapter l'aménagement de la canopée urbaine. Il a été avancé que la résistance et la résilience des écosystèmes urbains seraient améliorées en augmentant la diversité spécifique, (Sæbø *et al.*, 2010; Sjöman *et al.*, 2015), mais également en distribuant plus

équitablement l'abondance des arbres entre différents groupes fonctionnels pour augmenter pour diversifier et enrichir la diversité fonctionnelle (*e.g.* Paquette et Messier, 2016, Paquette, 2016). En effet, les espèces peuvent être catégorisés en groupes selon la ressemblance de la composition de leur traits reliés à des fonctions écosystémiques (*i.e.* groupes fonctionnels), tel que les traits reliés à leur phénologie, à leur mode de reproduction ou à leur acquisition des ressources (Tilman, 2001). La diversité de ces groupes fonctionnels dans un écosystème et la diversité au sein de ces groupes représente la diversité fonctionnelle, qui a positivement été associé à la stabilité des fonctions écosystémiques dans le temps (voir Tilman, 2001). D'ailleurs, plusieurs villes ont intégré cette vision de la forêt urbaine dans leur plan de foresterie (Ville de Montréal, 2005 ; Ville de Québec, 2015, Wieditz et Penney, 2007; Williams et Dumroese, 2013). En plus de sécuriser le maintien des SE de la canopée urbaine, l'effet bénéfique sur les SE fournit par une plus grande diversité, tant spécifique que fonctionnelle, a également été démontré pour un éventail d'écosystèmes naturels par une augmentation de la résilience et d'un effet complémentaire sur les SE découlant de cette diversité (*e.g.* Cardinale *et al.*, 2011; Paquette et Messier, 2011). Une augmentation générale du pourcentage de recouvrement de la canopée urbaine est également recherchée pour, entre autres facteurs, refroidir les villes (Zölch *et al.*, 2016), puisque les températures actuelles et prédites causent, et causeront davantage, de sérieux risques pour la santé humaine.

1.1.3 Défi d'augmentation et de diversification de la canopée urbaine

L'espérance de vie moyenne des arbres en milieu urbain est généralement plus courte que ceux croissant en milieu naturel (Moll, 1989; Sæbø *et al.*, 2005). Le taux de mortalité des arbres urbains est le plus élevé au cours des cinq premières années à la suite de leur implantation (*e.g.* Miller *et al.*, 1991; Hauer *et al.*, 1994; Nowak *et al.*,

2004; Roman *et al.*, 2014). En effet, les arbres localisés en bordure de rue sont les plus vulnérables, puisque les facteurs de stress environnementaux y sont les plus importants (Hauer *et al.*, 1994), particulièrement pour ceux localisés à l'intérieur de fosses de plantation enclavées dans les trottoirs (Nowak *et al.*, 2004). Une méta-analyse, réalisée par Roman *et al.* (2011) regroupant un nombre important d'études conduites au sein de plusieurs grandes villes nord-américaines, européennes et asiatiques, a conclu que l'espérance de vie moyenne des arbres en bord de rues serait de 19 à 28 ans, avec un taux de survie annuel de 94.9–96.5%. Une fois la période d'acclimatation critique initiale passée, le taux de mortalité chute rapidement et continue de décroître à mesure que l'arbre vieillit (Nowak *et al.*, 2004). L'hétérogénéité des conditions environnementales, tant entre, qu'au sein des différents contextes de plantation en milieu urbain, complexifie également le processus de sélection des arbres lors des efforts de renouvellement de la canopée urbaine (Williams *et al.*, 2009; Williams *et al.*, 2015). Les aménagistes forestiers urbains priorisent donc le succès d'établissement des arbres avant l'augmentation de la biodiversité (voir Fontaine et Larson, 2016).

Les décisions prises par les aménagistes forestiers urbains sont principalement basées sur des observations empiriques et le partage de ces informations entre les professionnels (Hirons et Sjöman, 2018). Certains outils et ouvrages ont été produits pour regrouper ces informations afin de guider le processus de renouvellement de la canopée urbaine (*e.g* Bassuk *et al.*, 2009; AQPP, 2014; Hirons et Sjöman, 2018). Cependant, des différences marquées entre les différentes sources d'information horticole ont été mises en évidence par certaines études (Cregg, 2014; Sjöman *et al.*, 2015). Malgré toutes ces connaissances et tous ces outils, notre capacité d'associer les arbres à leur localisation optimale et de diversifier la composition des canopées urbaines reste limitée. Les espèces et les cultivars diffèrent entre eux quant à leur niveau de succès d'implantation et leur polyvalence d'occupation des différentes niches urbaines (Hirons et Sjöman, 2018). Les causes biologiques responsables de ces différences restent à l'heure actuelle pour la plupart méconnues. Par exemple, aucune

échelle quantitative n'a été développée actuellement afin de comparer le niveau de tolérance à la salinité ou à la pollution de l'air entre les espèces et les génotypes (Hirons et Sjöman, 2018). Des scores de tolérances à la sécheresse, à l'ombre et à la saturation en eau du sol ont été calculés en tant que traits catégoriques et ordinaux pour permettre une certaine hiérarchisation entre les espèces (Niinemets et Valladares, 2006). Cependant, les lacunes de nos connaissances concernant la tolérance des espèces moins connus au complexe de facteurs de stress en milieu urbain (*e.g.* température plus élevée, stress hydrique) restreignent les aménagistes dans leur choix, ces espèces pourraient possiblement être utilisées avec succès si on se donnait la peine de les essayer.

Différentes hypothèses ont précédemment été émises afin d'expliquer la différence de succès d'implantation entre les espèces et les génotypes dans les différents contextes urbains. Une méta-analyse de Williams *et al.* (2015) a mis en relation l'abondance relative des espèces utilisées en ville à l'échelle mondiale avec différents indicateurs pour faire ressortir des caractéristiques communes chez les espèces les plus populaires. Cette étude a mis en évidence que les espèces thermophiles, alcalinophiles et qui apprécient un sol riche en nutriment étaient surreprésentées en milieu urbain par rapport aux espèces ayant un profil écologique différent. Leurs résultats démontrent que certains indicateurs, tels que la niche écologique naturelle, la stratégie d'acquisition et d'allocation des ressources ou la valeur moyenne de certains traits foliaires (*i.e.* LMA; *leaf mass area*), sont corrélés avec l'abondance des espèces d'arbres au sein des milieux urbains. D'autres indicateurs ont été avancés comme mandataire de performance en milieu urbain sans néanmoins permettre de généralisation, tels que la tolérance à la saturation prolongée en eau du sol (*e.g.* Day *et al.*, 2010), l'efficacité d'utilisation de l'eau (WUE; *water use efficiency*) (*e.g.* McCarthy *et al.*, 2011; Gillner *et al.*, 2016), le potentiel hydrique au point de turgescence des feuilles et la résistance à l'embolie du xylème (Hirons et Thomas, 2018).

Une des hypothèses qui pourrait expliquer la performance de certaines espèces, plus particulièrement de certains cultivars/génotypes, en milieu urbain est la plasticité phénotypique (PP), soit la capacité d'un génotype à exprimer différents phénotypes en réponse aux conditions environnementales (Abrams, 1994) particulières que l'on retrouve en milieu urbain. La PP de traits de colonisation, comme le mode de dispersion et le poids des semences exercerait une influence sur la capacité des organismes à coloniser une diversité d'habitat (Violle et Jiang, 2009), permettrait d'augmenter le taux de succès d'implantation sur un gradient environnemental donné (Forsman, 2014). L'expression d'une forte PP des arbres pourrait donc être liée à leur succès d'implantation, à leur niveau de tolérance à différents facteurs abiotiques limitants, ainsi qu'à leur capacité d'occuper une plus grande diversité de niches urbaines. Il est donc probable que, pour certaines espèces, la PP aurait une fonction adaptative lors du processus d'acclimatation des jeunes arbres plantés en milieu urbain. Par exemple, le frêne rouge (*Fraxinus pennsylvanica*), abondamment planté en milieux urbains jusqu'à récemment, est reconnu pour sa grande plasticité écologique (Abrams *et al.*, 1990; Litus, 2009). Conséquemment, la PP pourrait également expliquer en partie la polyvalence de certaines espèces face à la grande hétérogénéité environnementale entre les sites urbains. Une meilleure compréhension de la différence d'expression de la PP entre les espèces à la suite de leur introduction en milieu urbain par rapport à leur milieu de culture pourrait enrichir ou supporter les connaissances des aménagistes forestiers urbains.

1.2 État des connaissances

1.2.1 Facteurs abiotiques limitants pour les arbres en milieu urbain

Les habitats urbains seraient relativement plus similaires entre eux quant à leur écart de conditions environnementales comparativement aux milieux naturels environnants (Grimm *et al.*, 2008). Ils sont également caractérisés par une variation environnementale et physique le long d'un gradient d'urbanisation. Les parcs sont généralement considérés comme le type d'habitat urbain le moins limitant pour les arbres, tandis que les conditions environnementales en bord de rue forcent la sélection d'espèces réputées pour leur tolérance à la sécheresse (Hirons et Sjöman, 2018). Alors que certains paramètres environnementaux varient graduellement (*e.g.* la température et la concentration atmosphérique en CO₂) d'autres facteurs fluctuent de manière moins prévisible (*e.g.* disponibilité de l'eau, pH, salinité, compaction et imperméabilisation des sols, drainage, exposition au vent, etc.) (Pickett *et al.*, 2001; Seto *et al.*, 2010).

Une abondante littérature traite des différents filtres abiotiques qui limitent la sélection des espèces pour renouveler la canopée urbaine (*e.g.* Sæbø *et al.*, 2003; Sæbø *et al.*, 2005; Hirons et Sjöman, 2018). Les facteurs de stress abiotiques en ville ne sont pas attribuables à un seul facteur, mais à l'interaction synergique d'une multitude de facteurs (Wang *et al.*, 2011; Koeser *et al.*, 2014). Principalement, les arbres croissant en milieu urbain sont exposés à une température moyenne et maximale plus élevée qu'en milieux naturels adjacents en raison du phénomène des îlots de chaleur, d'une plus grande fréquence de canicule et d'une plus longue période d'épisode de sécheresse (McCarthy *et al.*, 2010; Perkins *et al.*, 2012). L'alcalinisation du sol causée par le sel de déglacage, l'exposition des feuilles aux embruns salins, l'imperméabilisation des surfaces (Day *et al.*, 2010), la compaction des sols (Day *et al.*, 2010), la contamination des sols par les métaux lourds (Kahle, 1993), l'exposition directe au vent parfois

amplifiée par les infrastructures (AQPP, 2014) et l'exposition à une plus grande radiation solaire sont tous des facteurs qui accentue de manière synergique le stress hydrique que doivent endurer les arbres urbains (Day *et al.*, 2010; Ferrini *et al.*, 2014). De plus, les conséquences du réchauffement global actuel seront encore davantage prononcées en milieux urbains (Ferrini *et al.*, 2014), considérant que la température moyenne y est déjà de 3 à 5 degrés °C plus élevée que dans les milieux naturels adjacents à ceux-ci (McCarthy *et al.*, 2010). Une plus grande concentration de CO₂ et d'ozone atmosphérique couplée à une température élevée affecte également la morphologie des feuilles et les échanges gazeux impliqués dans la respiration foliaire (McLaughlin *et al.*, 2007). De plus, l'éclairage nocturne affecte la phénologie de certaines espèces, ce qui pourrait augmenter la vulnérabilité générale de ces arbres (Fini *et al.*, 2007; Bennie *et al.*, 2016). L'action synergique de tous ces paramètres peut induire un grand stress aux arbres et augmenter ainsi leur vulnérabilité envers toutes les autres sources d'influence abiotique et biotique, comme les différentes pathologies et épidémies d'insectes ravageurs qui menacent leur survie (*e.g.* Whitlow et Bassuk, 1988; Lu *et al.*, 2010; Koeser, 2014; Ferrini *et al.*, 2014).

1.2.2 Impacts des facteurs de stress sur les arbres

Un stress hydrique diminue la tolérance des plantes aux températures élevées (Koeser, 2014). Les effets d'un stress hydrique affectent l'ensemble des processus de l'organisme. Dans une simulation de sécheresse en serre, Limousin *et al.* (2009) ont observé une diminution de la transpiration, de la production primaire brute, de la conductance stomatique, de la densité du bois et de l'abondance des mycorhizes. Un apport insuffisant en eau du sol cause l'embolie des conduits du xylème exposés, limitant la capacité d'apport en eau de l'organisme et causant la mort des cellules desséchées (Mcdowell *et al.*, 2008). La résistance à l'embolie change d'une espèce à

l'autre et est un indicateur prometteur pour déterminer leur niveau de tolérance à la sécheresse (Choat, 2012). La salinité affecte le système racinaire en diminuant le potentiel hydrique du sol, causant un stress hydrique par osmose tout en forçant une concentration toxique de certains ions dans les cellules (Gupta et Huang, 2014). Une plus grande salinité augmente également le pH du sol, ce qui influence la disponibilité des nutriments pour plusieurs espèces et affecte la composition et l'abondance des mycorhizes (voir Day *et al.*, 2010; Marritz, 2014). Il a été également démontré que les polluants de l'air contribuent à augmenter l'évapotranspiration chez les arbres matures (Neighbour *et al.*, 1988; McLaughlin *et al.*, 2007). La croissance racinaire est normalement moins sensible au stress causé par le sel que la croissance des tiges aériennes, influençant le ratio entre les racines et les tiges des plantes affectées (Cheeseman, 1988). La croissance racinaire peut être fortement inhibée lorsque l'exposition au sel est excessive (Headley et Bassuk, 1991).

Deux autres facteurs pouvant être limitants pour les arbres urbains en parcs et en rues et dont les effets physiologiques sont comparables sont l'engorgement prolongé en eau du sol (WL, *waterlogging*) et la compaction des sols (Day *et al.*, 2010; Ferrini *et al.*, 2014). La compaction du sol augmente la densité du sol, diminuant l'espace entre les particules qui composent le sol causant une diminution de la circulation de l'air et de la respiration racinaire (Bengough *et al.*, 1990). Cette perte d'espace diminue également le volume potentiel de rétention d'eau dans le sol, réduisant sa disponibilité pour les racines et menant à un stress hydrique, ce qui exige une plus grande dépense d'énergie par l'arbre sur la croissance racinaire pour compenser (Taylor et Ratliff, 1969). À l'opposé, le drainage de certains sites urbains, particulièrement chez les arbres enclavés, est souvent inapproprié et expose les arbres à des épisodes de WL, négativement synergique avec la compaction du sol sur la croissance racinaire (Ferrini *et al.*, 2014). Il en résulte une grande hétérogénéité des conditions hydriques entre les sites urbains et une grande amplitude de variation de la disponibilité en eau dans le temps qui peuvent limiter la croissance et la respiration racinaire tout en diminuant le

potentiel d'acquisition des ressources (Alameda et Villar, 2012). Cette réduction de la productivité dans le sol se reflète évidemment sur les autres processus physiologiques de la plante, en modifiant par exemple le taux d'échanges gazeux au niveau des feuilles (Ferrini *et al.*, 2014).

1.2.3 Présentation des espèces d'arbres incluses dans l'étude

Même si toutes les espèces incluses dans cette étude sont recommandées par certains experts pour leur potentiel d'implantation en milieu urbain, toutes diffèrent dans leur réputation horticole et certaines sont davantage restreintes que d'autres au niveau de la polyvalence de sites urbains qu'elles pourraient tolérer.

L'érable de Norvège (*Acer platanoides*; ACPL) et le févier d'Amérique (*Gleditsia triacanthos* : GLTR) sont largement utilisés en foresterie urbaine en Amérique du Nord et en Europe depuis plusieurs décennies (Koeser *et al.*, 2014). Respectivement, ces deux espèces se rangent au premier et au quatrième rang des espèces les plus abondantes à Montréal (Ville de Montréal, 2012). Elles sont toutes deux réputées pour leur capacité à tolérer un large spectre de conditions environnementales par certains regroupements de professionnel en milieu urbain (voir AQPP, 2014; CABI, 2017a, 2017b). Elles sont toutes deux considérées comme des espèces invasives dans certaines régions, plus spécifiquement dans le nord-est des États-Unis, le sud-est du Canada, mais également aux Royaume-Unis dans le cas de ACPL (CABI, 2017a), ainsi qu'en Argentine et en Océanie pour GLTR (CABI, 2017b). ACPL est une espèce indigène de l'Europe continentale où son aire de distribution est très large dans la zone tempérée et froide du continent. Naturellement, cette espèce ne se retrouve pas sur les sites avec d'un engorgement prolongé en eau du sol, suggérant une faible tolérance au WL (Hirons et Sjöman, 2018). GLTR est indigène du centre de l'Amérique du Nord. Cette

espèce possède également une large aire de distribution, fréquemment retrouvée dans les plaines inondables des rivières, mais également en milieu forestier. Une étude de Leuzinger *et al.* (2010) à propos de la température maximale atteinte par la surface des feuilles de plusieurs espèces communes en milieu urbain ont observé une relation positive entre la LA et la température maximale mesurée sur les feuilles. Les températures les plus élevées ont été mesurées sur ACPL, dont la LA moyen était le plus élevé parmi les espèces étudiées, indiquant une bonne tolérance à la chaleur. Il est intéressant de noter que des températures parfois plus élevées que ACPL ont été observées pour GLTR (Leuzinger *et al.*, 2010), malgré le fait que ses feuilles soient composées de folioles ayant une LA largement plus petite que les feuilles d'ACPL.

L'érable de Freeman (*Acer x freemanii*; ACXFR) est issu d'une hybridation naturelle entre l'érable rouge (*Acer rubrum*) et l'érable argenté (*Acer saccharinum*) dans l'est de l'Amérique du Nord, et peut donc être considérée comme la seule espèce indigène incluse dans cette étude. ACXFR est fréquemment retrouvée dans les plaines inondables et les milieux forestiers de basse altitude aux sols légèrement acides (Hirons et Sjöman, 2018). *Acer rubrum* et *Acer saccharinum* ont un certain potentiel d'utilisation en foresterie urbaine, mais toutes les deux sont limitées dans leur utilisation pour différentes raisons. *A. rubrum* posséderait une faible tolérance à la pollution, au sel de déglçage et à la compaction des sols (AQPP, 2014). De son côté, *A. saccharinum* posséderait une bonne tolérance aux conditions urbaines, mais est reconnu pour poser des problèmes techniques en raison de son système racinaire en surface et très vaste qui a tendance à exploiter les failles souterraines des infrastructures environnantes, causant des dommages (AQPP, 2014). ACXFR possède des attributs esthétiques équivalents à ceux de *A. rubrum* et causerait moins de risque envers les infrastructures que *A. saccharinum*, tout en ayant un meilleur profil de tolérance aux principaux stress urbains que *A. rubrum*. Il reste néanmoins sensible au sel de déglçage, mais reste tout de même plus tolérant que *A. rubrum* (AQPP, 2014). Cet hybride se retrouve naturellement dans une grande diversité de conditions hydriques.

Une étude comparative interspécifique menée par Nash et Graves (1993) à partir de semences provenant de génotypes localisés dans différents contextes de croissance en milieux naturels a conclu que *A. rubrum* était l'espèce la plus tolérante au WL. Il est intéressant de noter qu'ils ont également remarqué une grande variabilité entre les génotypes : ceux localisés sur des sites à récurrence de WL élevé toléraient davantage le stress hydrique comparativement aux semences provenant de milieux avec un apport en eau moindre. Leurs résultats suggèrent donc que la tolérance au WL chez cette espèce dépend non seulement du génotype, mais que cette tolérance confère également une tolérance au stress hydrique. Les auteurs proposent que l'identification de génotypes tolérants au WL, et donc potentiellement au stress hydrique, puisse être bénéfique pour les aménagistes. Quoique cette espèce ne soit pas particulièrement abondante actuellement dans la forêt publique de Montréal (Ville de Montréal, 2012), son utilisation semble gagner en popularité au cours des dernières années.

Le bouleau noir (*Betula nigra*; BENI) est une espèce pionnière naturellement retrouvée dans les plaines inondables et les trouées forestières. Son aire de distribution est très vaste, s'étendant de la côte ouest à la côte est de l'Amérique du Nord, respectivement du Texas à l'Ohio et de la Floride au Massachusetts (Hirons et Sjöman, 2018). Cette espèce est une des rares représentantes de son genre taxonomique qui posséderait une bonne tolérance à la chaleur (Furlow, 1997). Sa tolérance à la chaleur, sa tolérance au WL, ainsi que le fait qu'il soit parfois retrouvé sur des sites extrêmophiles, comme d'anciens sites miniers ou après le passage de feux de forêt (Sullivan, 1993), ont attiré l'attention des aménagistes forestiers urbains. Sa présence dans la forêt publique montréalaise est cependant marginale pour le moment (Ville de Montréal, 2012).

Le *Ginkgo biloba* (GIBI), indigène de la vallée de Yangtze, en Chine, est l'espèce d'arbre la plus ancienne parmi celles vivantes aujourd'hui. Cette espèce serait apparue sur terre il y a environ 270 millions d'années avant notre ère (Major, 1967). Les populations naturelles de GIBI sont désormais listées comme rare et en péril (IUCN,

1997). L'existence même de ces populations dites "naturelles" est même débattue (Liang et Li, 2001). Cette espèce arrive au premier rang d'importance de la canopée urbaine de plusieurs des grandes villes de son pays d'origine et d'Asie, possédant une excellente réputation pour l'implantation en milieux urbains, tant en bord de rue qu'en parc (Paul *et al.*, 2002). Bien qu'il possède des traits de vie (croissance lente, grosses semences et maturité sexuelle tardive) à l'opposé de ceux retrouvés chez les espèces d'arbres modernes qui dominent les milieux perturbés ou en début de succession, les analyses géologiques révèlent que sa niche écologique était principalement ce type de milieu (Royer *et al.*, 2003). Il est possible qu'un lien existe entre sa tolérance historique aux conditions environnementales difficiles et sa tolérance aux milieux urbains. C'est également une espèce qui possède peut de menaces biologiques (insectes, organismes pathogènes), augmentant nettement son intérêt en terme de viabilité (Hirons et Sjöman, 2018). Cependant, de nos jours, il est principalement retrouvé naturellement sur les sites possédant de bonnes conditions hydriques, un bon drainage et un sol au pH fluctuant entre 5.0 et 5.5, ce qui suggère qu'il est désormais détrôné en milieux perturbés par les espèces pionnières modernes (Royer *et al.*, 2003). Néanmoins, GIBI est reconnu pour sa grande capacité d'adaptation à un large éventail de sol (Hirons et Sjöman, 2018).

Le lilas japonais (*Syringa reticulata*; SYRE) est un arbre de petite taille dont l'aire de répartition naturelle s'étend de l'est de la Russie jusqu'au Japon (Ohwi, 1965), mais est désormais naturalisée à quelques endroits aux États-Unis et au Sud-est du Canada (Rothfels, 2005). On le retrouve naturellement sur les falaises de montagnes et sur les bordures rocheuses des rivières. Il nécessite un sol bien drainé et riche en matière organique, mais tolère un large spectre de pH du sol (Hirons et Sjöman, 2018). Il est couramment planté dans divers contextes urbains en Amérique du Nord et en Europe en raison de sa petite taille à maturité, mais surtout pour ses qualités ornementales et sa faible vulnérabilité envers les agents pathogènes (Hirons et Sjöman, 2018). Sans représenter une grande proportion du couvert forestier publique montréalais, il fait

partie des espèces d'arbres les plus abondantes au sein de la canopée publique de Montréal (Ville de Montréal, 2012).

1.2.4 Traits fonctionnels et plasticité phénotypique

Les organismes sont définis par un ensemble de processus complexes et interreliés, tant au niveau développemental et fonctionnel que physiologique et phénotypique (*e.g.* Pigliucci, 2003; Valladares *et al.*, 2007; Forsman, 2015). Puisque nous sommes pour le moment limités dans notre capacité à étudier ces processus dans leur ensemble, il a été nécessaire de les réduire à des paramètres quantifiables qui nous renseignent sur la nature et la fonction de ces processus : le trait fonctionnel. Ces traits sont associés à une fonction déterminant la performance d'un organisme relativement à sa capacité de survivre, de se développer, de croître ou de se reproduire dans un environnement donné (voir Kearney *et al.*, 2021). Le concept de trait fonctionnel permet donc de comprendre l'interaction d'un organisme avec son environnement, tant biotique qu'abiotique (McGill *et al.*, 2006; Violle *et al.*, 2007; Navas et Garnier, 2013), permet de faire des généralisations et des comparaisons entre les espèces par l'utilisation de mesures standardisées (Keddy, 1992). L'étude des traits fonctionnels permet également de donner des indices sur les différentes stratégies de vie des organismes (Westoby *et al.*, 2002). La valeur des traits fonctionnels est directement liée au niveau d'adaptation des organismes au sein de la niche écologique qu'ils occupent (Violle et Jiang, 2009).

La variabilité phénotypique totale d'une population est déterminée par le génome, qui résulte des processus évolutifs, et par les conditions environnementales locales auxquels sont exposés les génotypes au sein de la population (Whitman et Agrawal, 2009). Cette dernière source de variation est la plasticité phénotypique, soit le potentiel de modification du phénotype d'un génotype donné en réponse aux conditions environnementales, et peut jouer un rôle important dans l'adaptation au stress (Abrams,

1994). Les plantes sont forcées, en raison de leurs limites physiologiques, à faire un compromis d'allocation des ressources entre le système racinaire, permettant l'acquisition de l'eau et des nutriments essentiels, et les parties aériennes, qui permettent la production de sucres par photosynthèse (Herms et Mattson 1992). L'ajustement de ce rapport durant la période de vie d'un organisme est en bonne partie le résultat de l'expression de la PP (Herms et Mattson 1992). La plasticité est donc parfois associée à la compétitivité d'un organisme et à son niveau d'adaptation (*fitness*) pour un éventail de conditions environnementales donné, en raison de cette capacité de modifier leur rapport d'investissement des ressources en présence de conditions stressantes ou limitantes (Sultan, 2000; Valladares *et al.*, 2006). La plasticité peut avantager les organismes par rapport à leur compétiteur ainsi qu'augmenter leur chance de survie lorsqu'exposée à des conditions environnementales stochastiques (*e.g.* Berg *et al.*, 2010; Barbosa *et al.*, 2014; Chevin *et al.*, 2010 ; Nicotra *et al.*, 2010 ; Pfennig *et al.*, 2010). L'attention portée à la PP en recherche scientifique croît sans cesse depuis les années 80 : en 1983, moins de 10 études traitaient du phénomène, alors qu'en 2013 on dénombrait plus de 1300 publications sur le sujet (Forsman, 2015). L'observation de liens entre la PP et le niveau d'adaptation (*fitness*) différentiel entre les espèces attire l'attention de plusieurs chercheurs en raison de son importance possiblement majeure à toutes les échelles des processus biologiques régissant la composition et l'évolution des écosystèmes, tant à l'échelle locale que mondiale (voir Forsman, 2015). Il faut cependant y aller au cas par cas pour l'instant afin de déterminer la part d'importance de la plasticité dans la performance écologique des espèces par rapport à l'importance de la diversité phénotypique au sein de l'espèce, qui peut tout autant être le résultat de la diversité génétique au sein de l'espèce que l'expression de la plasticité (Auger et Shipley, 2013; Forsman, 2014). Cependant, la plasticité serait le facteur principal influençant la variation intraspécifique à petite échelle, bien que des différences importantes au niveau de la génétique puissent aussi exister à petite échelle (Albert *et al.*, 2010).

Une grande PP racinaire pourrait partiellement expliquer la tolérance à la sécheresse de certaines espèces, en améliorant la capacité à aller extraire l'eau du sol (Wright *et al.*, 1994). Olmo *et al.* (2014) ont d'ailleurs observé chez de jeunes arbres de 10 espèces différentes le long d'un gradient d'intensité de sécheresse en serre que les espèces ayant une plus grande plasticité phénotypique des racines possédaient également un taux de survie plus élevé. Une autre étude a également avancé que la tolérance à la sécheresse de *Fagus sylvatica* serait attribuable à sa grande plasticité racinaire (Meier *et al.*, 2007). D'autres études ont démontré pour plusieurs espèces le lien entre la PP et une plus grande tolérance à la combinaison d'une plus grande température et d'un stress hydrique (Wright *et al.*, 1994; Meier et Leuschner, 2007; Ramírez-valiente *et al.*, 2010). Une plus grande tolérance à la salinité du sol attribuable à la PP a également été démontrée entre des génotypes de la même espèce de plante herbacée (Echeverria *et al.*, 2008). Une grande plasticité peut donc conférer un avantage adaptatif en milieu urbain, particulièrement chez les plantes en raison de leur attachement à leur site de croissance et de leur longue longévité (Sæbø *et al.*, 2003). Dans le cadre de l'étude actuelle, la PP a été quantifiée comme la distance entre la moyenne des habitats ayant les valeurs maximales et minimales parmi les trois habitats étudiés.

Bien qu'une quantité importante d'articles scientifiques traitent de la plasticité phénotypique des espèces en réponse à des gradients environnementaux naturels et contrôlés, peu ont directement étudié l'expression de la PP des arbres en réponse aux environnements urbains à l'heure actuelle. Farahat *et al.* (2015) ont observé une réponse de plasticité phénotypique de certains traits fonctionnels architecturaux et foliaires entre différents types d'habitats urbains. Cependant, cette étude s'est penchée sur une seule espèce arbustive exotique sans avoir de site témoin en milieu naturel ou rural. Esperon-Rodriguez *et al.* (2020) ont observé différents niveaux de plasticité entre les espèces sur des traits associés à la tolérance à la sécheresse entre des villes de différents climats. Cette étude n'a cependant pas exploré la différence entre différents

contextes de croissance urbain (*e.g.* parcs contre rue) ni avec un témoin à l'extérieur du contexte urbain.

Nous possédons donc actuellement que très peu d'information sur l'expression de la PP en milieu urbain, sur si elle s'exprime de manière similaire entre les espèces, tant au niveau de la direction de sa variation que de son amplitude, ni quels paramètres environnementaux dirigent la réponse de plasticité.

1.2.5 Traits fonctionnels étudiés

Puisque l'expression de la plasticité phénotypique peut survenir sur différents traits entre les espèces en réponse au même gradient environnemental (Valladares *et al.*, 2006), la sélection des traits à étudier doit être faite judicieusement en fonction de la nature du gradient environnemental, des espèces étudiées et de l'objectif de recherche de l'étude afin de bien mettre en évidence les différences interspécifiques (Castro-Diez *et al.*, 2005). Dans le cadre de notre étude, l'accessibilité de traits à faible coût et la nécessité de ne pas affecter la santé des arbres, puisqu'ils étaient la propriété de la ville de Montréal, ont cependant restreint le choix des traits à échantillonner. Les traits qui ont été retenus dans le cadre de cette étude sont la masse sèche foliaire par unité de surface fraîche (LMA) pour les feuilles et la longueur spécifique des racines fines des trois premiers ordres d'embranchement (SRL), leur diamètre moyen (D_{1-3}) et leur intensité d'embranchement (BI) au niveau racinaire.

Les traits foliaires sont très sensibles à une multitude de paramètres environnementaux (Medeiros et Ward, 2013; Pratt et Mooney, 2013). Par exemple, on peut observer chez toutes les espèces de plantes une réponse de plasticité phénotypique pour le LMA en réponse à un grand éventail de paramètres environnementaux (Poorter *et al.*, 2009). Le

LMA représente la quantité de biomasses investies dans le feuillage par unité de surface captant la lumière et est un trait dont la valeur intègre plusieurs autres traits sous-jacents, ce qui le rend généralement très plastique au sein de la même espèce (Poorter *et al.*, 2009; Ramírez-valiente *et al.*, 2010). Pour les espèces dont les feuilles sont plates, le LMA peut simplement être calculé par un rapport entre le poids de la feuille séchée (LDM), qui intègre deux composantes pouvant varier de manière indépendante ou non (*i.e.* la densité foliaire (LD) et l'épaisseur de la feuille (LT); Witkowski et Lamont, 1991), et la surface foliaire (LA), telle que proposée dans Cornelissen *et al.* (2003) :

$$\text{LMA } \text{g m}^{-2} = \text{LDM } \text{g} / \text{LA } \text{m}^2 \quad [\text{Eq. 1.1}]$$

Cette manière de calculer le LMA comporte cependant certaines limites lors de l'interprétation de sa variation, puisque la variation de certaines composantes qui pourraient donner davantage d'informations sur les mécanismes dirigeant la réponse du trait n'est pas considérée. L'interprétation de la variation de la valeur de la LA dans notre étude doit donc être interprété avec précaution en considérant la probable influence de la covariance de ces composantes du LMA qui ne sont pas présent en compte dans notre méthode de quantification du LMA. Notamment, la densité foliaire (LD) relativisée au volume et à l'épaisseur (LT) de chacune des strates de tissus rapportées à leur densité spécifique par unité de surface (LVA), tel que l'équation présentée dans Poorter *et al.* (2009) provenant de Shield (1950) :

$$\text{LMA} = \text{LVA} \times \text{LD} \quad [\text{Eq. 1.2}]$$

Il a été observé que la valeur du LMA augmente en situation de stress hydrique (*e.g.* Ibrahim *et al.*, 1997; Thomas *et al.*, 2000; Marron *et al.*, 2003), mais une réponse opposée a également été observée chez certains représentants des genres *Quercus* (Laureano *et al.*, 2008) et *Betula* (Aspelmeier et Leuscher, 2005). Néanmoins, la méta-

analyse réalisée par *Poorter et al.* (2009) a démontré que, de manière générale, le LMA augmente en contexte de stress hydrique, principalement par une augmentation du LD, dut à une augmentation du LT, et une diminution du LA. Ils ont également conclu que l'augmentation de la salinité et de la compaction du sol a généralement le même effet que le stress hydrique sur la valeur de LMA par des mécanismes d'acclimatation phénotypique similaires. Une plus grande concentration de CO₂ aurait également un effet positif sur le LMA par une augmentation du LA. À l'opposé, l'augmentation de la température induirait une diminution du LMA de manière générale entre les espèces (*Poorter et al.*, 2009). La diminution de l'intensité lumineuse induit une diminution du LMA (*Rijkers et al.*, 2000; *Evans et Poorter*, 2001), principalement par une augmentation du LA, mais également partiellement en diminuant le LD (*Poorter et al.*, 2009). Le paramètre environnemental qui aurait le plus d'influence sur la valeur du LMA serait la lumière et la température (*Wright et al.*, 2004; *Wright et al.*, 2006). La concentration de CO₂ dans l'air, la disponibilité des nutriments dans le sol et la sécheresse exerceraient également une influence sur le LMA, mais d'une importance moindre. L'effet de la compaction du sol, du WL, de la salinité et de la concentration en O₃ de l'air exercerait une influence négligeable comparativement aux paramètres précédemment cités (*Poorter et al.*, 2009).

Chez les arbres, le système racinaire remplit différentes fonctions et peut généralement être divisé en deux principales catégories : les racines lignifiées et les racines fines. En premier lieu, les racines lignifiées remplissent des fonctions d'ancrage, de transport et de stockage pour la plante, tandis que leur capacité d'acquisition des ressources en est réduite à mesure que l'intensité de la lignification de la racine augmente (*Stokes et al.*, 2009). Deuxièmement, les racines fines, quant à elles, ont pour principale fonction l'acquisition des ressources, ayant une vitesse de croissance rapide ainsi qu'une grande capacité de réponse aux conditions environnementales et à la disponibilité des ressources (*Ostonen et al.*, 2007; *Guo et al.*, 2008). Les racines fines expriment donc une grande plasticité en fonction de la nature du sol par le biais de la modification du

rapport entre la surface d'absorption, la densité des cellules et la longueur des racines fines (Hodge *et al.*, 2004; Hodge *et al.*, 2009). Il a été démontré que cette grande capacité d'expression de la plasticité phénotypique au niveau des racines fines peut augmenter la tolérance de certaines espèces d'arbres à de rudes conditions environnementales (Ostonen *et al.*, 2006). Traditionnellement, les racines fines étaient caractérisées dans le cadre des études soit par leur diamètre (généralement ≤ 2 mm), soit par leur aspect visuel (Cornelissen *et al.*, 2003). Cependant, d'un point de vue fonctionnel, ce type de catégorisation limite la comparaison entre les espèces en raison de différences morphologiques inhérentes des racines fines entre les espèces. Il est maintenant accepté que la catégorisation des racines fines à partir de l'ordre d'embranchement permet une meilleure capture de l'aspect fonctionnel des racines fines dans le cadre d'études comparatives interspécifiques (Pregitzer *et al.*, 2002; McCormack *et al.*, 2014). Les premiers ordres d'embranchement, non ligneux, remplissent davantage les fonctions d'exploitation des ressources et d'exploration du sol, tandis que les ordres supérieurs, ligneux, remplissent une fonction structurale et de transport des ressources (Pregitzer *et al.*, 2002). Dans le cadre de l'étude ici présente, les trois premiers ordres d'embranchement des racines fines ont été retenus pour quantifier les traits racinaires.

Le rapport entre la longueur et la masse sèche des racines, le *specific root length* (SRL, m g^{-1}) reflète la capacité de prolifération et d'acquisition des ressources des racines. Ce trait est un de ceux les plus couramment utilisés en raison de sa position centrale dans l'investissement énergétique alloué aux racines. Pour cette raison, il est souvent considéré comme l'équivalent sous-terrain du LMA (Cornelissen *et al.*, 2003). Tout comme le LMA, le SRL reflète la valeur de deux composantes interconnectées, soit le diamètre racinaire des trois premiers ordres d'embranchement des racines fines (D_{1-3}) et la densité de leurs tissus racinaires (RD, *roots density*). Ces deux composantes déterminent la masse sèche des racines (RDM, *roots dry mass*), qui peut ensuite être rapportée sous la longueur racinaire (RL, *roots length*) pour calculer le SRL, tel que :

$$\text{SRL m g}^{-1} = \text{RL m} / \text{RDM g} \quad [\text{Eq. 1.3}]$$

Les traits qui composent le SRL sont généralement coordonnés entre eux et l'étude parallèle de ses composantes permet donc une meilleure interprétation de sa variation : la racine carrée du D_{1-3} varierait de manière proportionnelle avec la RD d'une RL donnée (Wu *et al.*, 2016). Le D_{1-3} serait donc aussi coordonné avec le nombre de racines fines en fonction de la longueur de la racine, soit l'intensité d'embranchement racinaire (BI) (Bidel *et al.*, 2000). Cette relation a d'ailleurs été confirmée par Wu *et al.* (2016). Les espèces ayant un SRL élevé auraient un meilleur taux d'absorption des nutriments et de l'eau, auraient une meilleure capacité à pivoter pour éviter les obstacles et seraient moins intensément associées aux mycorhizes (Cornelissen *et al.*, 2003). La méta-analyse de plusieurs études d'Ostonen *et al.* (2007) sur la réponse du SRL et de ses composantes à différents paramètres pédologiques limitants à mise de l'avant la divergence de réponse observée entre les études se penchant sur l'effet d'un stress hydrique. La réponse du SRL et de ses composantes à la disponibilité des nutriments est tout autant variable entre les études que pour la sécheresse, et peut tout autant augmenter, diminuer ou rester stable dépendamment de la méthode, de l'espèce ou de l'élément nutritif limitant (Ryser, 2006; Yu *et al.*, 2007; Mei *et al.*, 2010). Ces différences peuvent en partie être expliquées par des différences méthodologiques entre les études. Cependant, il semble bel et bien exister différentes stratégies d'adaptation des racines fines à la disponibilité des nutriments et à l'exposition à un stress hydrique entre les espèces (*e.g.* Ostonen *et al.*, 2007; Comas et Essenstat, 2009; Olmo *et al.*, 2014), bien qu'aucune généralisation interspécifique rigoureuse ne soit actuellement possible concernant la réponse à ces paramètres. Il a été observé que le SRL était positivement corrélé avec le potentiel hydrique et le taux de transpiration des feuilles, suggérant que des racines plus longues et ayant un diamètre plus petit permettraient de compenser l'évapotranspiration des feuilles dans un contexte de stress hydrique (Alameda et Villar, 2012). L'observation de cette corrélation n'est cependant pas

suffisante pour conclure que le SRL est un indicateur fiable de réponse à la température et au stress hydrique.

Le D_{1-3} est directement relié à l'allocation des ressources aux racines des plantes (Eissenstat, 1992) en reflétant la surface d'échange avec le sol par unité de longueur racinaire. Certaines études ont observé une diminution du diamètre racinaire en contexte de stress hydrique a été observée (Aspelmeier et Leuscher, 2005; Hund *et al.*, 2009) accompagnée d'une diminution de l'aire de surface des racines fines (Aspelmeier et Leuscher, 2005). Il existerait une relation négative entre la valeur de SRL et l'augmentation de la compaction du sol par la diminution de l'élongation racinaire et l'augmentation de la croissance des cellules radiales, ce qui se résulte par une augmentation du D_{1-3} (Dexter, 1987). Cette tendance a été confirmée chez différentes espèces d'arbres par de nombreuses études subséquentes (Bengough et Mullins, 1990; Whalley *et al.*, 1995; Bejarano *et al.*, 2010; Alameda et Villar, 2012). Les racines avec un plus grand diamètre exercent une plus grande force de résistance en pénétrant le sol, tolèrent mieux de faibles conditions hydriques, transportent plus rapidement l'eau dans les racines, mais demande un plus grand investissement d'énergie par unité de longueur (Cornelissen *et al.*, 2003). Cependant, l'état des connaissances actuelles sur les facteurs génétiques et les attributs biologiques qui déterminent la réponse différentielle des plantes à la compaction du sol ne permettent pas de généralisation absolue entre les espèces (Bassett *et al.*, 2005). Dans le cadre d'une étude réalisée en forêt tempérée et dont l'échantillonnage a été réalisé sur plusieurs espèces à différents stades ontogéniques et poussant dans différentes conditions pédologiques, Tobner *et al.* (2013) ont, quant à eux, conclu que le D_{1-3} était le moins variable des traits racinaires mesurés (*i.e.* SRL et BI).

Un autre trait facilement accessible lors de la quantification du SRL est le BI, soit le rapport entre le nombre de pointes terminales rapportées sur la longueur racinaire. Une étude portant sur plus d'une cinquantaine d'espèces subtropicales a observé une faible

relation entre la phylogénie des espèces et leur valeur de BI, ce qui indiquerait que la variation de ce trait serait en grande partie le résultat de la plasticité phénotypique (Liese *et al.*, 2017). Les espèces pouvant exprimer une grande valeur de BI seraient capables d'une prolifération rapide et vaste dans le sol (Hodge *et al.*, 2004), ce qui pourrait être avantageux lorsque les nutriments sont en faible disponibilité (Kong *et al.*, 2014). La réponse du BI aux paramètres environnementaux et pédologiques est pour le moment moins documentée à l'heure actuelle que celle du SRL et du D_{1-3} . La réponse du BI en fonction de la teneur en nutriments du sol est contradictoire tant entre les espèces qu'entre les études (Ahlström *et al.*, 1988; Kakei et Clifford, 2002). D'autres études n'ont remarqué, pour leur part, aucune relation significative entre le BI et la teneur en nutriments du sol (George *et al.*, 1997; Bakker *et al.*, 2000). Parmi ces études, certaines ont obtenu des réponses conflictuelles du BI au sein de la même espèce, indiquant une grande sensibilité de ce trait à la grande hétérogénéité au sein des paramètres de sols (Ahlström *et al.*, 1988; George *et al.*, 1997).

1.2.6 Réponse phénotypique et gradient environnementaux multiples

La réponse des plantes à la variation simultanée d'une combinaison de paramètres environnementaux peut induire des réponses complexes au niveau de l'organisme, en exerçant une influence parfois contradictoire sur une multitude de traits interconnectés (Chapin, 1991; Kroon *et al.*, 2005, Williams *et al.*, 2015), ce qui pourrait en partie expliquer la réponse différentielle entre les espèces qui se distinguent de par leur physiologie (Freschet *et al.*, 2013), leur stratégie d'acquisition de ressources (Crick et Grime, 1987; Poorter *et al.*, 2009; Grassein *et al.*, 2010) ou leur phénologie (Vile *et al.*, 2012). Les traits, tant entre eux qu'entre leurs composantes, peuvent avoir une réponse orthogonale à l'effet de la variation d'un paramètre donné, selon l'hypothèse des effets indépendants (*independent-effect hypothesis*; Nobel, 1999). L'interprétation de la

réponse des plantes dans un contexte de variation environnementale multifactorielle reste pour le moment un grand défi et nécessite l'acquisition d'un large spectre d'information (Freschnet *et al.*, 2013; Williams *et al.*, 2015). Notre compréhension de la réponse orthogonale des traits exposés à de telles conditions est pour le moment fragmentaire et insuffisante pour arriver à des généralisations entre les espèces permettant de prédire la réponse des plantes à n'importe un contexte environnemental donnée. Cependant, plusieurs avancées dans le domaine ont été publiées dans les dernières années. Par exemple, le long d'un gradient dont la disponibilité en azote dans le sol et l'intensité lumineuse variait simultanément, il a été observé que l'influence de la lumière sur le LMA pouvait passer de négligeable à négative, indiquant une allocation orthogonale des ressources (Meziane et Shipley, 1999). Le même genre de réponse orthogonale a également été observé pour une combinaison d'un stress hydrique et d'un stress lumineux (Sack et Grubb, 2002), ainsi que pour une combinaison de stress thermique et hydrique (Ibrahim *et al.*, 1997; Thomas, 2000; Marron *et al.*, 2003; Poorter *et al.*, 2009; Ramírez-valiente *et al.*, 2010). Les composantes du SRL répondent différemment à certains paramètres environnementaux (Ostonen *et al.*, 2007), ce qui peut mitiger la réponse du SRL lorsque plusieurs paramètres fluctuent simultanément. L'analyse de la variation des composantes des traits (*e.g.* le D_{1-3} et la RD pour le SRL; la LA, LD et LT pour le LMA) permet donc une meilleure interprétation des réponses observées. Cependant, de plus en plus de preuves viennent supporter que les réponses observées dépendent fortement de l'identité des espèces, de l'amplitude du spectre de variation environnementale et de l'identité des traits étudiés (*e.g.* Baruch *et al.* 2000; Sack et Grubb, 2002; Prider et Facelli, 2004; Freschnet *et al.*, 2013; Bruner *et al.*, 2015). Plusieurs études ont également observé qu'il existait des différences significatives entre les espèces au niveau des mécanismes phénotypiques d'acclimations impliqués (*e.g.* Valladares *et al.*, 2005; Freschnet *et al.*, 2013, Esperon-Rodriguez *et al.*, 2020). Le potentiel d'utilisation urbaine d'une espèce impliquerait donc une multitude de traits, qui répondrait différemment aux conditions locales selon l'identité de l'espèce. Seulement une

poignée d'études focalisant sur l'expression de la PP des arbres en milieu urbain a été publiée actuellement. Faharat *et al.* (2015) ont observé l'expression de PP au niveau foliaire au sein d'une espèce entre différentes niches urbaines d'une ville. Des différences interspécifiques au niveau de l'expression de la PP d'une multitude de traits foliaires (point de flétrissement, potentiel osmotique, surface foliaire et LMA) ont été mises en relation avec le niveau de tolérance à la sécheresse et à la chaleur dans une étude comparant différents génotypes au sein de villes localisées dans différents climats (Esperon-Rodriguez *et al.*, 2020).

1.3 Objectifs et hypothèses de travail

Les objectifs spécifiques de cette étude sont donc de déterminer si les jeunes arbres exposés aux conditions urbaines expriment une réponse phénotypique. Il est attendu que des espèces ayant des profils horticoles et biologiques différents ne répondront pas d'une manière similaire à la combinaison de facteurs abiotiques retrouvée en milieux urbains, tant au niveau de la combinaison de traits qui exprime une réponse de PP qu'au niveau de la direction de la variation de la valeur des traits. En effet, les espèces d'arbre peuvent exprimer différentes réponses phénotypiques pour s'adapter à la variation d'un paramètre environnemental (*e.g.* Valladares *et al.*, 2000; Ramírez-valiente *et al.*, 2010; Acosta-Motos *et al.*, 2017) ou à la combinaison de multiples paramètres environnementaux (*e.g.* Niinemets & Valladares, 2006; Freschet *et al.*, 2013; Gillner *et al.*, 2016). De tels mécanismes peuvent inclure des adaptations phénologique et morphologique en lien avec l'histoire de vie des espèces, mais également des mécanismes d'évitement à court terme tel que la PP (Vile *et al.*, 2012). Ces différences sont principalement attribuables à l'identité des espèces et à l'amplitude et à la complexité du gradient environnemental auquel les espèces sont exposées (Valladares *et al.*, 2005). Ainsi, des jeunes arbres provenant d'espèces contrastées quant à leur stratégie d'acquisition de ressources, leur histoire de vie, leur phylogénie ou leur niche

écologique naturelle devraient exprimer différents schémas d'expression de PP à la suite de leur introduction en milieu urbain. L'étude de la réponse différentielle des jeunes arbres lorsqu'insérés en milieu urbain devrait apporter une contribution pertinente à notre compréhension des mécanismes biologiques derrière la polyvalence et le niveau de tolérance des arbres aux milieux urbains. Ultiment, ces connaissances pourraient s'avérer utiles pour les aménagistes forestiers urbains en enrichissant les connaissances disponibles pour guider le processus de sélection des arbres et de diversification de la canopée urbaine d'aujourd'hui et de demain.

Afin de répondre à ces objectifs, des traits phénotypiques, au niveau des feuilles et des racines fines, ont été mesurés pour six espèces dans trois contextes de croissance typique des arbres urbains : la pépinière de la ville de Montréal, là où les arbres se développent en milieu agricole et rural préalablement à leur insertion en ville un contexte rural et agricole, et deux des principaux contextes de croissance des arbres urbains, soit les parcs ouverts et les bords de rue. Les traits fonctionnels sélectionnés sont réputés répondre aux principales contraintes environnementales des milieux urbains selon la littérature et sont centraux au compromis d'allocation des ressources que doivent faire les arbres pour s'acclimater. La PP de ces traits a ensuite été calculé pour chaque espèce. Des paramètres environnementaux ont été quantifiés localement pour chacun des arbres afin de pouvoir mieux interpréter la réponse phénotypique et permettre de soulever des différences dans les mécanismes d'acclimatation influençant le niveau de tolérance des espèces aux principales contraintes environnementales en milieu urbain.

CHAPITRE II

PHENOTYPIC PLASTICITY OF TREES ALONG AN URBANIZATION GRADIENT

Authors

Pierre-Antoine Bouliane*¹, Alain Paquette², Christian Messier^{1,2}

¹ Institut des sciences de la forêt tempérée (ISFORT), Université du Québec en Outaouais (UQO), 58 rue Principale, Ripon, QC, Canada, J0V 1V0

² Center for Forest Research, Université du Québec à Montréal, PO Box 8888, Centre-Ville Station, Montréal, QC, H3C 3P8, Canada

* Corresponding author: boup25@uqo.ca

Other emails (in order of appearance):

messier.christian@uqam.ca

alain.paquette@gmail.com

Abstract

In urban environments, survival of young trees after plantation partly depends on their tolerance to local stressors and their capacity to acclimate through the expression of phenotypic plasticity (PP). In a context where cities desire to increase their urban forest diversity, resilience and resistance, identification of responsive traits that provide information about the mechanisms of adaptation to the main urban stress factors (*e.g.* hydric stress, high temperature, soil compaction, etc.) could ease the identification and selection process of species. We investigated the plasticity of foliar and fine root morphological traits reportedly responsive to the main urban stress factors between an agricultural tree nursery (TN) and two levels of urban intensity, urban parks (UP) and urban streets (US), for six tree species with distinct resource-acquisition strategy, life history, phylogeny, and horticultural reputation. Selected traits have been directly or indirectly linked to tolerance to typical urban abiotic limiting parameters (leaf mass area (LMA), specific root length (SRL), fine root diameter (D_{1-3}) and branching intensity (BI)). We found that all species expressed PP between TN, UP and US, supporting that PP expression is necessary in young trees and common amongst species during the acclimation phase following their insertion in urban sites. The combination of responsive traits and the magnitude of the response was very dependent on species identity, reflecting their unique life-history and their tolerance level to abiotic parameters. Foliar PP was present in all species, showing a gradual variation typical of the influence of either or both temperature and drought. Belowground traits response was less consistent across species and seemed to reflect the high heterogeneity in soil conditions between urban sites in some cases. Investigation of the direction of the response of both traits and their components along the urbanization gradient also permitted to reveal interspecific difference in morphological acclimation mechanisms.

Keywords: specific leaf area; specific root length; fine-roots diameter; fine root branching intensity; phenotypic plasticity; young trees' acclimation to urban areas.

2.1 Introduction

Managed trees growing in urban parks and streets are exposed to a multitude of harsh and sometimes synergistic combinations of stress factors. Typically, urban trees are exposed to high temperature and episodic heat loads that are expected to be exacerbated and more frequent in the future due to climate change (McCarthy *et al.*, 2010; Perkins *et al.*, 2012; Guerreiro *et al.*, 2018). High air temperature increase evapotranspiration, and therefore water-uptake, by inducing high vapor pressure deficit on leaves caused by lower air humidity (Osonne *et al.*, 2014). In addition, urban trees often must deal with higher soil compaction than in adjacent natural sites coupled with surface impermeabilization that can prevent water penetration and retention into the soil (Day & Bassuk, 1994; Close *et al.*, 1996). Also, high soil salinity from the usage of de-icing salt causes an osmotic stress on fine root (Gupta & Huang, 2014). Altogether, these factors increase hydric stress, which is generally considered the main threat for urban tree survival (Whitlow & Bassuk, 1988; Koeser *et al.*, 2014), especially amongst newly planted young trees (*e.g.* Miller *et al.*, 1991; Nowak *et al.*, 2004; Roman *et al.*, 2011). Consequently, the pool of potential species that are recommended for urban use is limited (Hirons & Sjöman, 2018).

Presently, urban forests worldwide are often dominated by a handful of species and genotypes (Pauleit *et al.*, 2002; Lohr *et al.*, 2016; Paquette *et al.*, 2020). Increasing the specific and functional diversity in cities has been recommended by numerous authors to enhance resistance of urban forests to the different probable incoming scenarios (Sjöman *et al.*, 2015; Paquette *et al.*, 2020). This biodiversity enhancement goal can be achieved by optimizing our capacity to appropriately match species with site conditions, which is primordial for successful tree planting (Ferrini & Fini, 2013). However, our understanding of the species-specific biological mechanisms determining urban tolerance, or the capacity to thrive and survive in different urban conditions, is still fragmentary and is hindering our capacity to identify species and

genotypes that could take more place in urban landscapes. Therefore, tolerance of trees to both heat and drought has become a hot topic of research to address the predicted intensification of these limiting factors in urban areas due to climate change (e.g. Williams & Dumroese, 2013; Cregg & Ellison, 2013).

Phenotypic plasticity (PP) expression, or the adjustment of morphological traits values in response to a variation in local environmental parameters (Abrams, 1994; Price *et al.*, 2003), is likely a determinant attribute for tolerance of tree species to future climate conditions (Nicotra *et al.*, 2010; Valladares *et al.*, 2014). Functional traits are related to plants fitness in a given set of environmental conditions (Valladares *et al.*, 2006; Violle & Jiang 2009), by reflecting their life history and their resource investment strategy (Herms & Mattson 1992; Sultan, 2000). Research interest about PP of functional traits has tremendously increased in the last decades to address differences between species ecological distribution, fitness and competitiveness (Forsman, 2015). It has been stated that PP can enhance plants's tolerance to environmental stressors (Abrams, 1994), decrease vulnerability to local environmental stochasticity (Sultan, 2000; Barbosa *et al.*, 2014) and contribute to plants' acclimation process to novel habitats, increasing diversity of potential ecological niches (Chevin *et al.*, 2010; Nicotra *et al.*, 2010; Pfennig *et al.*, 2010). Thereby, PP could be crucial for young trees establishment success and persistence in urban areas. For example, *Fraxinus pennsylvanica* is renowned for its high potential to express PP and was one of the most reliable and popular species in cities in the northern hemisphere until recently (Abrams *et al.*, 1990; Litus, 2009; Koeser *et al.*, 2013). *Acer platanoides*, a very popular species planted in every cities of the northern hemisphere (Nowak & Rowntree, 1990), is reported to express more PP than *Acer saccharum* (Paquette *et al.*, 2012), an indigeneous species of eastern Canada whose tolerance to urban main abiotic stressors is reportedly weak in comparison (AQPP, 2014). In a greenhouse experiment. Olmo *et al.* (2014) linked interspecific differences in survival rate of young trees attributable to PP of fine root traits such as SRL and diameter along a temperature/hydric limitation

gradient. Higher tolerance to salinity has also been linked with greater overall fine root PP (mainly for SRL and BI) between genotypes of the same herbaceous plant species (Echeverria *et al.*, 2008), while no quantitative scale of tolerance level has yet been developed to rank species and support decisions made by urban foresters. Furthermore, other studies linked important physiological and morphological plasticity with higher tolerance to elevated temperature and hydric stress for some species (Wright *et al.*, 1994; Meier & Leuschner, 2007; McCarthy *et al.*, 2011).

Indeed, tree species can express different or unique acclimation mechanisms to the variation of a single abiotic stressor (*e.g.* Valladares *et al.*, 2000; Ramírez-valiente *et al.*, 2010; Acosta-Motos *et al.*, 2017) or to a combination of multiple environmental parameters (*e.g.* Niinemets & Valladares, 2006; Freschet *et al.*, 2013; Gillner *et al.*, 2016). Such mechanism includes phenological and morphological adaptation related to life history of species, but also short-term avoidance or acclimation mechanism like PP (Vile *et al.*, 2012). These differences are mainly attributable to the species identity, the amplitude, and the complexity of the environmental gradient they have been exposed to and the identity of the studied traits (Valladares *et al.*, 2005). However, multiple environmental gradients, such as in urban areas, can induce complex and antagonistic response for a given trait (*e.g.* drought typically increase LMA, while higher temperature tends to decrease it; see Poorter *et al.*, 2009). Therefore, young trees of species with contrasting resource acquisition strategies, life history, phylogeny or natural ecological niche could express different phenotypic response when introduced in urban sites. Studying PP response when introduced in urban sites of multiple species could provide valuable insights about the biological mechanisms behind the differential urban tolerance and polyvalence observed by urban foresters. Overall, only a handful of studies focusing on PP of urban trees have been published. Farahat *et al.* (2015) observed intraspecific plasticity in aboveground morphological traits between different urban niches amongst a single city. Interspecific differences in PP of multiple foliar traits (such as turgor loss point, osmotic potential, leaf area and LMA) has been put in

relation with drought and heat tolerance in a study comparing genotypes located in different cities along a climatic gradient. (Esperon-Rodriguez *et al.*, 2020). Studying PP response of multiple species across urban environmental gradients could ultimately contribute to the decisional process of matching species and urban sites and help to predict the viability of species and genotypes in urban landscapes of tomorrow.

In this study, we investigate phenotypic plasticity (PP) of one leaf trait and three root traits for young trees of six tree species in response to the complexity of urban environmental conditions. We explore intra- and interspecific variation for four reportedly coordinated functional traits related to resource acquisition and tolerance to typical urban abiotic stresses. Variation of these traits was measured between a tree nursery in a rural landscape (TN), our control, and two typical urban planting contexts; open parks (UP) and streets (US). We hypothesize that all species will show phenotypic plasticity for functional traits across the urbanization gradient. We expect that differences will emerge from the environmental variation across the urbanization gradient, both in the combination of the responsive traits and in the direction/magnitude of the response, due to differences between species in life-history, phylogeny, and tolerance to abiotic stressors.

2.2 Methods

2.2.1 Study sites

The study was carried out at two distinct localities of southern Québec, Canada, in the deciduous forest portion of the Nordic temperate zone. The least urbanized site was the Montreal's municipal tree nursery (TN) (Lat. 45°48'N, Long. 73°25'W) located in the municipality of L'Assomption, about 30 kilometers North-east of Montreal (Figure 2.1). This site is located within a mostly agricultural area. Trees were grown there in rows on a closely managed and watered, silty-clay loam, agricultural field. Trees were distanced enough from each other to avoid light competition. At this site, machinery regularly circulated between rows for maintenance and trees are annually trimmed to acquire optimal architecture for urban requirements. Urban trees were all located in the mainly residential borough of Ahuntsic-Cartierville (Lat. 45°33' N, Long. 73°, 39 W; Figure 2.1) located in Montreal, a metropole of approximately 1.7 million citizens. Urban trees were growing in two different urban contexts: urban street side (US) and urban parks (UP) (Table 2.1).

2.2.2 Experimental design

To increase the odds of observing contrasting interspecific response, an effort was made to include species of distinct life-history, phylogenetic lineage, and horticultural reputation. However, species selection was limited by different constraints. First, to minimize intraspecific phenotypic variability due to genetic bias, only young trees labelled as the same genotype could be chosen. Cultivated genotypes are produced by cloning, resulting in low genetic variability between trees (Lohr *et al.*, 2016). Secondly, to achieve a relevant statistical power, a minimum of five individuals by species and

urban contexts was needed (Cornelissen *et al.*, 2003). Also, using borough's forestry database, interspecific and intraspecific variation of DBH and number of years since plantation in urban sites was minimized to reduce potential bias caused by differences in ontogeny or duration of exposure to urban conditions (Table 2.1). During the final screening process, only trees healthy in appearance and receiving little influence from obvious atypical local conditions were selected (*i.e.* located under a streetlight, important interception of solar irradiance by surroundings, obvious watering/gardening by citizens, etc.). US trees were all growing on a grassy street edge, at 5 meters or less from the public driveway (see Appendix I). UP trees were more than 10 meters from the driveway and growing in public open park covered with grass (see Appendix J). Trees that were not distanced enough from other trees were discarded to avoid competition or interception of resources by other trees. Intraspecific repetition for a single park or street was avoided as much as possible, but some repetition did occur to achieve a population of five individuals by habitat for some species. *Ginkgo biloba* (GIBI) was kept in the study because of its unique life-history and its exceptional reputation as an urban tree even if it was not possible to reach a population of five in UP. Ultimately, a total of 88 young trees from six species spread across 18 streets and 15 parks were included in this study (Table 2.1; Table 2.2).

2.2.3 Environmental characterization

To quantify soil compaction (SC, J m^{-2}), a mean for each tree was calculated from three measurement of soil resistance randomly taken at approximately one meter from the trunk at field capacity (*i.e.* 2-3 days after rain) with a drop hammer penetrometer (model PEM-1, ROCTEST, Canada). SC was calculated from the means using the formula of Vanags *et al.* (2004). Volumetric water content (VWC, %) was measured at a depth of 20 cm three days after an important rain on two occasions: July 19th and

September 29th. On each occasion, a mean for each tree was calculated from three measurements taken randomly in a close perimeter of the trunk using a soil moisture probe (TDR 200 Field scout, Spectrum technologies Inc., United-State). Another mean combining both dates was calculated, resulting in one value by tree. To quantify temperature locally at each tree, trees were georeferenced on a satellite imagery illustrating a scale of surface temperature categories (STC; 0–9) from a SPOT-5 sensor with a resolution of 20 meters (Figure 2.2). Three soils samples were taken randomly inside a two-meter radius of the trunk at approximately 20 cm of depth for each tree, and mixed in a hermetically sealed plastic bags, and immediately stored in a cooler until their freezing at the laboratory, within a maximum of 6 hours after sampling. Soil water conductivity (SWC, μS), a proxy for soil salinity, and pH were measured in a solution of a 1:1 ratio of water to soil (Canadian Society of Soil Sciences, 2007) using a SympHony VWR SB80PI probe. Organic matter content (OM, %), was calculated as the difference of the sample's mass before and after that a loss-by-ignition procedure was performed at 550°C for 12 hours (van Reeuwijk, 1987).

2.2.4 Trait acquisition and quantification

PP was quantified for four traits: leaf mass area (LMA), specific roots length (SRL), fine root diameter (D_{1-3}) and fine root branching intensity (BI) (see Table 2.3). All organic material was collected between July 16 and August 20, 2016. Sampling and processing procedures were realized following recommendations from Cornelissen *et al.* (2003) and Garnier *et al.* (2013). To collect at least 10 leaves by individual, one or two 50 cm long lateral branches, located in the top third of the crown (sun leaves), were severed and wrapped in moist newspapers before being immediately sealed in a plastic bag. Samples were stored in a cooler for transport and refrigerated at 4 °C until processing, which occurred maximally 20 days later. For LMA measurement, 5 of the

healthiest mature leaves were randomly selected from every individual. Because GLTR have compound leaves that were both pinnately and bipinnately divided at the time of sampling (see Appendix G), measurements were made on 20 leaflets of each type, randomly chosen from 5 leaflets per category of division (see Appendix H). Leaves were rehydrated in the dark by dipping the petioles in water tubes for at least six hours before subsequent measurements. Leaves were scanned with a flat-bed scanner (Epson expression 1680, Epson, Ontario, Canada) to determine leaf area (LA) using ImageJ software (ImageJ, v. 1.44b, National Institutes of Health, USA). Leaves were dried for 48h at 65 °C and weighted to acquire leaf dry mass (LDM). LMA (g m^{-2}) was calculated as the ratio of LDM by LA.

Using a fork-like tool, a main root of 10-20 cm depth was unearthed, then delicately traced until it branched off into fine root ($<2\text{mm}$ diameter). The whole section was then cut and extracted with surrounding soil to minimize damage. All extracted belowground material were horizontally located between 40 and 60 centimeters from the sampled tree's trunk, inside the original planting pit. This process was repeated along the same root at different locations or on a different root following the same protocol until at least 10 segments of $<2\text{mm}$ were collected for each tree (Guo *et al.*, 2008). Samples were immediately placed in a cooler for transport and refrigerated at 3 °C until processing, which occurred 2 to 3 months later. Roots were then carefully washed with water over a 0.2 mm sieve. Ten of the most intact segments of the first three orders of fine root, as proposed in McCormack *et al.* (2014), were randomly chosen amongst the whole roots sample of each tree and dissected under a stereo microscope (see Appendix C, D and E). Using a needle for manipulation, roots were then fully spread in a water filled plastic tray before being scanned in a flat-bed scanner at a resolution of 1600 dpi (Epson expression 1680, Epson, Ontario, Canada). Total length (RL, cm) and mean diameter of the three first order grouped together (D_{1-3} , mm) were measured with WinRhizo (v. 2013e; Regent Instruments Inc., Québec, Canada) for every repetition ($n=10/\text{tree}$). The number of root tips was visually assessed for each

individual embranchment and a ratio of the number of tips per unit RL was calculated to acquire BI (number of tips/RL cm) (Kubisch *et al.*, 2015). Samples were then dried at 65 °C for at least 48 hours and then weighted on a 5 decimals balance to acquire a single value per tree of roots dry mass (RDM, g). SRL (m g^{-1}) was calculated as the ratio of RL by RDW.

2.2.5 Statistical analysis

To illustrate the environmental variation across the three habitats, a principal component analysis (PCA) was performed on the whole dataset of quantified environmental parameters of every tree, then grouped by habitats. Similarly, to explore differences and similarities in overall functional trait values between the six species, another PCA was performed on the entire dataset of trees and traits, and the output was grouped by species.

To test for intraspecific difference between habitats for both trait values and environmental parameters, a one-way ANOVA followed by a post-hoc Tukey HSD test was performed for each trait and environmental parameter on the whole raw dataset, *i.e.* including within-individual repetitions. Because STC values are discreet ordinal data, non-parametric Kruskal-Wallis one-way ANOVA was used instead for this parameter. In the case of SWC, pH and OM, it was only possible to perform a simple T-test between parks and streets, because only one value was taken by species at the TN site (very uniform agricultural soils). The residuals of each regression were visually assessed for normality, and transformations were applied when necessary.

Total phenotypic variability (CV) of a species represents the entire span of variation for a given trait resulting from the combination of all sources of influence: genetic constraints, environmental parameters influence and the relationship between genomes

and abiotic factors (Whitman & Agrawal, 2009). CV was quantified as a standard coefficient of variation, *i.e.* the standard deviation divided by the mean, based on the whole dataset for each trait by species. Intraspecific CV were calculated for each trait on the whole dataset for each species. Two-tailed asymptotic inference test for coefficient of variation (Miller *et al.*, 1997) was applied to test for significant differences in CV between traits at the intraspecific level and between species for each trait. Testing for significant difference in phenotypic plasticity index (PI) between species and traits was not directly possible because of the lack of variance around values (Valladares *et al.*, 2006; Castro-Díez *et al.* 2005). A distribution was therefore created, to circumvent this constraint, by bootstrapping (1000 repetitions) for each trait-species to randomly select a pair of trait's means from trees located in habitats included in the PI calculation ($max_{hab} - min_{hab}$). Phenotypic plasticity index for each trait by species was calculated between habitats having the maximum (max_{hab}) and minimum mean values (min_{hab}), such as:

$$PI = [max_{hab} - min_{hab}] / max_{hab} \quad [Eq. 2.1]$$

The direction of the calculation of PI for each pair was always from *max* to *min* habitats, regardless of whether the selected value in *max* was greater than the selected mean from *min*. Consequently, the resulting PI were transformed to absolute values, considering that our second hypothesis was simply to test for interspecific difference and to reduce the influence of outliers during bootstrapping. To test for differences in PI among traits at intraspecific level and between species at the trait level, a one-way ANOVA was carried out on the created distribution and subsequent Tukey HSD tests were applied ($P < 0.05$). Proportionating the phenotypic plasticity of a trait to its total variability can then be achieved by calculating a ratio of PI over CV (PI/CV), to determine how much of the overall phenotypic variability is due to environmentally induced plasticity (Tobner *et al.*, 2013). We then adjusted PI with its PI/CV ratio to address for heteroscedasticity caused by a scaling effect during bootstrapping, such as:

$$PI_{adj} = PI * (PI/CV) \quad [Eq. 2.2]$$

Thus, by integrating PI/CV in PI_{adj} , statistical power is also increased we compensated for the low statistical power to permit comparison between species with large differences in natural range of values for a given trait. Because PI_{adj} is in fact a coefficient between 0 and 1, a two-tailed asymptotic inference test for coefficient of variation was applied to investigate for significant differences in PI_{adj} between species for each trait and between traits at the interspecific level. However, PI_{adj} is not a typical coefficient of variation and the test described by Miller and Feltz (1997, see **eq. 3.5 to 3.13**) is based on population size. Therefore, we adjusted the test's equation to incorporate PI population (*i.e.* number of measurement repetition for the corresponding habitats; **n**), such as:

$$nPI_{adj} = nPI * (nPI/nCV) \quad [Eq. 2.3]$$

Two threshold values of PI_{adj} were arbitrary determined to distinguish strong plastic response ($PI_{adj} > 0.10$) and weak or marginal plastic response ($0.05 \leq PI_{adj} < 0.10$) to facilitate interpretation. As far as we know, Tobner *et al.* (2013) is the only study using PI/CV to explore differences in relative PP between species and traits. Thus, this is the first study to adjust PI with PI/CV and to consider population size and scaling effect bias while testing for differences in PI_{adj} . All statistical tests were performed on JMP 10 (SAS Institute Inc., Cary, NC, USA), except for the two-tailed asymptotic inference tests for CV and the customized test for PI_{adj} , which were manually calculated on Microsoft Excel.

2.3 Results

2.3.1 Environmental characterization

Results of the PCA performed on the entire tree–environmental parameters dataset show that the three urban environmental conditions are mostly differentiated in their environmental conditions along the first axis (60.5% of variance explained; Fig. 2.3). This axis is positively correlated with STC, pH, OM and SWC and negatively correlated with SC (Fig. 2.3). STC, pH and SWC increased along the urbanization gradient, but only STC is consistently and significantly higher at US than at TN (Table 2.4). OM is also generally higher in urban sites, but not significantly. However, VWC and SC are significantly lower in UP and US versus TN, with few exceptions (Table 2.4). VWC is not particularly correlated with the first two axes but is orientated in the same direction as the ellipsis of US. No significant difference between species for each environmental parameter was detected when testing on the whole dataset (Table 2.4), supporting that species are overall exposed to a variation in environmental parameters across the urbanization gradient.

2.3.2 Interspecific comparison

The PCA performed on the entire four traits and species dataset illustrates that species form three distinct group along axis 1 (69.7% of total variance explained; Fig. 2.4). BENI is on the far right of axis 1, GIBI and GLTR are on the polar left of axis 1, while the four other species are in the center. Axis 1 is positively correlated with SRL and BI and negatively with D_{1-3} (Figure 2.4). Ellipsis of ACPL, GIBI, GLTR, and particularly SYRE, mainly extended on axis 2, which is positively correlated with LMA (19,7% of variance explained). BENI's ellipsis extended more equally on both axes and

ACXFR's ellipsis is smaller and more clustered than the other (Figure 2.4). When looking at the four traits simultaneously, PI_{adj} of GLTR and SYRE is overall significantly greater than the other species, closely followed by BENI and ACPL (Table 2.4; Figure 2.6). These four species showed significant plasticity in either three or four of the four traits (Figure 2.5). Conversely, ACXFR and GIBI expressed significant PI_{adj} only for one of the four traits (Figure 2.5). Noteworthy, SYRE have the largest PI_{adj} amongst the six species in both LMA and SRL between TN and the urban sites (Table 2.4; Figure 2.4). PI_{adj} of SRL for SYRE is even the highest amongst all traits and species included in the study, both before and after being adjusted with CV (Table 2.4, Figure 2.6). Also, only ACXFR and BENI have a significant and great PI_{adj} for BI amongst the species (Table 2.4; Figure 2.6).

2.3.3 Intraspecific trait variation across the urbanization gradient

All species showed a phenotypic response in LMA or LA to the urbanization gradient (Figure 2.7). LMA is the only trait with a significant PI_{adj} for GIBI, even if the response is relatively small ($PI_{adj} = 0.06$; Table 2.4). LMA values are significantly lower in UP and US than at TN for most species with two exceptions: BENI and ACXFR (Figure 2.7). LMA values of BENI gradually increased along the urbanization gradient (significant only between TN and US) while its LA is lower in urban sites than at TN, but only significantly between TN and UP (Figure 2.7). No significant difference in LMA for ACXFR along the urbanization gradient was detected for ACXFR, but the LA is significantly smaller in urban sites than at TN (see Figure 2.7; Appendix D). Even if ACPL, SYRE, GIBI and GLTR shared a similar direction of LMA variation along the urbanization gradient, their LA did not follow the same response pattern independently of LMA (Figure 2.7). No significant variation of LA for ACPL and GLTR along the urbanization gradient was detected. LA of SYRE also remained stable

between TN and UP, but significantly decreased in US alike GIBI's foliar response (Figure 2.7).

PP expression for the belowground traits are overall less consistent across species and their response pattern along the urbanization gradient are less linear than for LMA or LA (Table 2.4; Figure 2.5; Figure 2.7). Still, some species showed equivalent or greater plasticity for fine root traits in comparison to LMA (e.g. BI of BENI, D_{1-3} of GLTR and SRL of SYRE; Table 2.4, Figure 2.5). Tukey HSD test on SRL means across the urbanization gradient only detected a significant difference for SYRE, whose SRL is significantly higher in UP and US than at TN (Figure 2.7). Nevertheless, PI_{adj} calculation for SRL of ACPL, BENI and GLTR is significant, as it is for SYRE (Table 2.4, Figure 2.5).

D_{1-3} is the least responsive trait across species when considering PI_{adj} , with only one species with a significantly large PI_{adj} and two species with a weak but significant PI_{adj} . D_{1-3} is also the only unresponsive trait for SYRE. D_{1-3} of GLTR and BENI increased significantly between TN and urban sites, but the difference is only significant in US for BENI (Figure 2.7). Significant PI_{adj} was detected in four species for BI, even if CV values of BI are consistently higher than in the other traits (Table 2.4; Figure 2.6). When considering only PI_{adj} and the four traits, BI is the only plastic trait for ACXFR and the only unresponsive trait for ACPL. BI of ACXFR and BENI gradually increased along the urbanization gradient, but only significantly between TN and US. BI is significantly lower for GLTR and SYRE in UP only and their PI_{adj} is relatively weak (Table 2.4; Figure 2.7). Noteworthy, PI calculation (i.e. max_{hab} and min_{hab}), is performed between UP and US for SRL and D_{1-3} of ACPL and for BI of SYRE (Figure 2.7). SRL of ACPL is slightly higher in UP (not significant), while its D_{1-3} is significantly lower in UP only (Figure 2.7).

2.4 Discussion

2.4.1 Acclimation of young trees to urban sites implies phenotypic plasticity.

As expected, the six species showed significant plasticity on at least one trait between TN and the urban sites. This suggests that the environmental distance along the studied urbanization gradient was wide enough to induce PP in the young trees. Our results strongly support our first hypothesis, which may indicate that acclimation of young trees to urban stressors through PP expression may be widespread across species and may be crucial in their establishment success in urban sites.

The magnitude of PP expression and the combination of responsive traits was very dependent on species identity, supporting our second hypothesis. Indeed, plants are physiologically and phenotypically coordinated organisms that can exhibit complex trade-off response between different traits in response to the same set of co-varying environmental parameters (Chapin, 1991; de Kroon *et al.*, 2005). The unique biological profile of each species was highlighted both by our results (Figure 2.4) and by academic and horticultural literature (see Table 2.2; Table 2.6 to 2.8). Even if PP can increase fitness of a given genotype for a given context, a greater PP does not necessarily reflect a greater chance of survival or a greater fitness (Robinson *et al.*, 2013). Thereby, tree species considered to be overall more tolerant to urban conditions did not consistently show more PP in the four studied traits than those considered less tolerant. For example, ACPL is the most abundant planted tree in Montreal (Table 2.2), one of only a handful considered hardy enough for sidewalk pits in the most urbanized areas and is extensively used in cities across North America and Eurasia (Nowak & Rowntree, 1990). In comparison, the abundance of BENI in Montreal's canopy is negligible and reputedly has the lowest tolerance to drought and salinity amongst the six studied species (Table 2.2; Table 2.6 to 2.8). Nevertheless, these two species were not

significantly different overall when looking solely at the PI_{adj} of the four traits. Likewise, both GLTR and GIBI reportedly possess high tolerance to most urban abiotic stressors (Table 2.2; Table 2.6 to 2.8) and are widely planted in urban parks and streets across North America, Europe, and Asia (Paul *et al.*, 2002, Nowak & Rowntree, 1990; Whetstone, 2006). Still, we observed the largest overall PP expression in GLTR and the weakest in GIBI amongst all species.

Our results showed that ACPL, BENI, GLTR and SYRE were overall the most plastic species (see Table 2.4; Figure 2.5). The great overall PP expression for ACPL was expected, as previous studies observed high PP of leaves or fine root for this species in response to temperature (Saümel, 2006) and light (Paquette *et al.*, 2012). In their natural habitats, BENI, GLTR and SYRE are pioneer species (Ohwi, 1965; Funk & David, 1965; Wolfe & Pittillo, 1977) and most pioneer species also generally have a resource-acquisitive strategy (Dalling, 2008), which is linked to a greater magnitude of PP than the more resource-conservative species (Crick & Grime 1987; Grassein *et al.* 2010). Therefore, the low value of PP for the four traits observed for GIBI may reflect its slow-growth rate and evidence of its tolerance to extreme environmental conditions (Major, 1967; Royer *et al.*, 2003), characteristics that have been linked previously with low plasticity (Niinemets, 2010). Preservation of an optimal carbon balance by avoiding unnecessary carbon investment through resource allocation trade-off can be more advantageous than PP to maintain homeostasis depending on the environmental context (Herms & Mattson, 1992). Thus, stability of traits can indicate a high level of efficiency in exploiting resource in a specific environmental context (Grime, 2006), but can also indicate limits to PP expression due to the high cost of maintaining a positive carbon balance despite environmental stochasticity (Van Kleunen and Fischer, 2005; Ferrini *et al.*, 2014; Ramirez, 2017). Indeed, expression of PP implies several potential costs (DeWitt *et al.*, 1998) that can result in a reduction of fitness by inducing developmental instability in highly stochastic or stressful environment for example (Tarasjev, 1995; Møller, 1997).

The lack of PP detection does not exclude the possibility that adaptive plasticity did happen but on traits that were not quantified in this study. Indeed, the absence of plasticity in a trait in the presence of stressful abiotic conditions must imply buffering through plasticity in other traits (Whitman & Agrawal, 2009). For example, Gillner *et al.* (2016) observed that GIBI individuals exposed to a combination of high temperature and water limitation in urban habitats adopted an isohydric strategy (*i.e.* the avoidance of heat and drought stress by decreasing stomatal conductance, thus maintaining water potential). This avoidance strategy does not necessarily imply PP of leaves or fine root and could rather be the result of other physiological mechanism, such as early stomatal closure (Manzoni *et al.*, 2011).

Overall, our results show that variation of LMA and LA across the urbanization gradient was present in the six studied species and that the direction of this variation was related to the urbanization gradient. However, belowground traits response was inconsistent across species, as opposed to foliar traits. Indeed, foliar traits are reportedly highly sensitive to atmospheric conditions such as temperature and high VPD (Medeiros & Ward, 2013; Pratt & Mooney, 2013) which are arguably the most limiting abiotic parameters in urban area. Conversely, the root system is not directly exposed to atmospheric conditions and are even reportedly less sensitive than foliar traits to some urban soil stressors, *e.g.* high soil salinity (Cheeseman, 1988). However, large intraspecific variability of root architecture and morphology in response to heterogeneity in soil parameters has been emphasized by multiple authors (*e.g.* Aspelmeier & Leuscher, 2005; Ostonen *et al.*, 2007; Tobner *et al.*, 2013; Weemstra *et al.*, 2016). This high sensitivity of fine root to a plethora of highly heterogeneous soil parameters across sites is highlighted by our results when looking at SRL and D₁₋₃ of ACPL and BI of SYRE. In these cases, the greatest distance in mean values were measured between US and UP instead of between TN and urban sites, underlining that variation of soil conditions was more independent of the urbanization gradient than atmospheric conditions, and much more linked to local fine-scale variations.

2.4.2 Interspecific comparison across the urbanization gradient

PI_{adj} values only give an indication of the magnitude of plasticity expression. Therefore, investigation of the response direction of traits and their components (*i.e.* LA for LMA, RL and RDW for SRL) along a gradient can provide insights about species-specific adaptations mechanisms. However, it is important to acknowledge that the interpretation of the parameters that drives the variation of traits and the effect of the observed PP expression on fitness of trees is very challenging in the presence of multiple environmental gradients, such as in our study. The presence of co-varying parameters can induce both synergistic and antagonistic effects (Chapin, 1991; de Kroon *et al.*, 2005) that can result in complex orthogonal response between the components of a trait and with other coordinated traits, complicating and limiting conclusions regarding the causes and drivers behind the observed response (Vile *et al.*, 2012, Williams *et al.*, 2015). Therefore, we concede that the interpretation and the conclusions regarding the drivers and the ecological meaning of the variation of traits in this study must be taken with caution.

The independent effects of elevated temperature and hydric stress on LMA direction of response are typically opposed (see Table 2.3) and are respectively driven by a negative and a positive variation of either or both leaf density (LD) and leaf thickness (LT) rather than by a variation in LA (Poorter *et al.*, 2009). Thus, thinner leaves with lower LD and LMA are less costly to produce and are considered adaptations to higher temperatures through an increase in water-use efficiency (WUE) to cope with the evapotranspiration increase (Boese & Huner, 1990; Loveys *et al.*, 2002; Luomala *et al.* 2005). Another type of foliar morphological response observed in this study was a combination of a decrease in LA accompanied with some increase in LT or LD, because a decrease in LA alone would have induce higher LMA values in urban sites. Previous studies have showed that smaller, thicker, and more sclerophyllous leaves are

adaptations to sites where both water limitation and high temperature are present (Cunningham *et al.*, 1999; Wright *et al.*, 2004). We observed this type of morphological response between TN and US for GIBI and SYRE, but also for ACXFR in both UP and US. However, the increase in LD and/or LT for ACXFR in urban sites must have been proportional to the observed decrease in LA to explain the stability of its LMA across the urbanization gradient (see Appendix D).

A third type of foliar response was observed in BENI; higher LMA driven by an increase in LT and/or LD, without variation in LA (see Appendix F). As stated earlier, this type of foliar response is a typical response to hydric limitation (Poorter *et al.*, 2009). Therefore, BENI seems to be the only studied species that predominantly showed a foliar response typically associated with hydric limitation. This conclusion is supported by the fact that species with naturally high LMA are generally associated with tolerance to hydric stress (Abrams, 1990), while BENI was the species with the lowest LMA values (Figure 2.7). Also, BENI has the lowest score of drought tolerance index, followed by SYRE and ACXFR (see Table 2.2). Hirons and Sjöman (2018) recommend to plant BENI strictly in parks and BENI is considered the most sensitive to prolonged hydric limitation of the six species (Bassuk *et al.*, 2009), supporting our interpretation of the observed response.

SYRE's large PI_{adj} for LMA and SRL whose variation were opposed across the urbanization gradient also coincide with the fact that SRL and LMA has been reported to be negatively correlated in some cases (Withington *et al.*, 2006; Holdaway *et al.*, 2011). However, a meta-analysis from Weemstra *et al.* (2016) concluded that this correlation is inconsistent across species and environmental context, which could explain why we only clearly observed this pattern in SYRE. The large increase of SRL values for SYRE in urban sites versus TN must be driven by a decrease in root tissue density (RD), because no significant variation in both D_{1-3} and RL were detected between the three habitats for this species (Figure 2.7). Higher SRL with higher RD

has been found to be consistently linked with a decrease in fine root respiration (Makita *et al.*, 2012). A reduction in fine root respiration reduces osmotic water-loss in theory, pointing toward a belowground avoidance strategy to hydric stress in urban sites for SYRE which also concord with its reported sensitivity to hydric stress.

Other noteworthy significant variations of belowground traits between TN and urban sites include higher BI for ACXFR and BENI in US and larger D_{1-3} for BENI and GLTR in both UP and US. The lower soil compaction (SC) in urban sites could explain the higher BI values of ACXFR and BENI in those sites. Higher SC typically reduce BI (Iijima & Kono, 1991; Yamauchi, 1993; Masle, 2002) and increase fine root diameter (Bejarano *et al.*, 2010; Alameda & Villar, 2012; Grzesiak, 2015). Unexpectedly, we measured significantly lower SC values in UP and US than at TN, which, in retrospect, is probably attributable to the frequent passage of machinery between planting rows at TN. Thus, ACXFR and BENI could have profited from the lower soil resistance in urban sites to develop a more ramified belowground network, increasing the absorption potential of water and nutrients to compensate for higher aboveground evapotranspiration and carbon loss. However, the variation in SC does not coincide with the significantly larger D_{1-3} for BENI and GLTR in urban sites. The higher D_{1-3} values for GLTR in urban sites fit with the lower SRL values we observed. A negative correlation between SRL and fine root diameter has been observed in some tree species (see Ostonen *et al.*, 2007). However, both SRL and D_{1-3} were larger in US in the case of BENI. Therefore, the higher D_{1-3} of BENI in urban sites could also rather reflect its reported low tolerance to hydric stress (Bassuk *et al.*, 2009), as it has been advanced that larger fine root diameter may be a morphological adaptation to maintain hydraulic conductance despite low-water availability (Hacke *et al.*, 2000).

2.5 Conclusion

We found evidence supporting that young tree's acclimation to urban habitats through PP is widespread across species and, therefore, may be determinant in their survival after plantation in urban settings. However, the combination of traits in which a response was observed, and the magnitude of this response was very dependent on species identity, obviously because of their different life-history and phylogeny. Gradual variation in LMA or LA along the urbanization gradient was present in all species and, depending on species identity and the habitat (UP vs. US), corresponded to a typical response to either hydric stress, temperature, or a combination of both. Belowground traits response was less consistent across species and may be the result of high heterogeneity in soil conditions within-urban sites (see Table 2.4). These results suggest that foliar traits (*e.g.* LMA, LA, LT and LD) may be better indicators of species-specific sensibility to limiting environmental conditions in urban area, such as elevated temperature and hydric stress, and is consistent with the idea that above-ground environmental conditions might be more affected by urban conditions than below-ground conditions, or in a more predictable, uniform fashion. However, more variability in belowground conditions may also explain the more complex response patterns in fine root traits.

It is difficult to argue confidently from our data whether the observed PP reflect an adaptive or maladaptive response to environmental conditions. To answer this question, PP would have to be paired with a quantitative estimate for fitness or performance, such as relative growth rate (RGR) or plant survival over time (Kenney *et al.*, 2011). The small population size by habitat is also a limit of this study, resulting in low statistical power. Also, because LD and LT were not measured, the attribution of a specific environmental factor as a driver of variation in LMA is purely speculative, even though logical. We concede that the measurement of only one foliar trait and three fine root traits that are not specifically associated with tolerance to hydric and thermal

stress is a limitation in this study and only superficially cover our research objectives. The investigation of other traits related to thermal tolerance of the photosystem, like stomatal osmotic potential, stomatal density (Sjöman *et al.*, 2015), stomatal conductance (Pace *et al.*, 2020) turgor loss point, Huber value, leaf carbon isotope ratio, turgor loss point, osmotic potential (Esperon-Rodriguez *et al.*, 2020), xylem embolism tolerance (Urli *et al.*, 2013), or chlorophyll-a fluorescence (Swoczyna *et al.*, 2015), would provide a much more exhaustive assessment of subtlety in species-specific acclimation mechanism and response to urban stress factors. It would also be interesting that further studies incorporate a temporal dimension to their experimental design, studying traits variation over years as tree progress in their ontogeny and time of exposure to urban conditions. The acquisition of these information for a large specter of species, genotypes, climates, and urban niches could result in the creation of very accurate tool to match trees and sites that could be bridged with climatic models to increase our chances to plant the right urban forest today for tomorrow's needs.

2.6 Acknowledgments

We would like to thank the NSERC and Hydro-Québec for funding for this research. We would also like to thank the municipal tree nursery of the City of Montreal and the administration of the Ahuntsic-Cartierville borough for allowing us to collect organic material on their trees. We are also very grateful for the insights and guidance from the Centre for Forest research professionals Stéphane Daigle concerning statistical analysis Mélanie Desrochers for geospatial work, and for the technical help from several precious undergraduate interns during field and laboratory work

.2.7 Tables and figures

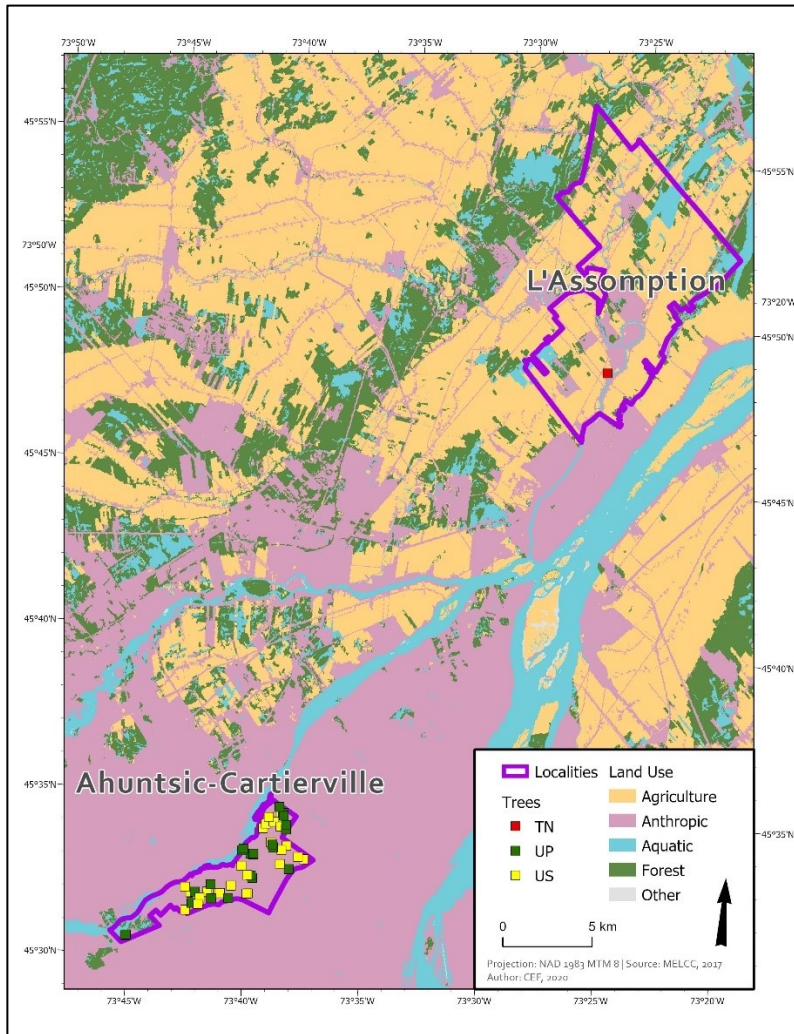


Figure 2.1 Geographic localisation of Ahuntsic-Cartierville borough in Montreal, Canada, and of the tree nursery site located in the municipality of L'Assomption, in a rural context. Colored squares represent trees localisation by site type (TN = tree nursery; UP = urban parks; US = urban streets). Land usage was grouped in umbrella categories to illustrate the contrast in urban context between TN and urban sites.

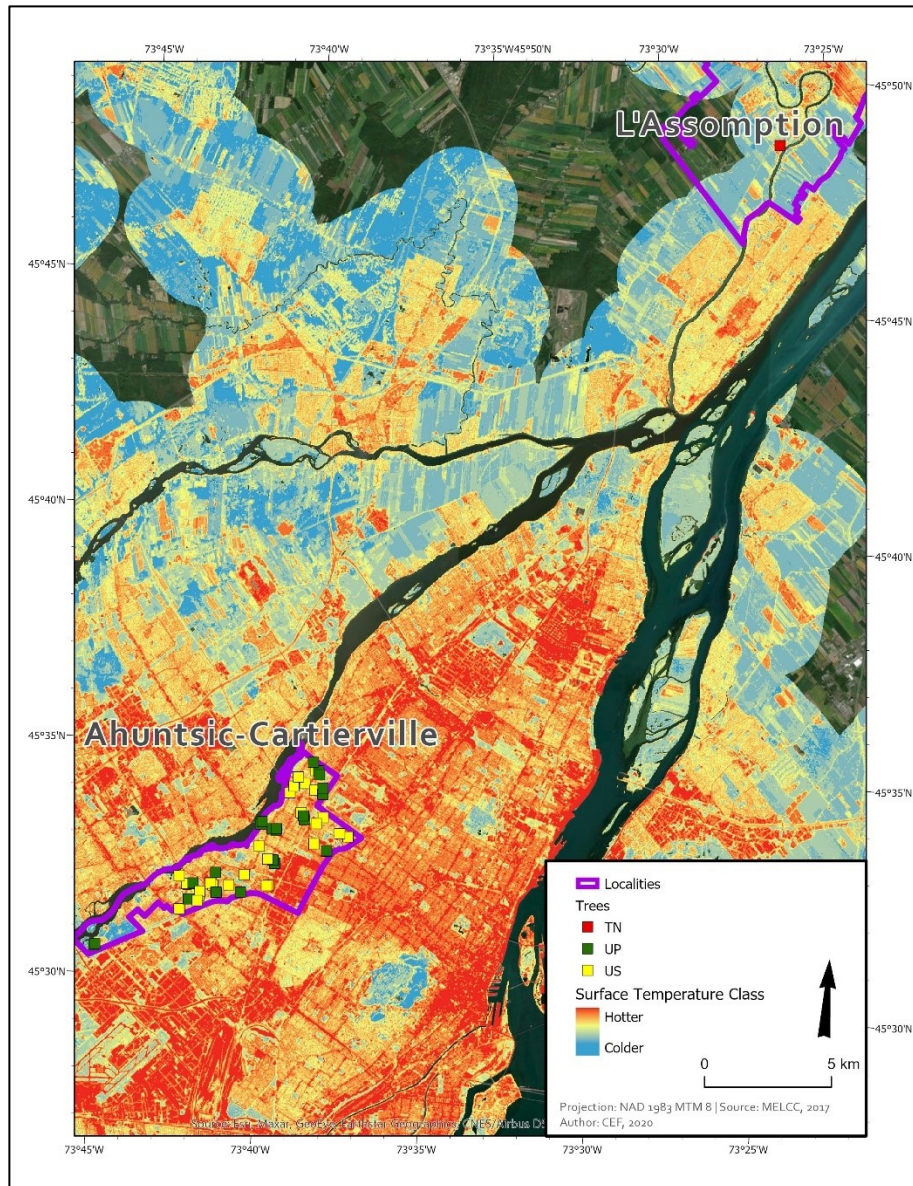


Figure 2.2 Satellite imagery illustrating the maximum surface temperature class (STC) in the summer of 2013 for the two localities, the Ahuntsic-Cartierville borough and Montreal's municipal tree nursery in L'Assomption, and their surroundings areas (Boulefroy *et al.*, 2013; CERFO, 2013). STC is using a scale of ten categories (0-9), ranging from blue (coldest) to red (hottest). Square icons represent the localisation of trees at the tree nursery (TN; red square), in urban parks (UP; green squares) and in urban streets (US; yellow squares).

Table 2.1 Sample size (n) for each species (ACPL = *Acer platanoides*, ACXFR = *Acer x freemanii*, BENI = *Betula nigra*, GIBI = *Ginkgo biloba*, GLTR = *Gleditsia triacanthos*, SYRE = *Syringa reticulata*) by habitat (TN= tree nursery, UP = urban parks, US = urban streets), range of min. – max. diameter at breast high (DBH) and the number of years since transplantation from TN at the moment that sampling was performed.

Species	Pop. size (n)				DBH (cm)			Years of exposure		
	TN	UP	US	Total	TN	UP	US	TN	UP	US
ACPL	5	7	5	17	3.5-4.5	5-14	5-13	-	2-8	2-6
ACXFR	5	5	5	15	3.5-6.5	9-10	7-10	-	4-6	2-6
BENI	5	5	5	15	9-10	5-9	6-7	-	2-3	2-3
GIBI	5	-	5	10	3-4.5	-	7-16	-	-	3-5
GLTR	5	5	5	15	4-6	5-10	4.5-10	-	3-6	2-5
SYRE	5	6	5	16	4-5	8-10	4-7.5	-	4-5	3-4

Table 2.2 Presentation of the six studied species (ACPL = *Acer platanoides*, ACXFR = *Acer freemanii*, BENI = *Betula nigra*, GIBI = *Ginkgo biloba*, GLTR = *Gleditsia triacanthos*, SYRE = *Syringa reticulata*) : cultivar, geographical origin taxonomical clade (A=Angiosperm; G=Gymnosperm), taxonomical family, shade tolerance index (ST), drought tolerance index (DT), prolonged waterlogging tolerance index (WT) and relative abundance in Montreal's managed canopy (MTL rank; number of representent of the species in the public dataset / total number of trees in the public dataset).

Species	Cultivar	Origin	A/G	Family	ST ¹	DT ¹	WT ¹	MTL rank (%) ²
ACPL	Deborah	Europe	A	Sapindaceae	4,2	2,73	1,46	1 (22.4)
ACXFR	August blaze	N. America	A	Sapindaceae	3,52	2,36	2,235	30 (0.37)
BENI	n/a	USA	A	Betulaceae	1,45	1,53	2,85	109 (0.01)
GIBI	Autumn gold	China	G	Ginkgoaceae	1,34	3,99	1,13	23 (0.50)
GLTR	Skyline	USA	A	Fabaceae	1,61	4,98	2,69	4 (7.26)
SYRE	Ivory Silk	Asia	A	Oleaceae	1,35	2,38	2,27	11 (1.51)

¹ Niinemets, Ü. & Valladares, F. (2006). Tolerance to shade, drought, and waterlogging of temperate northern hemisphere trees and shrubs. *Ecological Monographs*, 76(4): 521–547.

² Ville de Montréal. (2017, 23 novembre). Répertoire des données sur les arbres publics du territoire de la Ville de Montréal. Récupéré de <https://donnees.montreal.ca/ville-de-montreal/arbres>

Table 2.3 Presentation of the selected functional traits, their abbreviation, their units of measurement and their ecological relevance.

Trait	Abbrev.	Units	Relevance
Leaf mass area	LMA	cm ² g ⁻¹	Central indicator of leaf economic strategy, previously linked with drought and heat tolerance. Leaves with high LMA (larger LT, greater LD, or both) are typically associated with increase WUE and lower photosynthetic rates (Cunningham et al., 1999; Cornelissen et al., 2003; Wright et al., 2004).
Specific root length	SRL	m g ⁻¹	Aboveground equivalent of LMA in terms of functionality. Linked with drought tolerance and nutrient limitation by influencing WUE and leaf hydric potential (Comas and Eissenstat, 2004; Ostonen et al., 2007; Sack et al., 2013).
Fine roots diameter	D ₁₋₃	mm	Determine roots surface area per length and is therefore linked with resource acquisition potential and carbon flux. Highly coordinated with SRL. Related to hydric limitation and soil compaction tolerance (thicker roots enhance soil penetration) (Ostonen et al., 2007; Alameda & Villar, 2012).
Branching intensity	BI	tips cm ⁻¹	Leading root trait of the plant economic spectrum reflecting precision foraging. Dependant on mycorrhizae association type and result of plasticity to the local environment (higher BI permit faster uptake of nutrient and water). Highly Coordinated with SRL and D ₁₋₃ and, indirectly, positively correlated with LMA (Hodge, 2004; Guo et al., 2008; Kong et al., 2014; Liese et al., 2017).

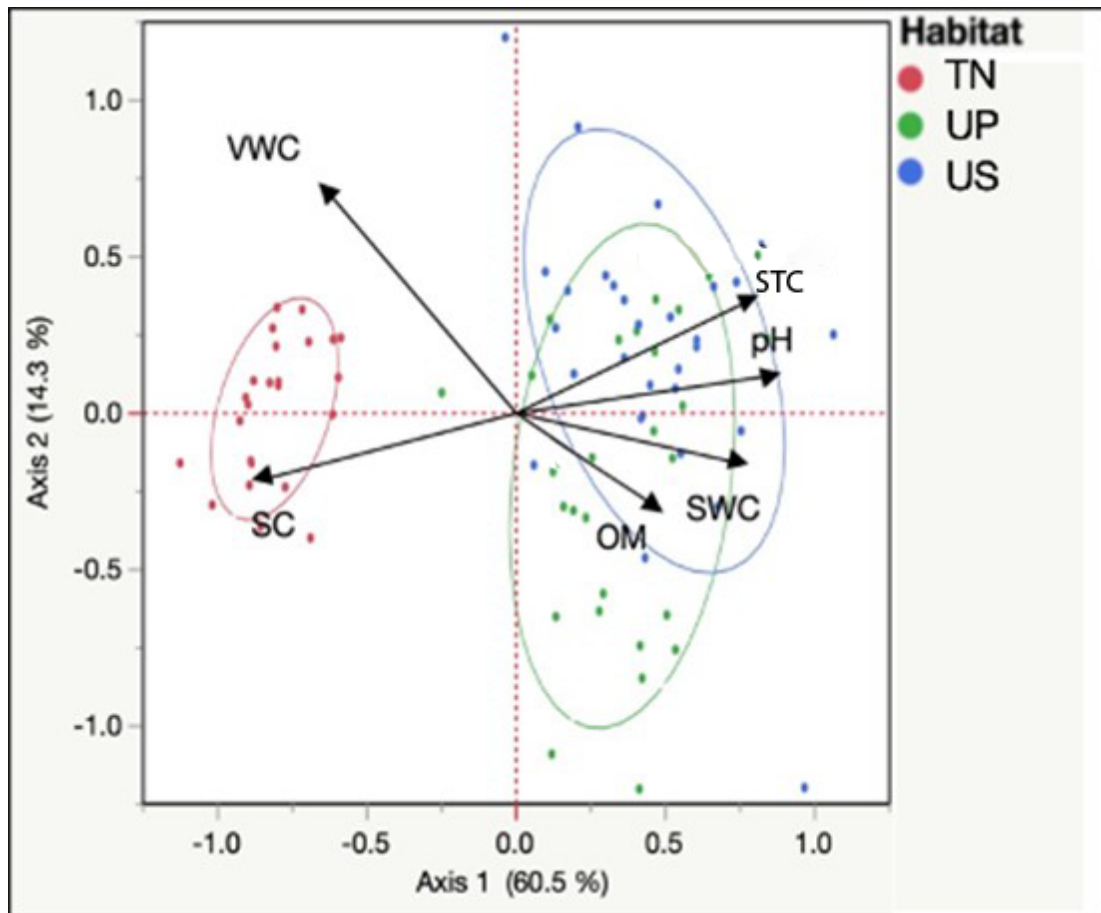


Figure 2.3 Principal component analysis (PCA) of the quantified environmental parameters measured at each tree included in the study (n=88). The three ellipses represent the 75% confidence intervals for the three types of habitat (TN = Tree nursery, UP = Urban parks, US = Urban streets). The first axis explains 60.5 % of environmental variance while the second axis explains 14.3 %. Parameters included are soil pH, soil water conductivity (SWC), soil compaction (SC), soil organic matter content (OM), volumetric water content (VWC), and the maximal surface temperature class (STC).

Table 2.4 Environmental parameters means \pm standard deviation for the three types of habitats (TN = Tree nursery, UP = Urban parks, US = Urban streets) for the six studied species (ACPL = *Acer platanoides*, ACXFR = *Acer freemanii*, BENI = *Betula nigra*, GIBI = *Ginkgo biloba*, GLTR = *Gleditsia triacanthos*, SYRE = *Syringa reticulata*). Parameters include pH, soil water conductivity (SWC), organic matter content (OM), soil compaction (SC), volumetric water content (VWC), and the surface temperature (STC, Fig 2.2). Different letters indicate significant difference ($P < 0.05$) for SC and VWC resulting from a post-hoc Tukey HSD and from the non-parametric (Kruskal-Wallis) one-way ANOVA for STC. Values printed in bold for pH and SWC indicate a significant difference ($P < 0.05$) from T-test between UP and US trees.

Species	Habitat	pH	SWC (μs)	OM (%)	SC (J m^{-2})	VWC (%)	STC (0-9)
ACPL	TN	6,67 \pm 0,00	14,3 \pm 0,0	3,5 \pm 0,0	8039 \pm 872	ab 17,54 \pm 0,40	3 \pm 0 c
	UP	7,40 \pm 0,35	54,6 \pm10,5	13,1 \pm 3,5	9573 \pm 3646	a 14,2 \pm 4,90	5 \pm 1,3 b
	US	7,39 \pm 0,36	22,8 \pm8,3	12,2 \pm 5,0	4469 \pm 494	b 12,5 \pm 4,4	7 \pm 1,1 a
ACXFR	TN	6,93 \pm 0,02	14,1 \pm 1,0	18,8 \pm 0,0	16959 \pm 1050	a 19,6 \pm 2,10	a 2 \pm 0,5 c
	UP	7,53 \pm 0,09	34,6 \pm 10,0	8,2 \pm 1,3	6285 \pm 983	b 16,4 \pm 3,02	ab 5 \pm 2,6 b
	US	7,56 \pm 0,16	31,4 \pm 14,7	10,0 \pm 2,5	5843 \pm 1554	b 12,1 \pm 2,4	b 8 \pm 1,1 a
BENI	TN	6,97 \pm 0,00	16,8 \pm 0,0	2,3 \pm 0,0	14666 \pm 3628	a 19,1 \pm 2,96	a 3 \pm 0,0 c
	UP	7,67 \pm 0,15	43,2 \pm7,5	12,2 \pm 6,1	7012 \pm 927	b 13,4 \pm 4,61	b 4 \pm 0,8 b
	US	7,54 \pm 0,13	23,5 \pm6,7	8,6 \pm 3,4	4458 \pm 1240	b 13,3 \pm 1,2	b 7 \pm 0,7 a
GIBI	TN	7,05 \pm 0,00	16,9 \pm 0,0	4,2 \pm 0,0	14683 \pm 2543	a 23,0 \pm1,0	3,0 \pm0,0
	US	7,50 \pm 0,24	35,8 \pm 10,0	12,6 \pm 6,8	5305 \pm 1088	b 15,4 \pm3,1	6,0 \pm0,7
GLTR	TN	7,03 \pm 0,00	16,7 \pm 0,0	4,2 \pm 0,0	15869 \pm 2733	a 20,6 \pm 1,63	3 \pm 0,0 b
	UP	7,54 \pm 0,10	32,4 \pm 9,9	15,9 \pm 6,7	6107 \pm 1223	b 13,0 \pm 2,67	4 \pm 2,0 ab
	US	7,48 \pm 0,12	22,9 \pm 6,9	10,4 \pm 3,2	4738 \pm 1409	b 18,4 \pm 7,8	7 \pm 0,7 a
SYRE	TN	7,08 \pm 0,00	14,3 \pm 0,0	4,2 \pm 0,0	9712 \pm 1772	a 22,2 \pm 2,05	a 3 \pm 0,0 c
	UP	7,56 \pm 0,19	39,5 \pm 3,7	10,2 \pm 4,3	7647 \pm 3739	ab 14,0 \pm 3,44	b 5 \pm 1,5 b
	US	7,49 \pm 0,43	36,5 \pm 8,6	11,7 \pm 7,7	4604 \pm 1155	b 16,4 \pm 3,2	b 8 \pm 1,3 a

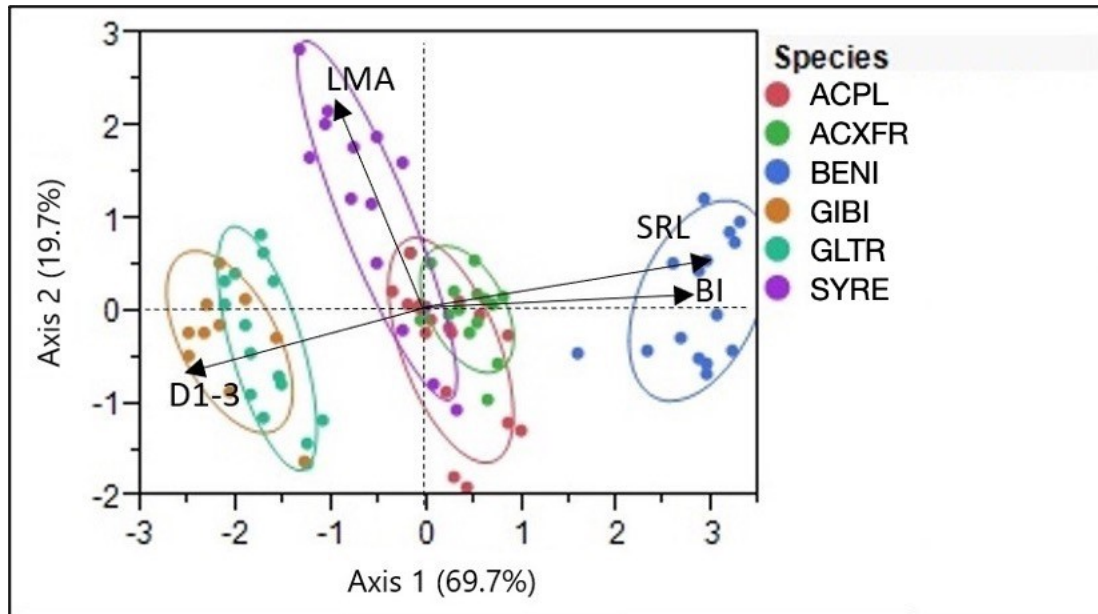


Figure 2.4 Principal component analysis (PCA) of all species ($n=88$) and trait dataset with ellipses representing 75% confidence (ACPL = *Acer platanoides*, ACXFR = *Acer freemanii*, BENI = *Betula nigra*, GIBI = *Ginkgo biloba*, GLTR = *Gleditsia triacanthos*, SYRE = *Syringa reticulata*). Axis 1 (summarizing 69.7 % of the total trait variation) is positively associated with SRL, BI and negatively with D₁₋₃. Species were distinguished in three groups along this axis, with those showing the most resource-conservative strategies or of late successional stage on the left (*i.e.* GIBI and GLTR), the species with the a resource-acquisitive strategy on the right (*i.e.* BENI), and the three other species in between. Axis 2 (19.7% of the total variance) is associated with variation in LMA. SYRE stands out from the other species on this axis.

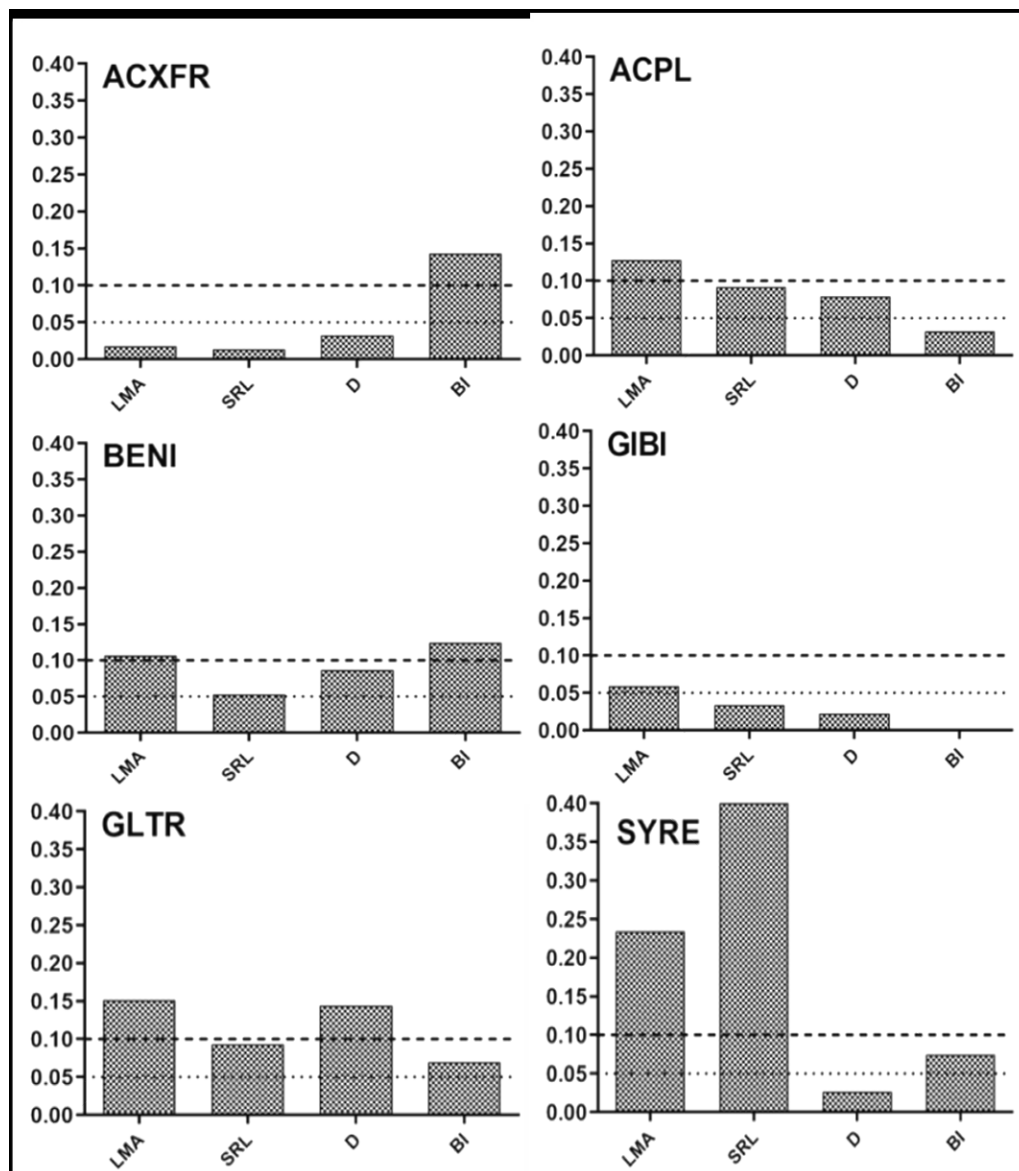


Figure 2.5 Intraspecific comparison of PI_{adj} for leaf mass area (LMA), specific root length (SRL), fine root mean diameter for the three first order (D_{1-3}) and branching intensity (BI), for the six studied species (ACPL = *Acer platanoides*, ACXFR = *Acer freemanii*, BENI = *Betula nigra*, GIBI = *Ginkgo biloba*, GLTR = *Gleditsia triacanthos*, SYRE = *Syringa reticulata*). Different letters indicate significant difference between traits ($P < 0.05$) from our customized Miller test for CV (see methodology). High plasticity threshold is represented by black dotted line ($PI_{adj} \geq 0.10$) and small or marginal plasticity threshold are represented by the lowest dotted line ($PI_{adj} \geq 0.05$).

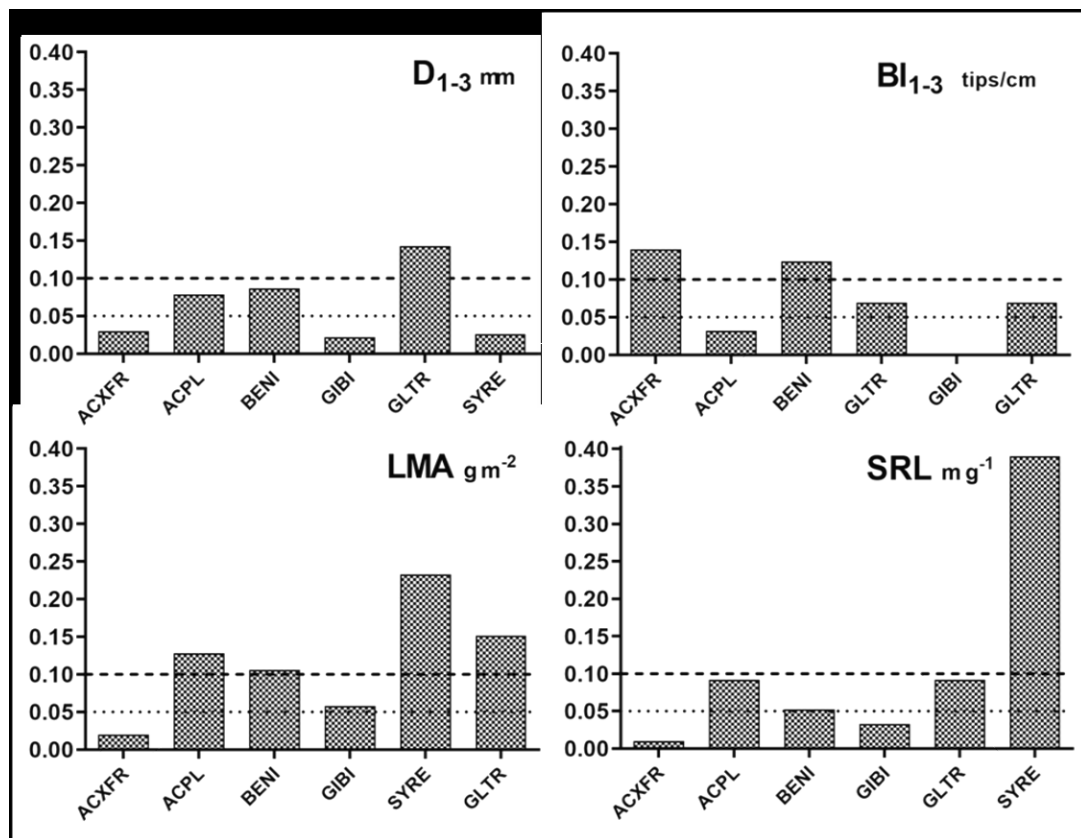


Figure 2.6 Interspecific comparison of PI_{adj} for leaf mass area (LMA), specific root length (SRL), fine root mean diameter for the three first order (D_{1-3}) and branching intensity (BI) for the six studied species (ACPL = *Acer platanoides*, ACXFR = *Acer freemanii*, BENI = *Betula nigra*, GIBI = *Ginkgo biloba*, GLTR = *Gleditsia triacanthos*, SYRE = *Syringa reticulata*). Different letters indicate significant difference between traits PI_{adj} ($P < 0.05$) from our customized Miller test for CV (see methodology). High plasticity threshold is represented by the black dotted line ($PI_{adj} \geq 0.10$) and small or marginal plasticity threshold is represented by the lowest dotted line ($PI_{adj} \geq 0.05$).

Table 2.5 Phenotypic plasticity index (PI), total phenotypic variability (CV) and adjusted phenotypic plasticity index (PI_{adj}) for the six studied species (ACPL = *Acer platanoides*, ACXFR = *Acer freemanii*, BENI = *Betula nigra*, GIBI = *Ginkgo biloba*, GLTR = *Gleditsia triacanthos*, SYRE = *Syringa reticulata*) and traits (leaf mass area (LMA), specific root length (SRL), fine root mean diameter for the three first order (D₁₋₃) and branching intensity (BI)). Different letters indicate significant difference from ANOVA between means ($P < 0.05$), while the absence of a letter indicates that no significant difference was detected. Intraspecific differences between traits are indicated with letters printed in italic and interspecific differences for each trait with letters printed in bold.

Trait	ACPL	ACXFR	BENI	GIBI	GLTR	SYRE	
PI	LMA	0,16 <i>a</i> b	0,05 <i>c</i> d	0,12 <i>b</i> c	0,09 <i>a</i> c	0,17 - b	0,23 <i>b</i> a
	SRL	0,13 <i>b</i> bc	0,05 <i>c</i> d	0,09 <i>c</i> c	0,09 <i>a</i> c	0,16 - b	0,40 <i>a</i> a
	D ₁₋₃	0,11 <i>b</i> b	0,07 <i>b</i> c	0,13 <i>b</i> b	0,06 <i>b</i> c	0,14 - a	0,06 <i>d</i> c
	BI	0,11 <i>b</i> c	0,21 <i>a</i> a	0,20 <i>a</i> a	0,03 <i>c</i> d	0,16 - b	0,16 <i>c</i> b
CV	LMA	0,20 <i>b</i> ab	0,12 <i>c</i> c	0,14 <i>c</i> cd	0,14 <i>c</i> c	0,19 <i>b</i> b	0,23 <i>b</i> a
	SRL	0,17 <i>bc</i> ab	0,15 <i>bc</i> b	0,16 <i>bc</i> b	0,25 <i>bc</i> a	0,27 <i>ab</i> a	0,25 <i>b</i> a
	D ₁₋₃	0,16 <i>c</i> b	0,16 <i>b</i> b	0,19 <i>b</i> a	0,15 <i>b</i> b	0,14 <i>c</i> b	0,15 <i>c</i> b
	BI	0,35 <i>a</i> -	0,31 <i>a</i> -	0,32 <i>a</i> -	0,30 <i>a</i> -	0,36 <i>a</i> -	0,35 <i>a</i> -

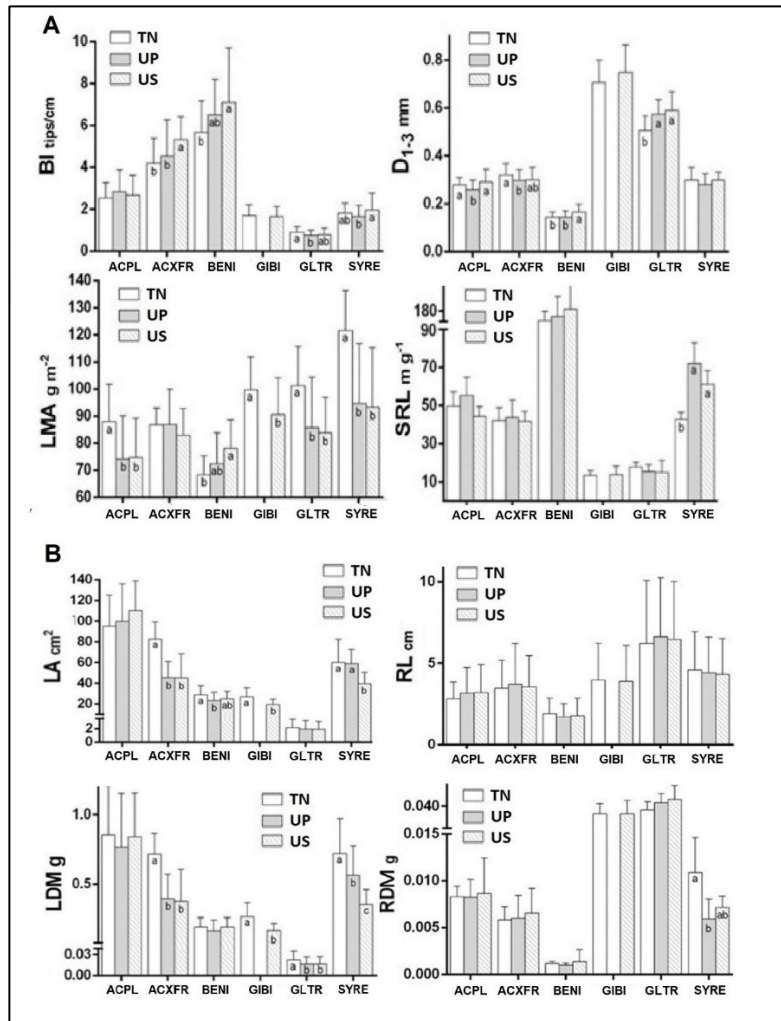


Figure 2.7 Main functional traits (**A**) and their components (**B**) means and standard deviations for trees located in the tree nursery (TN, white), urban parks (UP, gray) and urban streets (US, hatched) for the six species (ACPL = *Acer platanoides*, ACXFR = *Acer freemanii*, BENI = *Betula nigra*, GIBI = *Ginkgo biloba*, GLTR = *Gleditsia triacanthos*, SYRE = *Syringa reticulata*). Core functional traits (**A**) are leaf mass area (LMA), specific root length (SRL), fine root mean diameter for the three first order (D_{1-3}) and branching intensity (BI). Trait components (**B**) are leaf area (LA), leaf dry mass (LDM), fine root mean length (RL) and root dry mass (RDM). Different letters indicate significant differences between habitats from the ANOVA with subsequent post-hoc Tukey HSD test.

Table 2.6 Horticultural profile of the tree species (ACPL = *Acer platanoides*, ACXFR = *Acer freemanii*, BENI = *Betula nigra*, GIBI = *Ginkgo biloba*, GLTR = *Gleditsia triacanthos*, SYRE = *Syringa reticulata*) (Hirons et Sjöman 2018; with permission). The X in the last columns indicate recommendation of this species for the corresponding urban niche (SuDS street = Sustainable Drainage Systems).

Species	Shade tolerance	Drought tolerance	Waterlogging tolerance	SuDS street	Paved street	Parks
ACPL	Medium	Moderately tolerant	Moderately tolerant	X	X	X
ACXFR	Tolerant	Moderately tolerant	Moderately sensitive		X	X
BENI	Intolerant	Sensitive	Sensitive			X
GIBI	Partially tolerant	Tolerant	Sensitive		X	X
GLTR	Intolerant	Tolerant	Moderately tolerant	X	X	X
SYRE	Partially tolerant	Moderately tolerant	Sensitive			X

Table 2.7 Horticultural profile of the tree species (ACPL = *Acer platanoides*, ACXFR = *Acer freemanii*, BENI = *Betula nigra*, GIBI = *Ginkgo biloba*, GLTR = *Gleditsia triacanthos*, SYRE = *Syringa reticulata*) extracted from Bassuk (2009). The X in the last columns indicate recommendation of this species for the corresponding urban niche.

Species	Hardiness zone	Growth rate	Sun/Shade	pH	Salt tolerance	Street tree - lawn	Boardwalk pit	Park tree
ACPL	4	medium	full sun/partial shade	≤ 8.2	some tolerance	x	x	x
ACXFR	4a	medium to fast	full sun	≤ 7.5	unknown	x	x	x
BENI	4b (4a)	medium to fast	full sun/partial shade	≤ 7.0	unknown	x		x
GIBI	4b	slow	full sun	≤ 8.2	some tolerance	x	x	x
GLTR	3b	slow to medium	full sun	≤ 8.2	some tolerance	x	x	x
SYRE	3a	slow to medium	full sun/partial shade	≤ 8.2	some tolerance	x	x	x

Table 2.8 Range of water availability tolerance for the six species (ACPL = *Acer platanoides*, ACXFR = *Acer freemanii*, BENI = *Betula nigra*, GIBI = *Ginkgo biloba*, GLTR = *Gleditsia triacanthos*, SYRE = *Syringa reticulata*). Cases colored in grey correspond to the tolerable range of soil moisture conditions for the species. Adapted from Bassuk (2009).

Species												
	occasionally saturated or very wet soil			Consistently Moist, well Drained soil			occasional periods of dry soil			prolonged periods of dry soil		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
ACPL	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
ACXFR	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
BENI	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
GIBI	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
GLTR	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
SYRE	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12

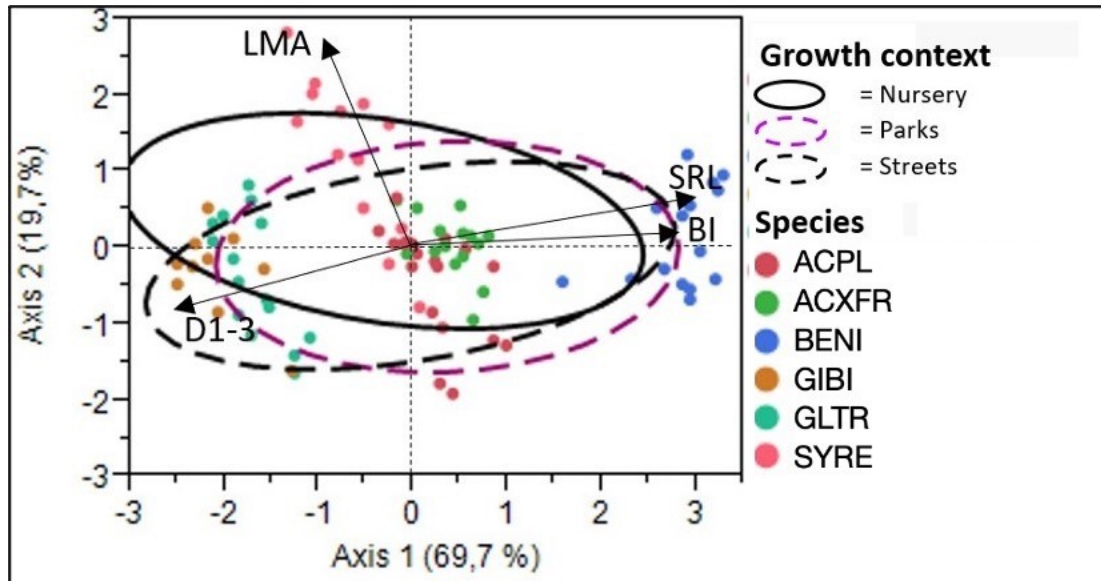


Figure 2.8 Principal component analysis (PCA) the entire species x traits dataset (ACPL = *Acer platanoides*, ACXFR = *Acer freemanii*, BENI = *Betula nigra*, GIBI = *Ginkgo biloba*, GLTR = *Gleditsia triacanthos*, SYRE = *Syringa reticulata*); (leaf mass area (LMA), specific root length (SRL), fine root mean diameter for the three first order (D₁₋₃) and branching intensity (BI)). Ellipses represent 75% confidence intervals for each studied habitat. Trait variation mainly shift downward on the second axis (19,7% of variance explained), associated with *leaf mass area* (LMA), between the nursery and the two urban contexts. Variation of traits between the parks and the streets is less unidirectional, drifting oppositely on both axes. The first axis (69,7% of variance explained) is positively correlated with BI and SRL, and negatively with D₁₋₃.

CHAPITRE III

CONCLUSION

Les mécanismes biologiques qui déterminent le succès d'implantation en ville des jeunes arbres en parcs et en rues et la différence de polyvalence entre les espèces en ce qui concerne les sites qu'elles peuvent potentiellement occuper sont potentiellement nombreux et pour la plupart méconnus, mais attirent de plus en plus l'attention de la communauté scientifique. L'objectif de ce mémoire était d'acquérir des informations sur un de ces mécanismes, la plasticité phénotypique (PP), qui a été très peu étudié en contexte urbain bien que ce phénomène ait été largement étudié en milieux naturels et contrôlés. La présente étude a quantifié la PP d'un trait foliaire foliaires et de trois traits racinaires entre le milieu d'origine des arbres urbains, c'est-à-dire une pépinière en champ agricole (TN), et deux contextes de croissance représentant la majorité des arbres sous la responsabilité d'une ville, soit les parcs (UP) et les bords de rues (US).

Cette expérience a démontré que l'écart environnemental entre TN et les sites urbains a induit l'expression de PP pour chacune des six espèces étudiées. Cette observation suggère que la PP est exprimée lors du processus d'acclimatation des jeunes arbres à la suite de leur insertion en milieu urbain et que ce phénomène serait répandu entre les espèces. La combinaison de traits sensibles et la direction de la réponse de ces traits étaient très dépendantes de l'identité de l'espèce, ce qui était anticipé considérant la différence de stratégie de vie et de phylogénie entre ces espèces. Le profil plastique de chaque espèce semblait davantage être relié à leur stratégie d'acquisition de ressources et leur différent niveau de tolérance aux facteurs de stress abiotique urbain, plus

particulièrement la température et le manque d'eau. Ainsi, les espèces ayant la meilleure réputation comme arbre urbain n'étaient pas nécessairement celles exprimant la plus grande PP sur les traits mesurés, bien qu'une grande PP ait été observé pour certaines, comme ACPL, GLTR et SYRE. Il est possible que la faible expression de PP observée pour GIBI indique un niveau de tolérance aux facteurs de stress présent suffisamment élevé pour que l'expression de la PP ne soit pas nécessaire. Ces résultats ne sont pas surprenants, puisqu'une différence entre les espèces, voire entre les génotypes, au niveau de l'expression de la PP en réponse à la même variation de paramètres environnementaux a été rapportée par plusieurs études (*e.g.* Olmo *et al.*, 2014; Forsman, 2015; Esperon-Rodriguez *et al.*, 2020).

La PP du LMA au niveau foliaire était plus commune entre les espèces et la direction de la réponse était plus linéaire avec le gradient de niveau d'urbanisation étudié que la PP mesurée sur les traits de racines fines. La plus grande sensibilité des feuilles que des racines fines aux principaux facteurs de stress abiotiques en milieu urbain, *i.e.* la combinaison d'une élévation de la température atmosphérique couplée à un stress hydrique complexe, peut expliquer ces résultats. Les traits racinaires sont également reconnus pour être très sensibles à la variation d'une panoplie de paramètres de sol (*i.e.* la concentration de plus d'une quinzaine de nutriments essentiels, la teneur en matière organique, la compaction du sol, la salinité, le pH, la disponibilité de l'eau) qui varient de manière hautement hétérogène, tant à micro- qu'à macro-échelle, mais peu en fonction d'un gradient d'urbanisation, et qui n'ont été quantifié que partiellement dans notre étude (Weemstra *et al.*, 2016).

L'interprétation conjointe de la direction de la variation de la valeur des traits, de leurs composantes et des paramètres environnementaux quantifiés a permis de faire ressortir certaines différences entre les espèces. Par exemple, trois grands types de réponses foliaires le long du gradient d'urbanisation ont été observés. Tout d'abord, une diminution du LMA attribuable à une diminution du LD ou du LT sans variation du

LA, normalement associé à une réponse à des températures élevés (ACPL, GLTR; SYRE dans UP). Deuxièmement, une augmentation du LMA attribuable à une augmentation du LD ou du LT sans variation du LA normalement associé à une réponse au stress hydrique (BENI). Finalement, une diminution du LA proportionnelle à une augmentation du LD ou du LT se résultant en un LMA stable, suggérant une réponse tant au stress thermique qu'au stress hydrique (ACXFR; GIBI; SYRE entre UP et US). L'appartenance des espèces à ces types de réponses semblait coïncider avec leur niveau de tolérance à la chaleur et au stress hydrique avancé par différentes sources d'information, tant académique qu'horticole (*e.g.*, Niinemets et Valladares, 2006; Bassuk, 2009; Hiron et Sjöman, 2018). Cependant, l'étude reste limitée par la sélection d'une faible quantité de traits qui n'était pas spécifiquement associé à la tolérance aux principaux facteurs environnementaux limitants en milieu urbain (*i.e.* température élevée, stress hydrique). La valeur de LD et de LT aurait dû être quantifiée lors de la mesure du LMA et du LA. Les résultats obtenus donnent donc seulement une image très superficielle de la réponse potentiellement très complexe de ces arbres lorsqu'insérés en milieu urbain. L'étude de d'autres traits associés à la tolérance thermique du photosystème, tel que le potentiel osmotique stomatal, la densité stomatale (Sjöman *et al.*, 2015), la conductance stomatique (Pace *et al.*, 2020) le Huber value (Esperon-Rodriguez *et al.*, 2020), la tolérance à l'embolie du xylème (Urli *et al.*, 2013) ou la fluorescence de la chlorophylle-*a* (Swoczyna *et al.*, 2015) aurait permis l'acquisition d'une image bien plus complète de la réponse foliaire le long du gradient d'urbanisation.

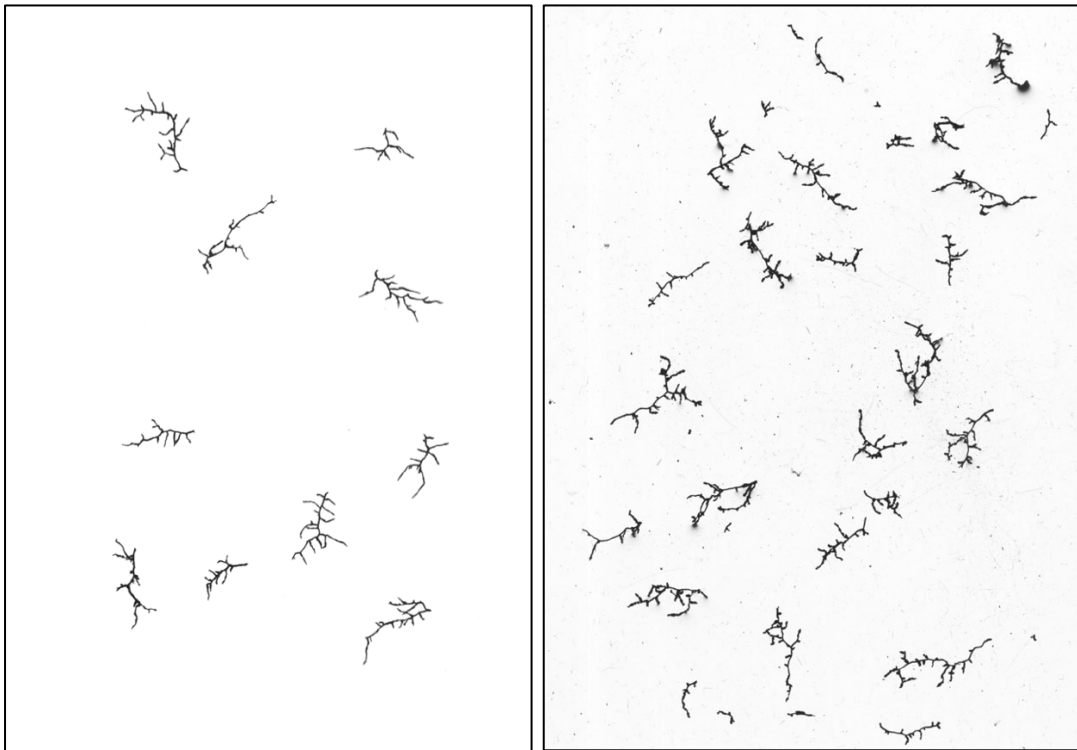
Une meilleure définition des paramètres environnementaux à l'échelle des arbres individuels durant la saison de croissance aurait peut-être permis d'identifier les paramètres derrière la variation des traits. En effet, les tentatives de mettre en relation statistiquement les paramètres environnementaux quantifiés avec les valeurs de trait correspondantes se sont avérées infructueuses. La méthode utilisée lors de la caractérisation environnementale et la nature de certaines données en est probablement

la cause. Par exemple, la concentration volumétrique du sol en eau (VWC) a été mesurée à seulement deux reprises durant la saison. Également, les valeurs de température (STC) provenaient d'une valeur unique, ordinale et catégorique, datant de 2013 et dérivée d'images thermiques satellitaires. Il est probable que les valeurs utilisées pour ces paramètres ne représentaient pas la réalité abiotique locale des arbres avant et pendant l'échantillonnage sur le terrain durant l'été 2016. En effet, l'étude de la PP le long d'un gradient environnemental avec la variation de multiples paramètres exerçant une influence parfois opposée sur la direction de la variation de la valeur des traits peut se résulter en une réponse complexe impliquant une multitude de mécanismes morphologique, physiologique et génétique (Poorter *et al.*, 2009; Williams *et al.*, 2015). Même si les arbres sont théoriquement reproduits par clonage, il ne faut pas négliger la possibilité d'une certaine variabilité génétique au sein des cultivars qui aurait eu une influence sur la variation phénotypique et qui aurait dû être prise en considération dans le calcul de la PP, bien que difficile à quantifier. Une autre source de biais provient de la sélection des arbres : en sélectionnant uniquement les arbres en excellentes santé, les génotypes les mieux adaptés ont été favorisés. Des résultats complètement différents auraient pu être obtenu en incluant des arbres visuellement mésadaptés à leur milieu d'insertion.

Également, il reste hasardeux de déterminer si la réponse de PP des quatre traits observés avait un impact positif ou négatif sur le niveau d'adaptation des arbres. L'introduction d'indice de performance, tel que le taux de croissance ou le taux de survie des jeunes arbres aurait peut-être permis une meilleure interprétation des résultats (Kenney *et al.*, 2011). L'acquisition des valeurs des traits proposés pour un large spectre d'espèces et de génotypes localisés dans une plus grande diversité de niches urbaines et localisés dans différents climats pourrait éventuellement permettre la création d'outils permettant d'associer les arbres et leur site de manière optimale. Ces outils pourraient également être couplés aux modèles climatiques afin de faire les choix les plus éclairés maintenant pour la forêt de demain.

ANNEXE A

FINE ROOT SCANS OF ACXFR



Annexe A. Side-to-side comparison of the three first orders of fine root between *Acer freemanii* (ACXFR) young trees growing at the tree nursery (TN, left) and in urban street sides (US, right). Notice that BI is high for the street tree, in comparison to the one growing at the nursery, and that fine root are tightly packed, with a proportionally greater abundance of first order segments.

ANNEXE B

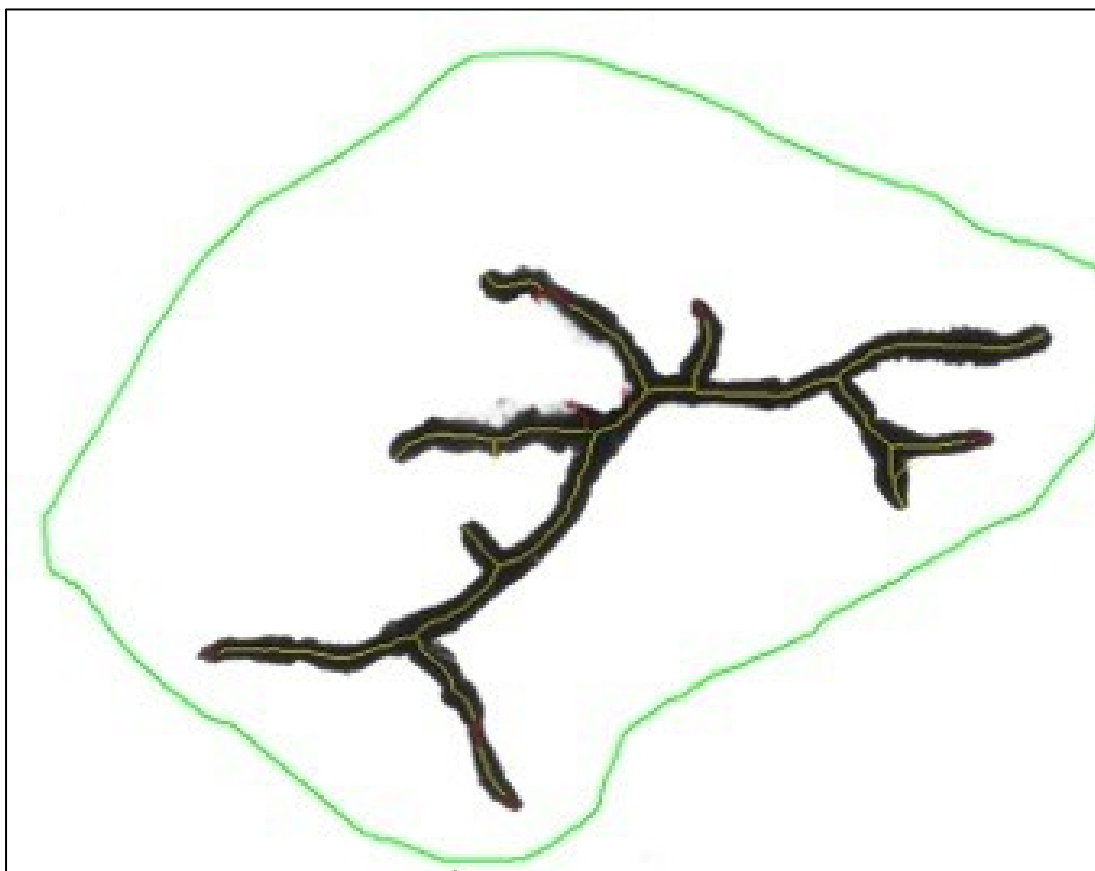
FINE ROOT SCANS OF SYRE



Annexe B. Scan of the ten intraindividual repetition of three first orders of fine root from a *Syringa reticulata* (SYRE) young tree growing at the tree nursery (TN, left) in urban streets (US, right).

ANNEXE C

FINE ROOT OF THE THREE FIRST ORDER



Annexe C. Example of a single intraindividual repetition of fine root of the three first order being analyzed on WinRhizo.

ANNEXE D

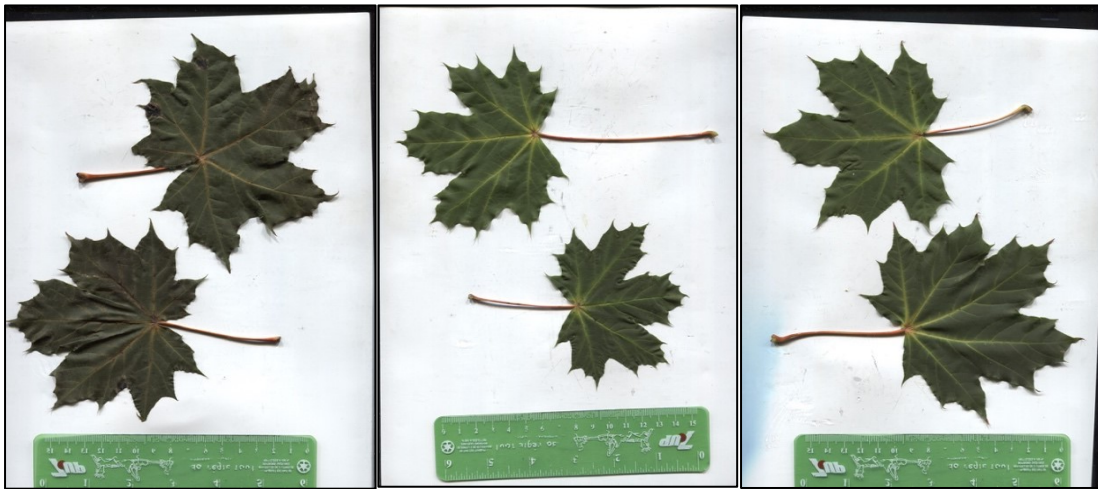
LEAVES OF ACXFR



Annexe D Scanned leaves of ACXFR leaves at the tree nursery (TN, left), in urban parks (UP, center) and in urban street (US, right). The important decrease in LA between TN and urban sites is obvious in this example.

ANNEXE E

LEAVES OF ACPL



Annexe E Scanned leaves of *Acer platanoides* (ACPL) located at the tree nursery (TN, left), in urban parks (UP, center) and in urban street sides (US, right).

ANNEXE F

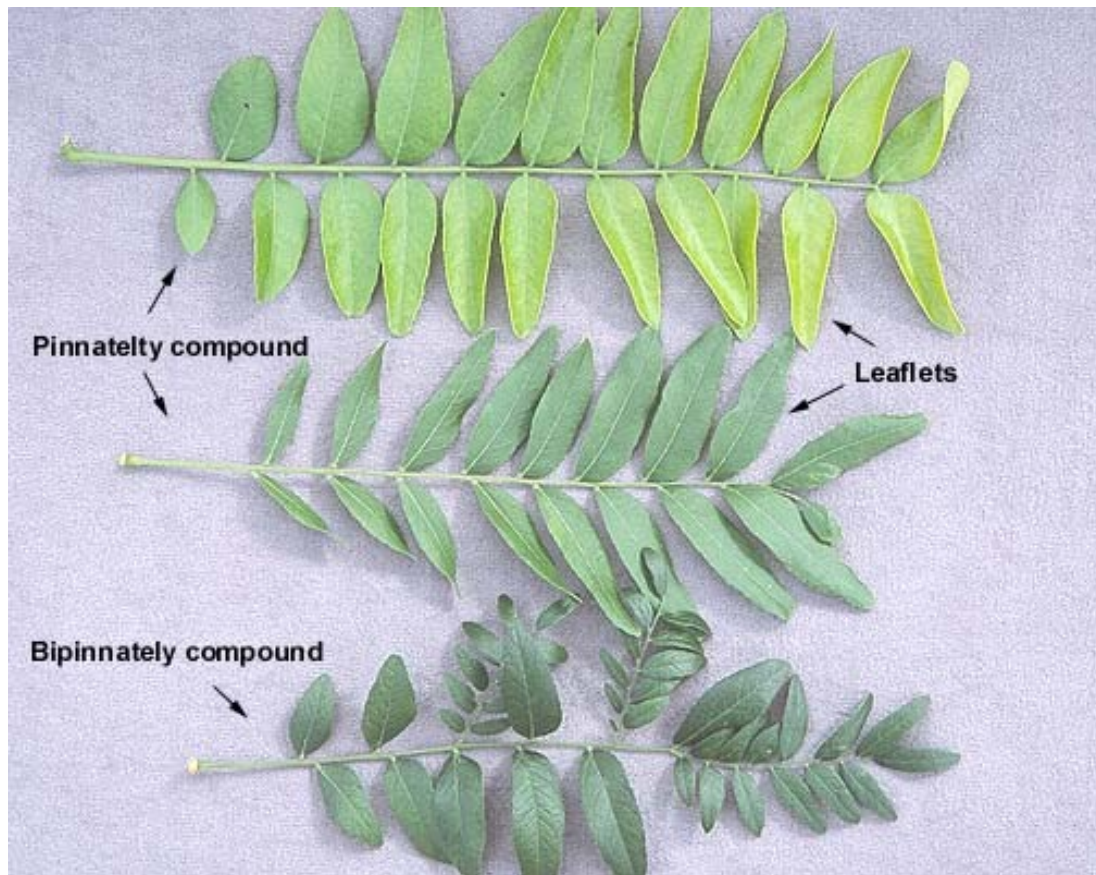
LEAVES OF BENI



Annexe F Scanned leaves of *Betula nigra* (BENI) young trees at TN (left), UP (center) and US (right).

ANNEXE G

COMPOUND LEAVES OF GLTR



Annexe G. Illustration of morphological diversity amongst *Gleditsia triacanthos* (GLTR) leaves development (copyright Patrick Breen, Oregon State University, 2020). Bipinnately compound leaves of GLTR are alike those collected in this study for foliar traits quantification.

ANNEXE H

LEAFLETS OF GLTR



Annexe H. Leaflets of *Gleditsia triacanthos* (GLTR) from the same tree. Notice the two types of leaflets depending on the order of leaflets branching. Leaves with obviously smaller LA were leaflets located on bipinnately compound and leaflets with larger LA were located on pinnately compound.

ANNEXE I

EXAMPLE OF AN URBAN STREET TREE



Annexe I. Picture of a *Syringa reticulata* (SYRE) tree that was included in this study and located on a street (US). The environment showed on this picture is representative of the habitat of all sampled trees on streets.

ANNEXE J

EXAMPLE OF AN URBAN PARK TREE



Annexe J. Picture of a *Betula nigra* (BENI) tree that was included in this study and located in an open park (UP). The environment shown in this picture is representative of the habitat of all sampled trees in parks.

BIBLIOGRAPHIE

- Abrams, M. D. (1994). Genotypic and phenotypic variation of stress adaptations in temperate tree species: a review of several case studies. *Tree Physiology*, 14: 833–842.
- Acosta-Motos, J. R., Ortuño, M. F., Bernal-Vicente, A., Diaz-Vivancos, P., Sanchez-Blanco, M-J & Hernandez, J. A. (2017). Plant Responses to Salt Stress: Adaptive Mechanisms. *Agronomy*, 7: 1–38.
- Ahlström, K., Persson, H. & Börjesson, I. (1988). Fertilization in a mature Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) stand-effects on fine roots. *Plant Soil*, 106: 179–190.
- Alameda, D. & Villar, R. (2012). Linking root traits to plant physiology and growth in *Fraxinus angustifolia* seedlings under soil compaction conditions. *Environmental and Experimental Botany*, 79: 49–57.
- Albert, C. H., Grassein, F., Schurr, F. M., Vieilledent, G. & Violle, C. (2011). When and how should intraspecific variability be considered in trait-based plant ecology? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 13: 217–225.
- Alexander, C. & Depratto, B. (2014). Urban forests in Canadian Cities. Retrieved from <https://www.td.com/document/PDF/economics/special/UrbanForestsInCanadianCities.pdf>
- Association Québécoise des Producteurs en Pépinière (AQPP). (2014). Répertoire des arbres recommandés en milieu urbain. Ministère de l'Agriculture, Pêcheries et Alimentation du Québec, Québec, Canada.
- Aspelmeier, S. & Leuschner, C. (2005). Genotypic variation in drought response of silver birch (*Betula pendula*): leaf and root morphology and carbon partitioning. *Trees Structure and Function*, 20: 42–52.

- Auger, S. & Shipley, B. (2013). Interspecific and intraspecific trait variation along short environmental gradients in an old-growth temperate forest. *Journal of Vegetation Science*, 24: 419–428.
- Bakker, M. R., Garbaye, J. & Nys, C. (2000). Effect of liming on the ectomycorrhizal status of oak. *Forest Ecology Management*, 126: 121–131.
- Banque Internationale pour la Reconstruction et le Développement (BIRD). (2019). Banque Internationale: Perspectives d'urbanisation du monde. Récupéré de <https://donnees.banquemondiale.org/indicateur/sp.urb.totl.in.zs>
- Bassett, I., Simcock, R. & Mitchell, N. (2005). Consequences of soil compaction for seedling establishment: Implications for natural regeneration and restoration. *Austral Ecology*, 30(8): 827–833.
- Barbosa, E. R. M., van Langevelde, F., Tomlinson, K. W., Carvalheiro, L. G., Kirkman, K., deBie, S. & Prins, H. T. (2014). Tree species from different functional groups respond differently to environmental changes during establishment. *Oecologia*, 174: 1345–1357.
- Bassuk, N., Curtis, D., Marranca, B. & Neal, B. (2009). Transplanting guide. Recommended Urban Trees: Site Assessment and Tree Selection for Stress Tolerance. Urban Horticulture Institute, Department of horticulture. Cornell University, Ithaca, New York.
- Baruch, Z., Pattison, R. & Goldstein, G. (2000). Responses to light and water availability of four invasive Melastomataceae in the Hawaiian Islands. *International Journal of Plant Science*, 16: 107–118.
- Bejarano, M. D., Villar, R., Murillo, A. & Quero, J. L. (2010). Effects of soil compaction and light on growth of *Quercus pyrenaica* Willd. (Fagaceae) seedlings. *Soil Tillage Research*, 110: 108–114.
- Bennie, J., Davies, T. W., Cruse, D. & Gaston, K. J. (2016). Ecological effects of artificial light at night on wild plants. *Journal of Ecology*, 104: 611–620.
- Berg, M. P. & Ellers, J. (2010). Trait plasticity in species interactions: a driving force of community dynamics. *Evolution & Ecology*, 24: 617–629.

- Bengough, A. G. & Mullins, C. E. (1990). Mechanical impedance to root-growth – a review of experimental-techniques and root-growth responses. *Journal of Soil Science*, 41: 341–358.
- Bengough, A. G., Bransby, M. F., Hans, J., McKenna, S. J., Roberts, T. J. & Valentine, T. A. (2006). Root responses to soil physical conditions: growth dynamics from field to cell. *Journal of Experimental Botany*, 57: 437–447.
- Bidel, L. R., Pagès, L., Rivière, L. M., Pelloux, G. & Lorendeau, J. E. (2000). MassFlowDyn: a carbon transport and partitioning model for root system architecture. *Annals of Botany*, 85: 869–886.
- Boese, S. R. & Huner, N. A. (1990). Effect of growth temperature and temperature shifts on spinach leaf morphology and photosynthesis. *Plant Physiology*, 94: 1830–1836.
- Bosch, M. V. D. & Nieuwenhuijsen, M. (2016). No time to lose – Green the cities now. *Environment International*, 99: 343–350.
- Bouffroy, E., Khaldoune, J., Grenon, F., Fournier, F. et Talbot, B. (2013). Conservation des îlots de fraîcheur urbains - Description de la méthode suivie pour identifier et localiser les îlots de fraîcheur et de chaleur (méthode en 9 niveaux). CERFO – Université de Sherbrooke, Québec, Canada; Rapport 2012-11b. Retrouvé de <http://cerfo.qc.ca/conservation-des-ilots-de-fraicheur-urbains-description-de-la-methode-suivie-pour-identifier-et-localiser-les-ilots-de-fraicheur-et-de-chaleur-methode-en-9-niveaux-rapport-2012-11-c-40-pages/>
- Brunner, I., Herzog, C., Dawes, M., Arend, M. & Sperisen, C. (2015). How tree roots respond to drought. *Frontier in Plant Science*, 29: 546–547.
- Bush, S. E., Pataki, D. E., Hultine, K. R., West, A. G., Sperry, J. S. & Ehleringer, J. R. (2008). Wood anatomy constrains stomatal responses to atmospheric vapor pressure deficit in irrigated, urban trees. *Oecologia*, 156: 13–20.
- Centre for Agricultural Bioscience International (CABI). (2017a). *Acer platanoides*. Retrieved from <https://www.cabi.org/ISC/datasheet/2883>.
- Centre for Agricultural Bioscience International (CABI). (2017b). *Gleditsia triacanthos*. Retrieved from <https://www.cabi.org/isc/datasheet/25272>

- Cardinale, B. J., Matulich, K. L., Hooper, D. U., Byrnes, J. E., Duffy, E., Gamfeldt, L., Balvanera, P., O'Connor, M.I. & Gonzalez, A. (2011). The functional role of producer diversity in ecosystems. *American Journal of Botany*, 98(3): 572–92.
- Castro-díez, P., Navarro, J., Pintado, A. N. A., Sancho, L. G. & Maestro, M. (2005). Interactive effects of shade and irrigation on the performance of seedlings of three Mediterranean *Quercus* species. *Oecologia*, 148: 389–400.
- Castro-Díez, P., Puyravaud, J. P. & Cornelissen, C. (2000). Leaf structure and anatomy as related to leaf mass per area variation in seedlings of a wide range of woody plant species and types. *Oecologia*, 124: 476–486.
- Centre d'Enseignement et de Recherche en Foresterie (CERFO). (2013). Identification et localisation des îlots de chaleur et de fraîcheur pour tout le Québec urbain. Récupéré de <https://www.donneesquebec.ca/recherche/dataset/ilots-de-chaleur-fraicheur-urbains-et-temperature-de-surface>
- Chapin, F. S. (1991). *Integrated responses of plants to stress*. *Bioscience*, 41: 29–36.
- Chapin, F. S. (2003). Effects of plant traits on ecosystem and regional processes: a conceptual framework for predicting the consequences of global change. *Annals of Botany*, 91: 455–463.
- Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S.L., Swenson, N. G. & Zanne, A. E. (2009). Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters*, 12(4): 351–366.
- Cheeseman, J. (1988). Mechanisms of salinity tolerance in plants. *Annual Review of Plant Physiology*, 87: 547–550.
- Chevin, L-M., Lande, R. & Mace, G. (2010). Adaptation, plasticity, and extinction in a changing environment: towards a predictive theory. *PLoS Biol* 8(4): e1000357.
- Choat, B., Jansen, S. & Brodribb, T. J. (2012). Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature*, 491: 752–756.

- Clark, J. R., Matheny, N. P., Cross, G. & Wake, V. (1997). A model of urban forest sustainability. *Journal of Arboriculture*, 23(1): 17–30.
- Clifford, S. C., Black, C. R., Roberts, J. A., Stronach, L. M., Singleton-Jones, P. R., Mohamed, A. D. & Azam-Ali, N. A. (1995). The effect of elevated atmospheric CO₂ and drought on stomatal frequency in groundnut. *Journal of Experimental Botany*, 46: 847–852.
- Close, R. E., Nguyen, P. V. & Kielbaso, J. J. (1996). Urban vs. Natural sugar maple growth: 1. Stress symptoms and phenology in relation to site characteristics. *Journal of Arboriculture*, 22(3): 144–150.
- Comas, L. H. & Eissenstat, D. M. (2004). Linking fine root traits to maximum potential growth rate among 11 mature temperate tree species. *Functional Ecology*, 18: 388–397.
- Comas, L. H. & Eissenstat, D. M. (2009). Patterns in root trait variation among 25 co-existing North American forest species. *New Phytologist*, 182: 919–928.
- Cornelissen, J. H. C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D. E., ... Poorter, H. (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51: 330–380.
- Cregg, B. (2014). Right Tree: Right Place Flooding and poor drainage. Michigan State University, Departments of Horticulture and Forestry. *The Michigan Landscape* (July): 39–43
- Cregg, B. & Ellison, D. (2013). Urban Tree Selection in a Changing Climate. Michigan State University, Departments of Horticulture and Forestry. *The Michigan Landscape*. Retrieved from <https://www.canr.msu.edu/hrt/uploads/535/78626/UrbanTreeSelectionred.pdf>
- Crick, J. C. & Grime, J. P. (1987). Morphological plasticity and mineral nutrient capture in two herbaceous species of contrasted ecology. *New Phytologist*, 107: 403–414.
- Cunningham, S. A., Summerhayes, B. & Westoby, M. (1999). Evolutionary divergences in leaf structure and chemistry, comparing rainfall and soil nutrient gradients. *Ecological Monographs*, 69: 569–588.

- Dalling, J. W. (2008). Evolutionary Ecology: Pioneer Species. In S. E. Jorgensen & Fath, D. (2008). *Encyclopedia of Ecology*, Volume 3 (2nd ed., p. 181–184): Elsevier Science.
- Day, S. D. & Bassuk, N. L. (1994). A review of the effects of soil compaction and amelioration treatments on landscape trees. *Journal of Arboriculture*, 20(1): 9-17.
- Day, S., Wiseman P. E, Dickinson S. B. & Harris, J. R. (2010). Tree Root Ecology in the Urban Environment and Implications for a Sustainable Rhizosphere. *Arboriculture and Urban Forestry*, 36(5): 193–205.
- de la Riva, E. G., Olmo, M., Poorter, H., Ubera, J. L. & Villar, R. (2016). Leaf Mass per Area (LMA) and Its Relationship with Leaf Structure and Anatomy in 34 Mediterranean Woody Species along a Water Availability Gradient. *PLoS ONE*, 11(2): e0148788.
- Dexter, A. R. (1987). Mechanics of root growth. *Plant Soil*, 97: 135–147.
- DeWitt, T. J., Sih, A. & Wilson, D. S. (1998). Costs and limits of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology and Evolution*, 13: 77–81.
- Donovan, G. H., Butry, D. T., Michael, Y. L., Prestemon, J. P, Liebhold, A. M., Gatzliolis, D. & Mao, M. A. (2013). The relationship between trees and human health: evidence from the spread of the emerald ash borer. *American Journal of Preventive Medicine*, 44(2): 45–139.
- Dupras, J., Alam, M. & Revéret, J. P. (2014). Economic Value of Greater Montreal's Non-Market ecosystem Services in a Land Use Management and Planning Perspective. *The Canadian Geographer/Le Géographe Canadien*, 59(1): 93–106.
- Echeverria, M., Scambato, A. A., Sannazzaro, A. I., Maiale, S., Ruiz, O. A. & Menéndez, A. B. (2008). Phenotypic plasticity with respect to salt stress response by *Lotus glaber*: the role of its AM fungal and rhizobial symbionts. *Mycorrhiza*, 18: 317–329.
- Eissenstat, D. M. (1992). Costs and benefits of constructing roots of small diameter. *Journal of Plant Nutrition*, 15: 763–782.

- Esperon-Rodriguez, M., Rymer, P. D., Power, S. A., Challis, A., Marchin, R. M. & Tjoelker, M. J. (2020). Functional adaptations and trait plasticity of urban trees along a climatic gradient. *Urban Forestry & Urban Greening*, 54: 1–22.
- Evans, J. R. & Poorter, H. (2001). Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. *Plant, Cell & Environment*, 24(8): 755–767.
- Farahat, E., Galal, T., El-Midany, M. & Hassan, L. (2015). Effect of urban habitat heterogeneity on functional traits plasticity of the invasive species *Calotropis procera*. *Rendiconti Lincei*, 26(2): 193–201.
- Ferrini, F., Bussotti, F., Tattini, M. & Fini, A. (2014). Trees in the urban environment: Response mechanisms and benefits for the ecosystem should guide plant selection for future plantings. *Agrochimica*, 58(3): 234–246.
- Freschet, G. T., Bellingham, P. J., Lyver, P. O. B., Bonner, K. I. & Wardle, D. A. (2013). Plasticity in above-and belowground resource acquisition traits in response to single and multiple environmental factors in three tree species. *Ecology & Evolution*, 3(4): 1065–1078.
- Fontaine, L. C. & Larson, B. M. (2016). Urban Forestry & Urban Greening The right tree at the right place? Exploring urban foresters' perceptions of assisted migration. *Urban Forestry & Urban Greening*, 18: 221–227.
- Forsman, A. (2015). Rethinking phenotypic plasticity and its consequences for individuals, populations and species. *Proceedings of the National Academy of Science of the U.S.A.*, 115(4): 276–284.
- Forsman, A. (2014). Effects of genotypic and phenotypic variation on establishment are important for conservation, invasion, and infection biology. *Proceedings of the National Academy of Science of Science in the U.S.A.*, 111: 302–307.
- Furlow, J. (1997). *Betula nigra*. In *Flora of North America and North of Mexico (FNA)*. (3e edition). New York and Oxford, Missouri Botanical Garden, St. Louis, MO and Harvard University Herbaria, Cambridge, MA. Retrieved from http://www.efloras.org/florataxon.aspx?flora_id=1&taxon_id=233500258

- Funk, D. T. (1965). Honeylocust (*Gleditsia triacanthos* L.). In Fowells, H.A., *Silvics of forest trees of the United States*. U.S. Department of Agriculture, Washington. Retrieved from https://www.srs.fs.usda.gov/pubs/misc/ag_654/volume_2/gleditsia/triacanthos.htm
- Garnier, E. et Navas, M. L. (2013). *Diversité fonctionnelle des plantes : Traits des organismes, structure des communautés, propriétés des écosystèmes*. Bruxelles, Belgique: De Boeck.
- George, E., Seith, B., Schaeffer, C. & Marschner, H. (1997). Responses of *Picea*, *Pinus* and *Pseudotsuga* roots to heterogeneous nutrient distribution in soil. *Tree Physiology*, 17: 39–45.
- Grassein, F., Till-Bottraud, I. & Lavorel, S. (2010). Plant resource-use strategies: the importance of phenotypic plasticity in response to a productivity gradient for two subalpine species. *Annals of Botany*, 106: 637–645.
- Groupe d'experts Intergouvernemental sur l'Évolution du Climat (GIEC). (2007). *Bilan 2007 des changements climatiques. Contribution des Groupes de travail I, II et III au quatrième rapport d'évaluation du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat*. Nations Unis, Genève. Retrouvé de https://www.ipcc.ch/site/assets/uploads/2018/02/ar4_syr_fr.pdf
- Gillner S., Bräuning A. & Roloff, A. (2014). Dendrochronological analysis of urban trees: climatic response and impact of drought on frequently used tree species. *Trees*, 28: 1079–1093.
- Gillner, S., Korn S., Hofmann, M. & Roloff, A. (2016). Contrasting strategies for tree species to cope with heat and dry conditions at urban sites. *Urban Ecosystems*, 20: 853-865.
- Grime, J. P. (2006). Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities?: mechanisms and consequences stable: trait convergence and trait divergence in her. *Journal of Vegetation Science*, 17: 255–260.
- Grimm, N. B., Faeth, S. H., Golubiewski, N. E., Redman, C. L., Wu, J. & Bai, X. (2008). Global change and the ecology of cities. *Science*, 319: 756–760.

- Grzesiak, M. T., Szczyrek, P., Rut, G., Ostrowska, A., Hura, K., Rzepka, A. & Grzesiak, S. (2014). Interspecific Differences in Tolerance to Soil Compaction, Drought and Waterlogging Stresses among Maize and Triticale Genotypes. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 201(5): 330–343.
- Guerreiro, S. B., Dawson, R. J., Kilsby, C., Lewis, E. & Ford, A. (2018). Future heat-waves, droughts and floods in 571 European cities. *Environmental Research Letters*, 13(3): 1–10.
- Gupta, B. & Huang, B. (2014). Mechanism of Salinity Tolerance in Plants: Physiological, Biochemical, and Molecular Characterization. *International Journal of Genomics*, article id: 701596. doi : doi.org/10.1155/2014/701596
- Guo, D. L., Mitchell, R. J. & Hendricks, J. J. (2004). Fine root branch orders respond differentially to carbon source-sink manipulations in a longleaf pine forest. *Oecologia*, 140: 450–457.
- Hacke, U. G., Sperry, J. S. & Pittermann, J. (2000). Drought experience and cavitation resistance in six shrubs from the Great Basin, Utah. *Basic Journal of Applied Ecology*, 1: 31–41.
- Hauer, R. J., Miller, R. W. & Ouimet, D. M. (1994). Street trees decline and construction damage. *Journal of Arboriculture*, 20: 94–97.
- Headley, D. & Bassuk, N. (1991). Effect of time and application of sodium chloride in the dormant season on selected tree seedlings. *Journal of Environmental Horticulture*, 9(3): 130–136.
- Hermes, D. A., & Mattson, W. J. (1992). The dilemma of plants: To grow or defend. *The Quarterly Review of Biology*, 67: 283–335.
- Hirons, A. D. & Sjöman, H. (2018) Tree Species Selection for Green Infrastructure: A Guide for Specifiers. Issue 1.3. Trees & Design Action Group. Retrieved from <http://www.tdag.org.uk/species-selection-for-green-infrastructure.html>
- Hodge, A. (2004). The plastic plant: root responses to heterogeneous supplies of nutrients. *New Phytologist*, 162: 9–24.

- Hund, A., Ruta, N. & Liedgens, M. (2009). Rooting depth and water use efficiency of tropical maize inbred lines, differing in drought tolerance. *Plant and Soil*, 318: 311–325.
- Ibrahim, L., Proe, M. F. & Cameron, A. D. (1997). Main effects of nitrogen supply and drought stress upon whole-plant carbon allocation in poplar. *Canadian Journal of Forest Research*, 27: 1413–1419.
- Iakovoglou, V., Thompson, S., Burras, L. & Kipper, R. (2001). Factors related to tree growth across urban-rural gradients in the Midwest, USA. *Urban Ecosystems*, 5: 71-85.
- Takei, M. & Clifford, P. E. (2002). Short-term effects of lime application on soil properties and fine-root characteristics for a 9-year-old Sitka spruce plantation growing on a deep peat soil. *Forestry*, 75: 37–50.
- Keddy, P. A. (1992). Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, 3: 157-164.
- Kearney, M., Jusup, M., McGeoch, M. Kooijman, S. & Chown, S. (2021). Where do functional traits come from? The role of theory and models. *Functional Ecology*, 35: 1385–1396.
- Kenney, W. A., Van Wassenar, P. J. E. & Satel, S. L. (2011). Criteria and indicators for strategic urban forest planning and management. *Arboriculture Urban Forestry*, 37(3): 108–117.
- Koeser, A., Hauer, R., Norris, K., & Krouse, R. (2014). Urban Forestry & Urban Greening Factors influencing long-term street tree survival in Milwaukee. *Urban Forestry & Urban Greening*, 12 (4): 562–568.
- Kondo M. C., Fluehr, J. M., McKeon, T. & Branas, C. C. (2018). Urban green space and its impact on human health. *International Journal of Environmental Research and Public Health*, 15 (3): 1–7.
- Kong, D., Ma, C., Zhang, Q., Li, L., Chen, X., Zeng, H. & Guo, D. (2014). Leading dimensions in absorptive root trait variation across 96 subtropical forest species. *New Phytologist*, 203: 863–872.

- Kubisch, P., Hertel, D., & Leuschner, C. (2015). Do ectomycorrhizal and arbuscular mycorrhizal temperate tree species systematically differ in root order-related fine root morphology and biomass? *Frontiers in Plant Science*, 6(64): 64.
- Laureano, R. G., Lazo, Y. O., Linares, J. C., Luque, A., Martínez, F., Seco, J. I. & Merino, J. (2008). The cost of stress resistance: construction and maintenance costs of leaves and roots in two populations of *Quercus ilex*. *Tree Physiology*, 28(11): 1721–1728.
- Liang, L. X. & Li, S. N. (2001). Argument about wild populations of Ginkgo. *Scientia Silvae Sinica*, 37: 135–137.
- Lehto, T. (1992). Effect of drought on *Picea sitchensis* seedlings inoculated with mycorrhizal fungi. *Scandinavian Journal of Forestry Research*, 7: 177–182.
- Lepso, J., deBello, F., Somilauer, P. & Dolezal, J. (2011). Community trait response to environment: disentangling species turnover vs intraspecific trait variability effects. *Ecography*, 34: 856–863.
- Leuzinger, S., Vogt, R. & Ko, C. (2010). Tree surface temperature in an urban environment. *Agricultural and Forest Meteorology*, 150: 56–62.
- Liese, R., Alings, K. & Meier, I. C. (2017). Root Branching Is a Leading Root Trait of the Plant Economics Spectrum in Temperate Trees. *Frontiers in Plant Science*, 315(8): 1–12.
- Li F. M., Liu X. L. & Li, S. Q. (2001). Effects of early soil water distribution on the dry matter partition between roots and shoots of winter wheat. *Agricultural Water Management*, 49: 163–171.
- Litus, G. (2009). Drought Stress and Recovery in Green Ash (*Fraxinus pennsylvanica* Marsh.). Colorado State University, Denver, CO. Retrieved from <https://search.proquest.com/openview/f5a1b0643718bd7168528a70f3c3cb8b/1?pq-origsite=gscholar&cbl=18750&diss=y>
- Lloyd, J., Syvertsen, J. & Kriedemann, P. (1987). Salinity effects of leaf water relations and gas exchange of ‘Valencia’ Orange, *Citrus sinensis* (L.) Osbeck, on rootstocks with different salt exclusion characteristics. *Functional Plant Biology*, 14(6): 605–617.

- Lohr, V. I., Kendal, D. & Dobbs, C. (2016). Urban trees worldwide have low species and genetic diversity, posing high risks of tree loss as stresses from climate change increase. *Acta Horticulturae*, 1108: 263–270.
- Loveys, B. R., Scheurwater, I., Pons, T. L., Fitter, A. H. & Atkin, O. K. (2002). Growth temperature influences the underlying components of relative growth rate: an investigation using inherently fast- and slow-growing plant species. *Plant, Cell & Environment*, 25: 975–987.
- Lu, J. W. T., Svendsen, E. S., Campbell, L. K., Greenfeld, J., Braden, J., King, K. L. & Falxa-Raymond, N. (2010). Biological, social, and urban design factors affecting young street tree mortality in New York City. *Cities Environment*, 3(1): 1–15.
- Luomala, E. M., Laitinen, K., Sutinen, S., Kellomaki, S. & Vapaavuori, E. (2005). Stomatal density, anatomy and nutrient concentrations of Scots pine needles are affected by elevated CO₂ and temperature. *Plant, Cell & Environment*, 28: 733–749.
- Manzoni, S., Vico, G., Katul, G., Fay, P. A., Polley, W., Palmroth, S. & Porporato, A. (2011). Optimizing stomatal conductance for maximum carbon gain under water stress: a meta-analysis across plant functional types and climates. *Functional Ecology*, 25: 456–467.
- McCarthy, M. P., Best, M. J. & Betts, R. A. (2010). Climate change in cities due to global warming and urban effects. *Geophysical Research Letters*, 37(9): 1–5.
- McCarthy, H. R., Pataki, D. E & Jenerette, G. D. (2011). Plant water-use efficiency as a metric of urban ecosystem services. *Ecological Applications*, 21: 3115–3127.
- Major, R. T. (1967). The ginkgo, the most ancient living tree: The resistance of *Ginkgo biloba* to pests accounts in part for the longevity of this species. *Science*, 157: 1270–1273.
- Makita, N., Kosugi, Y., Dannoura, M., Takanashi, S., Niiyama, K. & Kassim, A. R. (2012). Patterns of root respiration rates and morphological traits in 13 tree species in a tropical forest. *Tree Physiology*, 32: 303–312.

- Manes, F., Incerti, G., Salvatori, E., Vitale, M., Ricotta, C. & Costanza, R. (2011). Urban ecosystem services: tree diversity and stability of tropospheric ozone removal. *Ecological Applications*, 22: 349–360.
- Marron, N., Dreyer, E., Boudouresque, E., Delay, D., Petit, J.-M., Delmotte, F. M. & Brignolas, F. (2003). Impact of successive drought and re-watering cycles on growth and specific leaf area of two *Populus canadensis* (Moench) clones, “Dorskamp” and “Luisa_Avanzo”. *Tree physiology*, 23: 1225–1235.
- McCarthy, M. P., Best, M. J. & Betts, R. A. (2010). Climate change in cities due to global warming and urban effects. *Geophysical Research Letters*, 37(9): L09705.
- Mccormack, M. L., Dickie, I. A., Eissenstat, D. M., Fahey, T. J., Fernandez, C. W., Guo, D., Jackson, R. B., ... Zadworny, M. (2015). Redefining fine roots improves understanding of below-ground contributions to terrestrial biosphere processes. *New Phytologist*, 207(3): 505–518.
- McDonnell, M. J. & Pickett, S. A. (1990). Ecosystem structure and function along urban-rural gradients: an unexploited opportunity for ecology. *Ecology*, 71: 1232–1237.
- McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E. & Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, 21: 178–185.
- McLaughlin, S. B., Wullschleger, S. D., Sun, G. & Nosal, M. (2007). Interactive effects of ozone and climate on water use, soil moisture content and streamflow in a southern Appalachian forest in the USA. *New Phytologist*, 174: 125–136.
- McKenney, D., Pedlar, J. & O’Neill, G. (2009). Climate change and forest seed zones: past trends, future prospects and challenges to ponder. *Forestry Chronicle*, 85: 258–266.
- Medeiros, J. S. & Ward, J. K. (2013). Increasing atmospheric [CO₂] from glacial to future concentrations affects drought tolerance via impacts on leaves, xylem and their integrated function. *New Phytologist*, 199: 738–748.
- Meehl, G.A. & Tebaldi, C. (2004). More intense, more frequent, and longer lasting heat waves in the 21st Century. *Science*, 305: 994-997.

- Mei, L., Gu, J., Zhang, Z. & Wang, Z. (2010). Responses of fine root mass, length, production and turnover to soil nitrogen fertilization in *Larix gmelinii* and *Fraxinus mandshurica* forests in Northeastern China. *Journal of Forestry Research*, 15: 194–201.
- Meier, I. C. & Leuschner, C. (2007) Genotypic variation and phenotypic plasticity in the drought response of fine roots of European beech. *Tree Physiology*, 28: 297–309.
- Meineke, E. K., Dunn, R. R., Sexton, J. O. & Frank, S. D. (2013). Urban Warming Drives Insect Pest Abundance on Street Trees. *PLoS ONE*, 8(3): e59687.
- Messier, J., McGill, B.J. & Lechowicz, M. J. (2010). How do traits vary across ecological scales? A case for trait-based ecology. *Ecology Letters*, 13(7): 838–848.
- Meziane, D. & Shipley, B. (1999). Interacting determinants of specific leaf area in 22 herbaceous species: effects of irradiance and nutrient availability. *Plant, Cell & Environment*, 22: 447–459.
- Miller, R. H. (1991). Planting survival of selected street tree taxa. *Journal of Arboriculture*, 17: 185–191.
- Ministère de la Forêt, Faune et Parcs (MFFP). (2003). Insectes et maladies : maladie hollandaise de l'orme. Récupéré de <https://www.mffp.gouv.qc.ca/forets/fimaq/insectes/fimaq-insectes-maladies-hollandaise.jsp>
- Moll, G. (1989). The state of our urban forest. *American Forests*, 95: 61–64.
- Møller, A. P. (1997). Developmental stability and fitness: a review. *American Naturalist*, 149: 916–932.
- Morton, C. M. & Gruszka, P. (2008). AFLP assessment of genetic variability in old vs. new London plane trees. *Journal of Horticultural Science & Biotechnologies*, 83: 532–537.
- Nash, L. J. & Graves W. R. (1993). Drought and Flood Stress Effects on Plant Development and Leaf Water Relations of Five Taxa of Trees Native to

- Bottomland Habitats. *Journal of American Society of Horticultural Science*, 118(6): 845–850.
- Neighbour, E. A., Cottam, D. A. & Mansfield, T. A. (1988). Effects of sulphur dioxide and nitrogen dioxide on the control of water loss by birch (*Betula* spp.). *New Phytologist*, 108: 149-157.
- Nicotra, A. B., Atkin, O. K., Bonser, S. P., Davidson, A. M., Finnegan, E. J. & Mathesius, U. (2010). Plant phenotypic plasticity in a changing climate. *Trends in Plant Science*, 15: 684–692.
- Niinemets, Ü. (1999). Components of leaf dry mass per area – thickness and density – alter leaf photosynthetic capacity in reverse directions in woody plants. *New Phytologist*, 144: 35–47.
- Niinemets, Ü. & Valladares, F. (2006). Tolerance to shade, drought, and waterlogging of temperate northern hemisphere trees and shrubs. *Ecological Monographs*, 76(4): 521–547.
- Niinemets, Ü. (2010). Responses of forest trees to single and multiple environmental stresses from seedlings to mature plants: past stress history, stress interactions, tolerance and acclimation. *Forest Ecology & Management*, 260: 1623–1639.
- Nock, C. A., Paquette, A, Follett, M, Nowak, D. J. & Messier, C. (2013). Effects of urbanization on tree species functional diversity in eastern North America. *Ecosystems*, 16: 1487–1497.
- Nobel, P. (1999). *Physicochemical and environmental plant physiology*. San Diego: Academic Press.
- Nowak, D. J. & Dwyer, J. F. (2007). Understanding the benefits and costs of urban forest ecosystems. In Kuser, J.E. (pp. 25–46), *Urban and Community Forestry in the North-east*. Springer Science and Business Media, New York: Springer, Dordrecht.
- Nowak, D. J., Kuroda, M. & Crane, D. E. (2004). Tree mortality rates and tree population projections in Baltimore, Maryland, USA. *Urban Forestry & Urban Greening*, 2: 139–147.

- Nowak, D. J. & Rowntree, D. A. (1990). History and range of Norway maple. *Journal of Arboriculture*, 16(11): 291–296.
- Ohwi, J. (1965). *Syringa reticulata*. In: Meyer, F. G. (1965). *Flora of Japan*. Washington: Smithsonian Institution. Retrieved from <https://ia802308.us.archive.org/31/items/floraofjapaninen00oiji/floraofjapaninen00oiji.pdf>
- Olmo, M., Lopez-Iglesias, B. & Villar, R. (2014). Drought changes the structure and elemental composition of very fine roots in seedlings of ten woody tree species: Implications for a drier climate. *Plant and Soil*, 384(1): 113–129.
- Ordoñez, J. C., Van Bodegom, P. M., Witte, J. M., Wright, I. J., Reich, P. B. & Aerts, R. (2009). A global study of relationships between leaf traits, climate, and soil measures of nutrient fertility. *Global Ecology and Biogeography*, 18: 137–149.
- Osone, Y., Kawarasaki, S., Ishida, A., Kikuchi, S., Shimizu, A., Yazaki, K., Shinichi, A., Yamaguchi, M., Genki, I. & Matsumoto, G.I. (2014). Responses of gas-exchange rates and water relations to annual fluctuations of weather in three species of urban street trees. *Tree Physiologist*, 34: 1056–1068.
- Ostonen, I., Lohmus, K., Alama, S., Truu, J., Kaar, E., Vares, A., Uri, V. & Kurvits, V. (2006). Morphological adaptations of fine roots in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.), silver birch (*Betula pendula* Roth.) and black alder (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) stands in recultivated oil shale mining and semi-coke areas. *Oil Shale*, 23: 187–202.
- Ostonen, I., Püttsepp, Ü., Biel, C., Alberton, O., Bakker, M.R., Lõhmus, K., Majdi, H., Metcalfe, D., Olsthoorn, A.F.M., Pronk, A., Vanguelova, E., Weih, M. & Brunner, I. (2007). Specific root length as an indicator of environmental change. *Plant Biosystem*, 141: 426–442.
- Ostonen, I., Tedersoo, L., Suvi, T. & Lohmus, K. (2009). Does a fungal species drive ectomycorrhizal root traits in *Alnus* spp.? *Canadian Journal of Forestry Research*, 39: 1787–1794.
- Pace, R., De Fino, F., Rahman, M., Pauleit, S., Nowak, D. & Grote, R. (2020). A single tree model to consistently simulate cooling, shading, and pollution uptake of urban trees. *International Journal of Biometeorology*, 65: 277–289.

- Paquette, A. (2016). Augmentation de la canopée et de la résilience de la forêt urbaine de la région métropolitaine de Montréal. Jour de la Terre - Québec, Comité de reboisement de la CMM, Montréal. Récupéré de <https://www.biopolis.ca/wp-content/uploads/2016/10/Repenser-le-reboisement.pdf>
- Paquette, A., Fontaine, B., Berninger, F., Dubois, K., Lechowicz, M. J., Messier, C., Posada, J. M., Valladares, F. & Brisson, J. (2012). Norway maple displays greater seasonal growth and phenotypic plasticity to light than native sugar maple. *Tree Physiology*, 32: 1339–1447.
- Paquette, A. & Messier, C. (2011). The effect of biodiversity on tree productivity: from temperate to boreal forests. *Global Ecology and Biogeography*, 20: 170–180.
- Paquette, A. et Messier, C. (2016). Diversité des arbres de la ville de Québec: Développement d'une stratégie de plantations qui augmente la résilience du parc arboré. Chaire de recherche CRSNG – Hydro-Québec sur le contrôle de la croissance de l'arbre.
- Paquette A., Sousa-Silva R., Maure F., Cameron E., Belluau M. & Messier, C. (2020). Praise to diversity: a functional approach to increase resistance in urban forests. Submitted. *Land information and Urban Planning*, LAND_2020_275.
- Pakeman, R. J. (2013). Intra-Specific Leaf Trait Variation: Management and Fertility Matter More than the Climate at Continental Scales. *Folia Geobotanica*, 48(3): 355–371.
- Pataki, D. E., Carreiro, M. M., Cherrier, J., Grulke, N. E., Jennings, V., Pincetl, S., Pouyat, R. V., Whitlow, T. H. & Zipperer, W. C. (2011). Coupling biogeochemical cycles in urban environments: ecosystem services, green solutions, and misconceptions. *Frontiers in Ecology & Environment*, 9: 27–36.
- Pataki, D. E., McCarthy, H. R., Litvak, E. & Pincetl, S. (2011). Transpiration of urban forests in the Los Angeles metropolitan area. *Ecological Applications*, 21: 661–677.
- Paul, E. G., Larry, C. & Gary, L. W. (2002). Ginkgo biloba: a cognitive enhancer? *Psychological Science*, 3: 2–11.

- Pauleit, S., Jones, N., Garcia-Martin, G., Garcia-Valdecantos, J. L., Riviere, L. M., Vidal-Beaudet, L., Bodson, M. & Randrup, T. W. (2002). Tree establishment practise in towns and cities – Results from a European survey. *Urban Forestry & Urban Greening*, 1(2): 83–96.
- Pauleit, S., Roe, M. H., Sadler, J. P. & Ward, T. C. (2009). Towards an integrated understanding of green space in the European built environment. *Urban Forestry et Urban Greening*, 8: 65–75.
- Perkins, S. E., Alexander, L. V. & Nairn, J. R. (2012). Increasing frequency, intensity, and duration of observed global heatwaves and warm spells. *Geophysical Research Letters*, 39: 1–5.
- Pfennig, D. W., Wund, M. A., Snell-Rood, E. C., Cruickshank, T., Schlichting, C. D. & Moczek, A. P. (2010). Phenotypic plasticity's impact on diversification and speciation. *Trends in Ecology & Evolution*, 25: 459–467.
- Pickett, S. A., Cadenasso, M. L., Grove, J. M., Nilon, C. H., Pouyat, R. V., Zipperer, W. C. & Costanza, R. (2001). Urban ecological systems: linking terrestrial ecological, physical, and socioeconomic components of metropolitan areas. *Annual Review Ecology, Evolution & Systematics*, 32: 127–157.
- Pigliucci, M. (2003). Phenotypic Integration: Studying the Ecology and Evolution of Complex Phenotypes. *Ecology Letters*, 6(3): 265–272.
- Poorter, L. & Bongers, F. (2006). Leaf traits are good predictor of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology*, 87: 1733–1743.
- Poorter, H., Poorter, H., Niinemets, Ü., Poorter, L., Wright, I. J. & Villar, R. (2009). Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytologist*, 182(3): 565–588.
- Pratt, J. D. & Mooney, K. A. (2013). Clinal adaptation and adaptive plasticity in *Artemisia californica*: implications for the response of a foundation species to predicted climate change. *Global Change Biology*, 19: 2454–2466.
- Prider, J. N. & Facelli, J. M. (2004). Interactive effects of drought and shade on three arid zone chenopod shrubs with contrasting distributions in relation to tree canopies. *Functional Ecology*, 18: 67–76.

- Pregitzer, K. S., Deforest, J. L., Burton, A. J., Allen, M. F., Ruess, R. W. & Hendrick, R. L. (2002). Fine root architecture of nine North American trees. *Ecological Monographs*, 72: 293–309.
- Price, T. D., Qvarnström, A. & Irwin, D. E. (2003). The role of phenotypic plasticity in driving genetic evolution. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 270: 1433–1440.
- Pritchard, S. G., Mosjidis, C., Peterson, C. M., Runion, G. B. & Rogers, M. M. (1998). Anatomical and morphological alterations in long-leaf pine needles resulting from growth in elevated CO₂: interactions with soil resource availability. *International Journal of Plant Science*, 159: 1002–1009.
- Ramirez, J. A. (2017). The functional role of carbohydrate reserves in the growth and survival of trees. (PhD thesis). Université du Québec à Montréal. Récupéré de <https://core.ac.uk/reader/96124877>
- Ramírez-Valiente, J. A., Sánchez-gómez, D., Aranda, I. & Valladares, F. (2010). Phenotypic plasticity and local adaptation in leaf ecophysiological traits of 13 contrasting cork oak populations under different water availabilities. *Tree Physiology*, 30: 618–627.
- Reed, D. H. & Frankham, F. (2003). Correlation between Fitness and Genetic Diversity. *Conservation Biology*, 17(1): 230–237.
- Reich, P. B., Wright, I. J. & Lusk, C. H. (2007). Predicting leaf physiology from simple plant and climate attributes: a global GLOPNET analysis. *Ecological Applications*, 17 : 1982–1988.
- Ressources Naturelles Canada (2016). Principaux insectes ravageurs : Longicorne asiatique. Récupéré de <http://www.rncan.gc.ca/forets/feux-insectes-perturbations/principaux-insectes/13370>
- Richards, C.L., Bossdorf, O, Muth, N.Z, Gurevitch, J. & Pigliucci, M. (2006). Jack of all trades, master of some? On the role of phenotypic plasticity in plant invasions. *Ecology Letter*, 9: 981–993.

- Rijkers, T., Pons, T. L. & Bongers, F. (2000). The effect of tree height and light availability on photosynthetic leaf traits of four neotropical species differing in shade tolerance. *Functional Ecology*, 14: 77–86.
- Roderick, M. L., Berry, S. L., Saunders, A. R. Noble, I. R. (1999). On the relationship between the composition, morphology, and function of leaves. *Functional Ecology*, 13: 696–710.
- Roman, L. A. & Scatena, F. N. (2011). Street tree survival rates: Meta-analysis of previous studies and application to a field survey in Philadelphia, PA, USA. *Urban Forestry and Urban Greening*, 10: 269–274.
- Roman, L. A., Battles, J. J. & McBride, J. R. (2014). The balance of planting and mortality in a street tree population. *Urban Ecosystem*, 17: 387–404.
- Säumel, I. (2006). Temperature Effects on Invasive Tree Species: Architecture, Biomass Allocation, Plasticity and Distribution Patterns. In Godoy, O., de Lemos-Filho, J. P. & Valladares, F. (2011). Invasive species can handle higher leaf temperature under water stress than Mediterranean natives. *Environmental and Experimental Botany*, 71(2), 207–214.
- Shield, L. M. (1950). Leaf xeromorphy as related to physiological and structural influences. *Botanical Review*, 16: 399–447.
- Steudle, E. (2000). Water uptake by roots: Effects of water deficit. *Journal of Experimental Botany*, 51: 1531–1542.
- Swoczyna, T., Kalaji, H. M., Pietkiewicz, S. & Borowski, J. (2015). Urban Forestry & Urban Greening Ability of various tree species to acclimation in urban environments probed with the JIP-test. *Urban Forestry & Urban Greening*, 14(3), 544–553. <https://doi.org/10.1016/j.ufug.2015.05.005>
- Robinson, J. D., Wares, J. P. & Drake, J. M. (2013). Extinction hazards in experimental *Daphnia magna* populations: effects of genotype diversity and environmental variation. *Ecology & Evolution*, 3: 233–243.
- Roloff, A. & Korn, S. (2009). The Climate-Species-Matrix to select tree species for urban habitats considering climate change. *Urban Forestry & Urban Greening*, 8(4): 295–308. <https://doi.org/10.1016/j.ufug.2009.08.002>

- Rothfels, C. J. (2005). Significant plant records from the herbarium of Royal Botanical Gardens (HAM). *Field Botanists of Ontario Newsletter*, 17(2): 7–12.
- Royer, R., Dana, L., Hickey, F., Leo, J. & Scott, L. W. (2003). Ecological conservatism in the 'living fossil' Ginkgo. *Paleobiology*, 29(1): 84–104.
- Ryser, P. (2006). The mysterious root length. *Plant Soil*, 286: 1–6.
- Sæbø, A., Benedikz, T. & Randrup, T. B. (2003). Selection of trees for urban forestry in the Nordic countries. *Urban Forestry and Urban Greening*, 2: 101–114.
- Sæbø, A., Borzan, Z., Ducatillion, C., Hatzistathis, A., Jan, L., Jose, S., ... Jos, R. (2005). The Selection of Plant Materials for Street Trees, Park Trees and Urban Woodland. *Urban Forestry and Urban Greening*, 4: 112–122.
- Sack, L. & Grubb, P. J. (2002). The combined impacts of deep shade and drought on the growth and biomass allocation of shade-tolerant woody seedlings. *Oecologia*, 131: 175–185.
- Santamour, F. S. (1990). Trees for urban planting : diversity, uniformity , and common sense. *Proceedings of the Seventh Conference of The Metropolitan Tree Improvement Alliance*, 7: 57–65.
- Seto, K. C., Sanchez-Rodriguez, R. & Fragkias, M. (2010). The New Geography of Contemporary Urbanization and the Environment. *Annual Review of Environmental Resources*, 35: 167–194.
- Shipley, B. (1995) Structured interspecific determinants of specific leaf area in 34 species of herbaceous angio-sperms. *Functional Ecology*, 9: 312–319.
- Sjöman, H., Hiron, A. D. & Bassuk, N. L. (2015). Urban forest resilience through tree selection—Variation in drought tolerance in *Acer*. *Urban Forestry & Urban Greening*, 14(4): 858–865.
- Sjöman, H., Hiron, A. D. & Bassuk, N. L. (2018). Improving confidence in tree species selection for challenging urban sites: a role for leaf turgor loss. *Urban Ecosystems*, 21: 1171–1188.

- Stokes, A., Atger, C., Bengough, A. G., Fourcaud, T. & Sidle, S. C. (2009). Desirable plant root traits for protecting natural and engineered slopes against landslides. *Plant and Soil*, 324(1): 1–30.
- Sullivan, J. (1993). *Betula nigra*. In Fire Effects Information System (FEIS), US Department of Agriculture (USDA), Forest Service (USFS). Rocky Mountain Research Station: Fire Sciences Laboratory. Retrieved from <https://www.fs.fed.us/database/feis/plants/tree/betnig/all.html>
- Sultan, S. E. (2000). Phenotypic plasticity for plant development, function, and life history. *Trends in Plant Science*, 5: 537–542.
- Tarasjev, A. (1995). Relationship between phenotypic plasticity and developmental instability in *Iris pumila* (L.). *Russian Journal of Genetics*, 31: 1409–1416.
- Taylor, H. M. & Ratliff, L. F. (1969). Root elongation rates of cotton and peanuts as a function of soil strength and soil water content. *Soil Science*, 108(2): 113–119.
- Tilman, D. (2001) Functional Diversity. University of Minnesota, St. Paul. *Encyclopedia of Biodiversity*. Volume 3: 109–120.
- Thomas, F. M. (2000). Growth and water relations of four deciduous tree species occurring at Central-European tree-line sites on shallow calcareous soils: physiological reactions of seedlings to severe drought. *Functional Ecology of Plants*, 195(2), 104–115.
- Tobner, C. M., Paquette, A. & Messier, C. (2013). Interspecific coordination and intraspecific plasticity of fine root traits in North American temperate tree species. *Frontiers in Plant Science*, 4: 242.
- Turner-Skoff, J. B. & Cavender, N. (2019). The benefits of trees for livable and sustainable communities. *Plants People Planet*, 1(4): 323–335.
- Urli, M., Porté, A., Cochard, H., Guengant, Y., Burrett, R. & Delzon, S. (2013). Xylem embolism threshold for catastrophic hydraulic failure in angiosperm trees. *Tree Physiology*, 33: 672–683.
- van Reeuwijk, L. P. (1987). Technical Paper 09: Procedures for soil analysis (6e edition). Food and Agriculture Organization of the United Nations International

Soil Reference and Information Center, Wageningen. Retrieved from <https://www.isric.org/documents/document-type/technical-paper-09-procedures-soil-analysis-6th-edition>

- Valladares, F., Wright, S. J., Lasso, E., Kitajima, K. & Pearcy, R. W. (2000). Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a Panamanian rainforest. *Ecology*, 81: 1925–1936.
- Valladares, F., Dobarro, I., Sánchez-Gómez, D. & Pearcy, R. W. (2005). Photoinhibition and drought in Mediterranean woody saplings: scaling effects and interactions in sun and shade phenotypes. *Journal of Experimental Botany*, 56: 483–494.
- Valladares F., Sanchez-Gomez D. & Zavala, M. A. (2006). Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. *Journal of Ecology*, 94: 1103–1116.
- Valladares, F., Gianoli, E., & Gomez, J. M. (2007). Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *New Phytologist*, 176: 749–763.
- Valladares, F., Matesanz, S., Guilhaumon, F., Araújo, M. B., Balaguer, L., ... Zavala, M. A. (2014). The effects of phenotypic plasticity and local adaptation on forecasts of species range shifts under climate change. *Ecology Letters*, 17: 1351–1364.
- Van Kleunen, M. & Fischer, M. (2005). Constraints on the evolution of adaptive phenotypic plasticity in plants. *New Phytologist*, 166: 49–60.
- Vile, D., Pervent, M., Belluau, M., Vasseur, F., Bresson, J., Muller, B. & Simonneau, T. (2012). Arabidopsis growth under prolonged high temperature and water deficit: independent or interactive effects? *Plant Cell and Environment*. 35(4): 702–718.
- Violle, C., Navas, M. L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116(5): 882–892.
- Violle, C., Enquist, B. J., McGill, B. J., Jiang, L., Albert, C. H., Hulshof, C., Jung, V. & Messier, J. (2012). The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 27: 244–252.

- Violle, C. & Jiang, L. (2009). Towards a trait-based quantification of species niche. *Journal of Plant Ecology*, 2: 87–93.
- Ville de Québec (2015). Place aux arbres : Vision de l'arbre 2015-2016. Service de l'environnement, Division de la foresterie urbaine et de l'agriculture, Québec. Récupéré de https://www.ville.quebec.qc.ca/apropos/planification-orientations/environnement/milieunaturels/docs/vision_arbre_2015_2025.pdf
- Ville de Montréal (2005). Politique de l'arbre de Montréal. Sommet de Montréal, Service de l'environnement, Division de la foresterie urbaine et de l'agriculture, Montréal. Récupéré de [https://ville.montreal.qc.ca/pls/portal/docs/page/grands_parc_fr/media/documents/politique_de_arbre_\(2005\).pdf](https://ville.montreal.qc.ca/pls/portal/docs/page/grands_parc_fr/media/documents/politique_de_arbre_(2005).pdf)
- Vitali, V., Ramirez, J. A., Perrette, G., Delagrangé, S., Paquette, A., & Messier, C. (2019). Complex Above- and Below-Ground Growth Responses of Two Urban Tree Species Following Root, Stem, and Foliage Damage—An Experimental Approach. *Frontiers in Plant Science*. 1100(10): 1-13.
- Whalley, W. R., Dumitrub, E. & Dexter, A. R. (1995). Biological effects of soil compaction. *Soil & Tillage Research*, 35: 53–68.
- Wang Z., Guo D., Wang X., Gu J. & Mei, L. (2006). Fine root architecture, morphology, and biomass of different branch orders of two Chinese temperate tree species. *Plant Soil*, 288: 155–171.
- Wang, H., Ouyang, Z., Chen, W., Wang, X., Zheng, H. & Ren, Y. (2011). Water, heat, and airborne pollutants effects on transpiration of urban trees. *Environmental Pollution*, 159(9): 2127–2137.
- Wang, B. & Qiu, Y. (2006). Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants. *Mycorrhiza*, 16: 299–363.
- Westoby, M., Falster, D. S., Moles, A. T., Vesk, P. A. & Wright, I. J. (2002). Plant ecological strategies: Some 686 leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 33: 125–159.
- Whetstone, R. D. (2006). *Ginkgo biloba*. In *Flora of North America*, Vol. 2. Oxford: University Press. Retrieved from

http://www.efloras.org/florataxon.aspx?flora_id=1&taxon_id=200005235

- Whitlow, T. & Bassuk, N. L. (1988). Ecophysiology of urban trees and their management: The North American experience. *HortScience: a publication of the American Society for Horticultural Science*, 23(3): 542–546
- Whitlow, T. H., Bassuk, N. L. & Reichert, D. L. (1992). A 3-Year Study of Water Relations of Urban Street Trees. *British Ecological Society Stable*, 29(2): 436–450.
- Williams, M. I. & Dumroese, R. K. (2013). Preparing for climate change: forestry and assisted migration. *Journal of Forestry*, 111: 287–297.
- Williams, N. S. G., Hahs, A. K. & Vesk, P. A. (2015). Urbanisation, plant traits and the composition of urban floras. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 17(1): 78–86.
- Williams, N. S. G., Schwartz, M. W., Vesk, P. A., McCarthy, M. A., Hahs, A. K., Clemants, S. E., Corlett, R.T., ... McDonnell, J. (2009). A conceptual framework for predicting the effects of urban environments on floras. *Journal of Ecology*, 97: 4–9.
- Wilson, C. (1975). The long battle against Dutch elm disease. *Journal of Arboriculture*, 1: 107–112.
- Winder, R., Nelson, E. & Beardmore, T. (2011). Ecological implications for assisted migration in Canadian forests. *The Forestry Chronicle*, 87: 731–744.
- Witkowski, E. T. F. & Lamont, B. B. (1991). Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. *Oecologia*, 88: 486–49.
- Wright, I., Michelle, L., Cassia R. & Mark W. (2006). Gradients of light availability and leaf traits with leaf age and canopy position in 28 Australian shrubs and trees. *Functional Plant Biology*, 33: 407–419.
- Wright, G.C., Nageswara, R.C. & Farquhar, G. D. (1994). Water-use efficiency and carbon isotope discrimination in peanut under water deficit conditions. *Journal of Crop Science*, 34: 92–97.

- Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M., Ackerly, D. D., Baruch, Z., Bongers, F., ... Diemer, M. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428: 821–827.
- Vanags, C., Minasny, B. & Mcbratney, A. B. (2004). The dynamic penetrometer for assessment of soil mechanical resistance. Faculty of Agriculture, Food and Natural Resources, University of Sydney NSW. Retrieved from http://www.regional.org.au/au/asssi/supersoil2004/s14/poster/1565_vanagsc.htm
- Van Kleunen, M. & Fischer, M. (2005). Constraints on the evolution of adaptive phenotypic plasticity in plants. *New Phytologist*, 166(1): 49–60.
- Ville de Montréal. (2012). Répertoire des données sur les arbres publics du territoire de la Ville de Montréal: Arbres publics sur le territoire de la Ville. Récupéré de <https://donnees.montreal.ca/ville-de-montreal/arbres>
- Weemstra, M., Mommer, L., Visser, E. J. W., Ruijven, J., Van Kuyper, T. W., Mohren, G. M. J. & Sterck, F. J. (2016). Towards a multidimensional root trait framework: A tree root review. *The New Phytologist*, 211(4): 1159–1169.
- Wolfe, C. B. & Pittillo, J. D. (1977). Some ecological factors influenced the distribution of *Betula nigra* in western North Carolina. *Castanea*, 42: 18–30.
- Wu, Q., Pagès, L. & Wu, J. (2016). Relationships between root diameter, root length and root branching along lateral roots in adult, field-grown maize. *Annals of Botany*, 117(3), 379–390.
- Yu, L. Z., Ding, G. Q., Shi, J. W., Yu, S. Q., Zhu, J. J. & Zhao, L. F. (2007). Effects of fertilization on fine root diameter, root length and specific root length in *Larix kaempferi* plantation. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 18: 957–962.
- Zanetti, C., Vennetier, M., Mériaux, P. & Provansal, M. (2015). Plasticity of tree root system structure in contrasting soil materials and environmental conditions. *Plant and Soil*, 387(2): 21–35.
- Zölch, T., Maderspacher, J., Wamsler, C. & Pauleit, S. (2016). Using green infrastructure for urban climate-proofing: an evaluation of heat mitigation measures at the micro-scale. *Urban Forestry & Urban Greening*, 20: 305–316.

