UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À TROIS-RIVIÈRES

RÉPONSES À LA SÉCHERESSE DE SEPT ESPÈCES D'ÉRABLES EN MILIEU URBAIN

MÉMOIRE PRÉSENTÉ
COMME EXIGENCE PARTIELLE DE LA

MAÎTRISE EN SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT

PAR
ELYSE MALLERET

Août 2026

Université du Québec à Trois-Rivières

Service de la bibliothèque

Avertissement

L'auteur de ce mémoire, de cette thèse ou de cet essai a autorisé l'Université du Québec à Trois-Rivières à diffuser, à des fins non lucratives, une copie de son mémoire, de sa thèse ou de son essai.

Cette diffusion n'entraîne pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits de propriété intellectuelle, incluant le droit d'auteur, sur ce mémoire, cette thèse ou cet essai. Notamment, la reproduction ou la publication de la totalité ou d'une partie importante de ce mémoire, de cette thèse et de son essai requiert son autorisation.

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À TROIS-RIVIÈRES

MAÎTRISE EN SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT (2ÈME CYCLE)

Direction de recherche :

Vincent Maire	
Prénom et nom	directeur de recherche
Laurent Lamarque	
Prénom et nom	codirecteur de recherche

Jury d'évaluation

Vincent Maire	
Prénom et nom	directeur de recherche
Laurent Lamarque	
Prénom et nom	codirecteur de recherche
Annie Deslauriers	Réviseure externe
Prénom et nom	Fonction du membre de jury
Tagnon Missihoun	Réviseur interne
Prénom et nom	Fonction du membre de jury

REMERCIEMENTS

Merci à mes co-superviseurs, Vincent Maire et Laurent Lamarque, pour la confiance qu'ils m'ont accordée, leur soutien indéfectible, leurs conseils avisés et les innombrables heures qu'ils m'ont consacrées. Leur accompagnement a contribué à faire de ce projet académique, qui s'est révélé véritablement transformateur, une étape déterminante de mon parcours.

Merci à Annie Deslauriers et Guy Samson pour leurs commentaires enrichissants en tant que membres de mon comité d'orientation, et à Tagnon Missihoun d'avoir accepté de faire partie de mon jury d'évaluation.

Merci à Marie Bellanger et Gabrielle Chartrand pour leur soutien et leur implication exceptionnelle pendant les étés de terrain 2024 et 2025, respectivement.

Merci à Camille Roy, Mathieu Berrut, Saylena Fay, Charles-Olivier Gauthier et Florence Gagné pour leur aide inestimable sur le terrain et au laboratoire.

Merci à mes collègues du LEVF pour leur présence bienveillante et leurs bons mots.

Merci à mes proches pour leurs encouragements continus et leur précieuse écoute.

RÉSUMÉ

L'accroissement de la fréquence et la sévérité des épisodes de sécheresse prévu au cours du reste du siècle suscite des inquiétudes quant à la résilience des arbres, particulièrement en milieu urbain où les boisés sont déjà confrontés à des facteurs aggravants de nature anthropique. Les traits hydrauliques des érables (*Acer* spp.), qui jouent un rôle économique et culturel majeur en Amérique du Nord et sont présents en importante proportion dans les villes, demeurent cependant insuffisamment documentés. Ce mémoire a donc pour objectif de caractériser la réponse à la sécheresse de sept espèces d'érables présentes dans des boisés urbains de la ville de Trois-Rivières, ainsi que d'évaluer la relation entre les traits hydrauliques et d'autres caractéristiques physiologiques.

Les mesures de traits hydrauliques ont été effectuées sur 28 arbres matures répartis en quatre blocs d'échantillonnage, et se sont échelonnées sur deux ans. De fortes différences interspécifiques se sont avérées au niveau de la vulnérabilité à l'embolie du xylème, du potentiel de perte de turgescence, des marges de sécurité stomatique et hydraulique, ainsi que de la conductance stomatique minimum, créant un gradient de résistance à la sécheresse duquel se distinguaient des espèces plus résistantes, *Acer saccharum* et *Acer platanoides*, et des espèces particulièrement vulnérables, *Acer spicatum* et *Acer negundo*. La vulnérabilité à l'embolie était négativement reliée à la densité du bois et à la croissance radiale des individus en 2024 et 2025, mais s'est révélée peu coordonnée avec la régulation stomatique et l'efficacité photosynthétique.

Des analyses supplémentaires ont été réalisées sur les propriétés édaphiques et la composition chimique de la cuticule des feuilles, révélant que ces facteurs n'expliquent qu'une part modérée de la variation des traits hydrauliques. Le potentiel de l'imagerie hyperspectrale pour l'estimation des traits fonctionnels a également été évalué, cette méthode s'avérant être efficace pour prédire les traits biochimiques et photosynthétiques, mais démontrant des performances plus modestes pour les traits hydrauliques.

Ce mémoire démontre l'existence de stratégies de réponse à la sécheresse contrastées au sein du genre *Acer*, et souligne la pertinence de l'étude des traits hydrauliques sous l'angle d'une vision systémique.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS i
RÉSUMÉ ii
TABLE DES MATIÈRES iii
LISTE DES FIGURES v
LISTE DES TABLEAUX vii
LISTE DES VARIABLES viii
CHAPITRE 1 Introduction 1
1.1 Mise en contexte 1
1.2 Fonctionnement hydraulique 6
1.3 Traits associés au dysfonctionnement hydraulique 7
1.4 Genre *Acer* 10
1.5 Objectifs 14
1.6 Hypothèses 16
CHAPITRE 2 Article 17
Abstract 18
Introduction 19
Materials and methods 23
Study site 23
Species of interest 23
Experimental design 25
Tree characteristics 27
Midday leaf water potential monitoring 28
In-lab hydraulic traits measurements 28
Leaf chemistry and ecophysiology 32
Statistical analysis 33
Results 36
Hydraulic traits 36
Relationship between hydraulic and functional traits 41
Discussion 44
Interspecific variation in hydraulic traits 44
Species ranking 46
Implications for forestry 49
Conclusion 52
CHAPITRE 3 Discussion générale 53
3.1 Relation entre les caractéristiques édaphiques et la résistance à la sécheresse d'espèces d'érable en milieu urbain 54

3.2 Influence de la composition cuticulaire des feuilles d'érables en milieu urbain sur leur conductance stomatique minimale 58
3.3 Utilisation de l'imagerie hyperspectrale pour prédire les traits fonctionnels d'espèces d'érables 62
CHAPITRE 4 Conclusion générale 66
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES 68
MATÉRIEL SUPPLÉMENTAIRE 84

LISTE DES FIGURES

Figure 1.1. Variation du cumul de précipitations au Québec de 1950 à 2100 en hiver (haut) et en été (bas) en fonction des différents scénarios d'émissions de gaz à effet de serre. Adaptée des Portraits climatiques d'Ouranos (2023). 2

Figure 1.2. Distribution des parcelles d'arbres ayant subi une mortalité accrue due à la sécheresse. L'encadré **a** montre les parcelles où la mortalité du peuplier faux-tremble a été observée, dans l'ouest du Canada. Tirée de Hammond et al. (2022). 3

Figure 1.3. Indice de croissance de l'érable à sucre en fonction de la température moyenne de juin (°C) et du cumul de précipitations de juin à juillet (mm) pour la période de 1950 à 1986. Les relations sur la période 1986-2010 n'étaient pas significatives. Les lignes de tendance représentent les relations linéaires significatives (P<0,05). Adaptée de Nolet et Kneeshaw (2018). 4

Figure 1.4. Pression du xylème (MPa) en fonction de l'intensité de la transpiration, de la photosynthèse, de l'embolie et de la mortalité. La courbe verte correspond aux taux de transpiration et de photosynthèse, qui sont élevés lorsque le potentiel hydrique est peu négatif dans des conditions climatiques normales. La courbe rouge représente le taux d'embolie, qui est nul en conditions normales et augmente au fur et à mesure que le potentiel hydrique devient de plus en plus négatif en conditions de stress hydrique. La courbe pointillée noire correspond au taux de mortalité, qui demeure nul jusqu'à ce que le potentiel hydrique atteigne les seuils critiques de perte de conductivité hydraulique. Adaptée de Delzon et Cochard (2014). 8

Figure 1.5. Courbes de vulnérabilité du xylème de cinq espèces d'érables. 11

Figure 2.1. Dynamics of midday leaf water potential (Ψ_{midday}, MPa), monitored from mid-June to early October 2024 and 2025. Each point represents the average Ψ_{midday} values obtained across four measurements (i.e. one measurement on each of the four sampled tree per species). 36

Figure 2.2. Species means, standard error, and post-hoc tests for measured and computed hydraulic traits. See Liste des variables, p.10 for abbreviations. 37

Figure 2.3. Variation of hydraulic traits across Acer species and their relationships. (A) Principal component analysis (PCA) showing the relationships between measured and computed hydraulic traits, grouped by species using ellipses. (B) Sequence of mean water potential thresholds by species. (C) Species differences between mean leaf and stem values of Ψ_{88}. In panel A, the centroid of each species was used to determine the species ranking of hydraulic resistance along the first axis, represented by the colour-coded tiles at the bottom of the figure. In panel B, a linear regression

trend was fitted along the ordinal axis, considering that drought resistance species exhibit steeper slopes. In panel C, species were ranked based on the species stem Ψ_{88} average value, and stars indicated the significance threshold of the comparison between stem and leaf Ψ_{88}. See Liste des variables, p.10 for abbreviations. 38

Figure 2.4. Redundancy analysis (RDA) ordination plots showing the relationship between hydraulic traits, represented by green arrows and considered as explained variables and climatic variables (A), and environmental tolerance (B), represented by black arrows and considered as explained variables. See Liste des variables, p.9 for abbreviations. Soil variables were extracted from the Global Biodiversity Information Facility (GBIF; www.gbif.org). 39

Figure 2.5. Relationship between measured hydraulic traits, and leaf photosynthesis, stomatal, chemical and morphological traits (A), tree functional traits (B), traits related to growth (C), and wood density (D). Relationships were examined using redundancy analysis (RDA) ordination plots, where green and black arrows represented explained and explicative variables, respectively. In panel C, two species (A. negundo and A. saccharum) count three points, since dendrometer data for the fourth tree was inconsistent and had to be omitted. See Liste des variables, p.10 for abbreviations. 41

Figure 3.1. Analyse de redondance (RDA) montrant la relation entre les traits hydrauliques (voir Liste des variables, p.10 pour les abréviations) en tant que variables expliquées représentées par les flèches vertes, et les caractéristiques édaphiques considérées comme variables explicatives. .. 56

Figure 3.2. Analyse de redondance (RDA) montrant la relation entre les traits hydrauliques (voir Liste des variables, p.9 pour les abréviations) en tant que variables expliquées représentées par les flèches vertes, et les cinq premiers axes de l'analyse en composantes principales (ACP) effectuée sur les 77 molécules cuticulaires conservées. 61

LISTE DES TABLEAUX

Table 1.1. Valeurs minimum, médiane et maximum de Ψ_{50} (MPa) et de Ψ_{88} (MPa) des espèces d'érables répertoriées dans la base de données Xylem Functional Traits, ainsi que leur aire native et les méthodes d'induction d'embolie utilisées (AI: injection d'air, BD: déshydratation sur la paillasse, **CA: Cavitron**, **CE: centrifugation**, PC: déshydratation à l'aide d'une chambre à pression; Choat et al. 2012). Les valeurs en gras sont celles ayant été mesurées à la suite de l'induction de la cavitation par centrifugation. 12

Table 2.1. Characteristics and optimal ecological niche of the studied species (Little 1971, Little 1977, GBIF, Fick and Hijmans 2017, Poggio et al. 2021, Farrar 1995, Valladares and Niinemets 2006). 24

Table 2.2. Characteristics of the study sites. 26

Tableau 3.1. Meilleur score R^2 et erreur relative des prédictions pour les traits fonctionnels mesurés simultanément aux variables hyper-spectrales en 2025. 64

Tableau 3.2. Meilleur score R^2 et erreur relative des prédictions pour les traits fonctionnels mesurés en 2024..... 64

LISTE DES VARIABLES

Symbole ou abréviation	Unités	Définition
Traits hydrauliques		
Ψ_{midday}	MPa	potentiel hydrique foliaire de mi-journée
Ψ_{min}	MPa	valeur minimum du potentiel hydrique de mi-journée
Ψ_{TLP}	MPa	potentiel hydrique de perte de turgescence
Ψ_{12}	MPa	potentiel hydrique à 12% de perte de conductivité
Ψ_{50}	MPa	potentiel hydrique à 50% de perte de conductivité
Ψ_{88}	MPa	potentiel hydrique à 88% de perte de conductivité
SSM	MPa	marge de sécurité stomatique
HSM	MPa	marge de sécurité hydraulique
g_{min}	mmol m^{-2} s^{-1}	conductance stomatique minimum
SMRI	MPa m^2 s mmol	indice de rétention de la marge de sécurité stomatique
THF_{leaf}	h	temps jusqu'à la défaillance hydraulique de la feuille
Traits foliaires		
A_{sat}	µmol m^{-2} s^{-1}	taux d'assimilation photosynthétique à saturation lumineuse
Vc_{max}	µmol m^{-2} s^{-1}	vitesse maximale de carboxylation de la Rubisco
g_s	mol m^{-2} s^{-1}	conductance stomatique
J_{max}	µmol m^{-2} s^{-1}	taux maximal de transport d'électrons
R_{dark}	µmol m^{-2} s^{-1}	taux de respiration à l'obscurité
GCL	µm	longueur des cellules de garde des stomates
SD	stomates mm^{-2}	densité stomatique
CHL		teneur en chlorophylle
ACN		teneur en anthocyanines
FLA		teneur en flavonoïdes
LNC	kg cm^{-2}	contenu foliaire en azote
$\delta^{13}C$		ratio isotopique de carbone
$\delta^{18}O$		ratio isotopique d'oxygène
LDMC	mg g^{-1}	teneur en matière sèche foliaire
SLA	cm^2 kg^{-1}	surface foliaire spécifique
Traits à l'échelle de l'arbre		
HV	cm^2 cm^{-2}	valeur de Huber, soit le ratio entre la surface d'aubier et la surface foliaire totale d'un arbre ou d'une branche
FB	kg	biomasse foliaire
WD	g m^{-3}	densité du bois
Traits relatifs à la croissance		
TWD	mm	déficit hydrique à l'échelle de l'arbre
GRO	mm	croissance radiale

CHAPITRE 1
Introduction

1.1 Mise en contexte

Les changements climatiques globaux observés depuis la Révolution industrielle sont principalement causés par les émissions de gaz à effets de serre d'origine anthropique. Au vu de l'augmentation de ces émissions (291 à 397 ppm, soit 36%) entre 1900 et 2020, plusieurs modèles ont été développés afin de prévoir l'évolution du réchauffement climatique au cours du reste du 21^{e} siècle (IPCC 2021). Ces modèles permettent d'estimer que l'augmentation de la température de surface globale à laquelle nous assisterons dans les prochaines décennies pourrait varier entre +2 et +4 degrés Celsius, dans le cas où les émissions à effet de serre seraient stables ou s'intensifieraient. Ce réchauffement climatique a pour conséquence une augmentation de la fréquence et de l'intensité de plusieurs événements météorologiques comme les canicules, les fortes précipitations, et des épisodes de sécheresse, réparties de façon inégales durant la saison de croissance.

Les sécheresses font partie des catastrophes naturelles dévastatrices au Canada, entraînant des conséquences écosystémiques telles que l'épuisement des réserves en eau du sol, la diminution du débit des cours d'eau, et la diminution des réserves d'eau souterraine (Bonsal et al. 2020, Bonsal et al. 2011, Yusa et al. 2015). Ces phénomènes peuvent avoir des retombées coûteuses ou dangereuses comme la diminution de la production agricole, la réduction de la qualité de l'eau, et la destruction d'habitats. Les régions au climat semi-aride de l'ouest du pays, soit les provinces des Prairies canadiennes et les vallées de la Colombie-Britannique, sont celles qui connaissent des périodes de sécheresse plus fréquentes (Bedard-Haughn 2011). Elles reçoivent moins de précipitations étant situées du côté opposé au vent des chaînes de montagnes (Bonsal et al. 2011). Quant aux provinces de l'Atlantique, de l'Ontario, et du Québec, elles subissent des sécheresses plus courtes, et d'une fréquence et d'une sévérité moindre (Bedard-Haughn 2011). Cependant, une augmentation marquée des précipitations due aux

changements globaux est prévue dans le nord et au centre du Québec, alors qu'au Québec méridional et particulièrement dans la plaine du Saint-Laurent, elles seront sujettes à de faibles augmentations en hiver et resteront stables en été (Fig. 1.1, Ouranos 2015). Il est également estimé que la température annuelle moyenne augmentera de 2 à 3°C d'ici 2050, et de 4 à 6°C d'ici 2080 au Québec méridional. Les sécheresses estivales pourraient alors devenir plus fréquentes dans cette partie de la province, puisque le réchauffement causera une augmentation de la perte en eau par évapotranspiration, qui ne sera pas compensée par les précipitations puisque le cumul de ces dernières restera relativement stable (Yang et al. 2021).

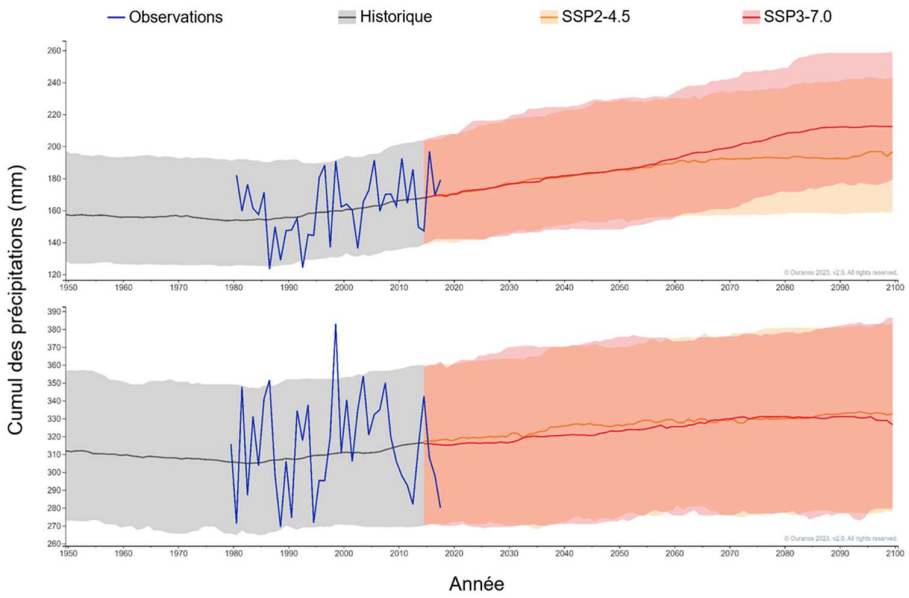


Figure 1.1. Variation du cumul de précipitations au Québec de 1950 à 2100 en hiver (haut) et en été (bas) en fonction des différents scénarios d'émissions de gaz à effet de serre. Adaptée des Portraits climatiques d'Ouranos (2023).

Des sécheresses intenses dues aux changements climatiques et associées à une mortalité accrue d'arbres sont observées sur tous les continents depuis les années 70 (Hammond et al. 2022). Ces épisodes de dépérissement d'arbres à grande échelle sont documentés dans tous types d'écosystèmes et de biomes (Fig. 1.2, Choat et al. 2012). Il a d'ailleurs été démontré par Hammond et al. (2022) que la majorité (49%) des sécheresses répertoriées se sont produites dans les milieux de climat méditerranéen, suivis par les forêts tempérées (14%). Ce biome, que l'on trouve notamment

en Amérique du Nord et au Québec, reste cependant sous-échantillonné. Au Canada, les sécheresses sont en partie responsables de la mortalité accrue d'arbres dans la forêt boréale (Allen et al. 2010, Michaelian et al. 2011). On peut citer par exemple le dépérissement du peuplier faux-tremble *Populus tremuloides* en Saskatchewan et en Alberta (Fig. 1.2, Hogg et al. 2008). Ces évènements mettent en péril les importants stocks de carbone de la végétation et du sol de cet écosystème boréal (Ma et al. 2012).

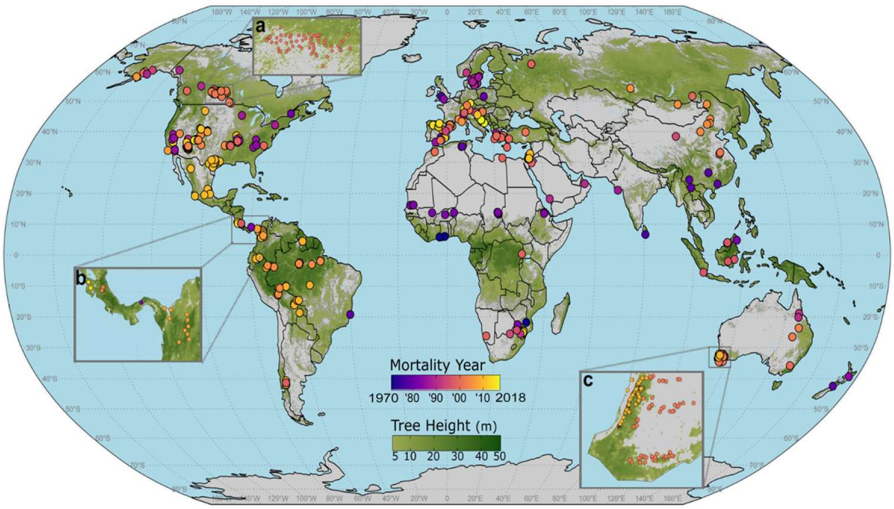


Figure 1.2. Distribution des parcelles d'arbres ayant subi une mortalité accrue due à la sécheresse. L'encadré **a** montre les parcelles où la mortalité du peuplier faux-tremble a été observée, dans l'ouest du Canada. Tirée de Hammond et al. (2022).

Bien qu'ils soient plus fréquents et sévères à l'ouest du pays, les épisodes de sécheresse et leurs effets se font aussi sentir au Québec méridional (Moreau et al. 2020). En effet, la sécheresse a été identifiée comme l'un des bouleversements climatiques responsables du récent déclin de la population d'érable à sucre *Acer saccharum*, ainsi que d'un ralentissement de leur croissance jusqu'à 20 ans après les évènements de sécheresse (Fig. 1.3, Nolet et Kneeshaw 2018).

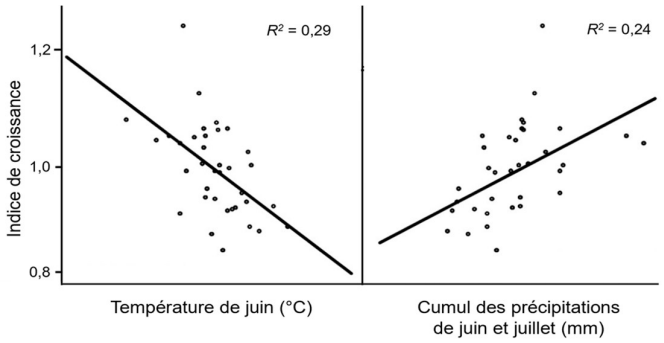


Figure 1.3. Indice de croissance de l'érable à sucre en fonction de la température moyenne de juin (°C) et du cumul de précipitations de juin à juillet (mm) pour la période de 1950 à 1986. Les relations sur la période 1986-2010 n'étaient pas significatives. Les lignes de tendance représentent les relations linéaires significatives (P<0,05). Adaptée de Nolet et Kneeshaw (2018).

Dans les villes, la vulnérabilité des espèces d'arbres aux épisodes de sécheresse pourrait être exacerbée par plusieurs phénomènes associés à l'écosystème urbain. D'abord, le stress hydrique des arbres pourrait être aggravé par les îlots de chaleur qui sont associés à une température de 5 à 15 °C plus élevée que dans les régions environnantes (Santamouris 2013). Cette hausse de température occasionne une augmentation exponentielle de la pression de vapeur saturante, et, par le fait même, du déficit de pression de vapeur, qui correspond à la différence entre la vapeur d'eau présente dans l'air et la pression de vapeur saturante (Cregg et Dix 2001). C'est le déficit de pression de vapeur autour d'un arbre qui engendre l'évapotranspiration, pouvant mener à un stress hydrique lorsqu'elle excède la capacité d'absorption d'eau des racines (Kozlowski 1987). Deuxièmement, la compaction du sol urbain, engendrée par le piétinement et la circulation des véhicules (Ferreira et al. 2018), est associée à une augmentation de la densité volumique du sol évaluée entre 60 et 90% par rapport aux sols forestiers (Ferreira et al. 2015). Un sol très dense freine son exploration par les racines des arbres, ce qui limite leur accès à l'eau (Day et Bassuk 1994). En dernier lieu, les sels de déglaçage utilisés pour diminuer le point de fusion de la neige et de la glace occasionnent le ruissellement d'une eau salée concentrée vers le sol qui borde les routes (Trenouth et al. 2015). Les arbres sont alors non seulement exposés aux embruns salins générés par le passage des véhicules, mais peuvent également absorber le sel accumulé dans le sol

(Cunningham et al. 2008). Or, l'exposition prolongée au chlore contenu dans les sels de déglaçage cause chez les végétaux un stress osmotique et hydrique, associés à une diminution du potentiel hydrique foliaire (Laffray et al. 2018). Cela peut engendrer une inhibition de leur croissance, le vieillissement prématuré des feuilles ou des aiguilles, ainsi que la mort de branches ou même du plant complet (Fay et Shi 2012).

L'augmentation de la fréquence et de l'intensité des épisodes de sécheresse, associée aux facteurs aggravants liés aux milieux urbains, a le potentiel de compromettre la capacité des arbres et des boisés urbains à fournir des services écosystémiques grâce à leur voûte foliaire. Les services écosystémiques sont définis comme les fonctions d'un écosystème, telles que la régulation des cycles biogéochimiques, dont bénéficient directement ou indirectement les populations humaines (Costanza et al. 1997). D'abord, les boisés régulent la qualité de l'air, en absorbant les polluants comme l'ozone et le monoxyde de carbone (Jim et Chen 2009), et le microclimat par le biais de leur influence sur la radiation solaire (McPherson et al. 1997), la température ambiante et l'humidité relative (Souch et al. 1994). La végétation permet également la réduction du bruit, ainsi que l'absorption de l'eau de pluie qui diminue le ruissellement de polluants vers les cours d'eau ou les sources d'eau potable (Bolund et Hunhammar 1999), évitant les phénomènes de résurgence sur les zones minérales et les habitations. Les boisés urbains procurent également plusieurs bienfaits pour la santé physique et psychologique des citoyens. La présence d'espaces verts piétonniers a un effet positif sur la longévité des personnes âgées (Takano 2002), et permet de lutter contre l'obésité infantile (Bell et al. 2008, Lovasi et al. 2011). Une association entre l'exposition aux espaces verts et une diminution de la mortalité de toutes causes (par exemple due à des maladies cardiovasculaires) a également été constatée, et ce avec une corrélation plus forte au sein des groupes socioéconomiques plus défavorisés (Mitchell et Popham 2008). La présence d'espaces végétalisés est aussi liée à une amélioration de l'aboutissement des grossesses, puisqu'elle est corrélée à une diminution de la probabilité de naissances prématurées et du nombre de nouveau-nés ayant un poids faible pour leur âge gestationnel (Hystad et al. 2014). Il a été démontré que l'exposition aux environnements naturels peut

réduire le stress physiologique en régulant les taux de cortisol (Roe et al. 2013). Elle peut également améliorer la santé mentale (Annerstedt et al. 2012), et diminuer les symptômes de troubles de déficit d'attention et d'hyperactivité chez les enfants lorsque combinée à de l'activité physique (Faber Taylor et Kuo 2009). L'exposition à la nature des enfants, dans le cadre de programmes d'école forestière, comporte aussi de nombreux bienfaits, incluant une amélioration de l'estime de soi, de la créativité, de l'appréciation pour la nature, ainsi que de leurs compétences sociales et physiques (Boileau et Dabaja 2020). Les enjeux sociaux potentiels associés au dépérissement des boisés urbains justifient donc l'intérêt d'améliorer nos connaissances quant à leur résilience face aux changements climatiques.

1.2 Fonctionnement hydraulique

La circulation de l'eau dans l'arbre s'effectue dans le xylème, selon un gradient de pression décroissant allant des racines jusqu'aux feuilles (Tyree et al. 1994, Tyree et Zimmermann 2002). Le moteur principal de ce gradient de tension est la transpiration foliaire, soit l'évaporation de l'eau à travers les stomates, causée par divers phénomènes climatiques tels que le rayonnement solaire, la température de l'air, et le déficit de pression partielle de vapeur d'eau dans l'air (Granier et al. 2002). Au cours de la saison de croissance, afin de minimiser l'évapotranspiration, l'arbre module l'ouverture de ses stomates dans le but d'atteindre un équilibre entre l'acquisition du carbone et la perte d'eau. En cas de stress hydrique, une fermeture prolongée des stomates a pour conséquence le ralentissement des échanges gazeux, ce qui réduit également l'activité photosynthétique.

Lors d'une sécheresse, le potentiel hydrique de l'eau dans le sol (Ψ_{sol}) diminue de façon graduelle, ce qui limite l'absorption d'eau par les racines (Cochard et Granier 1999). Le potentiel hydrique du système hydraulique de l'arbre diminue à son tour, ce qui augmente la tension de l'eau présente dans son système de conduction, constitué de vaisseaux chez les angiospermes et de trachéides chez les gymnospermes (Dixon et Joly 1895, Granier et al. 2002). Si la sécheresse persiste et que la tension devient trop importante, le phénomène de cavitation se produit (Tyree et Sperry 1989). Cela correspond à la rupture de la colonne d'eau et au remplissage

des conduits par de l'air, menant à un dysfonctionnement des trachéides ou des vaisseaux conducteurs qui deviennent impropres au transport de l'eau (Tyree et Sperry 1989). L'embolie du xylème peut entraîner des conséquences graves, en limitant l'assimilation de carbone et par la même occasion la croissance ainsi que la reproduction, et peut éventuellement mener à la mort de l'organisme (Cochard et Granier, 1999).

1.3 Traits associés au dysfonctionnement hydraulique

Les récentes avancées sur le fonctionnement hydraulique des arbres ont mis en lumière la séquence d'évènements associée à leur réponse à la sécheresse ainsi que l'étroite relation entre leur survie et leurs traits physiologiques (Cochard et al. 2005, Torres-Ruiz et al. 2024). La relation entre la tension de l'eau dans le xylème, mesuré par le potentiel hydrique, et le degré d'embolie (soit le pourcentage de perte de conductivité des conduits du xylème) peut être représentée par des courbes de vulnérabilité (Cochard et al. 1992, Cochard et Granier 1999, Cruiziat et al. 2002). Ces courbes permettent d'estimer la capacité des éléments conducteurs à supporter la tension grandissante de la sève. Dans des conditions optimales, le potentiel de base (Ψ_{base}), mesuré avant le lever du soleil, et le potentiel hydrique foliaire atteint en milieu de journée (Ψ_{midday}), sont largement supérieurs au potentiel de cavitation; dans ce cas, les taux de transpiration et de photosynthèse sont très élevés et le degré d'embolie est nul (Fig. 1.4, Delzon et Cochard 2014). Lors d'une sécheresse estivale prolongée, la plante ferme complètement ses stomates pour limiter la perte d'eau par transpiration et l'atteinte des seuils d'embolie du xylème (Torres-Ruiz et al. 2024). Ce seuil est généralement noté Ψ_{gs90} et correspond au potentiel hydrique qui induit une perte de 90% de la conductance stomatique. Cependant, la fermeture des stomates ne les rend pas complètement hermétiques : des pertes résiduelles d'eau, dont le taux est exprimé en tant que conductance minimale (g_{min}), peuvent continuer à se produire via les stomates et la cuticule (Brodribb et al. 2014). En cas de sécheresse prolongée, les pertes hydriques résiduelles peuvent avoir de graves conséquences car elles sont accompagnées d'une diminution du potentiel hydrique, qui peut alors atteindre des valeurs associées aux seuils critiques de perte de conductivité hydraulique, qui sont

directement corrélés à la mortalité des arbres (Brodribb et al. 2014). Il a été démontré que le pourcentage de perte de conductance du xylème létale est de 50% chez les gymnospermes (Brodribb et Cochard 2009) et de 88% chez les angiospermes (Urli et al. 2013). Les potentiels hydriques auxquels ces pertes de conductance sont atteintes (Ψ_{50} et Ψ_{88}) sont donc utilisés comme seuils critiques au-delà desquels le taux d'embolie mesuré progresse vers une perte de conductivité totale menant à la mort du végétal.

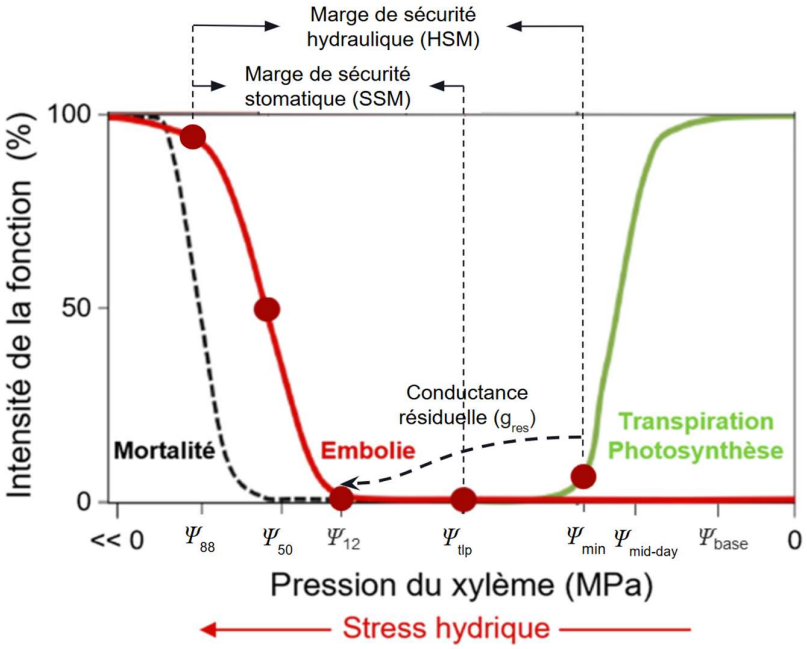


Figure 1.4. Pression du xylème (MPa) en fonction de l'intensité de la transpiration, de la photosynthèse, de l'embolie et de la mortalité. La courbe verte correspond aux taux de transpiration et de photosynthèse, qui sont élevés lorsque le potentiel hydrique est peu négatif dans des conditions climatiques normales. La courbe rouge représente le taux d'embolie, qui est nul en conditions normales et augmente au fur et à mesure que le potentiel hydrique devient de plus en plus négatif en conditions de stress hydrique. La courbe pointillée noire correspond au taux de mortalité, qui demeure nul jusqu'à ce que le potentiel hydrique atteigne les seuils critiques de perte de conductivité hydraulique. Adaptée de Delzon et Cochard (2014).

Les courbes de vulnérabilité permettent de comparer les espèces quant à différents aspects, soit leur vulnérabilité à la cavitation du xylème, la gamme de valeurs de potentiel hydrique qu'elles tolèrent, ainsi que leur stratégie de réponse à la sécheresse (Cochard et Granier 1999). En effet, certaines espèces montrent une réaction d'évitement et ferment leurs stomates dès les premiers jours de sécheresse à des potentiels hydriques

moins négatifs. D'autres, qui sont plus tolérantes, ferment leurs stomates plus tardivement et leurs éléments conducteurs restent fonctionnels malgré la diminution du potentiel hydrique. Il s'agit ici d'une première stratégie végétale pour minimiser la perte en eau. Les courbes de vulnérabilité peuvent également varier en fonction des organes au sein d'un même plant (Zimmermann 1983). En effet, selon l'hypothèse de la segmentation, les parties distales d'un végétal, comme les feuilles, peuvent être plus vulnérables à l'embolie que le tronc et les branches principales, ce qui favorise la survie des organes vitaux lors d'une sécheresse majeure (Tyree et Sperry 1989). La marge de sécurité stomatique (SSM), correspondant à la différence entre le potentiel hydrique de fermeture des stomates Ψ_{gs90} et le potentiel auquel commencent les premiers évènements d'embolie (Ψ_{12}), nous informe sur la rapidité d'une espèce à fermer ses stomates avant un épisode de stress hydrique (Torres-Ruiz et al. 2024). Ainsi, une marge de sécurité stomatique étroite signifie que la plante maintient les échanges gazeux jusqu'au dernier moment avant les évènements de cavitation. On peut également calculer la marge de sécurité hydraulique (HSM), qui correspond à la différence entre le Ψ_{min} et le Ψ_{50} ou Ψ_{88}, en fonction de s'il s'agit d'un gymnosperme ou d'un angiosperme, afin de mieux comprendre la stratégie hydraulique d'un arbre. Par exemple, une marge faible (inférieure à 1 MPa) ou négative se traduit par une tolérance accrue à un taux d'embolie plus élevé (Choat et al. 2012). Au contraire, une marge de sécurité plus grande correspond à une stratégie de réponse à la sécheresse plus conservatrice. Ces traits hydrauliques peuvent être intégrés au modèle SurEau, conçu par Cochard et al. (2021), afin de simuler la réponse d'un arbre dans différentes conditions hydriques. Ultimement, la connaissance de ces traits permet donc de faire des projections quant à l'avenir de différentes espèces en fonction des changements climatiques.

Les arbres sont toutefois moins vulnérables à l'embolie que l'on croyait. Dans les années 90, plusieurs études avaient rapporté que les arbres atteignent quotidiennement des valeurs de potentiel hydrique minimum (Ψ_{min}) largement inférieures à leur Ψ_{50} ou leur Ψ_{88}, et sont donc hautement vulnérables à l'embolie puisqu'elles possèdent une marge de sécurité négative (Delzon et Cochard 2014). Cela laissait supposer l'existence d'un

mécanisme d'élimination des embolies conférant aux arbres la capacité de restaurer la conductivité des vaisseaux du xylème. Des résultats plus récents suggèrent toutefois que cette faculté de réparation du xylème a été surestimée, puisque l'atteinte de potentiels hydriques induisant la cavitation des vaisseaux conducteurs est loin d'être un phénomène courant. En effet, il a été démontré que la plupart des méthodes fréquemment utilisées pour mesurer le Ψ_{50} ou le Ψ_{88} et bâtir la courbe de vulnérabilité induisent des biais méthodologiques puisqu'elles nécessitent l'utilisation de branches coupées à au moins une extrémité. Cette branche est d'abord déshydratée sur la paillasse ou dans une chambre à pression, centrifugée, ou injectée d'air à une ou aux deux extrémités afin d'induire l'embolie de ses vaisseaux du xylème (Cochard et al. 2013). La cavitation est ensuite généralement mesurée par gravimétrie, par émissions acoustiques, ou au cours de la centrifugation, dans le cas de la méthode du Cavitron. Il a été documenté à plusieurs reprises que ces techniques peuvent générer une embolie artéfactuelle lorsque la coupe de la branche occasionne une coupure des vaisseaux conducteurs du xylème (Cochard et al. 2013, López et al. 2019). Cela se produit notamment lorsque la longueur des éléments conducteurs est supérieure au diamètre du rotor dans le cas de la méthode du Cavitron (Martin-StPaul et al. 2014). Par conséquent, l'embolie est atteinte prématurément par rapport à une branche dont la coupe aurait été effectuée de façon à garder les extrémités des vaisseaux intactes. La courbe de vulnérabilité ainsi obtenue affiche une forme en « r » et non la forme sigmoïde (en « s ») caractéristique d'une courbe de vulnérabilité considérée valide. Cela induit une surestimation des valeurs de Ψ_{50} et de Ψ_{88}, ainsi qu'une sous-évaluation de la résistance de l'individu à l'embolie. De plus, il est aujourd'hui estimé que la marge de sécurité moyenne chez les arbres est de + 2 MPa, ce qui confirme que les potentiels hydriques qui induisent la mortalité ne sont atteints que lors d'épisodes de sécheresse marquée, et non quotidiennement au cours de l'été (Delzon et Cochard 2014).

1.4 Genre *Acer*

La vulnérabilité des arbres à l'embolie varie de façon importante entre les genres mais également entre les espèces appartenant à un même genre

(Cruiziat et al. 2002, Tyree et Ewers 1991). Au sein du genre *Acer*, des mesures préliminaires effectuées en collaboration avec Sylvain Delzon (Université de Bordeaux, France), ont mis en lumière des différences interspécifiques significatives pour la résistance à l'embolie, suggérant que la résistance à la sécheresse pourrait varier fortement entre les espèces d'érable (Fig. 1.5). Les érables des forêts tempérées semblent d'ailleurs plutôt vulnérables aux aléas climatiques, plusieurs épisodes de mortalité d'érable à sucre ayant été documentés en Amérique du Nord entre les années 50 et les années 80 (Bal et al. 2015, Bauce et Allen 1991, Houston 1987), bien qu'aucun dépérissement massif n'ait été reporté jusqu'à présent.

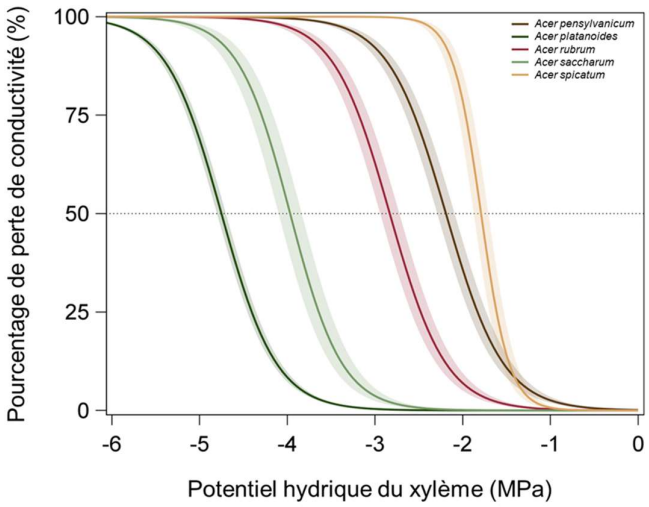


Figure 1.5. Courbes de vulnérabilité du xylème de cinq espèces d'érables.

On en connaît toutefois assez peu sur les traits hydrauliques des érables, comme en témoignent les données disponibles dans la *Xylem Trait Database* (Tableau 1, Choat et al. 2012). En effet, le peu de données qui y sont recensées proviennent d'études ayant utilisé des méthodes de mesure de Ψ_{50} destructrices induisant des biais méthodologiques. Il est possible d'évaluer sommairement la robustesse des données de la *Xylem Trait Database* et la fiabilité des méthodes utilisées en observant la forme des courbes de vulnérabilité construites à partir des Ψ_{50} et des Ψ_{88} mesurées. Parmi les 19 références de la base de données, 12 affichaient les courbes de vulnérabilité obtenues, et seules deux d'entre elles étaient de forme sigmoïde. De plus, certaines valeurs de Ψ_{50} et de Ψ_{88} répertoriées dans la

base de données étaient vraisemblablement aberrantes puisqu'elles étaient trop élevées par rapport aux valeurs normales de potentiel hydrique atteintes quotidiennement par les arbres. Il faut également noter que seulement trois des espèces documentées dans la base de données sont indigènes au Québec, soit l'érable à giguère (*Acer negundo*), l'érable rouge (*A. rubrum*) et l'érable à sucre (*A. saccharum*). Une revue de littérature par Sjöman et al. (2015) a recensé le potentiel de perte de turgescence (Ψ_{P0}) pour 27 espèces et variétés d'érable. Cependant, la littérature recense peu de données relatives à d'autres traits hydrauliques tels que la marge de sécurité hydraulique (HSM), la marge de sécurité stomatique (SSM), la conductance minimale (g_{min}), et le potentiel de fermeture des stomates (Ψ_{gs90}), et quand c'est le cas, cela concerne majoritairement des espèces européennes.

Table 1.1. Valeurs minimum, médiane et maximum de Ψ_{50} (MPa) et de Ψ_{88} (MPa) des espèces d'érables répertoriées dans la base de données Xylem Functional Traits, ainsi que leur aire native et les méthodes d'induction d'embolie utilisées (AI: injection d'air, BD: déshydratation sur la paillasse, **CA: Cavitron**, **CE: centrifugation**, PC: déshydratation à l'aide d'une chambre à pression; Choat et al. 2012). Les valeurs en gras sont celles ayant été mesurées à la suite de l'induction de la cavitation par centrifugation.

Espèce	Aire native	Ψ_{50} (MPa)			Ψ_{88} (MPa)			Méthode
		Min.	Mdn.	Max.	Min.	Mdn.	Max.	
A. campestre	Europe	**-5,74**	-3,87	-2	**-6,60**	-4,60	-2,6	**CA**, PC
A. floridanum	États-Unis (sud-est)	n.a.	-3,77	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.
A. glabrum	Amérique du Nord (nord-ouest)	n.a.	**-2,30**	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.	**CA**
A. grandidentatum	Amérique du Nord (ouest)	**-3,90**	-3,25	-0,58	-7,14	-4,61	-1,24	AD, CA, **CE**
A. monspessulanum	Bassin méditerranéen	**-6,74**	-3,43	-1,57	**-7,74**	-4,25	-2,28	AD, **CA**, PC
A. negundo	Amérique du Nord	**-2,42**	-1,5	**-0,58**	-2,74	-2,46	-2	**CA**, CE, PC
A. opalus	Europe	**-4,40**	-3,42	-2,45	**-4,96**	-3,78	-2,6	**CA**, PC
A. platanoides	Europe et Asie	**-4,18**	-2,99	-1,8	**-4,69**	-3,49	-2,3	**CA**, PC
A. pseudoplatanus	Europe et Asie	**-3,13**	-2,37	-1,6	**-3,62**	-2,71	-1,8	**CA**, PC
A. rubrum	Amérique du Nord (est)	-3,91	-2,64	-1,65	-6	-4,5	-2,1	AD, CE
A. saccharum	Amérique du Nord (est)	-4,11	-2,04	-0,64	-4,79	-3,2	-1,67	AI, BD

Ce manque évident de connaissances sur les traits hydrauliques des érables est d'autant plus problématique lorsque l'on tient compte de leur importance écologique due aux superficies considérables qu'ils couvrent au Canada et au Québec. À l'échelle du pays, le genre *Acer* est le huitième genre d'arbres le plus abondant, occupant une superficie de 9 543 450 hectares (Inventaire forestier national du Canada 2022). Il devient toutefois le genre le plus abondant si l'on considère uniquement l'écozone des plaines à forêts mixtes, qui s'étend des Grands Lacs du sud de l'Ontario jusqu'à la ville de Québec en longeant le fleuve St-Laurent (superficie occupée de 1 257 500 hectares). Il est également possible d'évaluer la proportion d'érables au Québec à l'aide de Forêt Ouverte, le portail de diffusion des données écoforestières du Gouvernement du Québec, qui recense les essences commerciales d'érables, soit l'érable rouge (*Acer rubrum*), l'érable à sucre (*A. saccharum*) et l'érable argenté (*A. saccharinum*, Ministère des Ressources naturelles et des Forêts 2023). Une moyenne de 16,8 % des arbres répertoriés dans les feuillets correspondant à la forêt tempérée du Québec appartiennent à ces trois espèces. Ce pourcentage s'élève à 22,3% pour les feuillets correspondant à l'écozone des plaines à forêts mixtes. Le genre *Acer* est également le plus abondant sur l'île de Montréal, que ce soit dans les zones résidentielles, institutionnelles ou publiques (Sousa-Silva et al. 2023), où près du tiers des arbres sont des essences commerciales d'érables (Ministère des Ressources naturelles et des Forêts 2023). Quant à la zone comprenant le sud de la Mauricie et le nord du Centre-du-Québec, qui correspond au feuillet 31I de la carte interactive de Forêt Ouverte, 21,2 % des arbres présents dans les boisés appartiennent à une espèce commerciale d'érable.

Le genre *Acer* revêt également une importance économique particulière au Canada. D'abord, l'érable à sucre et l'érable rouge sont respectivement au deuxième et au septième rang des essences de feuillus les plus livrées pour l'ensemencement de plants utilisés par l'industrie forestière québécoise, et ce pour la période de 2011 à 2021 (Ministère des Ressources naturelles et des Forêts 2023). De plus, l'érable à sucre *Acer saccharum* ainsi

que l'érable noir *Acer nigrum*, dans une moindre mesure, sont utilisés pour la production de sirop d'érable (Moreau et al. 2020). Le Québec est la province qui produit et exporte la majorité des produits du sirop d'érable au Canada et au monde, occasionnant en 2022 des recettes évaluées à 621 558 000 $ correspondant à plus de 90% des revenus canadiens pour cette industrie (Agriculture et Agroalimentaire Canada, 2023).

Finalement, les érables sont au cœur de la culture autochtone et québécoise (Tekaroniake Evans 2022). La récolte du sirop d'érable est une pratique ancestrale dont l'invention est attribuée aux Premiers Peuples de l'Amérique du Nord. Traditionnellement, le sirop était utilisé non seulement pour sa grande valeur nutritive, mais aussi pour fumer la viande, pour adoucir le goût des médicaments amers, et en tant qu'anesthésiant. Ces connaissances ont ensuite été transmises aux européens à leur arrivée au 17ème siècle. Aujourd'hui, le sirop d'érable fait toujours partie intégrante de la culture québécoise, comme en témoigne la désignation des traditions du temps des sucres comme élément patrimonial immatériel par la ministre de la Culture et des Communications Nathalie Roy (2021). De plus, le ministère du Tourisme met à jour chaque automne une carte interactive du changement de la couleur des feuilles d'érables, l'observation de cette évolution spectaculaire étant une activité à succès auprès de la population québécoise (Bonjour Québec 2023).

1.5 Objectifs

Ce mémoire a pour objectif général de mieux comprendre les mécanismes qui sous-tendent la résistance à la sécheresse des érables (*Acer* spp.) présents dans des boisés urbains de la ville de Trois-Rivières, afin d'améliorer notre capacité à prédire leur résilience face aux changements climatiques et à orienter les pratiques de gestion des forêts urbaines. Il s'articule autour d'une étude principale, présentée sous forme d'article scientifique, ainsi que d'une discussion générale comportant trois chapitres complémentaires permettant d'élargir l'interprétation des résultats dans une perspective plus intégrative.

Dans un premier temps, l'article scientifique vise à caractériser les stratégies hydrauliques de sept espèces d'érables en quantifiant les

principaux traits impliqués dans la résistance à la sécheresse, notamment la vulnérabilité à l'embolie du xylème, le potentiel de perte de turgescence, les marges de sécurité hydraulique et stomatique ainsi que la conductance stomatique minimale. Ces mesures permettront d'établir un gradient de vulnérabilité des espèces étudiées et d'identifier les espèces les plus susceptibles de résister aux épisodes de sécheresse futurs. L'étude cherchera également à déterminer si les stratégies hydrauliques des érables s'organisent selon un continuum fonctionnel unique ou si elles résultent plutôt de dimensions partiellement indépendantes, en portant une attention particulière aux relations entre la résistance des tissus à l'embolie, les mécanismes de régulation des pertes en eau et la performance photosynthétique. Ces traits seront confrontés à des variables bioclimatiques afin de déterminer le niveau d'influence de la niche écologique des espèces sur leurs stratégies de réponse à la sécheresse. Enfin, les liens entre les traits hydrauliques, la croissance radiale, la densité du bois et l'acquisition du carbone seront examinés afin d'évaluer l'existence de compromis fonctionnels entre la résistance à la sécheresse et les stratégies de croissance.

Dans un second temps, la discussion générale explorera l'influence des propriétés édaphiques associées à la niche écologique des espèces afin d'identifier les déterminants environnementaux des stratégies observées. Elle abordera également le rôle potentiel de la composition chimique de la cuticule foliaire dans la régulation des pertes résiduelles en eau, comme cela a été observé dans une étude précédente (Duursma et al. 2019). Enfin, elle testera la capacité de l'imagerie hyperspectrale à prédire différents traits fonctionnels de manière non destructive.

L'intégration de ces différentes approches permettra d'évaluer dans quelle mesure les stratégies de résistance à la sécheresse émergent de l'interaction entre les propriétés intrinsèques des espèces, leur environnement et leur organisation fonctionnelle. Ce mémoire propose ainsi une approche multidimensionnelle de la résistance à la sécheresse chez les érables, susceptible de contribuer au développement de stratégies d'adaptation des forêts urbaines face aux changements climatiques.

1.6 Hypothèses

Nous posons d'abord l'hypothèse que les espèces étudiées, dont les aires de distribution varient selon un gradient d'humidité, présenteront des différences interspécifiques significatives au niveau des traits hydrauliques. Nous nous attendons à observer différentes stratégies de réponse à la sécheresse en raison d'une coordination partielle entre la résistance à l'embolie du xylème et les traits associés à la régulation des pertes hydriques. Nous pensons également observer un découplage entre les traits hydrauliques et les traits liés à l'acquisition de carbone, de sorte que les espèces les plus résistantes à la sécheresse ne présentent pas nécessairement les plus faibles taux de photosynthèse.

Quant aux objectifs secondaires, nous croyons observer une forte corrélation entre les traits hydrauliques et les caractéristiques édaphiques, étant donnée les différences interspécifiques des traits hydrauliques et la présence d'espèces dans des habitats présentant des sols aux propriétés contrastées. On peut cependant s'attendre à ce que la composition cuticulaire varie significativement entre espèces selon un gradient de conductance stomatique minimum, et que les données hyperspectrales permettent davantage de prédire les traits fonctionnels mesurés sans décalage temporel que ceux obtenus l'été précédent.

CHAPITRE 2 Article

Journal visé: Tree Physiology

Interspecific variation in drought resistance among urban forest maple trees

Elyse Malleret[1,2,3], Vincent Maire[1,2,3], Marie Bellanger[1,2,3], Elise Bouchard[1,2,3], Gabrielle Chartrand[1,2,3], Hervé Cochard[4], Sylvain Delzon[5], Maximilian Larter[5], Steeve Pépin[6], Jennifer Paillassa[1,2,3], Annabel Porté[5], Camille Roy[7], Laurent J. Lamarque[1,7,8]

[1]Département des Sciences de l'environnement, Université du Québec à Trois-Rivières, Trois-Rivières, QC, Canada;
[2]Centre de Recherche sur les Interactions Bassins Versants - Écosystèmes Aquatiques (RIVE), Université du Québec à Trois-Rivières, Trois-Rivières, Canada.
[3]Centre de Recherche en Sciences du Végétal, Université Sherbrooke, Sherbrooke, QC, Canada;
[4]INRAE, PIAF, Université Clermont Auvergne, Clermont-Ferrand, France;
[5]INRAE, UMR BIOGECO, Université de Bordeaux, Pessac, France;
[6]Département des sols et de génie alimentaire, Université Laval, Québec, QC, Canada;
[7]Natural Resources Canada, Canadian Forest Service, Laurentian Forestry Centre, Québec, QC, Canada;
[8]Centre d'Étude de la Forêt, Université du Québec à Montréal, Montréal, QC, Canada

Correspondence:
elyse.malleret@uqtr.ca, vincent.maire@uqtr.ca, laurent.lamarque@nrcan-rncan.gc.ca

Keywords: Acer spp., ecophysiology, coordinated traits, urban greening, forest management strategies.

Abstract

Maple tree species (*Acer* spp.) hold significant cultural, ecological, and economic importance in northeastern North America. While climatic conditions become increasingly warm and dry, their responses to drought remain poorly understood. This issue is even more critical in urban environments, where water stress can be further exacerbated through heat island effect, soil compaction and de-icing salts. This study aimed to assess drought resistance of seven maple tree species naturally occurring in urban forests in southern Québec. We monitored *in situ* midday leaf water potential during two consecutive summers and measured a wide range of traits related to tree drought responses, growth and leaf economics on 28 mature maple trees. We found that drought responses differed significantly among maple tree species, with sugar maple and Norway maple being the most drought resistant and boxelder maple and mountain maple being the most drought vulnerable. Sugar maple and Norway maple further exhibited denser wood, higher radial growth and originate from a relatively drier habitat. However, maple tree drought resistance strategies were unrelated to both water-loss regulation and photosynthetic performance, which supports the existence of partially independent functional dimensions indicating no apparent trade-off between drought resistance and carbon acquisition among the studied species. These findings provide critical insights for selecting resilient tree species and informing sustainable urban forest management in the context of climate change.

Introduction

Increases in air temperature and alterations in precipitation patterns that have occurred globally over the last decades represent a major threat to tree performance and forest ecosystem functioning (Allen et al. 2010, McDowell et al. 2022). Numerous drought-induced growth declines and forest die-off have already been documented worldwide (Allen et al. 2015, Gazol et al. 2017, Hammond et al. 2022), whereas climate projections point to a marked increase in the frequency and severity of drought events (Seneviratne et al. 2021). Northeastern North America is no exception to this trend, as projected increases in temperature combined with relatively stable summer precipitation are likely to enhance evaporative demand and increase the risk of soil water deficits (Ouranos 2015, Yang et al. 2021, Maheu et al. 2021, Cholet et al. 2022, Miao et al. 2026). Although deciduous hardwood forests have historically been considered less vulnerable than Mediterranean ecosystems, recent observations were made of drought-induced growth decline and canopy deterioration in sugar maple (*Acer saccharum* Marsh.), highlight their increasing sensitivity to water stress (Bauce and Allen 1991, Nolet and Kneeshaw 2018). A better characterization of the mechanisms underlying species resistance to drought is therefore critical if we are to accurately forecast tree species mortality risks and resulting changes in forest dynamics under climate change.

Drought-induced tree mortality is primarily linked to hydraulic failure, which results from excessive tension in the xylem that leads to significant embolism spread, as well as disruption of water transport and carbon acquisition (Anderegg et al. 2012, Nardini et al. 2013, Anderegg et al. 2015, Sánchez-Martínez et al. 2023). During progressive dehydration, plants experience a series of water stress-induced thresholds for several physiological functions, including loss of cell turgor, decline of stomatal conductance and xylem embolism (Martin-StPaul et al. 2017, Choat et al. 2018, Creek et al. 2020). To reduce the risk of hydraulic failure, plants have evolved contrasting strategies ranging from drought tolerance, where plants maintain function under increasingly negative water potentials, to drought avoidance where early stomatal regulation reduces water loss and limits exposure to critical thresholds (Martin-StPaul et al. 2017, Martínez-Vilalta

and Garcia-Forner 2017). These strategies are determined by a suite of hydraulic traits, including xylem vulnerability to cavitation (Ψ_{50} or Ψ_{88}), turgor loss point (Ψ_{TLP}), and minimum conductance (g_{min}), which together define the trajectory of plant dehydration under drought (Bartlett et al. 2016, Creek et al. 2020, Delzon and Cochard 2014, Waite et al. 2024). Lethal thresholds can be defined by plant organs, with higher water potentials for leaves than for the stem (Zimmerman 1983, Tyree and Ewers 1991, Wilkening et al. 2023). Integrative traits have also been developed to offer a more comprehensive approach to hydraulic strategies, such as the hydraulic safety margin (HSM), the stomatal safety margin (SSM), and the stomatal safety margin retention index (SMRI, Petek-Petrik et al. 2023).

Despite increasing recognition of plant hydraulics as a key determinant of drought resistance (Torres-Ruiz et al. 2024), the degree to which hydraulic traits are coordinated across species remains unclear. Classical frameworks have often assumed the existence of a single axis of drought resistance, where traits related to xylem safety, stomatal regulation and water loss are tightly coordinated along a continuum from drought avoidance to drought tolerance (Cruiziat et al. 2002, Brodribb et al. 2003). Along this continuum is suggested to be aligned strategies of leaf carbon acquisition from fast photosynthetic rate of thin leaves to slow but long leaf C return strategy (Reich et al. 2018, Nadal et al. 2023). However, emerging evidence suggests that these hydraulic trait dimensions may be partially decoupled (Sachsenmaier et al. 2025, Waite et al. 2024, Waite et al. 2026). In particular, traits associated with xylem resistance to cavitation, such as Ψ_{50}, do not necessarily covary with traits controlling water loss following stomatal closure, including minimum conductance (g_{min}) or stomatal behaviour (Waite et al. 2026). Recent trait-based studies have shown that species can exhibit contrasting combinations of hydraulic properties, reflecting multiple coexisting strategies rather than a single coordinated syndrome (Wigley et al. 2026). This multidimensional view is further supported by evidence that residual water losses after stomatal closure (g_{min}) play a critical role in dehydration dynamics and time to hydraulic failure, independently of xylem vulnerability to embolism (Copie et al. 2025). Altogether, these findings suggest that drought resistance emerges from the

interaction among partially independent functional dimensions rather than from a single trait spectrum.

Maple tree species (*Acer* spp.) provide an interesting framework to further investigate this question. Although most maple trees are found in temperate forests, this genus encompasses a wide diversity of ecological niches, ranging from hydric (e.g. *A. saccharinum* L.*, A. negundo* L.) to mesic (e.g. *A. saccharum*, *A. platanoides* L.) to relatively xeric environments (e.g. *A. tataricum* L.), and includes species with contrasting growth forms, from understory shrubs (e.g. *A. pensylvanicum* L., *A. glabrum* Torr.) to canopy trees. Such diversity suggests the existence of distinct hydraulic strategies within a relatively conserved phylogenetic group. However, hydraulic traits have been quantified for only a limited number of *Acer* species. Aside from turgor loss point which has been measured by Sjöman et al. (2015) on 27 maple genotypes, key parameters such as hydraulic safety margins, residual conductance, and time to hydraulic failure remain poorly documented. This knowledge gap is particularly critical given the ecological dominance of maple tree species in temperate forests of eastern North America. Among the ten maple tree species native to Canada, seven of them (*A. saccharum*, *A. rubrum* L., *A. saccharinum*, *A. nigrum* Michx., *A. spicatum* Lam., *A. pensylvanicum* and *A. negundo*) have their distribution range spanning across the provinces located east of the Rocky Mountains, while making up over one-fifth of the mixedwood plains ecozone (Canada's National Forest Inventory 2025). Furthermore, they are widely used in urban environments (Sousa-Silva et al. 2023), where drought stress may be exacerbated by heat island effects, soil compaction, and de-icing salts (Laffray et al. 2018, Fay and Shi 2012, Ferreira et al. 2015, Day and Bassuk 1994).

In this study, we aimed to characterize drought responses of seven maple tree species growing in urban forests located in the vicinity of Trois-Rivières, QC, Canada. Specifically, we (i) quantified interspecific variation in key hydraulic traits, including xylem vulnerability to embolism, turgor loss point and minimum conductance, to establish a ranking of drought resistance; (ii) tested whether hydraulic traits are coordinated or decoupled across species, with particular emphasis on the relationship between xylem safety and stomatal regulation; and (iii) examined the relationships between

hydraulic traits, growth, and photosynthetic performance to assess potential trade-offs between drought resistance and carbon acquisition. First, we expected significant interspecific variation in hydraulic traits reflecting contrasting drought resistance strategies among *Acer* species, consistent with their distribution along hydric to mesic environments. Second, we hypothesized that hydraulic traits would be only partially coordinated, with xylem resistance to cavitation (e.g. Ψ_{88}) being largely independent from traits controlling water loss, such as minimum conductance (g_{min}) and stomatal regulation. This would result in a multidimensional trait space where species combine distinct strategies of tissue resistance to embolism and water-use regulation. Third, we hypothesized that hydraulic traits would be weakly or inconsistently related to growth and carbon acquisition traits, reflecting a decoupling between drought resistance and carbon economy. In particular, we expected that species with higher drought resistance would not necessarily exhibit lower growth or photosynthetic rates, challenging the classical trade-off between hydraulic safety and productivity (Sperry 2003).

Materials and methods

Study site

The research was conducted in the city of Trois-Rivières (N46.3430°, W72.5421°, Québec, Canada), located in the northern temperate zone and the sugar maple-yellow birch bioclimatic domain. The area's podzolic soil is found on sandy parent material and is characterized by a high porosity associated with low water retention capacity (Li et al., 2021). The city's average yearly temperature and rainfall, based on the climate normals from 1991 and 2020, are 6,2 °C and 1 100,7 mm respectively (Environment and Climate Change Canada 2026). In 2024 and 2025, the average summer (June to September) temperatures were 18.6 and 17.6 °C, and the cumulative rainfall was 556.8 mm and 283.1 mm.

An NDVI analysis of Trois-Rivières by Statistics Canada (2021) showed that 76% of the city is classified as a green area, which includes parks as well as predominantly vegetalized private or public spaces. Trees that are planted in public parks and along roadsides predominantly belong to the *Acer* genus (37%), followed by pine, ash, spruce, oak and poplar (Ville de Trois-Rivières 2024, personal communication). Among the planted maple trees, the most widespread species are red maple (*Acer rubrum*, 36%), silver maple (*Acer saccharinum*, 30%) and Norway maple (*Acer platanoides*, 17%). Other planted species include sugar maple (*Acer saccharum*, 2%) and boxelder maple (*Acer negundo*, 1%), which are widespread species in surrounding urban forests (Ville de Trois-Rivières, Bioblitz 2018-2025).

Species of interest

The study focused specifically on the seven maple tree species that are found in Trois-Rivières. These species favour diverse habitats, such as forest understory, wetlands, and disturbed habitats (Table 2.1). This included five species native to eastern North America (*Acer pensylvanicum*, *A. rubrum*, *A. saccharinum*, *A. saccharum*, et *A. spicatum*), one native to the Canadian prairies and whose distribution range now extends toward the East of the country (*A. negundo*), and one native to Europe and considered as invasive

in Northeastern North America (*A. platanoides*; Lapointe and Brisson 2012, Lamarque et al. 2012, Webster et al. 2006). As previously mentioned, some of the species reach mature heights over 12 meters (*A. platanoides*, *A. rubrum*, *A. saccharinum*, *A. saccharum*, diameter at breast height, DBH up to 100 cm) and some remain shrubs under 10 meters tall (*A. pensylvanicum*, *A. spicatum,* DBH up to 15 and 25 cm, respectively). The boxelder maple individuals that were chosen included three trees and one shrub (DBH < 10 cm).

Table 2.1. Characteristics and optimal ecological niche of the studied species (Little 1971, Little 1977, GBIF, Fick and Hijmans 2017, Poggio et al. 2021, Farrar 1995, Valladares and Niinemets 2006).

Species	Lifespan (years)	Yearly temperature (°C)	Yearly rainfall (mm)	Sand content (%)	Shade tolerance	Drought tolerance	Waterlogging tolerance
A. negundo	100	11.2	78.0	40.4	3.47 ± 0.01	3.03 ± 0.82	2.75 ± 0.25
A. pensylvanicum	100	7.10	96.3	50.0	3.56 ± 0.44	2	1
A. platanoides	150	6.81	63.1	47.5	4.2 ± 0.37	2.73 ± 0.16	1.46 ± 0.23
A. rubrum	150	9.81	94.4	48.6	3.44 ± 0.23	1.84 ± 0.16	3.08 ± 0.28
A. saccharinum	200	10.5	87.0	46.0	3.6 ± 0.31	2.88 ± 0.12	3.37 ± 0.22
A. saccharum	400	8.17	86.3	46.4	4.76 ± 0.11	2.25 ± 0.25	1.09 ± 0.08
A. spicatum	50	5.89	85.5	49.9	3.31 ± 0.19	2	2

To characterize the ecological niche of each maple species, we compiled species occurrence records from the Global Biodiversity Information Facility (GBIF; www.gbif.org) using the *rgbif* package in R. For each of the seven *Acer* species, up to 20,000 georeferenced occurrences were retrieved, retaining only records with valid coordinates. Occurrence data were converted into spatial objects (*terra-sf* package) to enable environmental data extraction. Climatic variables were extracted at each occurrence location from multiple global datasets. Annual temperatures and precipitation were obtained at ~1 km resolution from the WorldClim v2 dataset (Fick and Hijmans 2017), while Global Aridity Index and potential evapotranspiration were obtained from Zomer et al. (2022), which integrates climatic water balance at the global scale. Elevation was retrieved using the *elevatr* package (~500 m resolution). Soil properties were obtained also at ~1 km resolution from global raster datasets, including SoilGrids-derived

variables and global soil temperature layers (Poggio et al. 2021, Lembrechts et al. 2022), providing information on soil physicochemical conditions (e.g. pH, bulk density, organic carbon content) and thermal environment at a 5-15 cm depth. Environmental variables were extracted at each occurrence point using spatial overlay functions implemented in the *terra* packages and compiled into a single database, which served as the basis for niche characterisation. For each species, niche descriptors were calculated as the mean and standard error of key climatic and edaphic variables (as shown for a few variables in Table 1).

Experimental design

Four urban forests throughout Trois-Rivières were chosen according to the following criteria : they had to be of natural regeneration, be separated by human infrastructures, and contain at least four of the seven selected species. A total of 28 adult trees (i.e. 4 trees per species) were selected, distributed as fairly as possible among the following four mixedwood urban forests (Table 2.2, Fig. S5, S6, S7 and S8):

- Université du Québec à Trois-Rivières forest (N46.3451°, W72.5858°) : This highly diverse urban forest connected to the local university is mainly visited by students and employees.
- "Dogs" forest (N46.3702°, W72.5951°) : This mixed forest crossed by a small stream is situated on the east bank of the Saint-Maurice river and is mainly visited by neighbourhood locals and dog walkers.
- Ruisseau Lachapelle ecological area (N46.3700°, W72.5718°) : In this deciduous forest on the west bank of the Saint-Maurice river, we chose trees on the border of the dirt trails used for hiking and mountain biking.
- Châteaudun park (N46.3816°, W72.5368°) : This wooded Cap-de-la-Madeleine park is located between a railroad and the Félix-Leclerc highway, built in the 1970s. This popular spot situated near a factory is subject to high anthropic effects and the trees that were selected bordered the gravel trails.

Table 2.2. Characteristics of the study sites.

Urban forest	Area (m^2)	Average summer temperature (°C)		Average summer soil humidity (%)		Silt (%)	Sand (%)	Soil bulk density (g/cm^3)	Soil organic matter content ($g\ g^{-1}$)
		2024	2025	2024	2025				
UQTR	272 411	19.54	19.14	21.69	20.07	49.746	50.253	0.995	0.157
Dogs	263 136	18.41	17.98	25.78	24.38	39.447	60.553	0.900	0.199
Lachapelle	403 199	18.59	17.91	29.67	21.73	65.166	34.834	0.766	0.145
Châteaudun	844 124	18.99	18.55	16.16	18.61	35.745	64.255	1.014	0.116

Tree selection was also based upon their size, to ensure that they were physiologically mature and had a crown voluminous enough to be maintained despite the frequent samplings. For tall species (*Acer negundo*, *Acer platanoides*, *Acer rubrum*, *Acer saccharinum*, *Acer saccharum*), we preselected trees that had a DBH above 9 cm in each sampling site. We then chose four trees among them to obtain a similar size range between the species. As for occasionally (*Acer negundo*) or exclusively (*Acer pensylvanicum*, *Acer spicatum*) shrubby species, we selected trees that had the highest DBH to make sure that their size range was as similar as possible to that of the tall species.

We characterised the microenvironment and edaphic conditions of each experimental block (Table 2.2). Temperature and soil moisture were recorded at 15-minute intervals from June to September in 2024 and 2025 using TMS-4 dataloggers (TOMST, Czechia) located at each tree. Measurements included soil temperature and moisture at 6 cm depth, as well as air temperature at 2 and 15 cm above ground. Temperature at DBH was additionally monitored using D1 point dendrometers (TOMST, Czechia). Soil properties were assessed in June and July 2024 using two soil cores per tree (540 mL). Samples were sieved (2 mm) to isolate the fine soil fraction. Gravimetric water content was determined by oven-drying fresh subsamples at 150 °C for 24 h, and organic matter content was measured by loss-on-ignition (650 °C for 8 h) at the LAEAS (UQTR). Soil texture (sand, silt, clay) was determined using a particle size analyser (Analysette 22, FRITSCH), and bulk density was calculated from dry mass and sample volume based on oven-dried subsamples.

Tree characteristics

Diameter at breast height was measured at the start of the study (May 2024) using a diameter tape and height was trigonometrically estimated using a clinometer. Allometric equations based on DBH were used to estimate leaf biomass (Lambert et al. 2005). The equation for mountain maple and striped maple was used to calculate boxelder maple's leaf biomass, and the equation for sugar maple was used for Norway maple, since equations specific to these species were not found.

Branches measuring from 33 to 93 cm in length were sampled to calculate Huber value. We selected sun-exposed terminal branches that had not lost any leaves. Sapwood diameter at the base of the branch was obtained by deducting heartwood diameter to the total diameter and 9 to 18 leaves per branch were scanned. Total leaf area was estimated by measuring the scanned leaves' area using ImageJ and multiplicating their average leaf area by the total number of leaves on the branch. Huber value was then obtained as the ratio of sapwood to leaf area.

Tree diameter variation was logged at 15-minute intervals from June to October 2024 and 2025, using D1 point dendrometers (TOMST, Czechia) installed at breast height. Data was cleaned using the *dendRoAnalyst* Rstudio package (Aryal et al. 2026). The *jump.locator* function was used to delete jumps above 10 micrometers that could be attributed to factors other than growth or water deficit, like displacement of the dendromenter by animals, and the *phase.zg* function was used to extract tree water deficit (TWD) and tree diameter variation (GRO) by applying the zero growth method (Zweifel et al. 2016).

Two core samples were collected on each tree in October 2024 on a vertical axe, one at breast height and the second 10 to 20 cm below the first. The first sample was glued into a wooden mount, surfaced with 400 grit sandpaper, and scanned at a 2400 pp resolution with a Perfection V800 Photo scanner (EPSON, Suwa, Japan). The CooRecorder 9.8.4 program (Maxwell and Larsson 2021) was used to count and measure tree rings. The CDendro 9.8.4 program (Maxwell and Larsson 2021) was then used to validate the correlation between the ring width of trees belonging to the same species, in order to identify missing rings and confirm their age.

Stem wood density (WD_{stem}) was measured using the second core sample, and branch wood density (WD_{branch}) was measured using a 2.5 cm long cylindrical portion of a 1 cm diameter branch sampled in July 2024, from which the bark had been removed using a razor blade. The samples were rehydrated for 24 hours, and their volume was estimated by water displacement. They were oven-dried at 65 °C for 48 hours and weighed. Wood density was then calculated by dividing the sample's dry mass by its volume.

Midday leaf water potential monitoring

Midday leaf water potential (Ψ_{midday}, MPa) was monitored weekly from June to mid-August and bi-weekly until the beginning of October in 2024, and bi-weekly from June to the beginning of October in 2025, for a total of 88 measurements per species over both sampling years. Between 12 p.m. and 2 p.m., a telescopic pruner (Fiskars) was used to collect a twig composed of 3 to 5 leaves from a sun-exposed branch on each tree in a randomised order. The twig was put in a plastic bag, which was placed in an opaque garbage bag with wet rags to maintain a high relative humidity in order to allow the leaf water potential to reach equilibrium. The branch was then transported to the measurement station, which was set up at a central point of each sampling site, at an average walking distance of 8 minutes from each tree. The twig petiole was sectioned using a razor blade and the water potential was measured using a 1505D-EXP Scholander-type pressure chamber (PMS Instruments Company, USA). Minimum leaf water potential (Ψ_{min}, MPa) was then determined as the lowest midday water potential value sustained by each tree across the two growing seasons.

In-lab hydraulic traits measurements

A randomized approach across species was used for trait measurements to minimize possible bias related to the sampling period.

We measured turgor loss point (Ψ_{TLP}, MPa) as a proxy of the water potential associated with stomatal closure. From July to September 2025, an average of 17 leaves per tree were sampled, placed in water and transported to the lab while covered with an opaque trash bag to avoid transpiration. After being rehydrated overnight, the leaves were weighed and left to bench-

dry at a temperature of 23 °C and 50% relative humidity. The leaves were weighed and their water potential was measured at 10 to 20 min intervals until wilted. They were then oven-dried at 65 °C for 48 hours and weighed. We determined relative water content and plotted it against leaf water potential. Turgor loss point was identified as the point of inflection between the nonlinear and linear portions of the curve using the *pvcurveanalysis* Rstudio package (Raesch 2021), based on the methods described in Bartlett et al. (2012).

Leaf vulnerability curves were built using the optical technique from June to July 2024 and 2025 to ensure that the leaves were mature while avoiding native embolism that can accumulate later in the season (Smith-Martin et al. 2025). Four branches per species ranging from 1.5 to 2.5 meters were collected using a telescopic pruner (Fiskars) between 6 and 7 a.m. to minimize water loss by leaf transpiration, and shears were used to recut 5 cm off from their extremity underwater. The cut ends were wrapped in wet rags and the branches were covered by opaque trash bags. The branches were transported to the lab, where the temperature and the relative humidity were maintained at 23 °C et 50%, and installed on the bench. A healthy leaf located around the middle of the branch was placed on the surface of a scanner (Perfection V800 Photo, EPSON, Japan), covered by microscope slides to keep it flat and secured in place with tape. The Epson Scan program was used to select the scanning area, which was selected to include the midrib and as many veins as possible on the lower portion of the leaf. Luminosity and contrast were adjusted to ensure optimal visibility of the embolism events. The leaves were scanned at 5-minute intervals using the AutoIt automation program until their veins were fully embolized. A psychrometer (ICT International, Australia) was installed on the branch to measure its water potential, above the scanned leaf as to ensure that it would not induce artefactual embolism. We periodically cross-validated the data by doing pressure chamber (PMS Instrument Company, USA) water potential measurements on leaves or small branches that had been wrapped in aluminum and placed in a plastic bag to maintain equilibrium. Once the branches were completely dried, the images were analyzed by image difference using ImageJ and the OSOV toolbox extension to identify

cavitation events. The threshold function was then used to automatically count the events to obtain the percentage of embolized pixels over time, which was used with the psychrometer data to obtain the cumulative amount of cavitations as a function of stem water potential, resulting in a curve representing percent loss conductance as function of xylem pressure. This curve was fitted to an exponential sigmoidal equation (Pammenter and Van der Willigen 1998) :

$$PLC = \frac{100}{(1 + exp(a(\Psi - b)))}$$

where Ψ is the water potential (MPa), PLC is the percent loss of conductivity (%) and *a* and *b* are constants. The curve was then used to derive leaf water potentials associated to 12%, 50% and 88% conductance loss (leaf Ψ_{12}, Ψ_{50}, and Ψ_{88}, MPa). Stomatal safety margin (SSM, MPa) was calculated as the difference between leaf Ψ_{88} and turgor loss point (Ψ_{tlp}).

Stem vulnerability curves were obtained at the Caviplace (University of Bordeaux, Talence, France; http://sylvain-delzon.com/caviplace) with the Cavitron technique, which consists in applying the sample's xylem to multiple tensions using centrifugal force while measuring its hydraulic conductance (Cochard 2005). Cavitron measurements were done for one to two branches per tree for 23 out of the 28 monitored trees, as well as 25 other nearby trees to limit destructive sampling. In May and July 2025, a telescopic pruner (Fiskars) was used to sample branches that were over 50 cm long, had a diameter of 13 to 15 mm, and were as straight as possible. The branches were processed, shipped to the lab and the measurements were done following the methodology described in Burlett et al. (2022). Negative pressure in the xylem was generated by centrifugal force to induce embolism. Hydraulic conductance was simultaneously measured using a camera and the custom software Cavisoft 4.0 (Univ. Bordeaux, Pessac, France) to determine the amount of time necessary for the meniscus to travel a given distance, as water moves from one end of the branch to the other. The vulnerability curve was obtained by plotting the percent loss of hydraulic conductivity against different xylem pressures and is used to derive stem water potentials associated to 12%, 50% and 88% conductance loss (stem Ψ_{12}, Ψ_{50}, and Ψ_{88}, MPa). Hydraulic safety margin (HSM, MPa)

was then calculated as the difference between stem Ψ_{88} and minimum water potential (Ψ_{min}), obtained from field Ψ_{midday} measurements.

In August and September 2025, three to eight small branches per tree were sampled in the afternoon, immediately placed in a plastic bin, covered by an opaque trash bag, and transported to the lab. Twelve to fourteen leaves per species (three to four leaves per tree) were selected on the branches for the minimum conductance measurements and were identified and scanned to obtain their area using ImageJ. After being rehydrated in the dark for a minimum of 12 hours, the leaf petioles were cut underwater and wrapped in Parafilm to prevent water loss (Arndt et al. 2015). The leaves were weighed and placed in a climate-controlled growth chamber (Flex model, Z-Sciences Corp, Westmount, QC, Canada) with 60% relative humidity, temperature set at 25°C, and a lighting of 215 PPFD (µmol s^{-1} m^{-2}, Duursma et al. 2019; Petek-Petrik et al. 2023). A system inspired by the Drought Box was set up in the growth chamber to automate the weighing of the leaves (Billon et al. 2020). Strain gauge load cells with 100 g capacity (Single Point Load Cell 3139, Phidgets inc., Canada, ± 50 mg error) were fastened on a wooden board suspended to the chamber's wire shelf. Sensors were linked in groups of four to a Wheatstone bridge interface connected to a computer, in order to convert the electric signal into mass. The sensors were controlled by a Python script to automatically weigh the leaves every 5 minutes until they were completely dry, to plot leaf mass against time. Relative water content associated with each mass value was calculated using this equation :

$$RWC = 100 \times \frac{Current\ weight - Dry\ weight}{Fresh\ weight - Dry\ weight}$$

Minimum conductance (g_{min}, mmol m^{-2} s^{-1}) was determined for each leaf using the following formula :

$$gmin = \frac{dw\ /\ dt}{M_{H_2O} \times A_{leaf}} \times \frac{P_{atm}}{VPD}$$

where dw/dt is the first derivative of the curve of the average leaf mass (g) as a function of time (s), M_{H_2O} is the molecular weight of water (18.01 g mol^{-1}), A_{leaf} is the leaf area (m^2), P_{atm} is the growth chamber's atmospheric pressure and VPD is the vapor pressure deficit between the substomatal cavity and the air in the chamber (kPa). Pressure-volume curves were used

to find relative water content corresponding to Ψ_{TLP}, stem Ψ_{12}, stem Ψ_{50}, and stem Ψ_{88}, following methodological approaches from Burlett et al. (2025), in order to determine minimum conductance associated with each water potential threshold ($g_{min}_\Psi_{TLP}$, $g_{min}_\Psi_{12}$, $g_{min}_\Psi_{50}$, $g_{min}_\Psi_{88}$).

We then calculated the stomatal safety margin retention index (*SMRI*, MPa m^2 s $mmol^{-1}$) by dividing the stomatal safety margin by the average minimal conductance, to consider the variation of g_{min} at different water potential values. Leaf time to hydraulic failure (THF_{leaf}, h) was calculated using $g_{min}_\Psi_{88}$ to estimate the time to reach the relative water content associated with 88% loss of conductivity, which was found using the PV and vulnerability curves.

Leaf chemistry and ecophysiology

Oven-dried leaves collected for midday leaf water potential measurements in 2024 were ground and homogenized to obtain a 10 mg sample, and were analyzed using an elemental analyzer coupled with an isotope ratio mass spectrometer (EA-IRMS, Agilent technology, USA) to determine $\delta^{13}C$ and $\delta^{18}O$ isotopic composition. Nitrogen concentration was divided by average leaf area to obtain leaf nitrogen content.

In the summer of 2025, we used a MPM-100 multi pigment meter to measure anthocyanin and flavonol content by ratio fluorescence, as well as chlorophyll content by leaf transmission in the far red and near infrared, on 12 healthy leaves per tree and on three different spots on each leaf.

Specific leaf area was obtained by measuring the area of 29 to 40 leaves per tree during the summer of 2024 and 2025, oven-drying them at 65 °C for 48 hours, and dividing their area by their dry weight. Leaf dry matter content was measured on 22 to 32 leaves per tree, by dividing their fresh weight by their dry weight.

Stomatal impressions were made of one leaf per tree using clear nail polish and tape in July 2024 (Malone et al. 1993). Once transferred on slides, these imprints were photographed using an optic microscope (X40). Three zones in each picture were analyzed using ImageJ to obtain average stomatal density and guard cell length.

Maximum carboxylation rate was measured following a protocol inspired by Paillassa et al. (2024). In July 2025, a branch long enough to maintain xylem circulation during the measurements (around 1 m) was sampled from each tree and recut underwater. The branches were placed in a bin full of water and covered by an opaque trash bag during transport back to the lab to limit transpiration and induce stomata closure. The branches were then acclimatized for 24 hours in the dark, at room temperature and under high relative humidity. An infrared gas-exchange portable analyzer (LI-6800, LI-COR Biosciences, USA) equipped with a 2 cm^2 leaf chamber and LED lighting was used to perform the photosynthesis measurements. Leaf chamber temperature and humidity were set at 25 °C and 60 %, similar to maple tree's average growth conditions, and photosynthetic lighting (PPFD) was set at 1400 $\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$. The leaf clipped in the chamber was acclimated to these conditions for about 10 minutes, until gas-exchange stabilization. Chamber CO_2 concentration was then adjusted in tiers from 50 to 1800 ppm to generate A-C_i curves (assimilation rate plotted against intercellular CO_2 concentration). The A-C_i curves were then adjusted according to the methods described in Éthier and Livingston (2004) to estimate stomatal conductance to CO2 at ambient condition (g_s), maximum carboxylation rate (Vc_{max}) and maximum electron transport rate (J_{max}), accounting for the variation of the mesophyll conductance.

Statistical analysis

Statistical analyses were conducted in R (R Core Team, 2023). All models were checked for normality and homoscedasticity of residuals. To address our first objective, interspecific differences in hydraulic traits (Ψ_{min}, Ψ_{tlp}, leaf Ψ_{88}, stem Ψ_{88}, SSM, HSM, g_{min}, *SMRI* and THF_{leaf}), was tested using linear mixed-effect models with species as a fixed factor and site as a random effect (Variable ~ Sp + (1|Site)), fitted using the *lme4-lmer* function. Post-hoc comparisons among species were performed using estimated marginal means (*emmeans*), with a significance threshold of $p < 0.05$. To synthesize variation among traits and establish a species ranking along a drought resistance gradient, we conducted a principal component analysis including all hydraulic traits. Leaf and stem Ψ_{50} were not included due to strong

collinearity with leaf and stem Ψ_{88} (r^2= 0.934 and 0.967 respectively). Species were ranked along the first PCA axis based on their centroid scores, from least to most vulnerable to drought. We also used two complementary methods to confirm the species ranking. First, we compared the water potential range of each species by calculating the difference between their mean midday water potential and their mean stem Ψ_{88}, which represent the two extremes from least negative to most negative water potential observed. Secondly, we compared among species the slopes of linear regressions among water potential thresholds associated with hydraulic functions, following the conceptual hydraulic framework of Delzon and Cochard (2014) describing the sequence of physiological thresholds during drought progression. This framework integrates key stages of plant dehydration, from early stomatal regulation to xylem failure. Under this approach, species in which these thresholds are crossed over a narrow range of water potentials exhibit shallower slopes and are considered more vulnerable to drought, whereas species maintaining a wider separation among thresholds show steeper slopes and greater resistance. This metric therefore provides an integrative indicator of hydraulic strategy across the dehydration continuum.

To relate species' drought resistance to their climatic niche, environmental variables were first summarized using a principal component analysis (PCA) to reduce dimensionality and capture the main environmental gradients. Species scores along the main PCA axes were then used as synthetic niche descriptors. Relationships between hydraulic vulnerability ranking and these niche axes were assessed using linear models, in order to test whether drought resistance is associated with species distribution along environmental gradients.

To address our second objective, the coordination among hydraulic traits was examined using the PCA structure and correlation analyses, with particular emphasis on the relationships between xylem vulnerability traits (e.g. stem Ψ_{88}) and traits associated with water loss regulation (e.g. g_{min}, Ψ_{TLP}, SSM). These analyses were used to assess whether species were structured along a single axis of hydraulic resistance or occupied a multidimensional trait space.

To address our third objective, relationships between hydraulic traits and other functional dimensions were tested using redundancy analyses (RDA), using hydraulic traits as explanatory variables. The first RDA response matrix consisted of traits extracted from dendrometric data (TWD, GRO) to examine the relationship with radial growth. TWD and GRO were normalized by DBH to account for the effect of tree size on growth. A second RDA response matrix consisted of leaf traits characterizing leaf chemistry, morphology, stomatal anatomy and photosynthesis traits. A third RDA was performed using tree-scale morphology traits as the response matrix. These analyses were used to evaluate potential trade-offs or decoupling between hydraulic vulnerability, growth, and carbon acquisition.

Results

Hydraulic traits

Midday leaf water potential varied from -0.05 MPa to -2.48 MPa over summers 2024 and 2025 (both values were measured on *A. rubrum,* on June 11th and October 3rd, 2025, respectively) (Fig. 2.1). The most negative values reached in the middle of the growing season were -1.95 MPa (measured on *A. saccharinum*, on July 22nd, 2024) and -2.05 MPa (measured on *A. platanoides* on August 16th, 2025). Midday water potential varied across species, with *A. negundo*, *A. pensylvanicum* and *A. spicatum* showing significantly higher mean Ψ_{midday} values than *A. rubrum*, *A. saccharinum* and *A. saccharum* ($p < 0.05$, $F \geq 10.69$). *A. platanoides* exhibited a mean Ψ_{midday} that was significantly lower than that of *A. negundo* and *A. pensylvanicum* ($p < 0.05$, $F \geq 12.98$), but not statistically different from that of *A. spicatum*. Values also varied significantly across years with more negative values measured in 2025 ($p < 0.001$, $F = 12.96$).

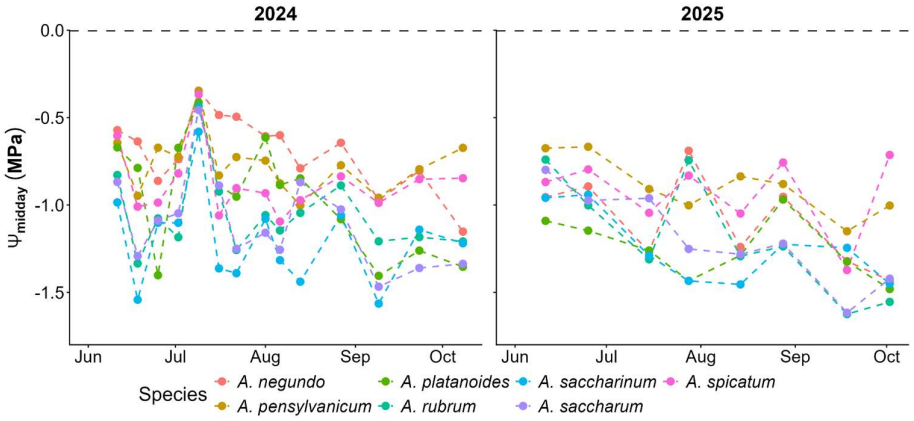


Figure 2.1. Dynamics of midday leaf water potential (Ψ_{midday}, MPa), monitored from mid-June to early October 2024 and 2025. Each point represents the average Ψ_{midday} values obtained across four measurements (i.e. one measurement on each of the four sampled tree per species).

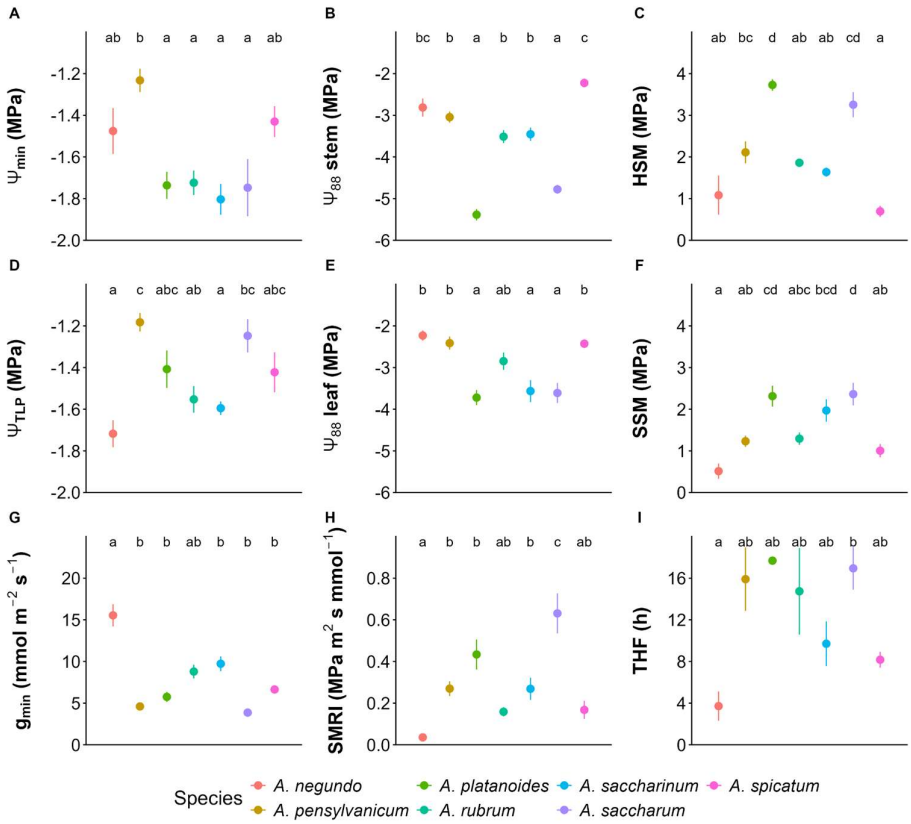


Figure 2.2. Species means, standard error, and post-hoc tests for measured and computed hydraulic traits. See Liste des variables, p.10 for abbreviations.

Significant differences among species were observed in all hydraulic traits (Fig. 2.2, Table S2). For instance, *A. pensylvanicum* had a less negative minimum water potential (Ψ_{min}) than *A. platanoides*, *A. rubrum*, *A. saccharinum* and *A. saccharum* (Fig. 2.2A), and a less negative turgor loss point than *A. negundo*, *A. rubrum*, and *A. saccharinum* (Fig. 2.2D). Species also differed in the vulnerability of leaves and stems to xylem embolism, with those differences being even more pronounced for stems (Figures S1 and S2). Leaf and stem Ψ_{50} values covered a range of 1.22 and 2.74 MPa respectively. Average stem Ψ_{88} ranged from -2.22 MPa in *A. spicatum* to -5.39 MPa in *A. platanoides* (Fig. 2.2B), whereas average leaf Ψ_{88} ranged from -2.23 MPa in *A. negundo* to -3.72 MPa in *A. platanoides* (Fig. 2.2E). Stem Ψ_{88} values in *A. platanoides* and *A. saccharum* were significantly more negative than in all other species, being about twice as low as in *A. negundo* and *A. spicatum* (Fig. 2.2B). *A. platanoides* thus had a significantly larger hydraulic safety margin than all other species except *A. saccharum* (Fig.

2.2C). *A. platanoides*, *A. saccharinum* and *A. saccharum* exhibited a significantly lower leaf Ψ_{88} than *A. negundo*, *A. pensylvanicum* and *A. spicatum* (Fig. 2.2E), while only *A. platanoides* and *A. saccharum* had a significantly larger stomatal safety margin (Figs. 2.2E, 2.2F). *A. negundo* had minimum water losses (g_{min}) about three times higher than *A. pensylvanicum*, *A. saccharum* and *A. spicatum* and a significantly lower retention of its stomatal safety margin (SMRI) than all other species except *A. spicatum* (Figs. 2.2G, 2.2H). In contrast, *A. saccharum* had the highest stomatal safety margin retention index (Fig. 2.2H), and the longest time to hydraulic failure (Fig. 2.2I).

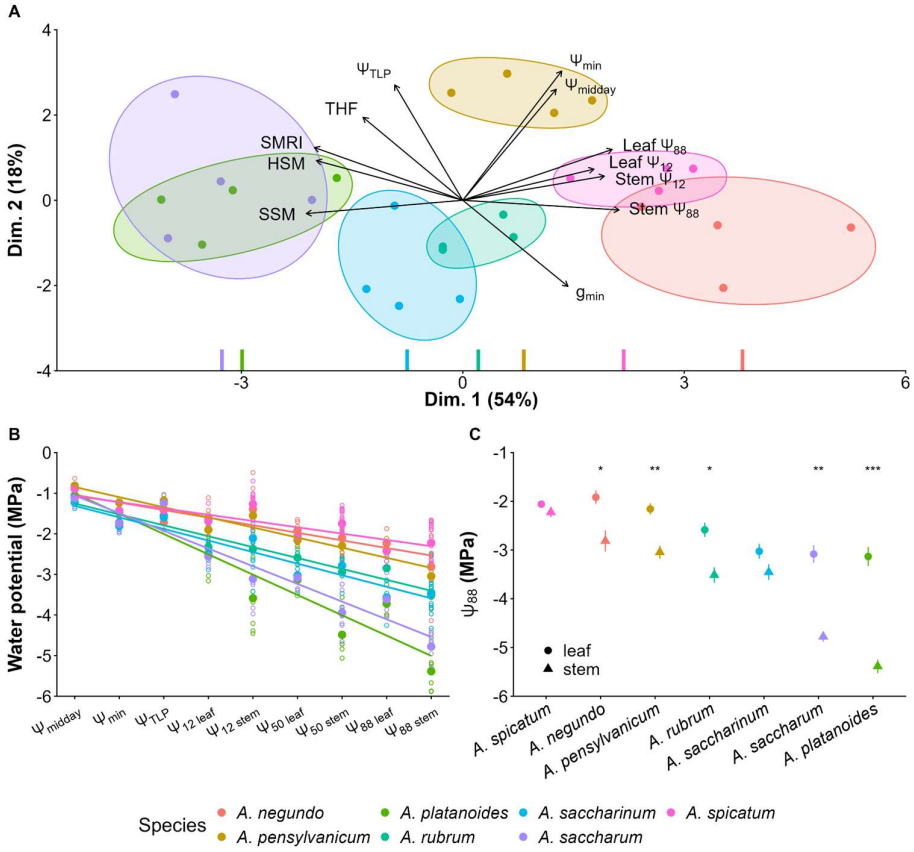


Figure 2.3. Variation of hydraulic traits across *Acer* species and their relationships. (A) Principal component analysis (PCA) showing the relationships between measured and computed hydraulic traits, grouped by species using ellipses. (B) Sequence of mean water potential thresholds by species. (C) Species differences between mean leaf and stem values of Ψ_{88}. In panel A, the centroid of each species was used to determine the species ranking of hydraulic resistance along the first axis, represented by the colour-coded tiles at the bottom of the figure. In panel B, a linear regression trend was fitted along the ordinal axis, considering that drought resistance species exhibit steeper slopes. In panel C, species were ranked based on the species stem Ψ_{88} average value, and stars indicated the significance threshold

of the comparison between stem and leaf Ψ_{88}. See Liste des variables, p.10 for abbreviations.

The principal component analysis (PCA) carried out on all the hydraulic traits evaluated revealed that 72% of the variance was explained by the first two PCA axes (Fig. 2.3A; PC1: 54%, PC2:18%, with PC3 eigenvalue < 1). The first axis (PC1) captured a gradient of xylem vulnerability, ranging from species with high hydraulic safety (high SMRI, HSM and SSM and more negative Ψ_{12} and Ψ_{88} values) to more vulnerable species exhibiting the opposite pattern (Table S3). This axis was used to establish a ranking of species along a drought resistance gradient based on species centroid scores. Going from the least to the most vulnerable, species ranked as follows: *A. saccharum* > *A. platanoides* > *A. saccharinum* > *A. rubrum* > *A. pensylvanicum* > *A. spicatum* > *A. negundo*. The species ranking derived from PC1 was further supported by the analysis of the slopes of water potential thresholds (Fig. 2.3B), which yielded a similar ordering of resistance to drought. The second PCA axis (PC2) was primarily associated with traits related to short-term water stress dynamics, with positive loadings of THF_{leaf}, Ψ_{midday}, Ψ_{TLP} and Ψ_{min}, and negative loadings of g_{min}. This suggests a partial decoupling between traits governing xylem resistance and those controlling daily water loss. We also observed hydraulic segmentation in five of the species studied, namely *A. negundo*, *A. rubrum*, *A. pensylvanicum*, *A. saccharum* and *A. platanoides*, in order of importance in difference between leaf and stem Ψ_{88} (Fig. 2.3C).

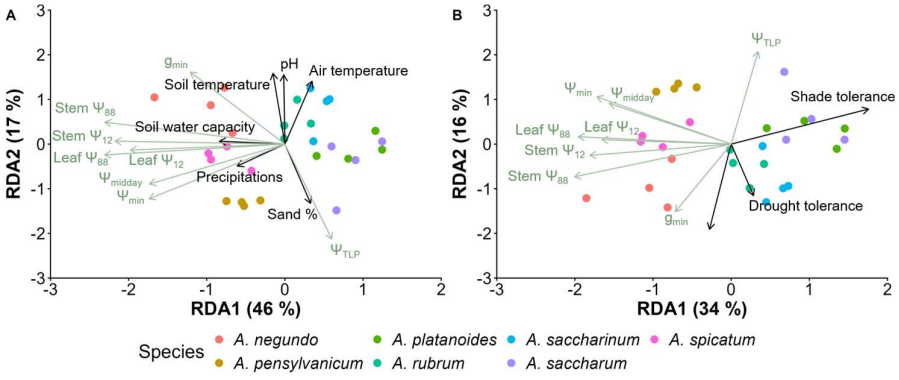


Figure 2.4. Redundancy analysis (RDA) ordination plots showing the relationship between hydraulic traits, represented by green arrows and considered as explained variables and climatic variables (A), and environmental tolerance (B), represented

by black arrows and considered as explained variables. See Liste des variables, p.9 for abbreviations. Soil variables were extracted from the Global Biodiversity Information Facility (GBIF; www.gbif.org).

To link these hydraulic strategies to environmental conditions, redundancy analysis (RDA) was performed (Fig. 2.4A). The first RDA axis (46% of variance explained) aligned closely with the hydraulic gradient identified in the PCA, representing a continuum of water availability. On this axis, stem Ψ_{88} varied positively with yearly precipitations ($r^2 = 0.41$, p-value < 0.05), and traits associated with increasing negative water potentials (Ψ_{midday} and leaf Ψ_{88}) were positively related to soil water capacity ($r^2 = 0.38$ and 0.45, p-value < 0.05), indicating that species experiencing lower water availability operate closer to critical hydraulic thresholds (Table S4). Along the second RDA axis (17%), air temperature, soil temperature and soil pH covaried positively with minimum conductance (g_{min}; $r^2 = 0.57$, 0.56 and 0.45; p-value < 0.005) and sand content covaried positively with Ψ_{TLP} ($r^2 = 0.55$, p-value < 0.0005), while in contrast, air temperature, soil temperature and soil pH covaried negatively with Ψ_{TLP} ($r^2 = -0.61$, - 0.60 and -0.53; p-value < 0.005) and sand content varied negatively with g_{min} ($r^2 = -0.63$, p-value < 0.0001). A second RDA was performed to understand the association between hydraulic traits and limiting factor tolerance indices derived from Niinemets and Valladares (2006; Fig. 2.4B). The first RDA axis (34% of explained variance) covaried with a gradient of shade tolerance that had a strong negative relationship with xylem vulnerability traits, especially stem Ψ_{88} ($r^2 = -0.81$, p-value < 0.0001, Table S5). The second axis (16%) was associated with waterlogging, which was strongly and negatively correlated with Ψ_{TLP} ($r^2 = -0.73$, p-value < 0.0001) and positively related with g_{min} and stem Ψ_{88} ($r^2 = 0.52$ and 0.41, p-value < 0.05). The drought tolerance index was not strongly associated with xylem vulnerability traits, and instead covaried negatively with Ψ_{TLP} ($r^2 = -0.47$, p-value < 0.05) and positively with g_{min} ($r^2 = 0.43$, p-value < 0.05).

Relationship between hydraulic and functional traits

Redundancy analyses were used to examine the relationships of hydraulic traits with leaf traits, tree traits and tree growth (Figure 2.5, panels A-C, respectively).

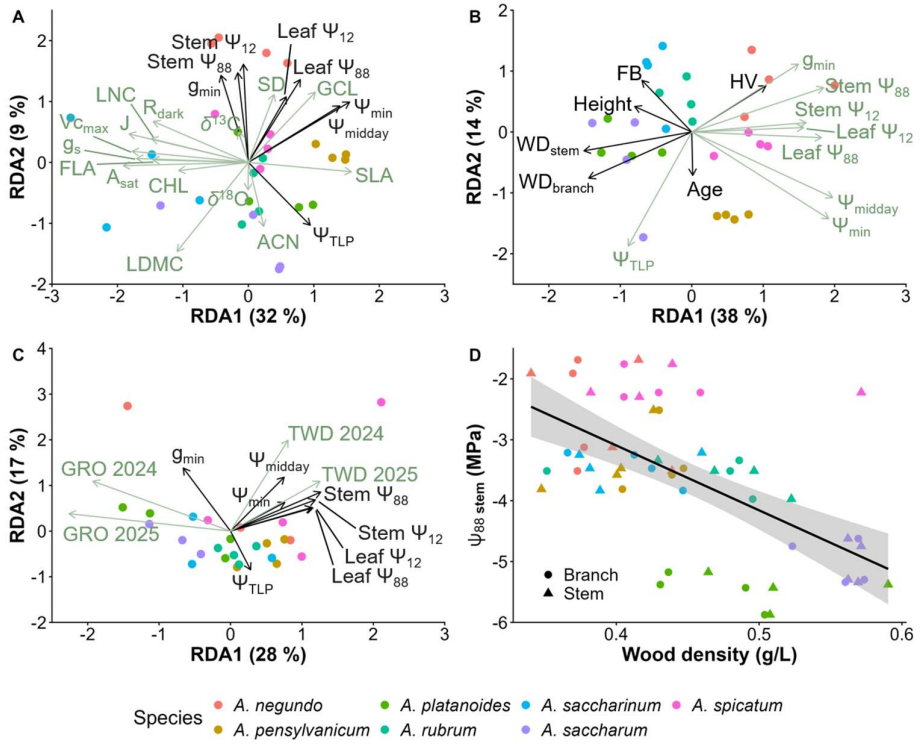


Figure 2.5. Relationship between measured hydraulic traits, and leaf photosynthesis, stomatal, chemical and morphological traits (A), tree functional traits (B), traits related to growth (C), and wood density (D). Relationships were examined using redundancy analysis (RDA) ordination plots, where green and black arrows represented explained and explicative variables, respectively. In panel C, two species (*A. negundo* and *A. saccharum*) count three points, since dendrometer data for the fourth tree was inconsistent and had to be omitted. See Liste des variables, p.10 for abbreviations.

In relation to photosynthesis, morphology, chemistry and stomatal anatomy (Fig. 2.5A), hydraulic traits explained with the first two RDA axes 41% of their total variation. The first axis (32% of explained variation) opposed Ψ_{midday} to traits related to photosynthetic efficiency A_{sat}, J_{max}, Vc_{max}, g_s, and R_{dark}, as well as guard cell length (r^2 = -0.63, -0.48, -0.49, -0.57, -0.38 and 0.64; p-values < 0.05), and contrasted Ψ_{min} and SLA, LDMC, as well as chlorophyll and flavonoid content (r^2 = 0.59, -0.75, -0.54 and -0.53,

p-values < 0.005; Table S6 and Fig. S4). Along the second axis (9% of explained variation), g_{min} opposed stomatal density (r^2 = 0.48, p-value < 0.05), and leaf nitrogen content was best explained by Ψ_{TLP} (r^2 = -0.41, p-value < 0.05). Embolism resistance traits were weakly associated with leaf traits, while leaf isotopy ($\delta^{13}C$ and $\delta^{18}O$) as well as anthocyanin content were poorly related to both RDA axes.

In relation to structural traits measured at the individual level, hydraulic traits were explained at 52% with the first two RDA axes (Fig. 2.5B). Along the first RDA axis (explaining 38% of the variance), traits related to embolism resistance, especially stem Ψ_{88}, were negatively correlated with tissue density (WD_{branch} and WD_{stem}; r^2 = -0.64 and -0.60, p-values < 0.001) (Table S7, Fig. 2.5D, Fig. S4), and Ψ_{midday} was negatively associated with tree height and foliage biomass (r^2 = -0.44 and -0.43, p-values < 0.05). On the second RDA axis (14%), g_{min} positively correlated with Huber value (r^2 = 0.51, p-value < 0.05), meaning that more vulnerable species were characterized by lower tissue density and higher ratio of transpirating tissue vs transporting water. Tree age was not significantly related to any hydraulic trait.

Finally, in relation to DBH-standardized growth variables, hydraulic traits explained 45% of the total variation with the first two RDA axes (Fig. 2.5C). The first axis (RDA1, 28%) was primarily associated with the hydraulic vulnerability gradient identified in the PCA (Fig. 2.3A). Traits related to increasingly negative water potentials (Ψ_{min}, Ψ_{midday}, leaf Ψ_{12}, stem Ψ_{12}, leaf Ψ_{88}, and stem Ψ_{88}, Table S8) loaded positively along this axis. Interannual differences were also apparent, with growth (GRO) and tree water deficit (TWD) in 2025 more strongly aligned along the first RDA axis, suggesting a tighter coupling with hydraulic vulnerability traits under drier conditions, as indicated by more negative midday leaf water potentials (Ψ_{midday}). Indeed, tree water deficit was best explained by midday water potential (r^2 = 0.58, p-value < 0.005) in 2024, and growth did not correlate significantly with any hydraulic trait. In contrast, TWD was correlated with stem Ψ_{88} (r^2 = 0.46, p-value < 0.05) in 2025, and traits related to embolism resistance, especially leaf Ψ_{12}, was associated with higher stem growth (r^2 =

-0.50, p-value < 0.05). The second axis (RDA2, 17%) contrasted Ψ_{TLP} and g_{min}, reflecting the secondary dimension identified in the PCA related to water loss regulation. However, this axis showed weaker associations with growth variables, suggesting that traits governing stomatal regulation and residual water loss were less directly linked to radial growth than xylem vulnerability traits.

Discussion

The aim of this study was to characterize drought responses in seven maple tree species located in urban forests, and its relationship with bioclimatic variables, various functional traits, as well as growth. Our results highlight strong interspecific variation in hydraulic traits, particularly regarding stem resistance to xylem embolism, distributing the species along a continuum of drought resistance. We found that xylem vulnerability to cavitation was poorly related to photosynthetic traits and radial growth, and was strongly correlated with wood density. The implications of these results will be discussed, in regard to both urban forest management as well as forestry under global warming in general.

Interspecific variation in hydraulic traits

Stem Ψ_{88} values ranged from -2.34 MPa in *A. negundo* to -5.46 MPa in *A. platanoides*, which falls within the range reported for maple tree species in the Xylem Functional Trait database (−1.88 to −5.58 MPa, Choat et al. 2012). Species ranking in the database partially matched ours, with *A. platanoides* and *A. negundo* being on each end of the spectrum from least to most vulnerable. However, the reported average stem Ψ_{88} for *A. rubrum* is of -4.67 MPa, which suggests that it would be more drought resistant than *A. saccharum*, of which the average stem Ψ_{88} value is -3.07 MPa. This contrasts with our results, which pointed to *A. saccharum* being on the more resistant side along with *A. platanoides* and *A. rubrum* being at an intermediate level of embolism resistance. This discrepancy could be explained by the fact that 75% of the values for *A. saccharum* were obtained from xylem vulnerability curves built by branch flushing following bench dehydration, which can induce artefactual embolisms, yield exponential curves and lead to overestimation of cavitation vulnerability (Delzon and Cochard 2014, Martin-StPaul et al. 2014). Furthermore, the only leaf Ψ_{88} values available in the database were for *A. rubrum* (average of -2.03 MPa and were measured by air-injection, of which the results can vary with sample length (Venturas et al., 2016). Finally, vulnerability curves have not previously been reported for *A. pensylvanicum*, *A. saccharinum* and *A.*

spicatum, making this study the first to position these species along a hydraulic resistance gradient.

Turgor loss point (Ψ_{TLP}) varied over a small range of 0.6 MPa going from -1.18 MPa (*A. pensylvanicum*) to -1.60 MPa (*A. saccharinum*), with slight interspecific differences, as observed elsewhere (Miller 2025, Corcuera et al. 2002). Such range was on average 1.04 MPa less negative than the range of previously measured data, which extended from -1.60 MPa (*A. spicatum*) to -3.28 MPa (*A. saccharinum*; Sjöman et al. 2015). Based on previous studies, *A. rubrum*, *A. negundo* and *A. platanoides* had average Ψ_{TLP} values of -2.83 MPa (Eisley and Wolfe 2024, Sjöman et al. 2015), -2.14 MPa (Eisley and Wolfe 2024, Sjöman et al. 2015) and -1.97 MPa (Banks and Hirons 2019, Sjöman et al. 2015) respectively, which were on average 0.75 MPa more negative than the values in this study (-1.55, -1.72 and -1.41 MPa; Fig. 2.2; Table S2). Such differences can be explained by the high plasticity of Ψ_{TLP}, which is strongly correlated with water availability, and can therefore vary within sites and across different biomes (Bartlett et al. 2012, Bartlett et al. 2014). This hypothesis aligns with the fact that the measurements by Sjöman et al. (2015) were done on solitary park trees, in contrast with ours which were in dense urban forests. Ultimately, we remain confident regarding our turgor loss point values, since they are coherent with the sequence of physiological water potential thresholds, as well as with our field observations. Indeed, the turgor loss points obtained in this study are more negative than the measured midday leaf water potentials, and less negative than the water potential at which the first embolism events occur (Ψ_{12}) (Martin-StPaul et al. 2017). Consequently, all species show a positive stomatal safety margin (difference between $\Psi_{88\ leaf}$ and Ψ_{tlp}). Furthermore, on the few occasions where the midday water potential was more negative than the turgor loss point, like during the heat wave that occurred in early August 2025 in the south of the province, we did note that the leaves were slightly wilted which supports the validity of our results.

The minimum stomatal conductance (g_{min}) values spanned from 4.6 (*A. pensylvanicum*) to 18.1 mmol m^{-2} s^{-1} (*A. negundo*) and were higher than

the few values available in the Xylem Trait database, which ranged between 1.13 (*A. campestre*, Burghardt and Riederer 2003) and 4.80 mmol m^{-2} s^{-1} (*A. pseudoplatanus*, Wang et al. 2024). Only two of our species of interest were found in the database, *A. rubrum* and *A. saccharum*, with g_{min} values of 2.13 and 1.93 mmol m^{-2} s^{-1} respectively (Sack et al. 2003), which are much lower than the 14.22 and 4.67 mmol m^{-2} s^{-1} that we measured. Moreover, Trueba et al. (2026) have recently reported an average minimum stomatal conductance for *A. platanoides* included in the first lower tier of values, ranging from 0 to 2.5 mmol m^{-2} s^{-1} approximately. However, values above 12 mmol m^{-2} s^{-1} were found for other tree essences, namely black locust (*Robinia pseudoacacia*), black poplar (*Populus nigra*) and flowering ash (*Fraxinus ornus*), suggesting that high residual water loss is possible for temperate climate tree species. Furthermore, these different studies used varying temperatures in the range of 20 to 25°C, and different relative humidity settings, namely 35% (Sack et al. 2003), 60% (Trueba et al. 2026) and 69% (Wang et al. 2024) respectively. This could explain the discrepancies in the values, as cuticular water permeability is highly sensitive to relative humidity and temperature (Schreiber et al. 2001, Billon et al. 2020).

Species ranking

We observed significant interspecific variation across most hydraulic traits, allowing us to classify the seven maple species along a drought resistance gradient using multiple complementary approaches, including PCA, hydraulic threshold slopes and water potential ranges. All methods yielded a remarkably consistent ranking, placing *A. saccharum* and *A. platanoides* among the most drought-resistant species, followed by *A. saccharinum*, *A. rubrum* and *A. pensylvanicum*, whereas *A. spicatum* and *A. negundo* were consistently identified as the most vulnerable. Additional support for this ranking comes from hydraulic vulnerability segmentation (Johnson et al. 2016), which was detected in five of the seven species studied (Fig. 2.3C). This mechanism was most pronounced in the two species identified as the most drought resistant, *A. saccharum* and *A. platanoides*, where the difference between leaf Ψ_{88} and stem Ψ_{88} exceeded 1 MPa. By allowing

distal organs to fail before stems reach critical embolism thresholds, vulnerability segmentation is generally considered a drought-resistance mechanism that contributes to the protection of long-lived conductive tissues during severe water stress. The occurrence of stronger segmentation in the most resistant species therefore provides an independent line of evidence supporting the validity of the hydraulic resistance gradient identified by our analyses.

The resulting ranking also revealed three broad ecological groups that closely aligned with species life-history strategies. The most drought-resistant species (*A. saccharum* and *A. platanoides*) are late-successional canopy trees associated with relatively stable environments, whereas species with intermediate vulnerability (*A. saccharinum*, *A. rubrum* and *A. pensylvanicum*) occupy a broader range of habitats, including wetlands. In contrast, the most vulnerable species (*A. spicatum* and *A. negundo*) are generally characterized by fast growth, opportunistic resource use and early- to mid-successional strategies. Interestingly, this ranking differed substantially from the drought tolerance index proposed by Valladares and Niinemets (2006), which would classify *A. negundo* and *A. saccharinum* among the most drought-tolerant maple species. This discrepancy likely arises because the Valladares index is largely based on species distributions and site characteristics rather than on direct measurements of hydraulic functioning. While we observed significant relationships between hydraulic vulnerability, precipitation and soil water capacity (Fig. 2.4), our results suggest that climatic niche alone cannot adequately predict drought resistance. Instead, they support recent studies emphasizing the importance of integrative trait-based approaches to assessing species resistance to drought (Copie et al. 2025, Waite et al. 2024, Kibria et al. 2026).Species hydraulic strategies

Beyond differences in drought resistance, our results suggest that maple hydraulic strategies are structured along at least two partially independent functional dimensions. The first dimension was dominated by traits related to embolism resistance and hydraulic safety, including Ψ_{88}, hydraulic safety margins and stomatal safety margins, whereas traits associated with water-loss regulation, such as g_{min}, Ψ_{tlp} and Ψ_{midday}, were primarily associated with

the second PCA axis. This pattern indicates that species with similar levels of xylem resistance may differ substantially in their regulation of water losses during dehydration, supporting the view that drought resistance cannot be described by a single coordinated hydraulic syndrome (Waite et al. 2026). The relationship between embolism resistance and stomatal traits further supports this interpretation. Unlike previous studies on poplars (*Populus* spp., Fichot et al. 2011, Arango-Velez et al. 2011), leaf Ψ_{88} was positively associated with stomatal characteristics, particularly guard cell length. The most embolism-resistant maple species exhibited smaller stomata, a trait known to favour tighter stomatal control, lower residual water losses and higher water-use efficiency under fluctuating environmental conditions (Petrík et al. 2024, Petek-Petrík et al. 2026). However, these stomatal traits were only weakly associated with the main axis of hydraulic vulnerability, suggesting that xylem resistance and water-loss regulation represent complementary rather than tightly coordinated drought-resistance mechanisms.

Remarkably, hydraulic vulnerability was unrelated to photosynthetic performance. Traits associated with photosynthetic capacity covaried most strongly with *A. saccharinum*, a species of intermediate hydraulic vulnerability (Fig. 2.5A), and no evidence of a trade-off between embolism resistance and carbon acquisition was detected. This result agrees with previous studies on angiosperms reporting weak or absent relationships between cavitation resistance and photosynthetic performance (Fichot et al. 2010, Ocheltree et al. 2016). Similarly, embolism-resistant species did not exhibit reduced growth. On the contrary, radial growth and tree water deficit were strongly associated with stem Ψ_{88} in both years, indicating that the most resistant species, *A. saccharum* and *A. platanoides*, accumulated more radial growth than the more vulnerable species. This relationship was even more pronounced during the drier 2025 growing season, suggesting a tighter coupling between hydraulic resistance and growth under increased water stress. Although previous studies have reported contrasting relationships between embolism resistance and growth performance (Wikberg and Ögren 2004, Cochard et al. 2007, Hajek et al. 2014, Guet et al. 2015), our results are consistent with observations in poplar genotypes (Fichot et al. 2010) and

with the broader conclusion of Augusto et al. (2025) that conservative species may achieve greater long-term growth in the field due to their ability to tolerate adverse environmental conditions.

A potential explanation for this pattern lies in wood density. Stem Ψ_{88} was strongly negatively correlated with wood density, consistent with the synthesis of Liang et al. (2021). Denser wood is generally associated with greater conduit wall reinforcement (Hacke et al. 2001) and thicker pit membranes (Jansen et al. 2009), both of which contribute to increased resistance to cavitation. Although the relationship between wood density and drought resistance remains debated across temperate tree species (Hoffmann et al. 2011), our results suggest that wood density may provide a useful proxy for embolism resistance in maples, offering a rapid and minimally destructive alternative to vulnerability curve measurements (Rosner et al. 2017, Liang et al. 2021, Umair et al. 2026).

Implications for forestry

Our results clearly discriminate between more xylem resistant maple species *A. saccharum* and *A. platanoides*, and least resistant species *A. negundo* and *A. spicatum*, whereas the rest of the species, *A. saccharinum*, *A. rubrum* and *A. pensylvanicum*, fall in the middle of the spectrum. Red maple's position in the ranking challenges the established traditional forestry view according to which it is more drought resistant than sugar maple (Abrams 1998, Houston 1999). A recent review by Boisvert-Marsh et al. (2020) has developed a drought vulnerability index using functional traits that account for resistance to drought-induced damage via xylem embolism resistance evaluation, as well as drought avoidance and population recovery after drought events. They found that both *A. saccharum* and *A. rubrum* exhibit similar drought avoidance capacity and that the latter has a less resistant xylem due to a less negative Ψ_{50}, consistently with our results. Nevertheless, they conclude that red maple's ability to recover more efficiently than sugar maple following water stress renders it more drought resistant overall. However, xylem embolism resistance is quantified using Ψ_{50}, stomatal density, guard cell length, and stomatal conductance, most of which we have shown are not optimal to discriminate between species. Aubin et al. (2018)

have also developed an index-based drought vulnerability ranking which considers sugar maple as more drought resistant, similarly to us. Furthermore, red maple's central position in our ranking is consistent with its "jack-of-all-trades" reputation stemming from its broad geographical range, which has extended towards the south of the boreal forest in recent years (D'Orangeville et al. 2023), and its ability to establish populations in various stages of ecological succession as well as in diverse ecosystems, ranging from wetlands to fast-draining ridges (Abrams 1998).

Overall, our findings highlight the existence of strong interspecific variation in maple species' hydraulic strategies despite the fact that they grow in a similar temperate climate. This further shows that functional traits are more closely related to growth and mortality than climate niches, as previously demonstrated in an urban setting by Kibria et al. (2026). In the context of forestry and hydrological resistance, this also suggests that the species native to North America may be sufficiently diverse to provide the necessary resilience to mitigate climate change (Jactel et al. 2017) without having to resort to planting introduced species such as Norway maple, which has been known to cause displacement of native species such as sugar maple and reduce understorey biodiversity (Wyckoff and Webb 1996, Martin 1999). Indeed, sugar maple appears to be a worthy opponent to Norway maple in terms of hardy shade trees, given its slightly superior resistance to embolism without compromising growth. Cities located in Eastern North America such as Montréal (Québec), where maples make up almost a third of planted street and park trees and 40% of which are Norway maples (Ville de Montréal 2026), should therefore consider following suit to Toronto, where planting efforts have already reduced its spread (City of Toronto 2021). Furthermore, our results can provide guidance for urban forest managers regarding species selection for a specific habitat. For example, *A. negundo* should be favored for riparian zones and avoided on highly drained soils, which, in contrast, could be tolerated by drought-resistant species like *A. saccharum*.

Nevertheless, these results warrant further investigation as little data is available regarding maple species' hydraulic traits to compare our

findings, especially for turgor loss water potential and minimal conductance. Future research could combine our integrative assessment of xylem embolism resistance with additional functional traits indicative of drought avoidance and population recovery, such as maximum rooting depth, hydraulic capacitance and seed production, to obtain a more holistic portrait of maple species' ability to withstand increased drought-events. Filling these knowledge gaps is critical, particularly considering the crucial ecological, economic and cultural roles maple species play in the temperate forests of North America, notably in urban forests (Isabelle et al. 2026). For instance, maple species contribute to Canada's economic prosperity, generating billions of dollars each year through the forestry industry, maple sugar production, and autumn foliage tourism (Ministère des Ressources naturelles et des Forêts 2025, Agriculture and Agri-Food Canada 2024, Hall et al. 2011). Lastly, maple trees have held irrevocable socio-cultural importance, as maple syrup has been used by indigenous communities for centuries and sugaring season being an important yearly tradition in Québec and north-eastern US states.

Conclusion

By integrating multiple dimensions of plant function, this study provides new insights into the diversity of drought resistance strategies within a major temperate tree genus and contributes to improving species selection for resilient urban and managed forests under climate change. Our study indicates that embolism resistance, water-loss regulation and carbon acquisition occupy partially independent functional dimensions within the *Acer* genus. Rather than reflecting a classical safety-efficiency trade-off, drought-resistant maple species combined high hydraulic resistance, dense wood and sustained growth, highlighting the multidimensional nature of drought adaptation in temperate trees. Further research should integrate resistance to other environmental stresses such as late frost and pathogens, to enable a comprehensive assessment of maple species' long-term survival potential under climate change.

CHAPITRE 3
Discussion générale

L'objectif principal de cette étude est de caractériser les stratégies de réponse à la sécheresse de sept espèces d'érables situés dans des boisés de la ville de Trois-Rivières. Les résultats présentés dans le chapitre précédent ont notamment mis en lumière des différences interspécifiques significatives concernant la vulnérabilité à l'embolie du xylème. Nous avons donc voulu dans un deuxième temps déterminer dans quelle mesure ces différences peuvent être attribuées aux propriétés édaphiques du micro-environnement de chaque individu, ainsi qu'à la composition de la paroi lipidique de leurs feuilles. Nous avons également évalué le potentiel de l'imagerie hyperspectrale pour la prédiction des traits fonctionnels.

3.1 Relation entre les caractéristiques édaphiques et la résistance à la sécheresse d'espèces d'érable en milieu urbain

Auteurs :

Malleret E, Gauthier CO, Maire V, Lamarque L

Introduction

Hérités des dépôts fluvio-glaciaires, les sols de la ville de Trois-Rivières sont majoritairement sableux et caractérisés par une texture grossière, une faible teneur en matière organique ainsi qu'une porosité élevée leur conférant une faible capacité de rétention d'eau (Sanborn et al. 2011, Li et al. 2021). Le sol pourrait donc agir comme facteur de risque supplémentaire pour les arbres urbains, dont les performances physiologiques sont déjà influencées par les stress climatiques et les contraintes propres aux milieux anthropisés. En effet, puisque le sol agit comme réservoir d'eau et de nutriments, sa qualité et sa structure ont un impact direct sur les arbres (Brady et Weil 2016). Les érables représentant 37% des arbres plantés à Trois-Rivières et étant fortement représentés dans les boisés de la ville, il est nécessaire d'évaluer leur performance dans un contexte de changements globaux, ainsi que le rôle que les propriétés édaphiques pourraient jouer quant à leur résilience physiologique, dans le but d'orienter les stratégies de gestion durable.

Objectifs

Les objectifs de cette partie du projet étaient d'évaluer le degré d'influence des propriétés du sol, telles que la teneur en matière organique et en limon, sur les traits hydrauliques d'érables urbains en contexte de sol sableux.

Matériel et méthodes

1. *Mesures de traits hydrauliques*

Voir *In-lab hydraulic traits measurements*, dans la section *Materials and methods* du Chapitre 2.

2. *Échantillonnage et analyse des sols*

Les conditions édaphiques du micro-environnement de chaque individu ont

été caractérisées en effectuant deux séries de six échantillons prélevés à des points équidistants autour de la base de chaque arbre, trois à 0.5 mètre et trois à 1 mètre du tronc. Chaque série de carottes de sol a ensuite été homogénéisée afin d'obtenir deux échantillons composites représentatifs pour chacun des individus, lesquels ont été tamisés à 5 mm puis à 0.1 mm pour éliminer les matériaux grossiers et obtenir une fraction fine.

Le premier échantillon composite a d'abord été utilisé pour quantifier la matière organique par calcination dans un four à moufle, en chauffant à 650 °C pendant huit heures les échantillons secs afin de décomposer la fraction organique du sol. La proportion de matière organique dans le sol a été déterminée en soustrayant la masse résiduelle à la masse initiale. La granulométrie du sol a finalement été évaluée à partir de l'échantillon précédent à l'aide d'un granulomètre (Analysette 22, FRITSCH) dans le but d'obtenir les proportions relatives de sable, de limon et d'argile.

Un sous-échantillon humide préalablement pesé du second échantillon composite a été séché au four à 150 °C pendant 24 heures pour déterminer sa masse sèche. Une règle de trois a été appliquée pour extrapoler la masse sèche de l'échantillon total, et la densité apparente (g/ml) a été obtenue en divisant la masse sèche du sol par le volume du contenant de 540 ml.

3. *Analyses statistiques*

Les analyses statistiques ont été effectuées avec R (R Core Team 2023). Une analyse de redondance (RDA) a été utilisée pour tester les relations entre les traits hydrauliques comme variables réponses et les variables édaphiques en tant que variables explicatives. L'analyse granulométrique ayant révélé qu'aucun échantillon ne contenait d'argile, seule la proportion de limon a été retenue pour la RDA puisqu'elle était fortement colinéaire avec la proportion de sable. Un modèle linéaire mixte avec le site d'échantillonnage en effet aléatoire a été ajusté pour distinguer l'influence de l'environnement de celui de l'espèce sur la variable stem Ψ_{88}.

Résultats

Les variables de sol expliquaient 15% de la variance totale des traits

hydrauliques avec les deux premiers axes de la RDA (Fig. 3.1). Les paramètres édaphiques étaient toutes davantage reliés au premier axe (10% de la variance), formant un gradient allant de sols denses et sableux à des sols moins denses et contenant davantage de matière organique et de limon. Seules les variables de vulnérabilité à l'embolie du xylème de la tige se sont révélées avoir des corrélations significatives avec les variables de sol, la variable stem Ψ_{88} plus particulièrement ($r^2 > |0.42|$, p-value < 0.05). Ces corrélations étaient toutefois des artefacts des différences interspécifiques de stem Ψ_{88}, puisque l'effet des variables édaphiques sur la résistance du xylème s'est avéré être non significatif lorsque modélisé tout en contrôlant pour l'espèce.

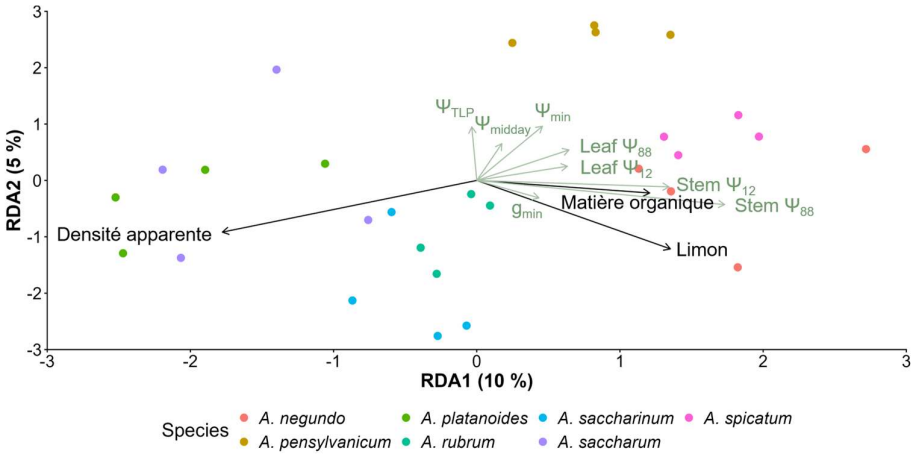


Figure 3.1. Analyse de redondance (RDA) montrant la relation entre les traits hydrauliques (voir Liste des variables, p.10 pour les abréviations) en tant que variables expliquées représentées par les flèches vertes, et les caractéristiques édaphiques considérées comme variables explicatives.

Discussion

La RDA a démontré une forte corrélation entre le Ψ_{88} de la tige, la variable ayant été identifiée comme la plus représentative de la résistance à la sécheresse des arbres, et les propriétés du sol sur lequel ils poussent. Cette relation a toutefois disparu en tenant compte de l'effet de l'espèce, ce qui suggère que cette corrélation apparente était due à la position systématique de certaines espèces sur des types de sols spécifiques, et non d'un contrôle sur le système hydraulique des arbres exercé par les variables édaphiques. En effet, les espèces plus résistantes à l'embolie, comme l'érable à sucre et

l'érable de Norvège, étaient associées à des sols plus denses et possédant une teneur en sable plus élevée, leur conférant un drainage plus important et un plus faible contenu en eau. Au contraire, les espèces plus vulnérables étaient associées à des sols moins denses, caractérisés par une plus forte proportion en limon et en matière organique. Les espèces considérées comme modérément vulnérables à la sécheresse, soit l'érable rouge, l'érable argenté et l'érable de Pennsylvanie, étaient situées au centre du continuum des propriétés du sol. Cela est cohérent avec la plasticité limitée de la résistance à l'embolie (Lamy et al. 2014, Anderegg 2015), et le rôle du sol en tant que filtre environnemental favorisant la présence de certaines espèces (Tameirão et al. 2021). Pour aller plus loin, il serait nécessaire de tester l'influence des propriétés du sol sur la résistance hydraulique dans des dispositifs expérimentaux contrôlés, par exemple en effectuant des mesures de traits hydrauliques sur des individus d'une même espèce plantés sur différentes parcelles de sol. Ces résultats pourraient orienter la sélection d'espèces dans un contexte d'aménagement d'espaces verts urbains aux propriétés édaphiques contrastées.

3.2 Influence de la composition cuticulaire des feuilles d'érables en milieu urbain sur leur conductance stomatique minimale

Auteurs :

Malleret E, Chartrand G, Maire V, Lamarque L

Introduction

La cuticule est une couche lipidique hydrophobe qui recouvre l'épiderme de la feuille et agit en tant que barrière protectrice contre les températures extrêmes, les rayons UV et les pathogènes (Bourgault et al. 2019). Étant hydrophobe, elle joue également un rôle clé pour lutter contre la déshydratation chez les plantes qui a longtemps été attribué à son épaisseur. Cela a depuis été largement remis en question (Anfodillo et al. 2002, Riederer et Schreiber, 2001) et de récents travaux ont démontré que sa capacité à limiter les pertes hydriques serait davantage déterminée par sa composition chimique (Duursma et al. 2019), bien que cette relation demeure ambiguë (Schuster, 2016). Les érables étant fortement représentés en milieu urbain, il est pertinent d'évaluer l'influence de la composition lipidique cuticulaire sur leur résistance à l'embolie, afin de mieux comprendre leurs réponses à la sécheresse et d'anticiper leurs performances dans un contexte de changements climatiques.

Objectifs

Les objectifs de ce projet étaient de vérifier l'existence de différences interspécifiques quant à la composition lipidique de la cuticule chez les sept espèces d'érable de mon projet, et d'évaluer la relation entre la composition lipidique et les traits hydrauliques.

Matériel et méthodes

1. *Mesures de traits hydrauliques*

Voir *In-lab hydraulic traits measurements*, dans la section *Materials and methods* du Chapitre 2.

2. *Analyse de la composition cuticulaire*

Un rameau de chaque individu a été prélevé sur chaque individu le 18 août

2025. Les rameaux ont ensuite été placés dans un bac d'eau pour une période de réhydratation de 24 heures. La quantification et qualification des composés présents dans la cuticule ont été effectuées à l'aide d'un GC/MS, selon un protocole adapté de Tomasi et al. (2017) et de Luo et al. (2024). Trois fragments (1 x 8 cm, 0,2-0,3 grammes chacun) ont été prélevés sur une feuille mature et intacte sélectionnée sur chaque rameau, pesés, puis placés dans une éprouvette avec 10 mL de chloroforme afin d'extraire les composés cuticulaires. Après avoir retiré les morceaux de feuille, le chloroforme a été évaporé sous la hotte à l'aide d'un ajout d'azote et d'un chauffage à 40 °C. Une quantité de 110µL de chloroforme, 90µL de BSTFA et 10µL d'hexadécane (standard interne) ont été ajoutés à l'éprouvette. Les solutions finales ont été transférées dans des vials, chauffés à l'étuve à 80ºC pendant 15 minutes afin de compléter la dérivatisation, puis encapsulés et installés dans un GC/MS (Agilent Technologies, 7890B) équipé d'une colonne ZB-5MSi (Zebron, 30 m × 0,25 mm × 0,25 µm). La température a été programmée de manière à augmenter de 50 °C à 325 °C, d'abord par incréments de 20 °C jusqu'à atteindre une température de 260 °C, maintenue pendant 8 minutes, puis par incréments de 25 °C par minute jusqu'à atteindre la température maximale, maintenue pendant 15 minutes, pour un total de 46,5 minutes. Le logiciel du GC/MS a ensuite permis de convertir les résultats en pics correspondants à différentes molécules, dont l'identification putative a été effectuée à l'aide de la librairie NIST par comparaison avec les spectres de masse de référence. Les variables retenues pour chaque pic dont la principale molécule identifiée ne correspondait pas à un résidu de colonne sont l'aire sous la courbe, le temps de rétention, le composé principal suggéré, ainsi que la probabilité de l'exactitude de l'identification. L'aire sous la courbe a été normalisée par rapport à celle du standard interne de chaque individu, puis par la masse initiale de tissu foliaire afin d'en obtenir l'abondance relative. Les identifications dont la probabilité était supérieure à 80% ont été retenues, et les composés ont été départagés en 77 molécules distinctes en fonction de la concordance de leur temps de rétention. Le nombre de molécules par individu a été calculé et normalisé par espèce.

3. *Analyses statistiques*

Les analyses statistiques ont été effectuées avec R (R Core Team 2023). Le nombre élevé de composés retenus et la faible taille d'échantillon rendait impossible l'utilisation directe d'une analyse de redondance (RDA), qui aurait résulté en un modèle surajusté. Une analyse en composantes principales (ACP) a donc d'abord été effectuée afin de réduire la dimensionnalité des concentrations relatives des molécules. Un test de Tukey a alors été utilisé pour déceler des différences interspécifiques. Les cinq premières composantes, qui expliquaient 58% de la variance, ont été retenues et utilisées en tant que variables explicatives dans une RDA avec les traits hydrauliques foliaires comme variables expliquées. Un modèle linéaire (ex: leaf Ψ_{88} ~ molécule + espèce) a été ajusté avec la fonction *lm* afin de s'assurer que la corrélation observée n'était pas uniquement due à l'espèce.

Résultats

La composition des cuticules différait significativement entre les espèces d'érables ($F = 15.17$, $p < 0.0001$), et expliquait 41% de la variation des traits hydrauliques foliaires. Le premier axe (31% de la variance expliquée, $p = 0.001$) était fortement associé au leaf Ψ_{88}, et constituait un gradient de vulnérabilité à l'embolie qui covariait avec le premier axe de l'ACP des molécules cuticulaires (Fig. 3.2). Ce dernier opposait deux groupes de composés, l'un à charges négatives incluant une seule molécule identifiée, la friedelan-3-one, et l'autre à charges positives, formé d'hexacosanoate de méthyle, de 1-Tricosanol,22-méthyle, de lanost-8-ene-3β,7α-diol acétate et de plusieurs molécules non-identifiées. Parmi ces composés, la friedelan-3-one présentait une corrélation particulièrement forte avec leaf Ψ_{88} ($r = -0.73$, $p < 0.001$), laquelle demeurait significative même en contrôlant l'effet de l'espèce. Le second axe (10% de la variance expliquée) opposait Ψ_{TLP} et g_{min}, et était principalement associé au cinquième axe de l'ACP, mais n'était pas significatif ($p = 0.176$).

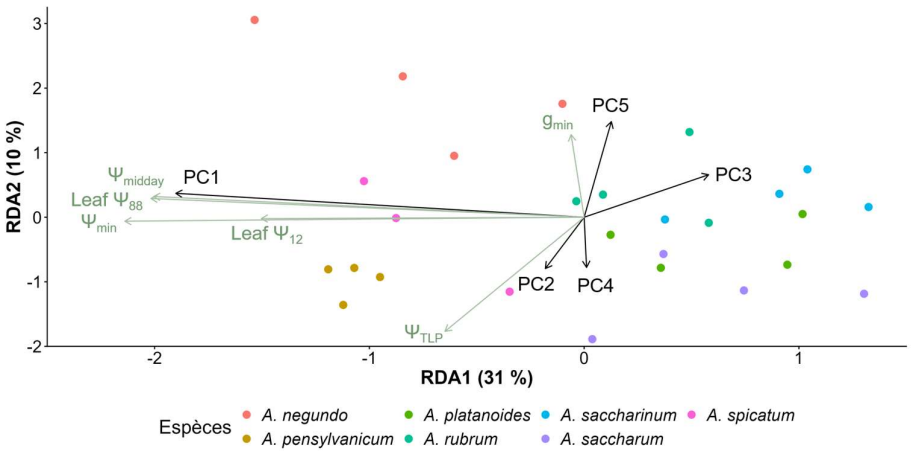


Figure 3.2. Analyse de redondance (RDA) montrant la relation entre les traits hydrauliques (voir Liste des variables, p.9 pour les abréviations) en tant que variables expliquées représentées par les flèches vertes, et les cinq premiers axes de l'analyse en composantes principales (ACP) effectuée sur les 77 molécules cuticulaires conservées.

Discussion

Nos résultats démontrent une faible relation entre la composition chimique de la cuticule et la conductance stomatique minimum chez les espèces d'érable étudiées, en adéquation avec les travaux de Schreiber et Schönherr (2009) démontrant que la perméabilité de la cuticule dépend davantage de la disposition et la structure des cires et lipides que de la présence de composés précis. La résistance à l'embolie foliaire était toutefois fortement corrélée à la composition cuticulaire. Les espèces ayant un xylème plus résistant à l'embolie, telles que l'érable à sucre et l'érable de Norvège, étaient donc associées à une plus grande concentration relative des composés associés négativement au premier axe de l'ACP cuticulaire, et une plus faible concentration relative de ceux y étant associés positivement. De ces composés se distinguait la friedelan-3-one, appartenant à la famille des triterpénoïdes, qui exhibait la corrélation la plus forte avec la résistance du xylème foliaire, et ce indépendamment de l'espèce. Bien qu'une accumulation de cette molécule en réponse au stress hydrique ait été rapportée par Rehaman et al. (2025) chez le haricot commun, suggérant son implication dans des stratégies de tolérance à la sécheresse, de futures recherches seraient nécessaires pour préciser la nature de cette relation chez l'érable et les arbres en général.

3.3 Utilisation de l'imagerie hyperspectrale pour prédire les traits fonctionnels d'espèces d'érables

Auteurs :

Malleret E, Berrut M, Maire V, Lamarque L

Introduction

Dans le contexte des changements climatiques, l'optimisation des méthodes à grande échelle de mesure de l'état physiologique des plantes est un enjeu croissant. En effet, les méthodes classiques pour l'étude des traits fonctionnels végétaux sont souvent chronophages, coûteuses, nécessitent un échantillonnage destructif, allant par exemple jusqu'à des branches de plus de 1 mètre pour la réalisation de courbes de vulnérabilité du xylème. L'imagerie hyperspectrale, une technologie capturant la lumière réfléchie par un objet à travers plusieurs centaines de bandes spectrales, et qui génère un spectre complet pour chaque pixel contrairement aux caméras classiques ou multispectrales, pourrait constituer une piste de solution en permettant l'analyse de traits physiologiques des plantes via la simple acquisition d'images de feuilles.

Objectifs

Les objectifs de ce projet étaient de déterminer la capacité des données hyperspectrales à prédire des traits biochimiques, physiques, hydrauliques, et photosynthétiques, puis d'évaluer la persistance de cette relation dans le temps, en examinant dans quelle mesure les spectres mesurés en 2025 permettaient d'expliquer des variables obtenues l'été précédent.

Méthodes

1. *Mesures de traits hydrauliques et photosynthétiques*

Voir *In-lab hydraulic traits measurements* et *Leaf chemistry and ecophysiology*, dans la section *Materials and methods* du Chapitre 2.

2. *Échantillonnage des feuilles et mesure de traits*

Un suivi bimensuel du potentiel hydrique de mi-journée (Ψ_{midday}) a été effectué pendant l'été 2025. A quatre reprises lors de ces mesures, les

rameaux utilisés pour ces mesures étaient ensuite acheminés au laboratoire, où des mesures de traits biochimiques (teneur en flavonoïdes, anthocyanines, et chlorophylle) et photosynthétiques (g_{sw}, ETR et ϕ_{PS2}) étaient effectuées à l'aide d'une pince multi-pigments MPM-100 et d'un poromètre-fluoromètre LI-600 pour un total de 336 échantillons. Une image brute de chaque feuille a ensuite été acquise à l'aide d'une caméra hyperspectrale montée selon la conception de Salazar-Vazquez et Mendez-Vazquez (2020). L'application Square HSI connectée à la caméra utilise ensuite un algorithme d'Expectation-Maximization (Habel et al. 2012) afin de reconstituer un hypercube 3D, à partir de chaque image via un processus itératif permettant d'estimer le contenu spectral de chaque pixel. La moyenne des spectres de chaque pixel est calculée pour obtenir un spectre caractéristique de chaque échantillon.

3. *Modélisation linéaire multivariée des traits*

Pour évaluer la relation avec les traits fonctionnels de 2025, des modèles de régression ont été bâtis à partir des composantes principales (PCA) ou des composantes latentes PLS (Partial Least Squares) calculées sur les spectres, des indices spectraux (NDVI, PRI, WBI, CRI, PSRI, NDRE, SIPI, CARI, RVSI), ou de combinaisons de ces variables. Les quatre premières composantes PCA (88,3% de la variance expliquée) et PLS ont été conservées et des modèles mixtes ont également été testés en intégrant l'espèce comme effet aléatoire.

Dans le cas des données de 2024, les modèles ont été construits avec les composantes principales (PCA) et latentes (PLS), en conservant les deux premières composantes (90,1% de la variance expliquée) pour éviter le surajustement dû à la faible taille de l'échantillon (n = 28), étant donné que ce sont les valeurs moyennes par individu qui ont été utilisées. Les modèles ont ensuite été évalués en calculant leur coefficient de détermination (R^2).

Résultats

Les meilleurs modèles obtenus pour expliquer les traits fonctionnels de 2025 étaient le modèle linéaire mixte, combinant les indices spectraux, les composantes latentes PLS, et l'espèce comme effet aléatoire (Tableau 3.1). Quant aux traits fonctionnels mesurés en 2024, les meilleurs modèles

obtenus étaient basés sur les composantes latentes (PLS) uniquement (Tableau 3.2).

Tableau 3.1. Meilleur score R^2 et erreur relative des prédictions pour les traits fonctionnels mesurés simultanément aux variables hyper-spectrales en 2025.

Trait	**R^2**	**nRMSE**
Teneur en flavonoïdes	0.575	0.339
Teneur en anthocyanines	0.520	0.316
Teneur en chlorophylle	0.486	0.221
g_{sw} (conductance stomatique)	0.346	0.370
Ψ_{midday}	0.205	0.314
ETR (taux de transport des électrons)	0.189	0.170
ϕ_{PS2} (efficacité du Photosystème II)	0.173	0.099

Tableau 3.2. Meilleur score R^2 et erreur relative des prédictions pour les traits fonctionnels mesurés en 2024.

Trait	**R^2**	**nRMSE**
SLA moyen	0.410	0.206
g_s (conductance stomatique)	0.400	0.494
J (taux maximal de transport des électrons)	0.371	0.460
A_{sat}	0.367	0.460
LDMC	0.364	0.140
Vc_{max}	0.354	0.522
Ψ_{midday} moyen	0.353	0.184
Épaisseur de la feuille	0.325	0.204
R_{dark} (taux de photosynthèse dans le noir)	0.315	0.503
C_i (concentration interne en CO_2)	0.311	0.112
g_{min} (mesuré à 25 °C)	0.300	0.781
Ψ_{88}	0.244	0.187
Ψ_{50}	0.157	0.184
Ψ_{min}	0.156	0.189
Ψ_{12}	0.105	0.230
g_m (conductance du mésophylle)	0.040	0.719

Discussion

Les résultats démontrent que l'imagerie hyperspectrale permet de capter des signatures biologiques permettant de caractériser les espèces d'érables étudiées. En outre, les relations entre les spectres et les traits fonctionnels semblent persister, quoique dans une moindre mesure, malgré un décalage temporel entre l'acquisition des données. Les meilleurs modèles concernent les traits biochimiques (teneur en chlorophylle, flavonoïdes, et

anthocyanines) qui présentent des coefficients de détermination plus élevés avec la réflectance que les traits photosynthétiques, hydrauliques ou physiques des feuilles. Cela suggère que les données hyperspectrales sont davantage efficaces pour estimer les traits liés aux propriétés optiques foliaires telles que la teneur en différents pigments. Toutefois, Asaari et al. (2022) ont bâti avec succès des modèles pour estimer le potentiel de mi-journée et plusieurs variables photosynthétiques en se basant sur des données hyperspectrales acquises à l'aide d'un équipement et d'une méthodologie similaires aux nôtres. Un jeu de données plus abondant, en plus d'effectuer des mesures dans des conditions de sécheresse afin d'obtenir des réponses contrastées, pourrait donc améliorer le potentiel prédictif des variables hyperspectrales et permettre leur utilisation pour l'évaluation à grande échelle du statut hydrique des boisés urbains.

CHAPITRE 4
Conclusion générale

Ce projet visait à approfondir la compréhension des réponses à la sécheresse du genre *Acer*, dont les traits hydrauliques sont peu documentés, particulièrement en ce qui concerne les espèces d'érables indigènes à l'est de l'Amérique du Nord. Cet objectif a été abordé en contexte de boisés urbains, qui sont sujets à des facteurs de risque supplémentaires les rendant davantage vulnérables aux épisodes de sécheresse.

Nos analyses ont démontré d'importants contrastes dans les stratégies hydrauliques des espèces en dépit du fait qu'elles sont toutes adaptées à un climat similaire associé aux forêts tempérées, mettant en lumière la pertinence d'une approche holistique de l'étude des traits fonctionnels pour caractériser leur réponse au stress hydrique, plutôt que l'utilisation d'indices bioclimatiques ou l'analyse des caractéristiques édaphiques. Ces différences interspécifiques nous ont permis d'établir un classement de vulnérabilité à la sécheresse des espèces, allant des espèces plus résistantes, soit l'érable à sucre et l'érable de Norvège, aux plus vulnérables, l'érable à épis et l'érable à giguère, tandis que l'érable rouge, l'érable argenté et l'érable de Pennsylvanie occupaient une position intermédiaire. Les espèces caractérisées par une forte résistance à l'embolie étaient associées à une plus grande croissance radiale ainsi qu'un bois ayant une densité supérieure. Nous avons également constaté une faible coordination entre la résistance à l'embolie du xylème et la régulation stomatique des pertes hydriques, soulignant la nature multidimensionnelle des mécanismes de résistance à la sécheresse. Les résultats ont par contre validé l'existence d'un découplage entre la résistance à la cavitation et l'assimilation de carbone, et démontrent l'influence limitée de la composition lipidique de la cuticule sur la vulnérabilité du système vasculaire au dysfonctionnement hydraulique.

Une croissance radiale réduite a été observée en 2025, coïncidant avec une saison estivale particulièrement sèche. Un suivi sur le long terme serait nécessaire et pertinent afin d'établir un lien de causalité entre le cumul

de précipitations limité et la plus faible augmentation du diamètre du tronc.

Ce mémoire ouvre la voie à deux approches prometteuses pour l'évaluation rapide des traits fonctionnels des érables. D'abord, la corrélation entre la résistance à l'embolie du xylème et la densité du bois des branches suggère que cette dernière pourrait être utilisée comme indicateur nécessitant un échantillonnage minimalement destructif afin de comparer la vulnérabilité à l'embolie d'autres espèces d'érables avec celles que nous avons étudiées. De plus, l'imagerie hyperspectrale démontre un fort potentiel pour l'analyse des traits foliaires, particulièrement la teneur en pigments. L'enrichissement du jeu de données pourrait également améliorer sa capacité à évaluer le statut hydrique et la vulnérabilité hydraulique des érables, de manière non destructive et à grande échelle.

À ce jour, aucun épisode de dépérissement massif de populations d'érables dû à la sécheresse n'a été observé au Canada, ce qui limite la possibilité de faire des recensements de mortalité. Des travaux ultérieurs pourraient toutefois effectuer un suivi de la réduction du couvert forestier, mesuré par la mortalité de branches, afin d'établir un lien entre la vulnérabilité à la sécheresse et la survie des arbres.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Abrams MD. 1998. The red maple paradox. BioScience 48:355–364.

Agriculture and Agri-food Canada. 2024. Statistical Overview of the Canadian Maple Industry, 2023. https://publications.gc.ca/collections/collection_2024/aac-aafc/A71-40-2023-eng.pdf

Agriculture et Agroalimentaire Canada. 2023. Aperçu statistique de l'industrie acéricole du Canada, 2022. Ottawa, ON, Canada: Gouvernement du Canada. Available at: https://agriculture.canada.ca/sites/default/files/documents/2023-06/maple_report_erable_2022-fra.pdf

Allen CD, Breshears DD, McDowell NG. 2015. On underestimation of global vulnerability to tree mortality and forest die-off from hotter drought in the Anthropocene. Ecosphere 6:155. https://doi.org/10.1890/ES15-00203.1

Allen CD, Macalady AK, Chenchouni H, Bachelet D, McDowell N, Vennetier M, Kitzberger T, Rigling A, Breshears DD, Hogg EH et al. 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. For Ecol Manag 259:660–684. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.09.001

Anderegg WRL, Berry JA, Smith DD, Sperry JS, Anderegg LDL, Field CB. 2012. The roles of hydraulic and carbon stress in a widespread climate-induced forest die-off. Proc Natl Acad Sci USA 109:233–237. https://doi.org/10.1073/pnas.1107891109

Anderegg WRL. 2015. Spatial and temporal variation in plant hydraulic traits and their relevance for climate-change impacts on vegetation. New Phytol 205:1008–1014. https://doi.org/10.1111/nph.12907

Anderegg WRL, Hicke JA, Fisher RA, Allen CD, Aukema J, Bentz B, Hood S, Lichstein JW, Macalady AK, McDowell N. 2015. Tree mortality from drought, insects, and their interactions in a changing climate. New Phytol 208:674–683. https://doi.org/10.1111/nph.13477

Anfodillo T, Di Bisceglie DP, Urso T. 2002. Minimum cuticular conductance and cuticle features of Picea abies and Pinus cembra needles along an altitudinal gradient in the Dolomites (NE Italian Alps). Tree Physiol 22:479–487. https://doi.org/10.1093/treephys/22.7.479

Annerstedt M, Östergren P-O, Björk J, Grahn P, Skärbäck E, Währborg P. 2012. Green qualities in the neighbourhood and mental health: results from a longitudinal cohort study in southern Sweden. BMC Public Health 12:337. https://doi.org/10.1186/1471-2458-12-337

Arango-Velez A, Zwiazek JJ, Thomas BR, Tyree MT. 2011. Stomatal factors and vulnerability of stem xylem to cavitation in poplars. Physiol Plant 143:154–165. https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2011.01489.x

Arndt SK, Irawan A, Sanders GJ. 2015. Apoplastic water fraction and rehydration techniques introduce significant errors in measurements of relative water content and osmotic potential in plant leaves. Physiol Plant 155:355–368. https://doi.org/10.1111/ppl.12380

Aryal S, Häusser M, Grießinger J, Fan Z, Bräuning A. 2026. dendRoAnalyst: A Tool for Processing and Analyzing Dendrometer Data. R package version 0.1.6

Asaari MSM, Mertens S, Verbraeken L, Dhondt S, Inzé D, Bikram K, Scheunders P. 2022. Non-destructive analysis of plant physiological traits using hyperspectral imaging: a case study on drought stress. Comput Electron Agric 195:106806. https://doi.org/10.1016/j.compag.2022.106806

Aubin I, Boisvert-Marsh L, Kebli H, McKenney D, Pedlar J, Lawrence K, Hogg EH, Boulanger Y, Gauthier S, Ste-Marie C. 2018. Tree vulnerability to climate change: improving exposure-based assessments using traits as indicators of sensitivity. Ecosphere 9:e02108. https://doi.org/10.1002/ecs2.2108

Augusto L, Borelle R, Boča A, Bon L, Orazio C, Arias-González A, Bakker MR, Gartzia-Bengoetxea N, Auge H, Bernier F, et al. 2025. Widespread slow growth of acquisitive tree species. Nature. https://doi.org/10.1038/s41586-025-08692-x

Bal TL, Storer AJ, Jurgensen MF, Doskey PV, Amacher MC. 2015. Nutrient stress predisposes and contributes to sugar maple dieback across its northern range: a review. Forestry 88:64–83. https://doi.org/10.1093/forestry/cpu051

Banks JM, Hirons AD. 2019. Alternative methods of estimating the water potential at turgor loss point in Acer genotypes. Plant Methods 15:34. https://doi.org/10.1186/s13007-019-0410-3

Bartlett MK, Scoffoni C, Sack L. 2012. The determinants of leaf turgor loss point and prediction of drought tolerance of species and biomes: a global meta-analysis. Ecol Lett 15:393–405. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01751.x

Bartlett MK, Zhang Y, Kreidler N, Sun S, Ardy R, Cao K, Sack L. 2014. Global analysis of plasticity in turgor loss point, a key drought tolerance trait. Ecol Lett 17:1580–1590. https://doi.org/10.1111/ele.12374

Bartlett MK, Klein T, Jansen S, Choat B, Sack L. 2016. The correlations and sequence of plant stomatal, hydraulic, and wilting responses to drought. Proc Natl Acad Sci USA 113:13098–13103. https://doi.org/10.1073/pnas.1604088113

Bauce E, Allen DC. 1991. Etiology of a sugar maple decline. Can J For Res 21:686–693. https://doi.org/10.1139/x91-093

Bedard-Haughn A. 2011. Gleysolic soils of Canada: genesis, distribution, and classification. Can J Soil Sci 91:763–779. https://doi.org/10.4141/cjss10030

Bell JF, Wilson JS, Liu GC. 2008. Neighborhood greenness and 2-year changes in body mass index of children and youth. Am J Prev Med 35:547–553. https://doi.org/10.1016/j.amepre.2008.07.006

Billon LM, Blackman CJ, Cochard H, Badel E, Hitmi A, Cartailler J, Souchal R, Torres-Ruiz JM. 2020. The DroughtBox: a new tool for phenotyping residual branch conductance and its temperature dependence during drought. Plant Cell Environ 43:1584–1594. https://doi.org/10.1111/pce.13750

Boileau EYS, Dabaja ZF. 2020. Forest school practice in Canada: a survey study. J Outdoor Environ Educ 23:225–240. https://doi.org/10.1007/s42322-020-00057-4

Boisvert-Marsh L, Royer-Tardif S, Nolet P, Doyon F, Aubin I. 2020. Using a trait-based approach to compare tree species sensitivity to climate change stressors in eastern Canada and inform adaptation practices. Forests 11:989. https://doi.org/10.3390/f11090989

Bolund P, Hunhammar S. 1999. Ecosystem services in urban areas. Ecol Econ 29:293–301. https://doi.org/10.1016/S0921-8009(99)00013-0

Bonjour Québec. 2023. La carte des couleurs automnales. Ministère du Tourisme. Available at: https://www.bonjourquebec.com/fr-ca/decouvrir/saisons/automne

Bonsal B, Liu Z, Wheaton E, Stewart R. 2020. Historical and projected changes to the stages and other characteristics of severe Canadian Prairie droughts. Water 12:3370. https://doi.org/10.3390/w12123370

Bonsal BR, Wheaton EE, Chipanshi AC, Lin C, Sauchyn DJ, Wen L. 2011. Drought research in Canada: a review. Atmos Ocean 49:303–319. https://doi.org/10.1080/07055900.2011.555103

Bourgault R, Matschi S, Vasquez M, Qiao P, Sonntag A, Charlebois C, Mohammadi M, Scanlon MJ, Smith LG, Molina I. 2020. Constructing functional cuticles: analysis of relationships between cuticle lipid composition, ultrastructure and water barrier function in developing adult maize leaves. Ann Bot 125:79–91. https://doi.org/10.1093/aob/mcz143

Brady NC, Weil RR. 2016. The Nature and Properties of Soils, 15th edn. Harlow, UK: Pearson.

Brodribb T, Holbrook NM, Edwards EJ, Gutiérrez MV. 2003. Relations between stomatal closure, leaf turgor and xylem vulnerability in eight tropical dry forest trees. Plant Cell Environ 26:443–450.

Brodribb TJ, Cochard H. 2009. Hydraulic failure defines the recovery and point of death in water-stressed conifers. Plant Physiol 149:575–584. https://doi.org/10.1104/pp.108.129783

Brodribb TJ, McAdam SAM, Jordan GJ, Martins SCV. 2014. Conifer species adapt to low-rainfall climates by following one of two divergent pathways. Proc Natl Acad Sci USA 111:14489–14493. https://doi.org/10.1073/pnas.1407930111

Burghardt M, Riederer M. 2003. Ecophysiological relevance of cuticular transpiration of deciduous and evergreen plants in relation to stomatal closure and leaf water potential. J Exp Bot 54:1941–1949. https://doi.org/10.1093/jxb/erg195

Burlett R, Parise C, Capdeville G, Cochard H, Lamarque LJ, King A, Delzon S. 2022. Measuring xylem hydraulic vulnerability for long-vessel species: an improved methodology with the flow centrifugation technique. Ann For Sci 79:11. https://doi.org/10.1186/s13595-022-01124-0

Burlett R, Trueba S, Bouteiller XP, Forget G, Torres-Ruiz JM, Martin-StPaul NK, Parise C, Cochard H, Delzon S. 2025. Minimum leaf conductance during drought: unravelling its variability and impact on plant survival. New Phytol 246:1001–1014. https://doi.org/10.1111/nph.70052

Canada's National Forest Inventory (2025) Table 14.1. Area (1000 ha) of forest land by species group, age class and terrestrial ecozone in Canada. Combined remeasured (2007-2017) and projected (2006-2017) with NFI projection system) data. https://nfi.nfis.org/resources/general/summaries/t1/en/NFI/pdf/nfi_t14_lsage20_area_en.pdf (5 June 2026, date last accessed)

City of Toronto (2021) CanopyTO. Parks, Forestry and Recreation Division, City of Toronto, Toronto, ON, Canada. https://www.toronto.ca/legdocs/mmis/2021/ie/bgrd/backgroundfile-173552.pdf (accessed 5 June 2026).

Choat B, Jansen S, Brodribb TJ, Cochard H, Delzon S, Bhaskar R, Bucci SJ, Feild TS, Gleason SM, Hacke UG, Jacobsen AL, Lens F, Maherali H, Martínez-Vilalta J, Mayr S, Mencuccini M, Mitchell PJ, Nardini A, Pittermann J, Pratt RB, Sperry JS, Westoby M, Wright IJ, Zanne AE. 2012. Global convergence in the vulnerability of forests to drought. Nature 491:752–755. https://doi.org/10.1038/nature11688

Choat B, Brodribb TJ, Brodersen CR, Duursma RA, López R, Medlyn BE. 2018. Triggers of tree mortality under drought. Nature 558:531–539. https://doi.org/10.1038/s41586-018-0240-x

Cholet C, Houle D, Sylvain JD, Doyon F, Maheu A. 2022. Climate change increases the severity and duration of soil water stress in the temperate forest of eastern North America. Front For Glob Change 5:879382. https://doi.org/10.3389/ffgc.2022.879382

Cochard H, Badel E, Herbette S, Delzon S, Choat B, Jansen S. 2013. Methods for measuring plant vulnerability to cavitation: a critical review. J Exp Bot 64:4779–4791. https://doi.org/10.1093/jxb/ert193

Cochard H, Casella E, Mencuccini M. 2007. Xylem vulnerability to cavitation varies among poplar and willow clones and correlates with yield. Tree Physiol 27:1761–1767.

Cochard H, Cruiziat P, Tyree MT. 1992. Use of positive pressures to establish vulnerability curves. Plant Physiol 100:205–209. https://doi.org/10.1104/pp.100.1.205

Cochard H, Damour G, Bodet C, Tharwat I, Poirier M, Améglio T. 2005. Evaluation of a new centrifuge technique for rapid generation of xylem vulnerability curves. Physiol Plant 124:410–418. https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2005.00526.x

Cochard H, Granier A. 1999. Fonctionnement hydraulique des arbres forestiers. Rev For Fr 51:121–134.

Cochard H, Pimont F, Ruffault J, Martin-StPaul NK. 2021. SurEau: a mechanistic model of plant water relations under extreme drought. Ann For Sci 78:14. https://doi.org/10.1007/s13595-021-01067-y

Copie A, Scotti-Saintagne C, Lefèvre F, Cochard H, Delzon S, Druel A, Dumas PJ, Gounelle D, Herbette S, Jean F. 2025. Beyond proxies: towards ecophysiological indicators of drought resistance for forest management. Tree Physiol 45:9. https://doi.org/10.1093/treephys/tpaf090

Corcuera L, Camarero JJ, Gil-Pelegrín E. 2002. Functional groups in Quercus species derived from the analysis of pressure–volume curves. Trees 16:465–472.

Costanza R, D'Arge R, De Groot R, Farber S, Grasso M, Hannon B, Limburg K, Naeem S, O'Neill RV, Paruelo J, Raskin RG, Sutton P, Van den Belt M. 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. Nature 387:253–260. https://doi.org/10.1038/387253a0

Creek D, Lamarque LJ, Torres-Ruiz JM, Parise C, Burlett R, Tissue DT, Delzon S. 2020. Xylem embolism in leaves does not occur with open stomata: evidence from direct observations using the optical visualization technique. J Exp Bot 71:1151–1159. https://doi.org/10.1093/jxb/erz474

Cregg B, Dix M. 2001. Tree moisture stress and insect damage in urban areas in relation to heat island effects. J Arboric 27:8–17. https://doi.org/10.48044/jauf.2001.002

Cruiziat P, Cochard H, Améglio T. 2002. Hydraulic architecture of trees: main concepts and results. Ann For Sci 59:723–752.

Cunningham MA, Snyder E, Yonkin D, Ross M, Elsen T. 2008. Accumulation of deicing salts in soils in an urban environment. Urban Ecosyst 11:17–31. https://doi.org/10.1007/s11252-007-0031-x

D'Orangeville L, St-Laurent MH, Boisvert-Marsh L, Zhang X, Bastille-Rousseau G, Itter M. 2023. Current symptoms of climate change in boreal forest trees and wildlife. In: Girona MM, Morin H, Gauthier S, Bergeron Y, eds. Boreal Forests in the Face of Climate Change: Sustainable Management. Cham, Switzerland: Springer, 747–771. https://doi.org/10.1007/978-3-031-15988-6_30

Day SD, Bassuk NL. 1994. A review of the effects of soil compaction and amelioration treatments on landscape trees. J Arboric 20:9–17.

Delzon S, Cochard H. 2014. Recent advances in tree hydraulics highlight the ecological significance of the hydraulic safety margin. New Phytol 203:355–358. https://doi.org/10.1111/nph.12798

Dixon HH, Joly J. 1895. On the ascent of sap. Philos Trans R Soc Lond B 186:563–576. https://doi.org/10.1098/rstb.1895.0012

Duursma RA, Blackman CJ, López R, Martin-StPaul NK, Cochard H, Medlyn BE. 2019. On the minimum leaf conductance: its role in models of plant water use, and ecological and environmental controls. New Phytol 221:693–705. https://doi.org/10.1111/nph.15395

Eisley AM, Wolfe BT. 2024. Leaf turgor loss point varies among tree species, habitats, and seasons in a bottomland hardwood forest. Trees 38:263–272. https://doi.org/10.1007/s00468-023-02483-5

Environment and Climate Change Canada. 2026. Canadian Climate Normals 1991–2020 Data. Government of Canada. Available at: https://climate.weather.gc.ca/climate_normals/results_1991_2020_e.html?climate_id=7018562 (accessed 5 June 2026).

Ethier GJ, Livingston NJ. 2004. On the need to incorporate sensitivity to CO_2 transfer conductance into the Farquhar–von Caemmerer–Berry leaf photosynthesis model. Plant Cell Environ 27:137–153. https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2004.01140.x

Faber Taylor A, Kuo FE. 2009. Children with attention deficits concentrate better after walk in the park. J Atten Disord 12:402–409. https://doi.org/10.1177/1087054708323000

Fay L, Shi X. 2012. Environmental impacts of chemicals for snow and ice control: state of the knowledge. Water Air Soil Pollut 223:2751–2770. https://doi.org/10.1007/s11270-011-1064-6

Ferreira CSS, Walsh RPD, Ferreira AJD. 2018. Degradation in urban areas. Curr Opin Environ Sci Health 5:19–25. https://doi.org/10.1016/j.coesh.2018.04.001

Ferreira CSS, Walsh RPD, Steenhuis TS, Shakesby RA, Nunes JPN, Coelho COA, Ferreira AJD. 2015. Spatiotemporal variability of hydrologic soil properties and the implications for overland flow and land management in a peri-urban Mediterranean catchment. J Hydrol 525:249–263. https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2015.03.039

Fichot R, Barigah TS, Chamaillard S, Le Thiec D, Laurans F, Cochard H, Brignolas F. 2010. Common trade-offs between xylem resistance to cavitation and other physiological traits do not hold among unrelated Populus deltoides × Populus nigra hybrids. Plant Cell Environ 33:1553–1568. https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2010.02164.x

Fichot R, Chamaillard S, Depardieu C, Le Thiec D, Cochard H, Barigah TS, Brignolas F. 2011. Hydraulic efficiency and coordination with xylem resistance to cavitation, leaf function and growth performance among eight unrelated Populus deltoides × Populus nigra hybrids. J Exp Bot 62:2093–2106. https://doi.org/10.1093/jxb/erq415

Fick SE, Hijmans RJ. 2017. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. Int J Climatol 37:4302–4315. https://doi.org/10.1002/joc.5086

Gazol A, Camarero JJ, Anderegg WRL, Vicente-Serrano SM. 2017. Impacts of droughts on the growth resilience of Northern Hemisphere forests. Glob Ecol Biogeogr 26:166–176. https://doi.org/10.1111/geb.12526

GBIF.org. 2026. Global Biodiversity Information Facility. Available from gbif.org

Granier A, Cochard H, Lemoine D. 2002. Fonctionnement hydrique et hydraulique des arbres forestiers. Houille Blanche 3:18–23.

Guet J, Fichot R, Lédée C, Laurans F, Cochard H, Delzon S, Bastien C, Brignolas F. 2015. Stem xylem resistance to cavitation is related to xylem structure but not to growth and water-use efficiency at the within-population level in Populus nigra L. J Exp Bot 66:4643–4652. https://doi.org/10.1093/jxb/erv232

Habel R, Kudenov M, Wimmer M. 2012. Practical spectral photography. Comput Graph Forum 31:449–458. https://doi.org/10.1111/j.1467-8659.2012.03024.x

Hacke UG, Sperry JS, Pockman WT, Davis SD, McCulloh KA. 2001. Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. Oecologia 126:457–461. https://doi.org/10.1007/s004420000628

Haeni M, Knüsel S, Wilhelm M, Peters R, Zweifel R. 2020. treenetproc: clean, process and visualise dendrometer data. R package version 0.1.4. Available at: https://github.com/treenet/treenetproc

Hajek P, Leuschner C, Hertel D, Delzon S, Schuldt B. 2014. Trade-offs between xylem hydraulic properties, wood anatomy and yield in Populus. Tree Physiol 34:744–756. https://doi.org/10.1093/treephys/tpu048

Hall CM, Scott D, Gössling S. 2011. Forests, climate change and tourism. J Herit Tour 6:353–363.

Hammond WM, Williams AP, Abatzoglou JT, Adams HD, Klein T, López R, Sáenz-Romero C, Hartmann H, Breshears DD, Allen CD. 2022. Global field observations of tree die-off reveal hotter-drought fingerprint for Earth's forests. Nat Commun 13:1761. https://doi.org/10.1038/s41467-022-29289-2

Hoffmann WA, Marchin RM, Abit P, Lau OL. 2011. Hydraulic failure and tree dieback are associated with high wood density in a temperate forest under extreme drought. Glob Change Biol 17:2731–2742. https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02401.x

Hogg EH, Brandt JP, Michaelian M. 2008. Impacts of a regional drought on the productivity, dieback and biomass of western Canadian aspen forests. Can J For Res 38:1373–1384. https://doi.org/10.1139/X08-001

Houston DR. 1987. Forest tree declines of past and present: current understanding. Can J Plant Pathol 9:349–360.

Houston DR. 1999. History of sugar maple decline. In: Horsley SB, Long RP, eds. Sugar Maple Ecology and Health: Proceedings of an International Symposium. Gen Tech Rep NE-261. Radnor, PA, USA: USDA Forest Service, Northeastern Research Station, 19–26.

Hystad P, Davies HW, Frank L, Van Loon J, Gehring U, Tamburic L, Brauer M. 2014. Residential greenness and birth outcomes: evaluating the influence of spatially correlated built-environment factors. Environ Health Perspect 122:1095–1102. https://doi.org/10.1289/ehp.1308049

Inventaire forestier national du Canada. 2022. Tableau 14.2. Superficie (1 000 ha) de terres forestières selon le groupement d'essences, la classe d'âge et la zone boréale au Canada. Available at: https://nfi.nfis.org/resources/general/summaries/t0/fr/BORE/pdf/bore_t14_lsage20_area_fr.pdf

IPCC. 2021. Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge, UK: Cambridge University Press.

Isabelle J, Laurent-St-Pierre T, Lamarque LJ, Roy A, Bergeron G, Bordeleau P-A, Giacomazzo M, Martin C, Malko J, Miaux S. 2026. Services et risques écosystémiques de la nature urbaine: un indice intégré appliqué au campus de l'UQTR. Le Naturaliste canadien 150:5–26.

Jactel H, Bauhus J, Boberg J, Bonal D, Castagneyrol B, Gardiner B, Gonzalez-Olabarria JR, Koricheva J, Meurisse N, Brockerhoff EG. 2017. Tree diversity drives forest stand resistance to natural disturbances. Curr For Rep 3:223–243.

Jansen S, Choat B, Pletsers A. 2009. Morphological variation of intervessel pit membranes and implications for xylem function in angiosperms. Am J Bot 96:409–419.

Jim CY, Chen WY. 2009. Ecosystem services and valuation of urban forests in China. Cities 26:187–194. https://doi.org/10.1016/j.cities.2009.03.003

Johnson DM, Wortemann R, McCulloh KA, Jordan-Meille L, Ward E, Warren JM, Palmroth S, Domec J-C. 2016. A test of the hydraulic vulnerability segmentation hypothesis in angiosperm and conifer tree species. Tree Physiol 36:983–993. https://doi.org/10.1093/treephys/tpw031

Kibria MG, Tjoelker MG, Esperón-Rodríguez M, Marchin RM, Arndt SK, Livesley SJ, Rymer PD. 2026. Functional traits are better than climate niche approach at predicting the vital growth and mortality rates of urban tree species. Urban For Urban Green. https://doi.org/10.1016/j.ufug.2026.129450

Kozlowski TT. 1987. Soil moisture and absorption of water by tree roots. Arboric Urban For 13:39–46.

Laffray X, Alaoui-Sehmer L, Bourioug M, Bourgeade P, Alaoui-Sossé B, Aleya L. 2018. Effects of sodium chloride salinity on ecophysiological and biochemical parameters of oak seedlings (Quercus robur L.) from use of de-icing salts for winter road maintenance. Environ Monit Assess 190:251. https://doi.org/10.1007/s10661-018-6645-z

Lamarque LJ, Delzon S, Sloan MH, Lortie CJ. 2012. Biogeographical contrasts to assess local and regional patterns of invasion: a case study with two reciprocally introduced exotic maple trees. Ecography 35:803–810.

Lambert MC, Ung CH, Raulier F. 2005. Canadian national tree aboveground biomass equations. Can J For Res 35:1996–2018. https://doi.org/10.1139/x05-112

Lamy JB, Delzon S, Bouche PS, Alia R, Vendramin GG, Cochard H, Plomion C. 2014. Limited genetic variability and phenotypic plasticity for cavitation resistance in a Mediterranean pine. New Phytol 201:874–886. https://doi.org/10.1111/nph.12556

Lapointe M, Brisson J. 2012. A comparison of invasive Acer platanoides and native Acer saccharum first-year seedlings: growth, biomass distribution and the influence of ecological factors in a forest understory. Forests 3:190–206. https://doi.org/10.3390/f3020190

Lembrechts JJ, Van den Hoogen J, Aalto J, Ashcroft MB, De Frenne P, Kemppinen J, Kopecký M, Luoto M, Maclean IMD, Crowther TW, et al. 2022. Global maps of soil temperature. Glob Change Biol 28:3110–3144. https://doi.org/10.1111/gcb.16060

Li L, Zhang Y-J, Novak A, Yang Y, Wang J. 2021. Role of biochar in improving sandy soil water retention and resilience to drought. Water 13:407. https://doi.org/10.3390/w13040407

Liang X, Ye Q, Liu H, Brodribb TJ. 2021. Wood density predicts mortality threshold for diverse trees. New Phytol 229:3053–3057. https://doi.org/10.1111/nph.17145

Little EL, Viereck LA. 1971. Atlas of United States Trees. Washington, DC, USA: USDA Forest Service.

Little EL, Viereck LA. 1977. Atlas of United States Trees. Vol. 4. Minor Eastern Hardwoods. Washington, DC, USA: US Government Printing Office.

López R, Nolf M, Duursma RA, Badel E, Flavel RJ, Cochard H, Choat B. 2019. Mitigating the open vessel artefact in centrifuge-based measurement of embolism resistance. Tree Physiol 39:143–155. https://doi.org/10.1093/treephys/tpy083

Lovasi GS, Jacobson JS, Quinn JW, Neckerman KM, Ashby-Thompson MN, Rundle A. 2011. Is the environment near home and school associated with

physical activity and adiposity of urban preschool children? J Urban Health 88:1143–1157. https://doi.org/10.1007/s11524-011-9604-3

Ma Z, Peng C, Zhu Q, Chen H, Yu G, Li W, Zhou X, Wang W, Zhang W. 2012. Regional drought-induced reduction in the biomass carbon sink of Canada's boreal forests. Proc Natl Acad Sci USA 109:2423–2427. https://doi.org/10.1073/pnas.1111576109

Maheu A, Cholet C, Cordero Montoya R, Duchesne L. 2021. Is the annual maximum leaf area index an important driver of water fluxes simulated by a land surface model in temperate forests? Can J For Res 51:595–603. https://doi.org/10.1139/cjfr-2020-0126

Malone SR, Mayeux HS, Johnson HB, Polley HW. 1993. Stomatal density and aperture length in four plant species grown across a subambient CO_2 gradient. Am J Bot 80:1413–1418. https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1993.tb15386.x

Martin-StPaul NK, Longepierre D, Huc R, Delzon S, Burlett R, Joffre R, Rambal S, Cochard H. 2014. How reliable are methods to assess xylem vulnerability to cavitation? The issue of open-vessel artefacts in oaks. Tree Physiol 34:894–905. https://doi.org/10.1093/treephys/tpu059

Martin-StPaul NK, Delzon S, Cochard H. 2017. Plant resistance to drought depends on timely stomatal closure. Ecol Lett 20:1437–1447. https://doi.org/10.1111/ele.12851

Martin PH. 1999. Norway maple (Acer platanoides) invasion of a natural forest stand: understory consequence and regeneration pattern. Biol Invasions 1:215–222.

Martínez-Vilalta J, Garcia-Forner N. 2017. Water potential regulation, stomatal behaviour and hydraulic transport under drought: deconstructing the iso/anisohydric concept. Plant Cell Environ 40:962–976. https://doi.org/10.1111/pce.12846

Maxwell RS, Larsson L-A. 2021. Measuring tree-ring widths using the CooRecorder software application. Dendrochronologia 67:125841. https://doi.org/10.1016/j.dendro.2021.125841

McDowell NG, Sapes G, Pivovaroff A, Adams HD, Allen CD, Anderegg WRL, Arend M, Breshears DD, Brodribb T, Choat B, et al. 2022. Mechanisms of woody-plant mortality under rising drought, CO_2 and vapour pressure deficit. Nat Rev Earth Environ 3:294–308. https://doi.org/10.1038/s43017-022-00272-1

McPherson EG, Nowak DJ, Heisler GM, Grimmond CSB, Souch C, Grant RH, Rowntree RA. 1997. Quantifying urban forest structure, function and value: the Chicago Urban Forest Climate Project. Urban Ecosyst 1:49–61. https://doi.org/10.1023/A:1014350822458

Miao C, Zhang Q, Li X, Hu J, Sadegh M, Aghakouchak A. 2026. Global drought extremes in 2025. Nat Rev Earth Environ. https://doi.org/10.1038/s43017-026-00785-z

Michaelian M, Hogg EH, Hall RJ, Arsenault E. 2011. Massive mortality of aspen following severe drought along the southern edge of the Canadian boreal forest. Glob Change Biol 17:2084–2094. https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02357.x

Miller BM. 2025. Predicted drought tolerance of poplars and aspens for use in resilient landscapes. Int J Plant Biol 16:61.

Ministère des Ressources naturelles et des Forêts. 2023. Carte écoforestière originale et résultats d'inventaire. Données Québec. Available at: https://www.donneesquebec.ca/recherche/dataset/resultats-d-inventaire-et-carte-ecoforestiere (accessed 26 March 2024).

Ministère des Ressources naturelles et des Forêts. 2025. Ressources et industries forestières du Québec: portrait statistique 2024. Québec, QC, Canada: Gouvernement du Québec. Available at: https://cdn-contenu.quebec.ca/cdn-contenu/forets/documents/entreprises/statistiques/RA_portrait-statistiques-industries-forestieres_2024.pdf

Mitchell R, Popham F. 2008. Effect of exposure to natural environment on health inequalities: an observational population study. Lancet 372:1655–1660. https://doi.org/10.1016/S0140-6736(08)61689-X

Moreau G, Achim A, Pothier D. 2020. An accumulation of climatic stress events has led to years of reduced growth for sugar maple in southern Quebec, Canada. Ecosphere 11:e03183. https://doi.org/10.1002/ecs2.3183

Nadal M, Clemente-Moreno MJ, Perera-Castro AV, Roig-Oliver M, Onoda Y, Gulías J, Flexas J. 2023. Incorporating pressure–volume traits into the leaf economics spectrum. Ecol Lett 26:549–562. https://doi.org/10.1111/ele.14176

Nardini A, Battistuzzo M, Savi T. 2013. Shoot desiccation and hydraulic failure in temperate woody angiosperms during an extreme summer drought. New Phytol 200:322–329. https://doi.org/10.1111/nph.12288

Niinemets Ü, Valladares F. 2006. Tolerance to shade, drought and waterlogging of temperate northern hemisphere trees and shrubs. Ecol Monogr 76:521–547.

Nolet P, Kneeshaw D. 2018. Extreme events and subtle ecological effects: lessons from a long-term sugar maple–American beech comparison. Ecosphere 9:e02336. https://doi.org/10.1002/ecs2.2336

Ocheltree TW, Nippert JB, Prasad PVV. 2016. A safety versus efficiency trade-off identified in the hydraulic pathway of grass leaves is decoupled from photosynthesis, stomatal conductance and precipitation. New Phytol 210:97–107. https://doi.org/10.1111/nph.13781

Ouranos. 2015. Vers l'adaptation: synthèse des connaissances sur les changements climatiques au Québec, édition 2015. Montréal, QC, Canada: Ouranos. 415 p. Available at: https://www.ouranos.ca/sites/default/files/2022-12/proj-201419-synthese2015-rapportcomplet.pdf

Ouranos. 2024. Portraits climatiques. Available at: https://portraits.ouranos.ca

Paillassa J, Pepin S, Ethier G, Lamarque LJ, Maire V. 2024. Carboxylation capacity is the main limitation of carbon assimilation in High Arctic shrubs. Plant Cell Environ 47:5315–5329. https://doi.org/10.1111/pce.15097

Pammenter NW, Van der Willigen C. 1998. A mathematical and statistical analysis of the curves illustrating vulnerability of xylem to cavitation. Tree Physiol 18:589–593. https://doi.org/10.1093/treephys/18.8-9.589

Petek-Petrik A, Petrík P, Lamarque LJ, Cochard H, Burlett R, Delzon S. 2023. Drought survival in conifer species is related to the time required to cross the stomatal safety margin. J Exp Bot 74:6847–6859. https://doi.org/10.1093/jxb/erad352

Petek-Petrik A, Petrík P, Halmová M, Plichta R, Matoušková M, Houšková K, Chudomelová M, Urban J, Hedl R. 2026. Contrasting strategies in morphological and physiological response to drought stress among temperate forest understory forbs and graminoids. Plant Biol 28:814–826.

Petrík P, Petek-Petrik A, Lamarque LJ, Link RM, Waite PA, Ruehr NK, Schuldt B, Maire V. 2024. Linking stomatal size and density to water use efficiency and leaf carbon isotope ratio in juvenile and mature trees. Physiol Plant 176:e14619.

Poggio L, de Sousa LM, Batjes NH, Heuvelink GBM, Kempen B, Ribeiro E, Rossiter D. 2021. SoilGrids 2.0: producing soil information for the globe with quantified spatial uncertainty. Soil 7:217–240. https://doi.org/10.5194/soil-7-217-2021

Raesch A. 2021. pvcurveanalysis: Analysis of Pressure Volume Curves. R package version 1.0.0. Comprehensive R Archive Network (CRAN). Available at: https://cran.r-project.org/web/packages/pvcurveanalysis/pvcurveanalysis.pdf

R Core Team. 2023. R: A Language and Environment for Statistical Computing. Version 4.3.0. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Available at: https://www.R-project.org

Rehaman A, Asgher M, Khan NA. 2025. Nitric oxide confers drought tolerance through integrated morphological, physiological, biochemical and metabolomic responses in common bean (Phaseolus vulgaris L.). Discov Plants 2:321. https://doi.org/10.1007/s44372-025-00409-8

Reich PB, Sendall KM, Stefanski A, Rich RL, Hobbie SE, Montgomery RA. 2018. Effects of climate warming on photosynthesis in boreal tree species depend on soil moisture. Nature 562:263–267. https://doi.org/10.1038/s41586-018-0582-4

Riederer M, Schreiber L. 2001. Protecting against water loss: analysis of the barrier properties of plant cuticles. J Exp Bot 52:2023–2032. https://doi.org/10.1093/jexbot/52.363.2023

Roe J, Thompson C, Aspinall P, Brewer M, Duff E, Miller D, Mitchell R, Clow A. 2013. Green space and stress: evidence from cortisol measures in deprived

urban communities. Int J Environ Res Public Health 10:4086–4103. https://doi.org/10.3390/ijerph10094086

Rosner S. 2017. Wood density as a proxy for vulnerability to cavitation: size matters. J Plant Hydraul 4:e001. https://doi.org/10.20870/jph.2017.e001

Roy N. 2021. Les traditions du temps des sucres, désignées comme élément du patrimoine immatériel. Ministère de la Culture et des Communications du Québec. Available at: https://www.mcc.gouv.qc.ca/index-i=2328-n=8637.html

Sachsenmaier L, Schnabel F, Tezeh FR, Castro Sánchez-Bermejo P, Eisenhauer N, Ferlian O, Haider S, Richter R, Paligi SS, Schuldt B, Wirth C. 2025. Hydro-functional traits and their dissimilarity to the neighbourhood buffer tree growth against the 2018–2020 Central European drought. Glob Change Biol 31:e70588. https://doi.org/10.1111/gcb.70588

Sack L, Cowan PD, Jaikumar N, Holbrook NM. 2003. The 'hydrology' of leaves: co-ordination of structure and function in temperate woody species. Plant Cell Environ 26:1343–1356. https://doi.org/10.1046/j.0016-8025.2003.01058.x

Salazar-Vazquez J, Mendez-Vazquez A. 2020. A plug-and-play hyperspectral imaging sensor using low-cost equipment. HardwareX 7:e00087. https://doi.org/10.1016/j.ohx.2019.e00087

Sanborn P, Lamontagne L, Hendershot W. 2011. Podzolic soils of Canada: genesis, distribution, and classification. Can J Soil Sci 91:843–880. https://doi.org/10.4141/cjss10024

Sánchez-Martínez P, Martínez-Vilalta J, Dexter KG, Segovia RA, Mencuccini M. 2020. Adaptation and coordinated evolution of plant hydraulic traits. Ecol Lett 23:1599–1610. https://doi.org/10.1111/ele.13584

Santamouris M. 2013. Energy and Climate in the Urban Built Environment. London, UK: Routledge. https://doi.org/10.4324/9781315073774

Schreiber L, Önherr J. 2009. Water and Solute Permeability of Plant Cuticles: Measurement and Data Analysis. Berlin, Germany: Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-540-68945-4

Schreiber SG, Hacke UG, Hamann A, Thomas BR. 2011. Genetic variation of hydraulic and wood anatomical traits in hybrid poplar and trembling aspen. New Phytol 190:150–160. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03591.x

Schuster A-C. 2016. Chemical and functional analyses of the plant cuticle as leaf transpiration barrier. PhD thesis. Würzburg, Germany: Julius-Maximilians-Universität Würzburg.

Seneviratne SI, Zhang X, Adnan M, Badi W, Dereczynski C, Di Luca A, Ghosh S, Iskandar I, Kossin J, Lewis S, et al. 2021. Weather and climate extreme events in a changing climate. In: Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1513–1766. https://doi.org/10.1017/9781009157896.013

Sjöman H, Hirons AD, Bassuk NL. 2015. Urban forest resilience through tree selection—variation in drought tolerance in Acer. Urban For Urban Green 14:858–865. https://doi.org/10.1016/j.ufug.2015.08.004

Smith-Martin CM, Johnson KM, Urquhart S, Carins-Murphy MR, Rodriguez-Dominguez CM, Lucani C, Corso D, Choat B, Gauthey A, Perez-Martinez LV, McAdam SAM, Werden LK, Brodribb TJ. 2025. Increasing air-filled vessels has little influence on vulnerability to drought-induced embolism in two species with long maximum xylem vessel length but low vessel connectivity. Tree Physiol, 45(5). https://doi.org/10.1093/treephys/tpaf041

Souch C, Grant RH, Heisler GM. 1994. Local-scale energy and water exchanges in a Chicago neighborhood. In: McPherson EG, Nowak DJ, Rowntree RA, eds. Chicago's Urban Forest Ecosystem: Results of the Chicago Urban Forest Climate Project. Radnor, PA, USA: USDA Forest Service, 41–54.

Sousa-Silva R, Lambry T, Cameron E, Belluau M, Paquette A. 2023. Urban forests—different ownership translates to greater diversity of trees. Urban For Urban Green 88:128084. https://doi.org/10.1016/j.ufug.2023.128084

Sperry JS. 2003. Evolution of water transport and xylem structure. Int J Plant Sci 164:S115–S127.

Statistics Canada. 2021. Table 38-10-0149-01: Urban greenness and normalized difference vegetation index by population centre, inactive. Ottawa, ON, Canada: Government of Canada. https://doi.org/10.25318/3810014901-eng

Takano T, Nakamura K, Watanabe M. 2002. Urban residential environments and senior citizens' longevity in megacity areas: the importance of walkable green spaces. J Epidemiol Community Health 56:913–918. https://doi.org/10.1136/jech.56.12.913

Tameirão LBS, Caminha-Paiva D, Negreiros D, Veloso MDM, Berbara RLL, Dias LE, Pierce S, Fernandes GW. 2021. Role of environmental filtering and functional traits for species coexistence in a harsh tropical montane ecosystem. Biol J Linn Soc 133:546–560. https://doi.org/10.1093/biolinnean/blaa181

Tekaroniake Evans T. 2022. The Indigenous Origins of Maple Syrup. Am Indian 23:30–35. Available at: https://www.americanindianmagazine.org/Indigenous-origins-of-maple-syrup

Torres-Ruiz JM, Cochard H, Delzon S, Boivin T, Burlett R, Cailleret M, Corso D, Delmas CEL, De Caceres M, Diaz-Espejo A, Fernández-Conradi P, Guillemot J, Lamarque LJ, Limousin JM, Mantova M, Mencuccini M, Morin X, Pimont F, De Dios VR, Ruffault J, Trueba S, Martin-StPaul NK. 2024. Plant hydraulics at the heart of plant, crops and ecosystem functions in the face of climate change. New Phytol 241:984–999. https://doi.org/10.1111/nph.19463

Trenouth WR, Gharabaghi B, Perera N. 2015. Road salt application planning tool for winter de-icing operations. J Hydrol 524:401–410. https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2015.03.004

Trueba S, Burlett R, Delzon S. 2026. Hydraulic thresholds of drought-induced tree mortality: emerging concepts and future directions. Tree Physiol 46:tpaf034. https://doi.org/10.1093/treephys/tpaf034

Tyree MT, Davis SD, Cochard H. 1994. Biophysical perspectives of xylem evolution: is there a tradeoff of hydraulic efficiency for vulnerability to dysfunction? IAWA J 15:335–360. https://doi.org/10.1163/22941932-90001369

Tyree MT, Ewers FW. 1991. The hydraulic architecture of trees and other woody plants. New Phytol 119:345–360. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1991.tb00035.x

Tyree MT, Sperry JS. 1989. Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol 40:19–36. https://doi.org/10.1146/annurev.pp.40.060189.000315

Tyree MT, Zimmermann MH. 2002. Hydraulic architecture of whole plants and plant performance. In: Xylem Structure and the Ascent of Sap. Berlin, Germany: Springer, 175–214. https://doi.org/10.1007/978-3-662-04931-0_6

Umair M, Melton JR, Roy A, Eller CB, Baltzer J, Hadiwijaya B, Qu B, Perron N, Sonnentag O. 2026. Implementing a plant hydraulics parameterization in the Canadian Land Surface Scheme including biogeochemical cycles (CLASSIC) v. 1.4. J Adv Model Earth Syst 18:e2024MS004385.

Urli M, Porte AJ, Cochard H, Guengant Y, Burlett R, Delzon S. 2013. Xylem embolism threshold for catastrophic hydraulic failure in angiosperm trees. Tree Physiol 33:672–683. https://doi.org/10.1093/treephys/tpt030

Venturas MD, Rodriguez-Zaccaro FD, Percolla MI, Crous CJ, Jacobsen AL, Pratt RB. 2016. Single vessel air injection estimates of xylem resistance to cavitation are affected by vessel network characteristics and sample length. Tree Physiol 36:1247–1259. https://doi.org/10.1093/treephys/tpw055

Ville de Montréal. 2026. Arbres publics sur le territoire de la Ville. Dataset. Montréal, QC, Canada: Open Data City of Montreal. Available at: https://donnees.montreal.ca/en/dataset/arbres

Ville de Trois-Rivières. 2026. Bioblitz 2018–2025. Trois-Rivières, QC, Canada: Ville de Trois-Rivières. Available at: https://www.v3r.net/services-a-la-population/environnement/bioblitz#bioblitz-2025 (accessed 5 June 2026).

Waite P-A, Kumar M, Link RM, Schuldt B. 2024. Coordinated hydraulic traits influence the two phases of time to hydraulic failure in five temperate tree species differing in stomatal stringency. Tree Physiol 44:tpae038. https://doi.org/10.1093/treephys/tpae038

Waite P-A, Riedel VP, Link RM, Beldman I, Kumar M, Nain P, Panagoulias M, Schuldt B. 2026. Coordinated hydraulic traits predict the time to critical hydraulic failure in temperate broad-leaved and conifer tree species. Plant Physiol kiag177.

Wang S, Hoch G, Grun G, Kahmen A. 2024. Water loss after stomatal closure: quantifying leaf minimum conductance and minimal water use in nine temperate European tree species during a severe drought. Tree Physiol 44:tpae027. https://doi.org/10.1093/treephys/tpae027

Webster CR, Jenkins MA, Jose S. 2006. Woody invaders and the challenges they pose to forest ecosystems in the eastern United States. J For 104:366–374. https://doi.org/10.1093/jof/104.7.366

Wigley BJ, Waite P-A, Coetsee C, Schuldt B, Higgins SI. 2026. Linking hydraulic strategy, drought response and carbon gain in co-existing savanna tree species. Tree Physiol 46:tpag024. https://doi.org/10.1093/treephys/tpag024

Wikberg J, Ögren E. 2004. Interrelationships between water use and growth traits in biomass-producing willows. Trees 18:70–76.

Wilkening JV, Skelton RP, Feng X, Dawson TE, Thompson SE. 2023. Exploring within-plant hydraulic trait variation: a test of the vulnerability segmentation hypothesis. Plant Cell Environ 46:2726–2746. https://doi.org/10.1111/pce.14649

Wyckoff PH, Webb SL. 1996. Understory influence of the invasive Norway maple (Acer platanoides) on native sugar maple (Acer saccharum) regeneration. Bull Torrey Bot Club 123:197–205.

Yang Y, Gan TY, Tan X. 2021. Recent changing characteristics of dry and wet spells in Canada. Clim Change 165:31. https://doi.org/10.1007/s10584-021-03046-8

Yusa A, Berry P, Cheng JJ, Ogden N, Bonsal B, Stewart R, Waldick R. 2015. Climate change, drought and human health in Canada. Int J Environ Res Public Health 12:8359–8412. https://doi.org/10.3390/ijerph120708359

Zimmermann MH. 1983. Xylem Structure and the Ascent of Sap. Berlin, Germany: Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-662-22627-8

Zomer RJ, Xu J, Trabucco A. 2022. Version 3 of the Global Aridity Index and Potential Evapotranspiration Database. Sci Data 9:409. https://doi.org/10.1038/s41597-022-01493-1

Zweifel R, Haeni M, Buchmann N, Eugster W. 2016. Are trees able to grow in periods of stem shrinkage? New Phytol 211:839–849. https://doi.org/10.1111/nph.13995

MATÉRIEL SUPPLÉMENTAIRE

Table S1. Species, IDs, diameter at breast height, height, and age of trees present in each study site.

Urban forest	Species	Tree ID	DBH (cm)	Height (m)	Age (years)
UQTR	*A. negundo*	559	27.5	11.70	46
	A. negundo	562	7.6	4.71	16
	A. pensylvanicum	508	9.5	11.41	20
	A. platanoides	531	16	15.37	24
	A. platanoides	544	11.9	11.36	18
	A. rubrum	537	12.8	14.05	29
	A. saccharinum	511	13	11.7	10
	A. saccharinum	574	24.1	30.74	27
	A. saccharum	593	11.2	11.7	8
Dogs	*A. pensylvanicum*	588	13.3	12.81	20
	A. rubrum	530	20.8	11.36	20
	A. rubrum	532	19.6	19.02	24
	A. saccharinum	516	15.9	11.36	21
	A. saccharum	581	15.2	12.06	15
	A. spicatum	506	7.4	6.15	15
	A. spicatum	509	6.8	5.34	11
Lachapelle	*A. pensylvanicum*	565	13.5	14.05	42
	A. saccharinum	519	18.3	12.06	23
	A. saccharum	545	20.5	14.5	72
	A. spicatum	503	8.5	8.19	18
	A. spicatum	505	10.8	9.51	17
Châteaudun	*A. negundo*	582	17.9	14.5	26
	A. negundo	595	8.2	8.97	24
	A. pensylvanicum	546	17.5	11.7	31
	A. platanoides	536	14	11.03	24
	A. platanoides	543	9.1	9.24	18
	A. rubrum	533	17.9	21.33	17
	A. saccharum	592	16.6	12.81	23

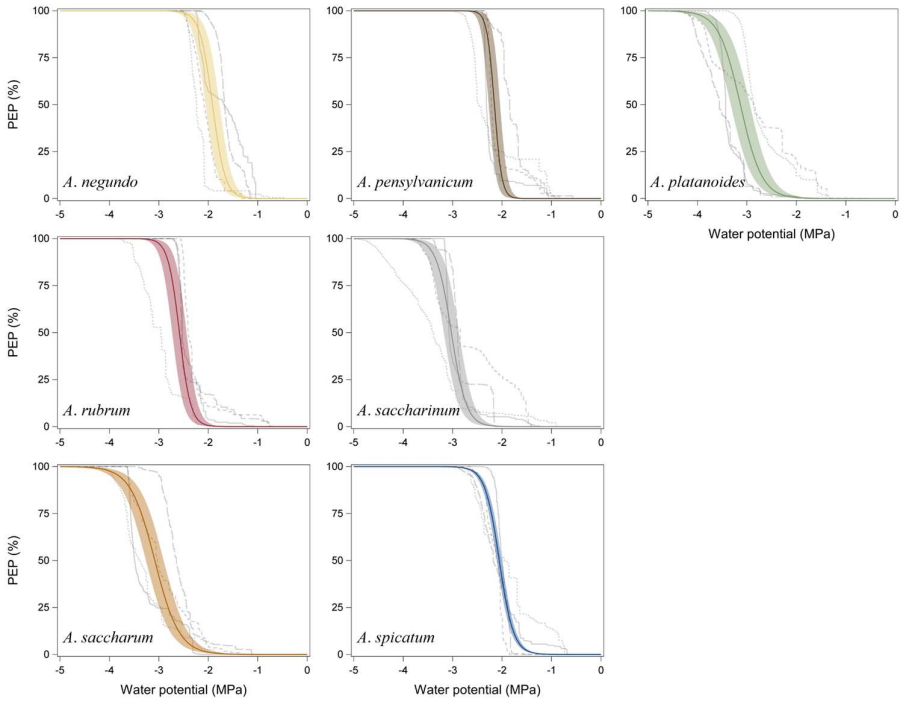


Figure S1. Variability in leaf vulnerability to xylem embolism among maple tree species. Mean optical vulnerability curves (VCs), expressed as percentage of embolized pixels (PEP, %), for seven maple tree species occurring naturally in urban woodlands of the city of Trois-Rivières, QC, Canada. Shaded bands represent standard errors while dashed and solid grey curves represent raw data, respectively. See Table S2 for corresponding means ± SE of Ψ_{88}.

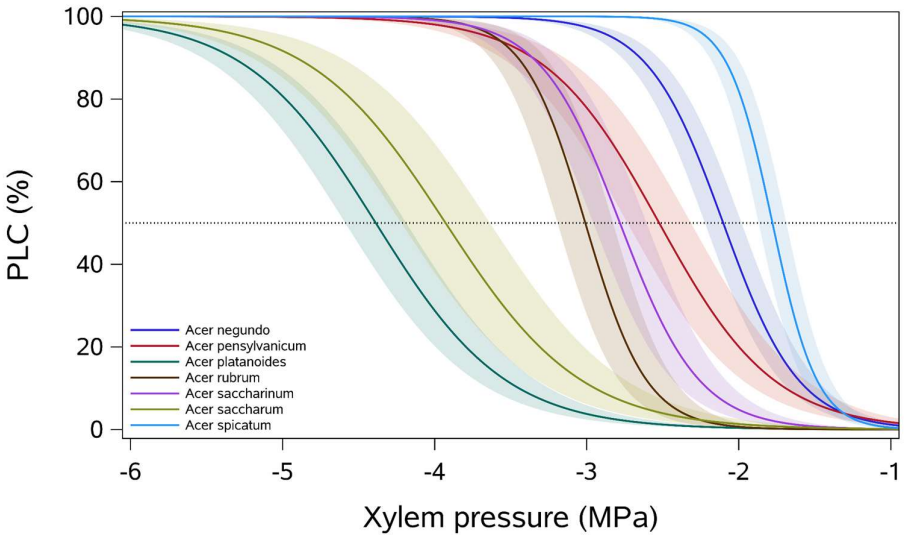


Figure S2. Variability in stem vulnerability to xylem embolism among maple tree species. Mean vulnerability curves (VCs), expressed as percentage loss of hydraulic conductivity (PLC, %), for seven maple tree species occurring naturally in urban woodlands of the city of Trois-Rivières, QC, Canada. Shaded bands represent standard errors. See Table S2 for corresponding means ± SE of Ψ_{88}.

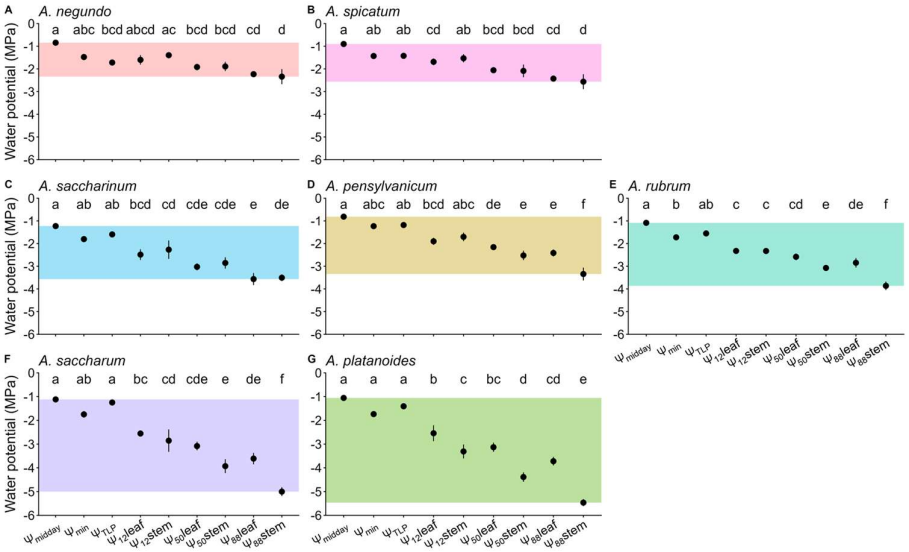


Figure S3. Hydraulic traits mean, standard error and post-hoc tests for each species, grouped in rows by category from least to most resistant to drought. The range of observed water potential is represented by the coloured band. Ψ_{midday} : average midday water potential, Ψ_{min} : minimum midday water potential, Ψ_{TLP} : water potential at turgor loss point, leaf Ψ_{12} : leaf water potential at 12% conductivity loss, stem Ψ_{12} : stem water potential at 12% conductivity loss, leaf Ψ_{50} : leaf water potential at 50% conductivity loss, stem Ψ_{50} : stem water potential at 50% conductivity loss, leaf Ψ_{88} : leaf water potential at 88% conductivity loss, stem Ψ_{88} : stem water potential at 88% conductivity loss.

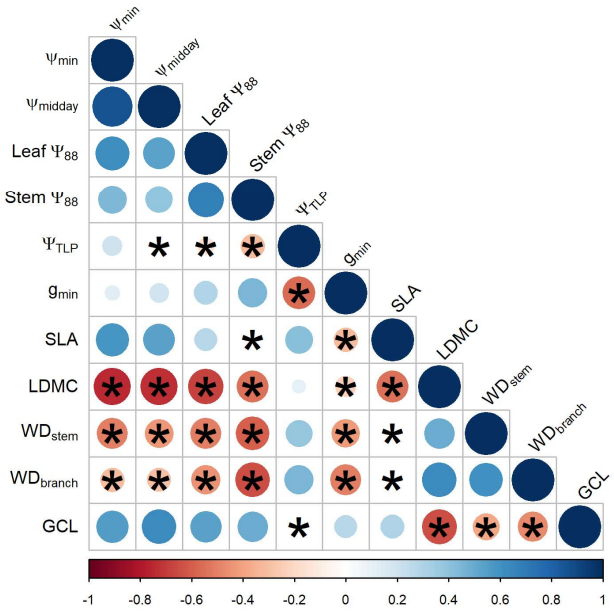


Figure S4. Correlation matrix of hydraulic, morphological and anatomical traits. Ψ_{midday} : average midday water potential, Ψ_{min} : minimum midday water potential, Ψ_{TLP} : water potential at turgor loss point, $\Psi 88_{leaf}$: leaf water potential at 88% conductivity loss, $\Psi 88_{stem}$: stem water potential at 88% conductivity loss, g_{min} : minimum water conductance after stomatal closure, GCL : stomatal guard cell length, LDMC : leaf dry matter content, SLA : specific leaf area, WD_{branch} : wood density measured on branches, WD_{stem} : wood density measured on stem core sample.

Table S2. Species means and standard error for all traits measured throughout the course of the study (see also Figure 2.2, n = 4 unless otherwise specified).

Species	*A. negundo*	*A. pensylvanicum*	*A. platanoides*	*A. rubrum*	*A. saccharinum*	*A. saccharum*	*A. spicatum*
Hydraulic traits							
Ψ_{midday} (MPa)	-0.84 ± 0.07, n = 88	-0.81 ± 0.03, n = 88	-1.06 ± 0.03, n = 88	-1.09 ± 0.06, n = 88	-1.23 ± 0.08, n = 88	-1.12 ± 0.10, n = 88	-0.90 ± 0.06, n = 88
Ψ_{min} (MPa)	-1.48 ± 0.11	-1.23 ± 0.06	-1.74 ± 0.07	-1.72 ± 0.06	-1.80 ± 0.07	-1.75 ± 0.14	-1.43 ± 0.07
Ψ_{TLP} (MPa)	-1.72 ± 0.07, n = 16	-1.18 ± 0.04, n = 16	-1.41 ± 0.09, n = 19	-1.55 ± 0.06, n = 17	-1.60 ± 0.03, n = 21	-1.25 ± 0.08, n = 16	-1.42 ± 0.10, n = 16
Leaf Ψ_{12} (MPa)	-1.60 ± 0.21	-1.90 ± 0.16	-2.54 ± 0.34	-2.32 ± 0.09	-2.49 ± 0.23	-2.55 ± 0.13	-1.69 ± 0.15
Stem Ψ_{12} (MPa)	-1.39 ± 0.14, n = 12	-1.55 ± 0.09, n = 11	-3.59 ± 0.24, n = 9	-2.37 ± 0.17, n = 10	-2.11 ± 0.24, n = 8	-3.11 ± 0.22, n = 10	-1.27 ± 0.05, n = 21
Leaf Ψ_{50} (MPa)	-1.92 ± 0.14	-2.16 ± 0.12	-3.13 ± 0.19	-2.59 ± 0.15	-3.03 ± 0.15	-3.08 ± 0.18	-2.06 ± 0.05
Stem Ψ_{50} (MPa)	-2.10 ± 0.12, n = 12	-2.30 ± 0.10, n = 11	-4.49 ± 0.16, n = 9	-2.94 ± 0.14, n = 10	-2.78 ± 0.17, n = 8	-3.94 ± 0.13, n = 10	-1.75 ± 0.07, n = 21
Leaf Ψ_{88} (MPa)	-2.23 ± 0.12	-2.41 ± 0.16	-3.72 ± 0.18	-2.85 ± 0.21	-3.56 ± 0.27	-3.61 ± 0.24	-2.43 ± 0.10
Stem Ψ_{88} (MPa)	-2.34 ± 0.33, n = 12	-3.34 ± 0.29, n = 11	-5.46 ± 0.15, n = 9	-3.86 ± 0.19, n = 10	-3.50 ± 0.14, n = 8	-5.00 ± 0.18, n = 10	-2.56 ± 0.33, n = 21
SSM (MPa)	0.51 ± 0.18	1.23 ± 0.13	2.31 ± 0.25	1.29 ± 0.15	1.97 ± 0.27	2.36 ± 0.27	1.00 ± 0.16
HSM (MPa)	0.86 ± 0.35	2.11 ± 0.26	3.73 ± 0.14	2.14 ± 0.18	1.64 ± 0.11	3.25 ± 0.30	1.13 ± 0.33
g_{min} Ψ_{TLP} (mmol m^{-2} s^{-1})	15.15 ± 2.78, n = 13	6.12 ± 0.92, n = 12	7.77 ± 1.32, n = 8	9.25 ± 1.74, n = 10	10.79 ± 1.95, n = 14	4.71 ± 0.50, n = 9	5.84 ± 0.85, n = 11
g_{min} $\Psi_{12\ leaf}$ (mmol m^{-2} s^{-1})	14.74 ± 2.71, n = 13	4.74 ± 0.75, n = 12	6.51 ± 1.34, n = 12	10.12 ± 2.11, n = 12	11.28 ± 1.97, n = 14	3.79 ± 0.34, n = 12	7.25 ± 0.85, n = 12
g_{min} $\Psi_{50\ leaf}$ (mmol m^{-2} s^{-1})	15.68 ± 2.66, n = 13	3.99 ± 0.68, n = 12	4.79 ± 1.09, n = 12	9.48 ± 1.52, n = 12	9.64 ± 1.82, n = 14	3.86 ± 0.48, n = 12	6.58 ± 0.91, n = 12
g_{min} $\Psi_{88\ leaf}$ (mmol m^{-2} s^{-1})	16.60 ± 2.75, n = 13	3.38 ± 0.49, n = 12	4.59 ± 1.01, n = 12	6.39 ± 1.06, n = 12	7.19 ± 1.29, n = 14	3.31 ± 0.55, n = 12	6.81 ± 0.78, n = 12
g_{min} (mmol m^{-2} s^{-1})	15.54 ± 1.32, n = 52	4.60 ± 0.38, n = 48	5.75 ± 0.60, n = 44	8.79 ± 0.82, n = 46	9.73 ± 0.89, n = 56	3.86 ± 0.24, n = 45	6.64 ± 0.42, n = 47
***SMRI* (MPa m^2 s $mmol^{-1}$)**	0.03 ± 0.02	0.27 ± 0.04	0.30 ± 0.03	0.11 ± 0.03	0.25 ± 0.06	0.52 ± 0.06	0.17 ± 0.04
THF_{leaf} (h)	3.72 ± 1.41, n = 52	15.90 ± 3.06, n = 48	17.68 ± 4.90, n = 44	14.74 ± 4.16, n = 46	9.70 ± 2.15, n = 56	16.94 ± 2.04, n = 45	8.17 ± 0.76, n = 47
Leaf traits							
A_{sat} (µmol m^{-2} s^{-1})	5.15 ± 0.88	2.49 ± 0.86	3.93 ± 1.20	5.77 ± 0.63	12.30 ± 2.09	6.78 ± 1.31	7.15 ± 1.15
g_s (mol m^{-2} s^{-1})	0.08 ± 0.02	0.03 ± 0.01	0.04 ± 0.02	0.08 ± 0.01	0.17 ± 0.04	0.10 ± 0.02	0.10 ± 0.02
Vc_{max} (µmol m^{-2} s^{-1})	34.03 ± 6.43	19.97 ± 8.18	20.18 ± 2.79	28.26 ± 4.97	76.91 ± 16.22	36.56 ± 8.36	39.31 ± 4.54

J_{max} (µmol m^{-2} s^{-1})	60.02 ± 8.42	19.68 ± 13.12	28.85 ± 7.54	43.38 ± 7.30	101.08 ± 14.84	51.57 ± 11.41	58.54 ± 5.22
R_{dark} (µmol m^{-2} s^{-1})	0.73 ± 0.10	0.25 ± 0.08	0.47 ± 0.09	0.52 ± 0.22	0.90 ± 0.16	0.28 ± 0.08	0.37 ± 0.03
LNC (kg cm^{-2})	0.0086 ± 0.0006	0.0047 ± 0.0006	0.0077 ± 0.0009	0.0064 ± 0.0006	0.0108 ± 0.0013	0.0063 ± 0.0013	0.0069 ± 0.0003
SLA (cm^2 kg^{-1})	245.3 ± 19.4, n = 142	350 ± 21.2, n = 128	264.9 ±34, n = 151	263.5 ± 23.8, n = 138	182.2 ± 18.4, n = 143	285.8 ± 39.1, n = 146	294.4 ± 19.9, n = 131
LDMC (mg g^{-1})	260.5 ± 12.3, n = 107	259.2 ± 6.4, n = 101	346.1 ± 17.1, n = 111	329 ± 16.3, n = 107	363.5 ± 29.3, n = 100	372 ± 5.8, n = 107	296.7 ± 15.8, n = 105
SD (stomata mm^{-2})	1206 ± 61	817 ± 89	1033 ± 65	659 ± 48	702 ± 118	645 ± 63	724 ± 69
GCL (µm)	12,34 ± 0.75	13.40 ± 0.46	10.90 ± 0.16	10.89 ± 0.49	8.39 ± 0.54	7.84 ± 1.04	12.38 ± 0.37
$\delta^{13}C$	-31.41 ± 0.12	-31.50 ± 0.28	-31.78 ± 0.71	-31.77 ± 0.22	-31.24 ± 0.44	-32.21 ± 0.26	-30.21 ± 0.73
$\delta^{18}O$	20.72 ± 0.75	22.87 ± 0.63	21.81 ± 1.05	25.31 ± 0.13	21.73 ± 0.92	22.88 ± 0.27	22.49 ± 0.28
CHL	0.62 ± 0.02	0.53 ± 0.03	0.62 ± 0.03	0.64 ± 0.04	0.69 ± 0.06	0.61 ± 0.07	0.61 ± 0.04
FLA	0.54 ± 0.09	0.20 ± 0.03	0.43 ± 0.06	0.43 ± 0.04	0.77 ± 0.18	0.39 ± 0.08	0.41 ± 0.05
ACN	0.024 ± 0.004	0.040 ± 0.004	0.045 ± 0.003	0.030 ± 0.004	0.040 ± 0.004	0.030 ± 0.004	0.035 ± 0.003
Tree traits							
Height (m)	9.97 ± 2.09	12.5 ± 0.6	11.75 ± 1.3	16.44 ± 2.27	16.47 ± 4.76	12.77 ± 0.62	7.3 ± 0.95
Foliage biomass (kg)	3.72 ± 1.74	2.71 ± 0.52	2.99 ± 0.57	4.2 ± 0.6	5.41 ± 0.9	4.35 ± 0.87	1.25 ± 0.22
Huber value (cm^2 cm^{-2})	9.91 ± 0.67	3.21 ± 0.59	2.38 ± 0.46	6.20 ± 2.04	4.82 ± 2.63	4.18 ± 0.52	4.72 ± 0.80
WD_{stem} (g m^{-3})	0.40 ± 0.02	0.39 ± 0.02	0.52 ± 0.03	0.48 ± 0.02	0.40 ± 0.02	0.57 ± 0.002	0.45 ± 0.04
WD_{branch} (g m^{-3})	0.37 ± 0.002	0.43 ± 0.001	0.47 ± 0.02	0.45 ± 0.03	0.41 ± 0.02	0.56 ± 0.01	0.42 ± 0.01
Age (years)	28 ± 6.38	28.25 ± 5.27	25 ± 2.61	22.50 ± 2.60	20.25 ± 3.64	29.5 ± 14.50	15.25 ± 1.55
Growth traits							
GRO 2024 (mm)	0.2 ± 0.13, n = 3	0.05 ± 0.03	0.22 ± 0.06	0.1 ± 0.02	0.16 ± 0.05	0.21 ± 0.06, n = 3	0.06 ± 0.05
GRO 2025 (mm)	0.07 ± 0.05, n = 3	0.017 ± 0.008	0.12 ± 0.04	0.06 ± 0.009	0.1 ± 0.04	0.1 ± 0.4, n = 3	0.02 ± 0.02
TWD 2024 (mm)	0.012 ± 0.004	0.007 ± 0.001	0.007 ± 0.001	0.005 ± 0.001	0.005 ± 0.002, n = 3	0.006 ± 0.001	0.013 ± 0.006
TWD 2025 (mm)	0.013 ± 0.002	0.006 ± 0.003	0.002 ± 0.001	0.008 ± 0.005	0.012 ± 0.002, n = 3	0.002 ± 0.001	0.02 ± 0.01

Table S3. Variable scores for the first two axes of the principal component analysis (PCA) of measured and computed hydraulic traits (Fig. 2.3).

Variable	Comp. 1	Comp. 2
Ψ_{min} (average midday water potential)	0.223	0.506
Ψ_{midday} (minimum midday water potential)	0.211	0.434
Leaf Ψ_{12} (leaf water potential at 12% conductivity loss)	0.296	0.122
Stem Ψ_{12} (stem water potential at 12% conductivity loss)	0.320	NA
Leaf Ψ_{88} (leaf water potential at 88% conductivity loss)	0.337	0.199
Stem Ψ_{88} (stem water potential at 88% conductivity loss)	0.353	NA
Ψ_{TLP} (water potential at turgor loss point)	-0.154	0.451
g_{min} (minimum water conductance after stomatal closure)	0.237	-0.337
HSM (hydraulic safety margin)	-0.330	0.155
SSM (stomatal safety margin)	-0.353	NA
THF_{leaf} (time to hydraulic failure)	-0.225	0.324
SMRI (stomatal safety margin retention index)	-0.335	0.206

Table S4. Variable scores for the first two axes of the redundancy analysis (RDA) of measured hydraulic traits and bioclimatic variables (Fig. 2.4A).

Variable	RDA 1	RDA 2
Ψ_{min} (average midday water potential)	-0.8679254	-0.61213659
Ψ_{midday} (minimum midday water potential)	-0.8667763	-0.44724329
Leaf Ψ_{12} (leaf water potential at 12% conductivity loss)	-0.9893083	-0.06718330
Stem Ψ_{12} (stem water potential at 12% conductivity loss)	-1.0869574	0.03230577
Leaf Ψ_{88} (leaf water potential at 88% conductivity loss)	-1.1540450	-0.12106394
Stem Ψ_{88} (stem water potential at 88% conductivity loss)	-1.1525047	0.24464241
Ψ_{TLP} (water potential at turgor loss point)	0.2999163	-1.06347672
g_{min} (minimum water conductance after stomatal closure)	-0.6058940	0.80724765
Soil temperature (annual mean temperature of soil at a 5-15 cm depth)	-0.076309679	0.79241473
Air temperature (mean annual atmospheric temperature)	-0.007594871	0.77518163
pH (soil pH in KCl at a 0.05-0.15 m depth)	0.173799769	0.70330417
Precipitations (annual precipitations)	-0.305472569	-0.24621149
Sand % (soil sand content at a 5-15 cm depth)	0.164181450	-0.66331561
Soil water capacity (derived available soil water capacity (volumetric fraction) until wilting point at a 0.05-0.15 m depth)	-0.419378804	0.03207181

Table S5. Variable scores for the first two axes of the redundancy analysis (RDA) of measured hydraulic traits and shade, drought and waterlogging resistance indices (Fig. 2.4B).

Variable	RDA 1	RDA 2
Ψ_{min} (average midday water potential)	-0.8602810	0.52938913
Ψ_{midday} (minimum midday water potential)	-0.7798596	0.45518224
Leaf Ψ_{12} (leaf water potential at 12% conductivity loss)	-0.8278698	0.04894917
Stem Ψ_{12} (stem water potential at 12% conductivity loss)	-0.9048887	-0.12641162
Leaf Ψ_{88} (leaf water potential at 88% conductivity loss)	-0.9789593	0.08184949
Stem Ψ_{88} (stem water potential at 88% conductivity loss)	-1.0023669	-0.36596904
Ψ_{TLP} (water potential at turgor loss point)	0.1723318	1.03565064
g_{min} (minimum water conductance after stomatal closure)	-0.3578523	-0.75828273
Shade tolerance index	0.8796331	0.3924235
Drought tolerance index	0.1430372	-0.5768534
Waterlogging tolerance index	-0.1389763	-0.9543264

Table S6. Variable scores for the first two axes of the redundancy analysis (RDA) of measured hydraulic traits and leaf photosynthesis, stomatal, chemical and morphological traits (Fig. 2.5).

Variable	RDA 1	RDA 2
Ψ_{min} (average midday water potential)	0.69930535	0.4636902
Ψ_{midday} (minimum midday water potential)	0.77358879	0.4962925
Leaf Ψ_{12} (leaf water potential at 12% conductivity loss)	0.28905299	0.5386393
Stem Ψ_{12} (stem water potential at 12% conductivity loss)	-0.03765685	0.8063857
Leaf Ψ_{88} (leaf water potential at 88% conductivity loss)	0.39675487	0.6803060
Stem Ψ_{88} (stem water potential at 88% conductivity loss)	-0.08112252	0.7364597
Ψ_{TLP} (water potential at turgor loss point)	0.47266378	-0.5162063
g_{min} (minimum water conductance after stomatal closure)	-0.20955983	0.7152001
A_{sat} (light-saturated rate of net CO_2 assimilation)	-0.954776270	-0.02668015
g_s (stomatal conductance)	-0.854654703	0.03195046
Vc_{max} (maximum carboxylation rate)	-0.888265788	0.09137130
J_{max} (maximum electron transport rate)	-0.911531683	0.23387325
R_{dark} (dark respiration rate)	-0.726578597	0.33641400
LNC (leaf nitrogen content)	-0.740686339	0.19442637
SLA (specific leaf area)	0.786822504	-0.07632442
LDMC (leaf dry matter content)	-0.544427083	-0.73121723
SD (stomatal density)	0.197109338	0.55774294
GCL (stomatal guard cell length)	0.511103232	0.57663062
$\delta^{13}C$(carbon isotope ratio)	-0.071466387	0.24961754
$\delta^{18}O$ (oxygen isotope ratio)	-0.001966384	-0.22596814
CHL (chlorophyll content)	-0.532582488	-0.06785413
FLA (flavonoid content)	-0.729121706	0.02069144
ACN (anthocyanin content)	0.117391847	-0.52587257

Table S7. Variable scores for the first two axes of the redundancy analysis (RDA) of measured hydraulic traits and tree traits (Fig. 2.6).

Variable	RDA 1	RDA 2
Ψ_{min} (average midday water potential)	0.9593805	-0.71304461
Ψ_{midday} (minimum midday water potential)	0.9871543	-0.53855602
Leaf Ψ_{12} (leaf water potential at 12% conductivity loss)	0.7831382	0.03636004
Stem Ψ_{12} (stem water potential at 12% conductivity loss)	0.8020776	0.07622648
Leaf Ψ_{88} (leaf water potential at 88% conductivity loss)	0.9084097	-0.04689857
Stem Ψ_{88} (stem water potential at 88% conductivity loss)	0.9233983	0.36353133
Ψ_{TLP} (water potential at turgor loss point)	-0.4447375	-0.93616229
g_{min} (minimum water conductance after stomatal closure)	0.7469255	0.55785607
Height	-0.399906539	0.2091168
Foliage biomass	-0.348779492	0.4238610
Huber value	0.518701218	0.3794807
WD_{stem} (wood density measured on stem core sample)	-0.754999072	-0.1547896
WD_{branch} (wood density measured on branches)	-0.721615009	-0.3792514
Age	0.006757017	-0.3566979

Table S8. Variable scores for the first two axes of the redundancy analysis (RDA) of measured hydraulic traits and growth traits (Fig. 2.4).

Variable	RDA 1	RDA 2
Ψ_{min} (average midday water potential)	0.3803080	0.3144181
Ψ_{midday} (minimum midday water potential)	0.3757507	0.5898376
Leaf Ψ_{12} (leaf water potential at 12% conductivity loss)	0.5943511	0.3419534
Stem Ψ_{12} (stem water potential at 12% conductivity loss)	0.5690437	0.2593710
Leaf Ψ_{88} (leaf water potential at 88% conductivity loss)	0.5772821	0.2541754
Stem Ψ_{88} (stem water potential at 88% conductivity loss)	0.6317985	0.4270675
Ψ_{TLP} (water potential at turgor loss point)	0.1405700	-0.4238594
g_{min} (minimum water conductance after stomatal closure)	-0.3308762	0.6912060
GRO 2024 (radial growth in 2024)	-0.9637775	0.5468982
GRO 2025 (radial growth in 2025)	-1.1308023	0.1904023
TWD 2024 (tree water deficit in 2024)	0.4031978	0.9950685
TWD 2025 (tree water deficit in 2025)	0.6261195	0.5449216

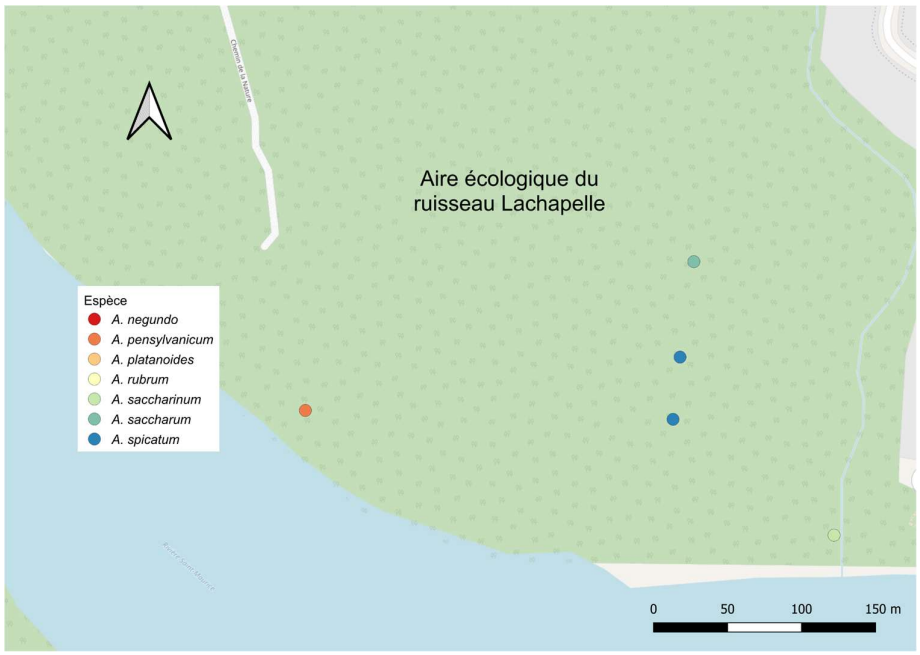


Figure S5. Carte des individus situés à l'aire écologique du ruisseau Lachapelle, colorés par espèce.

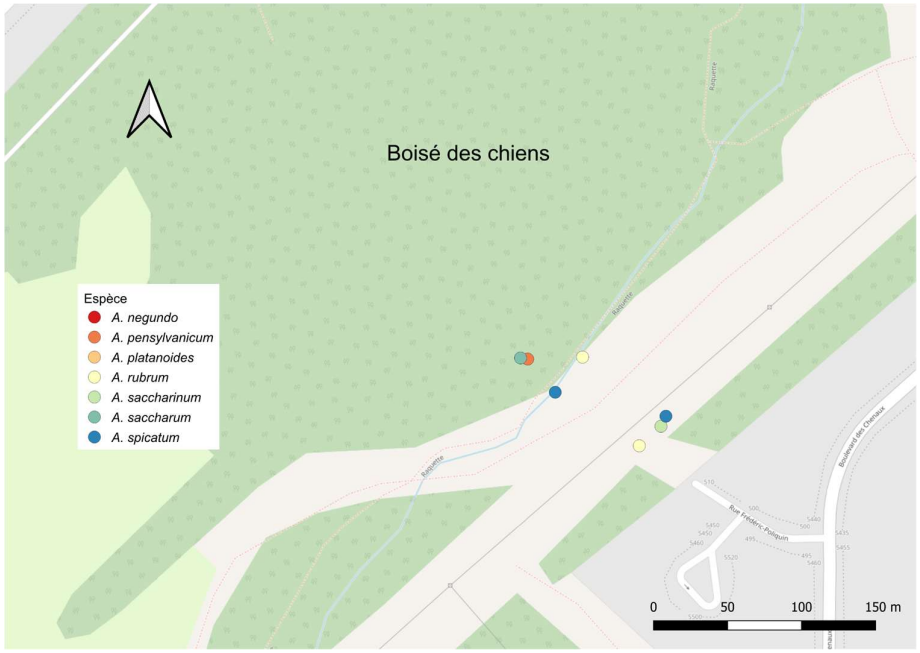


Figure S6. Carte des individus situés au boisé des chiens, colorés par espèce.

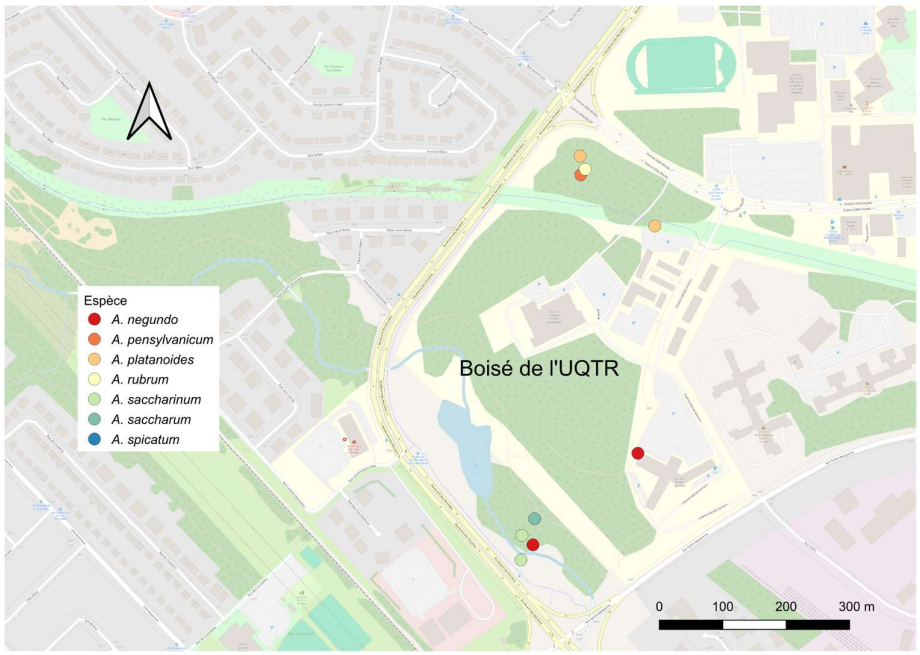


Figure S7. Carte des individus situés au boisé de l'UQTR, colorés par espèce.



Figure S8. Carte des individus situés au parc Châteaudun, colorés par espèce.