



SYNTHÈSE ET PERSPECTIVES

Variabilité intra-spécifique des traits foliaires : amplitude, déterminisme génétique et héritabilité

Une hypothèse centrale de l'écologie comparative stipule que quel que soit le contexte environnemental de mesure d'un trait fonctionnel, le classement des espèces pour ce trait est stable. L'hypothèse sous-jacente est que la variabilité des traits fonctionnels est en général plus grande entre des individus d'espèces différentes (variabilité interspécifique) qu'entre les individus d'une même espèce (variabilité intra-spécifique) (Keddy 1992). Cette hypothèse est en général supportée par les données empiriques (Kazakou *et al.*, 2014). Au cours de la dernière décennie néanmoins, plusieurs études ont préconisé l'exploration de la variabilité intra-spécifique des traits fonctionnels en écologie, en particulier dans le cadre de l'analyse de l'assemblage des communautés (Bolnick *et al.*, 2011; Albert *et al.*, 2011; Violle *et al.*, 2012), mais aussi le fonctionnement des écosystèmes, la diversité et les flux de nutriments (Roches *et al.*, 2018), et l'adaptation des espèces à leur environnement (Donovan *et al.*, 2011). Cependant, la plupart de ces études ne permettent pas de distinguer les causes proximales (ontogénie, plasticité phénotypique, diversité génétique) de la variabilité intra-spécifique de ces traits.

En cultivant 150 à 400 génotypes du modèle *Arabidopsis thaliana* en milieu contrôlé, notre objectif était de maximiser la variance génétique d'une part et d'autre part de minimiser la variance environnementale et l'interaction génotype-environnement potentiellement responsables de la variabilité phénotypique. Comme attendu, nos données montrent que la variabilité génétique des populations d'*A. thaliana* est reflétée par une grande variabilité phénotypique. Ceci est illustré par la projection de nos données dans le spectre global des formes et fonctions des plantes, présenté en introduction (Fig. 12). Ceci est particulièrement vrai pour la concentration en azote et la vitesse de photosynthèse qui varient entre 2 et 8%, et entre 40 et 600 nmol g⁻¹ s⁻¹, respectivement, dans l'ensemble de nos données, contre 0.2% à 6.4% et 5 à 660 nmol g⁻¹ s⁻¹, respectivement, dans des comparaisons interspécifiques globales (Wright *et al.*, 2004). Ces gammes de variation chez *A. thaliana* correspondent aux gammes précédemment observées (ex. Vasseur *et al.*, 2012). L'efficacité de résorption de l'azote foliaire varie entre 30 et 90%, ce qui couvre une grande partie de la variabilité interspécifique (Yuan & Chen, 2009). En revanche, comme attendu pour une espèce annuelle, la durée de vie des feuilles est courte en moyenne et peu variable au regard de la gamme interspécifique : de 0.5 à 1.7 mois chez *A. thaliana* contre 0.9 à 288 mois à l'échelle interspécifique (Wright *et al.*, 2004). La gamme de valeurs de densité de nervures (3.4 et 8,3 mm mm⁻²) correspond à la gamme observée par le passé chez cette espèce (Rishmawi *et al.*, 2017) et se situe dans la partie basse de la

gamme interspécifique (de 0.5 à 25 mm mm⁻², Sack *et al.*, 2012). Les héritabilités relativement élevées pour la majorité des traits (Tableau 3) et les fortes associations génotype-phénotype suggèrent que les différences phénotypiques observées entre génotypes traduisent effectivement des différences génétiques, qui peuvent être sélectionnées dans des environnements différents. Ces résultats montrent qu'une certaine variance des traits fonctionnels est maintenue par la sélection naturelle entre les individus d'une même espèce, ce qui constitue un terrain d'investigation du rôle des traits fonctionnels dans la performance et l'adaptation des plantes.

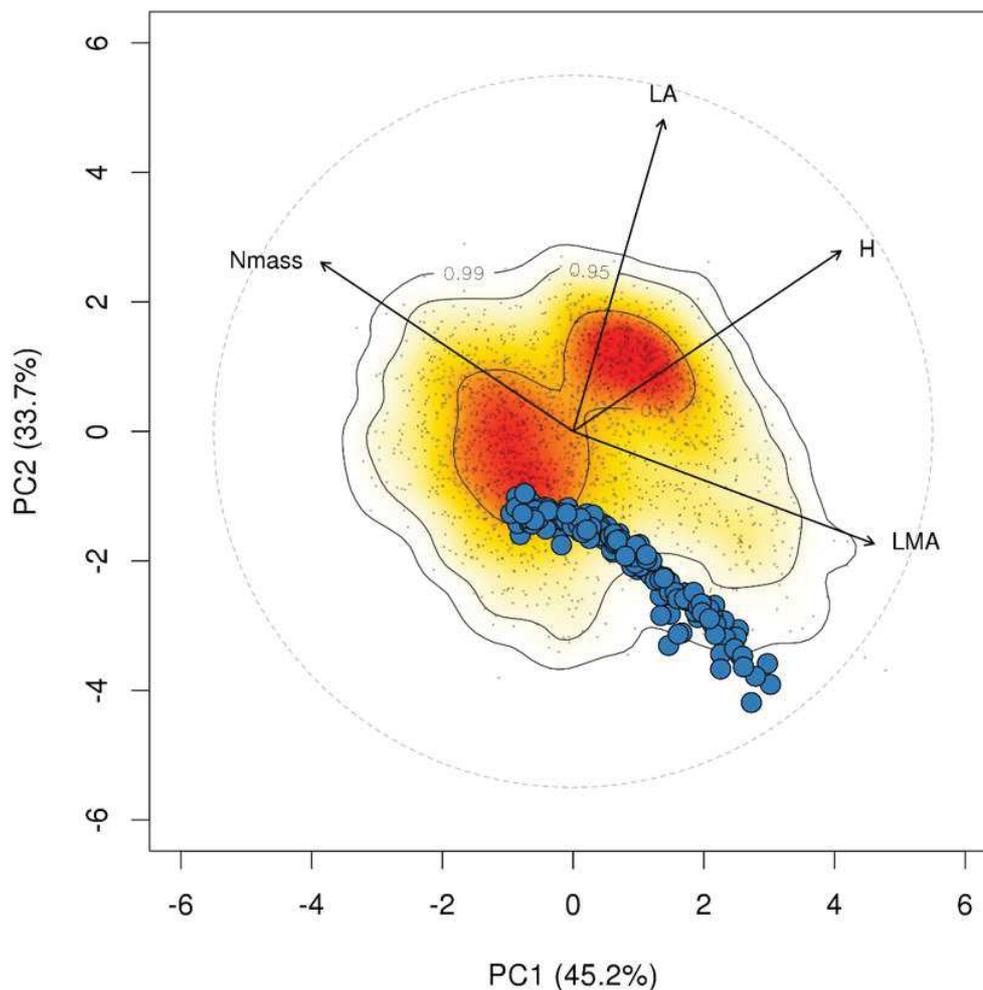


Figure 12 : Projection des valeurs de traits mesurées chez *Arabidopsis thaliana* dans le plan de l'analyse multivariée de spectre global des formes et fonction des plantes. Chaque point bleu représente un génotype de l'espèce *A. thaliana*. Chaque point gris représente une espèce de plante parmi les 2214 espèces ayant une mesure pour chacun des six traits suivants : la concentration en azote foliaire (nitrogen content per unit mass, Nmass), la surface d'une feuille (leaf area, LA), la hauteur de la plante (height, H), et l'inverse de la surface spécifique foliaire (leaf mass per area, LMA). Les axes PC1 et PC2 représentent les deux principales composantes d'une analyse multivariée réalisée sur la matrice traits-espèces. La combinaison des ellipses annotées 0.5 (0.95, 0.99) encerclent 50% (95%, 99%) des espèces du jeu de données. Les données proviennent de la base de données TRY et la figure est téléchargeable via <https://shiny.cefe.cnrs.fr/PhenoSpace/>.

Tableau 3. Héritabilité des principaux traits fonctionnels étudiés dans cette thèse. L'héritabilité au sens strict représente la part de variance du phénotype attribuable à la variance génétique additive.

Trait	Héritabilité au sens strict
Vitesse de photosynthèse	0.70
Durée de vie foliaire	0.66
Surface spécifique foliaire	0.88
Âge à maturité	0.99
Vitesse de croissance relative	0.64
Densité de nervures foliaires	0.26
Surface foliaire	0.59
Efficacité de résorption	0.21
Vitesse de résorption	0.99

Coordination des traits foliaires et stratégies écologiques

Nous faisons l'hypothèse que le syndrome d'économie foliaire (WLES) doit s'observer à l'échelle intra-spécifique s'il est le résultat d'une contrainte physiologique ou évolutive (Donovan *et al.*, 2011). Nos résultats ont montré que chez *A. thaliana*, la vitesse maximale de photosynthèse et la durée de vie d'une feuille sont fortement négativement corrélés et la dispersion autour de la relation est faible (Sartori *et al.*, 2019). Comme attendu, la surface spécifique foliaire est un bon indicateur de la position des génotypes le long du WLES puisqu'elle est corrélée positivement au taux maximal de photosynthèse et négativement à la durée de vie. Néanmoins, les pentes des relations log-log deux à deux diffèrent des pentes observées dans des comparaisons interspécifiques (Reich *et al.*, 1999; Wright *et al.*, 2004). En dépit de la généralité apparente du WLES, les pentes des relations bivariées associées dépendent de l'échelle d'organisation considérée, que l'on compare des espèces à l'échelle globale (Wright *et al.*, 2004), les espèces d'un groupe taxonomique particulier (Anderegg *et al.*, 2018), les espèces d'un type biologique (Tucker *et al.* en révision, Annexe 1), ou les individus d'une espèce (cf. paragraphe suivant). Ce constat est probablement la conséquence de propriétés secondaires des plantes, spécifiques à certains niveaux d'organisation, qui interagissent avec les traits fondamentaux du compromis (Grubb, 2016).

Les explorations intraspécifiques des traits du WLES montrent que les combinaisons de valeurs de traits de l'ensemble des individus d'une espèce se situent dans les limites de l'« enveloppe phénotypique » définie par les comparaisons interspécifiques (ex. Niinemets,

2015; Martin *et al.*, 2017; Hayes *et al.*, 2019). Pour comprendre l'origine d'un compromis si généralisé, il faut se demander ce qui limite l'existence d'exceptions phénotypiques. Les possibilités de sortir de ce type d'enveloppe des contraintes dépendent du type de compromis considéré. Nous avons identifié quatre mécanismes pouvant être à l'origine d'un compromis entre deux traits : l'allocation de ressources limitées, la pléiotropie antagoniste, l'existence d'une contrainte physiologique et la canalisation évolutive des stratégies écologiques. Le compromis d'allocation des ressources (modèle en Y) définit une situation dans laquelle deux traits d'un organisme sont en compétition pour la même ressource (Roff & Fairbairn, 2007). Dans ce cas, il est possible d'observer des phénotypes qui maximisent simultanément les valeurs des deux traits en augmentant la réserve de ressources à allouer, soit en augmentant artificiellement les ressources du milieu, soit en améliorant la capacité des individus à les extraire. Cependant, jusqu'à présent, ni la culture des plantes en milieu maximisant les conditions de croissance (Roucou *et al.*, 2018; Sartori *et al.*, 2019), ni la sélection artificielle ou la culture de mutants (Vasseur *et al.*, 2012; Roucou *et al.*, 2018) n'ont produit de tels phénotypes. Un compromis génétique (pléiotropie antagoniste) peut exister lorsqu'un gène contrôle plus d'un trait à la fois, et que n'importe quelle version allélique de ce gène est à la fois bénéfique pour un trait et défavorable pour un autre. Chez *A. thaliana*, la mesure conjointe des traits du WLES chez des lignées recombinantes montre que la variabilité allélique de certaines portions du génome (QTL) est associée à la variabilité de la surface spécifique foliaire, la concentration en azote et la vitesse de photosynthèse (Vasseur *et al.*, 2012), suggérant l'existence de gènes pléiotropes. Cependant, la culture de génotypes mutés sur les gènes associés à ces traits n'a pas révélé l'existence d'exceptions phénotypiques (Vasseur *et al.*, 2012). Plus généralement, Donovan *et al.* (2011) ont montré que les contraintes génétiques ont un rôle moins important que les contraintes biophysiques et la sélection dans l'évolution du WLES.

La densité de nervures foliaire, une contrainte biophysique à l'origine du WLES ?

La densité de nervures du réseau vasculaire foliaire a été proposée comme une limite physiologique qui contraint à la fois la durée de vie et le taux maximal de photosynthèse des feuilles (Blonder *et al.*, 2011). La densité des nervures primaires (la ou les nervures principales qui émergent du pétiole des feuilles et les nervures qui leur sont directement connectées) est un déterminant majeur de la résistance mécanique des feuilles et, par extension, un déterminant de la durée de vie des feuilles (Hua *et al.*, 2020). De plus, la théorie métabolique de l'Écologie

postule que les taux métaboliques des organismes peuvent être prédits par l'architecture de leurs réseaux vasculaires terminaux (West, 1997). Il est notamment attendu chez les plantes que le taux maximal de photosynthèse augmente avec la densité totale du réseau de nervure foliaire (Blonder *et al.*, 2011). Le mécanisme en jeu est une réduction de la distance moyenne entre toute cellule photosynthétique et un vaisseau vecteur d'eau et de nutriments. Cependant, une telle ambivalence de l'architecture des nervures chez *A. thaliana* n'est pas supportée par nos données. Dans l'expérience décrite dans le chapitre 2, j'ai mesuré la résistance des feuilles à la coupe des 169 génotypes étudiés (Encadré 1). Une analyse préliminaire de ces données montre que la densité de nervures est significativement positivement corrélée à la résistance des feuilles à la coupe ($r = 0.22$, $P < 0.01$, Fig. 13b) (Encadré 1). Cependant, la relation entre la densité de nervures et le taux maximal de photosynthèse est inverse à l'attendu et marginalement significative ($r = -0.21$, $P = 0.04$, Fig. 13a). Des caractères propres à l'espèce peuvent être à l'origine de cette divergence entre les patrons de corrélations attendus et observés. L'architecture des nervures présente des caractères hautement spécifiques à certains genres et familles, et peut évoluer relativement rapidement entre des familles proches (Schneider *et al.*, 2018). Des comparaisons interspécifiques ont montré que la différenciation du réseau de nervures en ordres hiérarchisés permet un découplage entre la surface de la feuille et la densité de nervure (Sack *et al.*, 2012). Dans notre jeu de données, la forte relation allométrique qui existe entre la taille des feuilles et la densité de nervures (Chapitre 2) suggère qu'une distinction entre nervures primaires et terminales est peu marquée (Schneider *et al.*, 2017). Ce résultat pourrait expliquer l'absence d'un double rôle de l'architecture des nervures chez *A. thaliana*. Au moment de la rédaction de ce manuscrit, nos images de réseaux de nervures sont en cours d'analyse par l'équipe de recherche de L. Sack (University of California, Los Angeles, CA, USA) afin de mesurer les diamètres de nervures et tester cette hypothèse. L'existence du WLES chez *A. thaliana* - en dépit de ses relations attendues avec la densité des nervures - suggère que la contrainte physiologique que nous cherchons n'est pas imposée par l'architecture du réseau vasculaire des feuilles. Les divergences entre les patrons interspécifiques et intra-spécifiques sont relativement communs en écologie fonctionnelle (Price *et al.*, 2014b; Messier *et al.*, 2017; Anderegg *et al.*, 2018; Osnas *et al.*, 2018). Ils traduisent l'existence de contraintes écophysiologiques et évolutives différentes en fonction de l'échelle d'étude et/ou du niveau d'organisation.

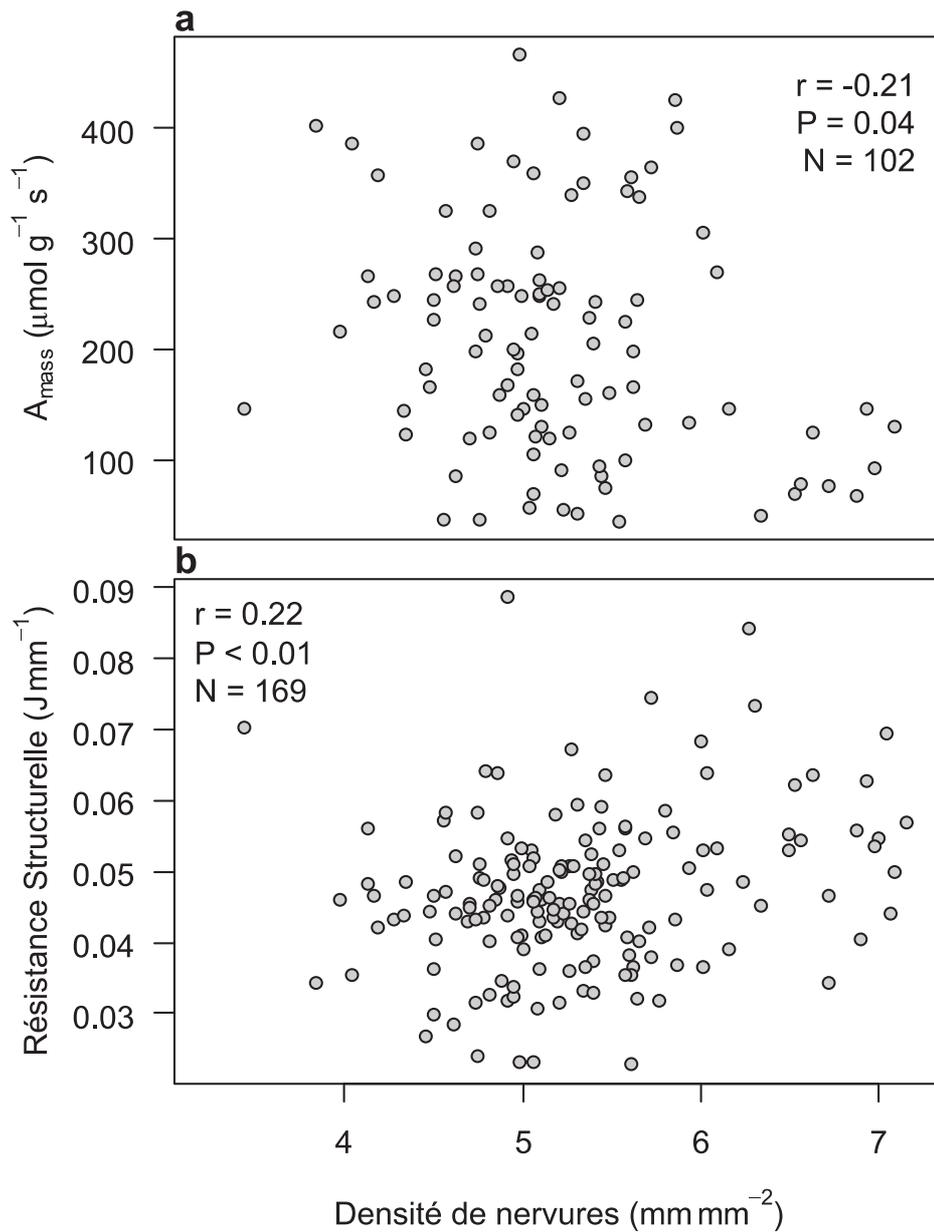


Figure 13 : Relation entre le taux maximal de photosynthèse (A_{mass}) et la densité du réseau de nervures d'une feuille (a), et relation entre la résistance structurelle et la densité du réseau de nervures d'une feuille (b). Chaque point représente un génotype.

Encadré I : La résistance mécanique foliaire

Le protocole de mesure de Ang *et al.* (2008) a été adapté à la coupe de feuilles d'*A. thaliana* en collaboration avec Nick Rowe (UMR AMAP, Montpellier).

La feuille est maintenue à plat, fixée par du ruban adhésif à deux supports espacés de 2mm (Figure 14 a et b). La fente créée entre les deux supports doit se situer au niveau de la partie du limbe la plus large. Au travers de cette fente, une lame de rasoir inclinée à 20°, coupe la feuille perpendiculairement à sa nervure principale, sur le principe d'une guillotine. La lame est fixée à un capteur de force et un capteur de déplacement qui enregistrent ces paramètres en continu (la vitesse est définie au préalable : 10mm/min). Le dispositif est relié à un ordinateur qui produit un graphique représentant la force mesurée en fonction du déplacement de la lame sur la largeur totale de feuille (Figure 14 c). Un pic est souvent observable à mi-parcours de la lame, il correspond à la nervure centrale de la feuille.

L'énergie (en Joule, J) totale nécessaire à couper la feuille est obtenue par le calcul de l'intégrale de cette courbe, soit l'énergie totale divisée par la largeur de coupe ($J.m^{-1}$) (Figure 14 d). Le début des courbes a systématiquement la même allure avec une augmentation de l'énergie de type exponentielle qui correspond à la déformation du limbe foliaire sous la pression de la lame. La première chute d'énergie correspond à la rupture du limbe foliaire sous la lame, la dernière à la fin de la coupe. Les bornes de l'intégrale sont définies par l'utilisateur en sélectionnant le premier pic et la fin de coupe.

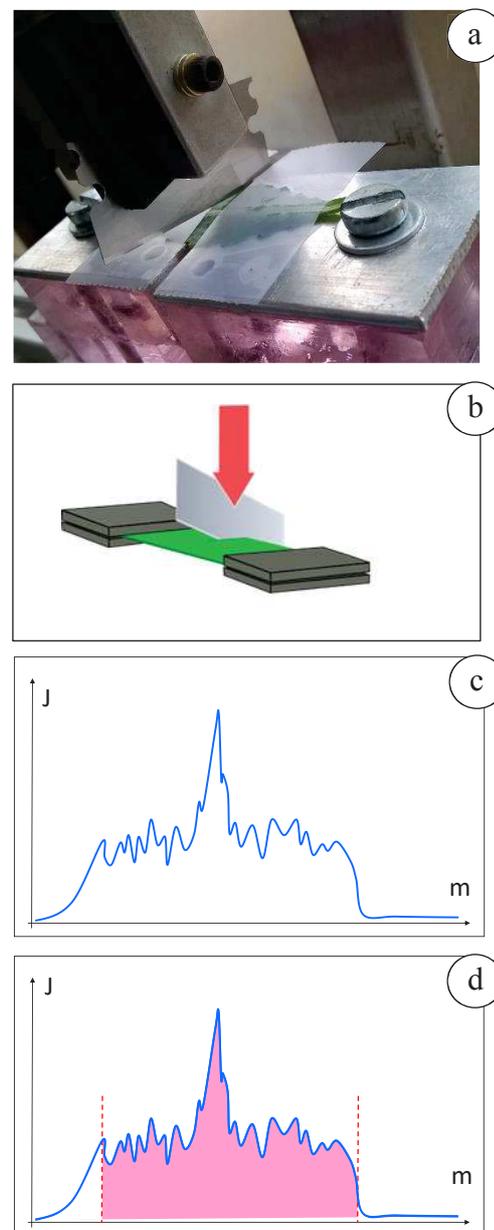


Figure 14 : Photo du dispositif de coupe utilisé pour cette expérimentation (a), schéma du dispositif de coupe (b), exemple de courbe produite par l'instrument de mesure représentant la force en Joules en fonction du déplacement en mètre (c) et délimitation de l'aire sous la courbe à mesurer (d).

Le WLES, un syndrome général d'utilisation des ressources avant et pendant la sénescence foliaire ?

Le WLES a été interprété comme un syndrome de traits plus général, qui définit des stratégies écologiques allant de feuilles dites conservatrices à des feuilles dites acquisitives des ressources. Une plante possédant des attributs foliaires qui confèrent une capacité d'acquisition rapide du carbone doivent avoir des capacités d'acquisition rapides pour d'autres ressources essentielles, telles que l'eau et les nutriments (Reich, 2014). En effet, une vitesse élevée de photosynthèse nécessite une conductance élevée pour l'eau et une concentration élevée en Rubisco. A l'opposé du syndrome, une durée de vie longue doit être associée à une stratégie de rétention des nutriments. Dans ce contexte, nous nous attendions à observer une corrélation positive entre les traits foliaires associés à la conservation du carbone (longue durée de vie et faible de taux photosynthétique) et les traits liés à la rétention des nutriments tels que l'efficacité de résorption de l'azote. Cependant, les comparaisons interspécifiques qui ont testé cette hypothèse (Kazakou *et al.*, 2007; Freschet *et al.*, 2010), ainsi que nos données (chapitre 3) ne révèlent pas de signal clair. Nos résultats n'ont pas mis en évidence une coordination des stratégies écologiques liées à l'acquisition et la conservation du carbone et de l'azote. Nous avons identifié trois éléments qui permettent de comprendre l'origine éventuelle de ce découplage. Premièrement, les traits liés à la composition chimique des feuilles présentent une grande sensibilité aux conditions de croissance, ce qui peut réduire la force de la corrélation avec les traits du WLES dans les comparaisons intra-spécifiques (Kazakou *et al.*, 2014; Siefert *et al.*, 2015). Dans notre jeu de données, la corrélation entre la concentration en azote et la surface spécifique foliaire n'était pas significative dans un milieu de culture relativement pauvre en azote (chapitre 3). La variation de la concentration en azote est orthogonale à la variation de la vitesse de photosynthèse et de la surface spécifique foliaire chez le blé en condition de haute fertilisation (Roucou *et al.*, 2018). Deuxièmement, la présence d'épines ou de trichomes, la présence de fibres, de cellules de stockage et l'augmentation de l'épaisseur de la feuille entraînent une diminution de la surface spécifique foliaire pour une concentration d'azote donnée (Grubb, 2016). Ces attributs sont également susceptibles d'augmenter la durée de vie des feuilles en réduisant leur appétence pour les herbivores. Ils sont également responsables d'une réduction de la vitesse de photosynthèse par une augmentation de la proportion de carbone investie dans la structure de la feuille (Grubb, 2016). Enfin, la discussion du chapitre 3 rappelle qu'une proportion non négligeable de l'azote foliaire n'est pas impliquée dans la machinerie photosynthétique. Elle peut représenter une réserve temporaire d'azote qui réduit la

corrélation entre concentration en azote et capacité photosynthétique. Le WLES décrit donc principalement un compromis d'économie du carbone impliquant une relation négative entre la vitesse de photosynthèse et la durée de vie foliaire, tel qu'il avait été formulé par Bloom, Chapin et Money (1985) et révélé par l'écologie comparative.

Le maintien de la variabilité au sein de l'enveloppe phénotypique du WLES

Même si cette thèse n'est pas en mesure d'apporter une réponse claire, l'hypothèse généralement admise de l'origine du WLES est celle d'une contrainte physiologique, et la position des espèces ou des génotypes le long de ce syndrome est imposée par la sélection naturelle (Wright *et al.*, 2004; Shipley *et al.*, 2006; Blonder *et al.*, 2011; Donovan *et al.*, 2011; Reich, 2014; Onoda *et al.*, 2017). La variabilité le long de l'axe du WLES est supposée être maintenue dans la nature car toutes les combinaisons de traits observées sont équivalentes en termes de productivité et favorisées dans des combinaisons particulières de facteurs environnementaux. Le produit du taux d'assimilation de carbone par la durée de vie d'une feuille donne une approximation de la quantité de carbone assimilé au cours de la vie de cette feuille (le revenu total de carbone, *lifetime carbon gain*). Pour que les stratégies rapides et lentes du WLES soient maintenues, elles doivent fournir un revenu de carbone équivalent. Dans le cas contraire, la sélection naturelle favoriserait la stratégie la plus rentable. Pour tester cette hypothèse, Westoby *et al.* (2000) ont étudié les relations interspécifiques entre la surface spécifique foliaire et la durée de vie des feuilles. Les auteurs montrent que la stratégie lente, c'est-à-dire une longue durée de vie pour une faible capacité d'interception de la lumière, permet en théorie un meilleur revenu de carbone. Les auteurs proposent que les capacités d'assimilation de carbone se détériorent avec l'âge des feuilles, ce qui équilibre le revenu des stratégies lentes et rapides. Nous avons estimé le revenu de carbone d'une feuille par le produit de la vitesse de photosynthèse et de la durée de vie dans notre jeu de données. L'analyse montre que le revenu de carbone est négativement corrélé à la durée de vie chez *A. thaliana* (Fig. 15). Contrairement aux études interspécifiques, une stratégie caractérisée par une durée de vie courte et des vitesses de photosynthèse élevées permettrait un meilleur revenu de carbone chez *A. thaliana*. Dans ce contexte, nous pouvons nous demander comment les stratégies lentes du WLES sont maintenues. Kikuzawa et Lechowicz (2006) rappellent que la vitesse d'assimilation de carbone n'est jamais maintenue à son maximum dans la nature et en conditions expérimentales. En prenant en compte des données environnementales telles que la longueur de la période favorable à la croissance, les auteurs montrent que le revenu net de carbone a une

valeur identique de 4 g g^{-1} pour toutes les espèces étudiées. Ce résultat signifie que quelle que soit la stratégie économique déployée par une feuille, pour un gramme de carbone investi dans sa construction, elle assimilera quatre grammes de carbone au cours de sa vie. Notons qu'en prenant en compte l'alternance de 12 h jour/ 12 h nuit dans notre expérience, le revenu moyen d'une feuille d'*A. thaliana* est proche mais en moyenne significativement inférieur à l'attendu théorique ($\mu = 2.88 \pm 1.25$, $P_{T \text{ test}, \mu = 4} < 0.01$, Fig. 15). De futures expérimentations de terrain devraient approfondir ce type d'analyse chez *A. thaliana*, et d'une manière générale dans des études intra-spécifiques pour mieux comprendre le rôle du WLES dans l'adaptation des plantes à l'environnement. En résumé, la contrainte à l'origine du WLES limite le revenu de carbone de toute une vie de feuille, quels que soient les attributs des feuilles. La variabilité rencontrée le long de ce syndrome reflète les différents moyens d'atteindre un revenu de carbone équivalent dans des contextes environnementaux variés (Kikuzawa & Lechowicz, 2006).

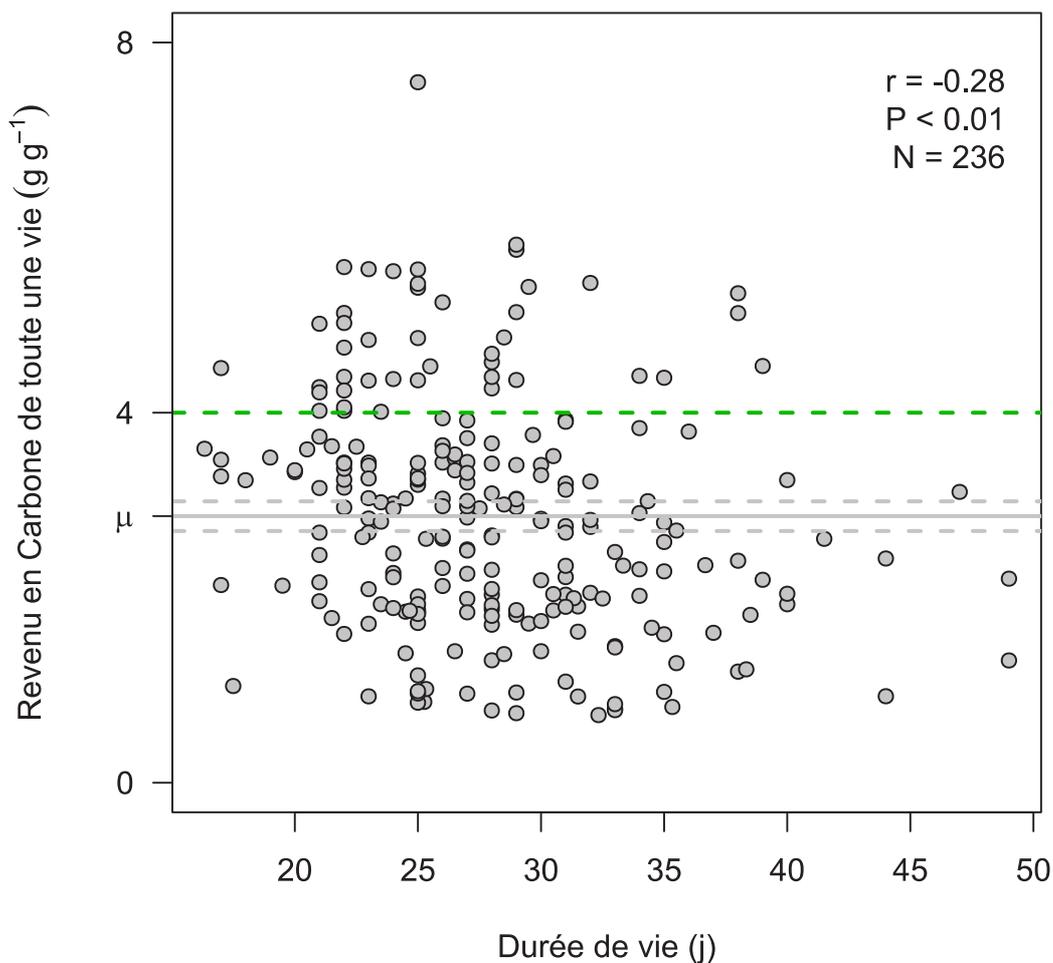


Figure 15 : Revenu en carbone de toute une vie de feuille en fonction de la durée de vie de la feuille. Le revenu moyen en carbone d'une feuille d'*Arabidopsis thaliana* (μ , droite grise continue, plus ou moins l'erreur standard en pointillés gris) est proche mais significativement inférieur au revenu théorique moyen (4 g g^{-1} , droite en pointillés verte).

La coordination des syndromes foliaires avec les syndromes de la plante entière

Le rôle du syndrome d'économie foliaire dans la performance des plantes a été suggéré dès les premières démonstrations du compromis (Reich *et al.*, 1999; Wright *et al.*, 2004). Il est attendu que les attributs qui confèrent à la feuille une capacité d'acquisition rapide du carbone influencent les traits d'histoire de vie, la croissance et la survie à l'échelle de la plante entière (Reich, 2014). Le résultat de cette coordination feuille-plante est un syndrome d'économie général à l'échelle de la plante. Il simplifie et synthétise les autres schémas généraux de fonctionnement des plantes en écologie comparative. L'axe de variation allant de stratégies d'acquisition (productivité) à des stratégies de conservation (persistance) du WLES résume l'axe Compétition-Stress tolérance du triangle C-S-R de Grime (1974), et l'axe « feuille » du schéma LHS de Westoby (1998) et du schéma général des formes et fonctions de plantes de Díaz *et al.* (2016). La mesure conjointe des traits associés au compromis - durée de vie / taux métabolique - à l'échelle de la feuille (le WLES) et à l'échelle de la plante (le syndrome du rythme de vie) révèle qu'ils sont coordonnés chez *A. thaliana* (Vasseur *et al.*, 2012; Sartori *et al.*, 2019). Les stratégies rapides à l'échelle de la feuille (vitesse maximale de photosynthèse élevé et durée de vie courte) sont associées à des stratégies rapides à l'échelle de la plante (vitesse maximale de photosynthèse élevé, taux de croissance élevé, maturité sexuelle précoce), et inversement (chapitre 1). D'un point de vue physiologique et évolutif, une absence de corrélation voire une corrélation négative sont difficilement envisageables. Produire des feuilles à faible taux de photosynthèse n'est pas avantageux pour une plante à durée de vie courte. De même, un remplacement très rapide de feuilles à durée de vie courte n'est pas soutenable pour une plante ayant une longue durée de vie. Néanmoins, nous observons un certain découplage entre les compromis mesurés à l'échelle de la feuille et à l'échelle de la plante entière. Nous avons estimé la position des génotypes le long de l'axe du WLES et le long de l'axe du compromis croissance-âge à maturité. La dispersion autour de la relation entre ces deux axes est relativement grande ($r = 0.65$, $P < 0.001$, chapitre 1). De plus, la capacité photosynthétique maximale des feuilles augmente plus vite que le taux de croissance des plantes. En d'autres mots, pour une valeur de taux de croissance donnée, les génotypes expriment une gamme étendue de vitesses de photosynthèse. Ce résultat suggère que les variations des traits à l'échelle de la feuille et de la plante sont soumises à des déterminants différents.

La vitesse de photosynthèse foliaire et la croissance de la plante peuvent être découplées si les déterminants écologiques et évolutifs de ces traits diffèrent. Marks (2007) a modélisé la croissance et la survie des jeunes arbres dans différents environnements pour évaluer les

déterminants écologiques et évolutifs des traits associés. L'étude montre que la variation des traits à l'échelle de la plante est plutôt soumise aux pressions de sélection environnementale, tandis que la variation des traits à l'échelle des organes est plus contrainte par la phylogénie. Le découplage entre le taux de photosynthèse foliaire et la croissance de la plante est également attendu dans une certaine mesure car les stratégies d'utilisation des ressources à l'échelle de la feuille ne constituent pas les seuls déterminants de la croissance. Poorter *et al.* (2014) décomposent la croissance relative (quantité de carbone assimilé par la plante par unité de temps et standardisé par la quantité de carbone de la plante) en trois éléments : l'assimilation journalière de carbone par unité de masse d'une feuille, la part de masse sèche foliaire de la masse sèche totale de la plante et l'efficacité d'utilisation du carbone. Les deux derniers éléments permettent de prendre en compte la part de carbone assimilé qui n'est pas directement allouée à la croissance. Par exemple, la maintenance des tissus vivants consomme du carbone par photo-respiration et les racines consomment du carbone en produisant les exsudats nécessaires à l'absorption des nutriments. Les stratégies d'acquisition et de conservation des nutriments par les racines elles-mêmes peuvent être découplées des stratégies des feuilles (Isaac *et al.*, 2017). Par conséquent, plusieurs stratégies d'acquisition du carbone à l'échelle foliaire peuvent conduire à une même stratégie de croissance, moyennant les ajustements liés aux capacités des autres organes et des fonctions qui ont un rôle dans la croissance. Comme l'ont montré plusieurs études en biologie évolutive, il peut y avoir plusieurs solutions fonctionnelles pour atteindre la même stratégie évolutive (Bock, 1959; Lewontin, 1978; Korner, 1991; Marks & Lechowicz, 2006).

Rôle des traits fonctionnels dans la performance des plantes

Outre leur fonction pour la croissance, les traits du WLES peuvent avoir un rôle dans la valeur sélective des plantes au travers de deux autres traits de performance, la fécondité et la survie (Violle *et al.*, 2007). La fécondité est fonction de la masse d'une graine, du nombre de graine et du taux de germination des graines. Les comparaisons interspécifiques font état d'un compromis entre l'investissement par la plante dans la survie individuelle d'une graine (masse d'une graine élevée) et la probabilité de survie de la descendance (nombre de graines élevées) (Westoby, 1998). Des études montrent également l'existence d'un compromis entre le rendement et la concentration en protéines et en azote des graines chez des espèces cultivées et chez *A. thaliana* (Beninati & Busch, 1992; Masclaux-Daubresse & Chardon, 2011). Ainsi, l'investissement plus important en ressources et en nutriments dans de grosses graines

améliorerait la survie pendant les premiers stades de développement des jeunes plantes en milieu pauvre en ressources (Westoby, 1998). Dans notre jeu de données, la comparaison des stratégies de reproduction chez les génotypes d'*A. thaliana* suggère que la masse et le nombre de graines produites sont soumis à ce compromis ($r = -0.42$, $P < 0.01$, Fig. 16a). La surface spécifique foliaire, indicatrice de la position des génotypes le long du WLES, est négativement corrélée à la masse d'une graine ($r = -0.21$, $P < 0.01$). Cependant, la croissance relative n'est pas significativement corrélée à la masse d'une graine ($P = 0.5$). Il existe donc un lien entre les stratégies du WLES et la performance des plantes, indépendamment de la croissance chez *A. thaliana*. Les plantes qui présentent des feuilles longévives et caractérisées par un taux de photosynthèse bas, produisent en moyenne des graines plus grosses et moins nombreuses. La vitesse de résorption de l'azote foliaire est également positivement corrélée à la masse d'une graine ($r = 0.33$, $P = 0.02$, Fig. 16b). Les mesures de résorption ayant été effectuées après l'apparition du bourgeon floral, la demande en azote provenant des organes de reproduction pourrait être un facteur déterminant de la vitesse de résorption de l'azote foliaire. De la même manière, Masclaux-Daubresse & Chardon (2011) ont montré que la concentration en azote des graines est fonction de l'efficacité de résorption de l'azote foliaire chez *A. thaliana*. En résumé, les génotypes caractérisés par des feuilles ayant une capacité élevée de fixation de carbone et une vitesse lente de résorption de l'azote produisent de nombreuses petites graines, pour lesquelles on peut faire l'hypothèse d'une faible concentration en azote et en protéines. À l'inverse, les génotypes caractérisés par des feuilles capables d'une résorption rapide de l'azote et une faible capacité de fixation du carbone produisent peu de graines potentiellement riches en azote et en protéines.

La survie peut être estimée par une variable binaire : un individu, un génotype ou une espèce est vivante ou morte dans un environnement donné (Violle *et al.*, 2007). Ce qui peut se traduire par une probabilité de survie (continue) à l'échelle de la population. J'ai participé à l'encadrement de Aurélien Estarague, étudiant en Master BEE à Montpellier, dont l'objectif était de caractériser la tolérance à l'aridité de trente génotypes d'*A. thaliana* issus d'un gradient latitudinal allant de la côte scandinave à la côte méditerranéenne. Plusieurs répétitions par génotype ont été cultivées dans cinq conditions : une condition contrôle irriguée (15°C jour/nuit), un environnement froid irrigué (15°C jour/-6°C nuit), un environnement chaud irrigué (35°C jour/15°C nuit), un environnement froid non-irrigué (15°C jour/-6°C nuit), et un environnement chaud non-irrigué (35°C jour/15°C nuit). Dans une analyse préliminaire, nous avons calculé la moyenne génotypique de survie tout environnements confondus. L'analyse

montre que la survie des plantes est positivement corrélée à la densité de nervures foliaires ($r = 0.65$, $P < 0.01$), à la vitesse de résorption ($r = 0.77$, $P < 0.001$) et à l'âge à maturité ($r = 0.7$, $P < 0.001$), et négativement corrélée à la surface spécifique foliaire ($r = -0.63$, $P < 0.001$) (Fig. 17). Reich (2014) montre que la stratégie de croissance lente, associée plus haut à une maturité tardive, une faible surface spécifique foliaire, et vitesse de résorption élevée, est associée d'une manière générale à une meilleure tolérance aux milieux pauvres en ressources. L'auteur souligne en particulier le rôle de l'ensemble des propriétés hydrauliques des feuilles (et des autres organes) dans la tolérance au manque d'eau. Comme le suggèrent nos résultats, la densité du réseau de nervures joue un rôle dans la tolérance au stress hydrique qui peut survenir dans des environnements peu irrigués, mais aussi sous des températures extrêmes réduisant la disponibilité de l'eau. La diminution de la disponibilité en eau peut provoquer une rupture de la continuité hydraulique du système circulatoire des plantes par des phénomènes d'embolie des vaisseaux (apparition de bulles d'air). Dans les feuilles, un réseau dense de nervures interconnectées fournit des routes alternatives au transport de l'eau en cas d'obstruction de vaisseaux par des bulles d'air (Brodribb *et al.*, 2016). Ces résultats suggèrent que certains attributs de traits, et des combinaisons d'attributs de traits puissent être sélectionnés dans des environnements naturels particuliers.

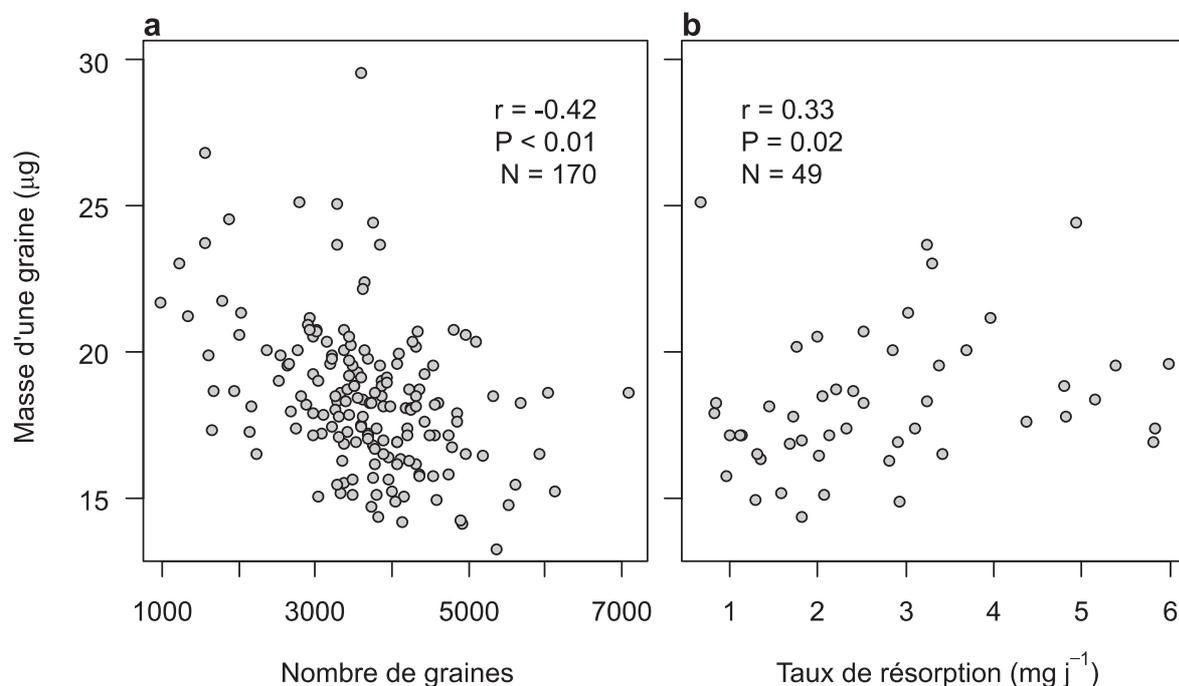


Figure 16 : Relation entre la masse d'une graine et le nombre de graines produites par un individu (a). Relation entre la masse d'une graine produite par un individu et la vitesse de résorption de l'azote foliaire (b). Chaque point gris représente un génotype d'*Arabidopsis thaliana*.

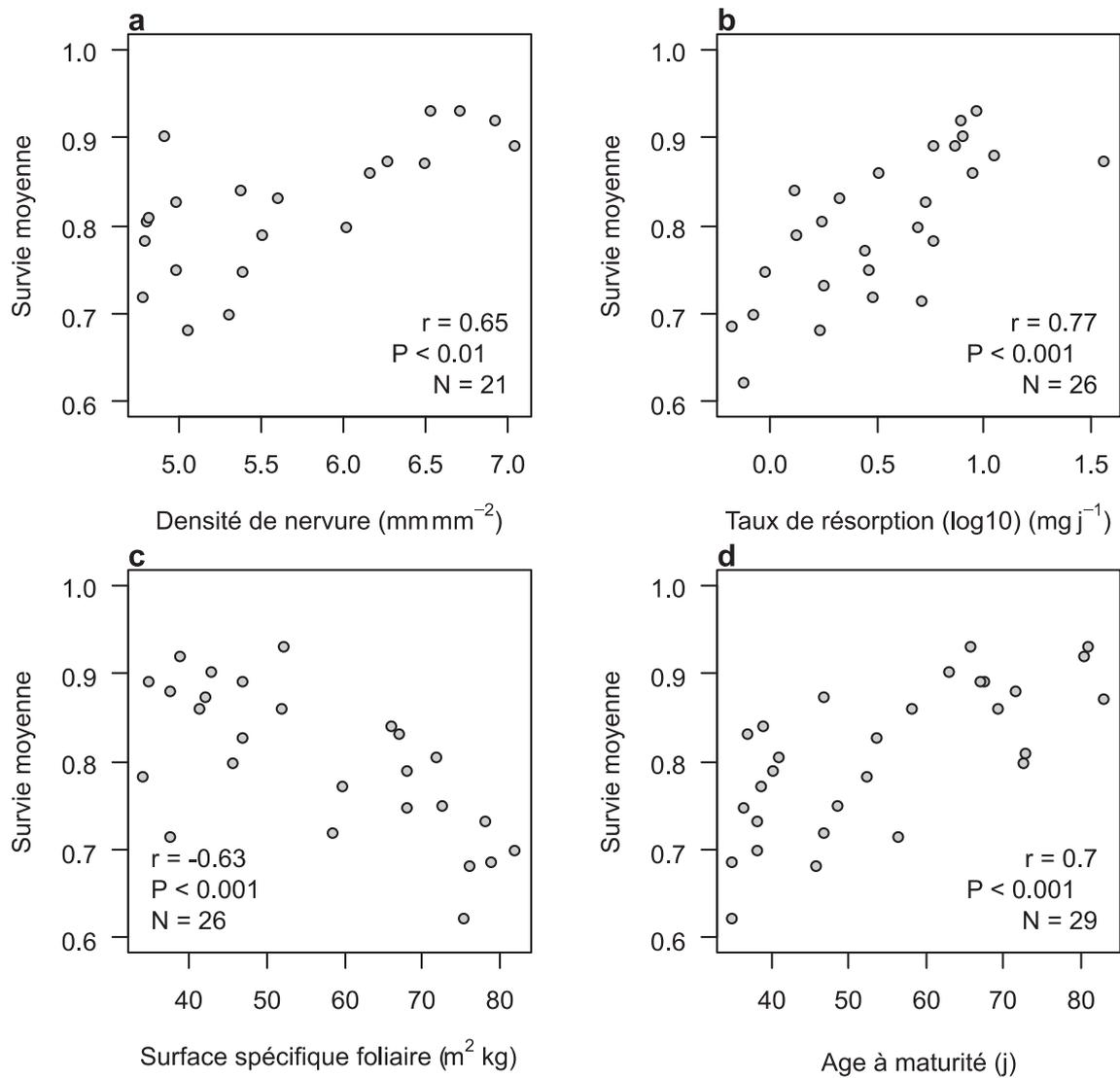


Figure 17 : Relation entre la survie moyenne de génotypes d'*A. thaliana* cultivés dans différentes conditions de stress environnementaux et la densité de nervure (a), le taux de résorption (b), la surface spécifique foliaire (c) et l'âge à maturité (d). Chaque point gris représente un génotype d'*Arabidopsis thaliana*.

Rôle des traits fonctionnels dans l'adaptation des plantes à l'environnement

Les relations trait-environnement sont utilisées pour interpréter la signification évolutive de la variabilité des traits. Dans des comparaisons interspécifiques, elles ont permis notamment d'observer des tendances générales et d'émettre certaines hypothèses quant aux mécanismes évolutifs impliqués. Par exemple, la température moyenne annuelle et les précipitations moyennes annuelles sont corrélées positivement à la taille des feuilles chez plus de 7500 espèces échantillonnées tout autour du globe (Wright *et al.*, 2017). Les auteurs expliquent qu'une grande surface d'échanges permet des variations de température plus rapides, ce qui a des conséquences différentes en fonction des conditions du milieu. Une grande surface est avantageuse dans des milieux favorables (chauds et humides) en permettant à la feuille d'atteindre rapidement des températures élevées favorables à l'activité enzymatique photosynthétique tout en évitant la « surchauffe » grâce à la transpiration. Une petite surface est avantageuse dans des milieux défavorables froids et/ou arides, respectivement en diminuant les pertes de chaleur et la dessiccation par transpiration. Cependant, une étude à cette échelle peut souffrir de biais phylogénétiques si les communautés de plantes vivant dans les tropiques, les zones arides et les zones tempérées ont divergé depuis longtemps. L'étude de la différenciation phénotypique de populations d'une seule espèce le long de gradients environnementaux permet d'apporter des preuves de phénomènes d'adaptation locale sous-jacents à ces schémas de relations trait-environnement interspécifiques (Weber & Agrawal, 2012). Chez *A. thaliana*, nos données montrent que le gradient latitudinal allant du pourtour méditerranéen à la Scandinavie est le principal axe de différenciation phénotypique des populations. L'espèce se rencontre essentiellement dans des milieux tempérés humides et variant surtout sur un axe Sud-Nord de températures croissantes (chapitre 1). La relation positive entre la taille des feuilles et la température dans notre jeu de données confirme les résultats observés à l'échelle interspécifique (Chapitre 2, Fig. 3). Même si les corrélations sont en général faibles, nous avons montré au fil des chapitres que les populations vivant dans les milieux froids du nord de l'Europe se distinguent des populations d'Europe centrale par une vitesse de croissance plus lente, une densité de nervures foliaires plus élevées et des vitesses de résorption de l'azote plus élevées (Fig. 18). Cependant, nos données ne révèlent pas de lien entre les variables climatiques et les traits du WLES. Ce résultat est en accord avec l'exploration des déterminants environnementaux du WLES à l'échelle interspécifique (Wright *et al.*, 2004). Les auteurs expliquent que les traits mesurés varient davantage entre les espèces d'une même communauté qu'entre les communautés, suggérant une réponse à des variations plus locales du climat.

Les variables climatiques qui décrivent la température et l'humidité des sites d'études utilisées à la fois dans les comparaisons interspécifiques à grandes échelles et dans nos travaux sont le résultat de modélisations climatiques à grandes échelles (Karger *et al.*, 2017), ce qui limite la caractérisation fine des milieux étudiés. Une caractérisation plus précise à une échelle locale des paramètres du milieu pourrait permettre de mieux évaluer le caractère adaptatif du WLES chez *A. thaliana*. A l'échelle de la région Midi-Pyrénées, Frachon *et al.* (2018) ont observé une forte variabilité génétique associée à une grande variabilité climatique entre des populations locales d'*A. thaliana*. Ce type d'étude couplée à une caractérisation phénotypique des populations permettrait de tester plus précisément le rôle des traits du WLES dans l'adaptation locale. Une expérience de transplantation réciproque constitue également une piste à privilégier pour tester l'adaptation locale (Kawecki & Ebert, 2004). Ce type d'expérience consiste d'abord à sélectionner plusieurs populations qui se développent dans des environnements différents ou le long d'un gradient environnemental. La performance de l'ensemble des populations est mesurée dans l'ensemble des environnements d'origine. L'observation d'une meilleure performance de chaque population dans leur environnement d'origine constitue une preuve d'adaptation locale. Il est également possible de réaliser cette expérience en conditions expérimentales pour tester l'effet d'une variable environnementale particulière. Nous avons par exemple cultivé des populations d'*A. thaliana* issues du pourtour méditerranéen, d'Europe centrale et d'Europe du Nord en croisant deux niveaux de température et deux niveaux d'irrigation en conditions expérimentales (données non publiées). L'analyse préliminaire, présentée dans la section précédente, montre que la faible surface spécifique foliaire des populations nordiques est un attribut qui explique la meilleure performance de ces populations en conditions de sécheresse et de froid prolongés (Fig. 18). Enfin, les caractéristiques du milieu à une résolution encore plus fine, le microclimat, pourrait être responsable de l'hétérogénéité des stratégies d'utilisation des ressources des espèces d'une même communauté (Stark *et al.*, 2017). Par exemple, la disponibilité de la lumière est un facteur essentiel à prendre en compte dans l'exploration des déterminants de stratégies d'économie du carbone. Les espèces végétales vivant en sous-bois sont caractérisées par des surfaces spécifiques foliaires plus élevées que les arbres qui leur font de l'ombre (Poorter *et al.*, 2009). De la même façon, au cours d'une succession post-culturale, les espèces herbacées à surfaces spécifiques foliaires élevées se font remplacer au cours du temps par des espèces à surfaces spécifiques foliaires plus basses (Kazakou *et al.*, 2006; Vile *et al.*, 2006). Ainsi, la variabilité des traits WLES n'est pas sous l'effet de la sélection par les gradients climatiques à grande échelle mais pourrait répondre à des facteurs de sélection à une échelle plus locale, liés en particulier à l'interaction entre les espèces telle que la compétition.

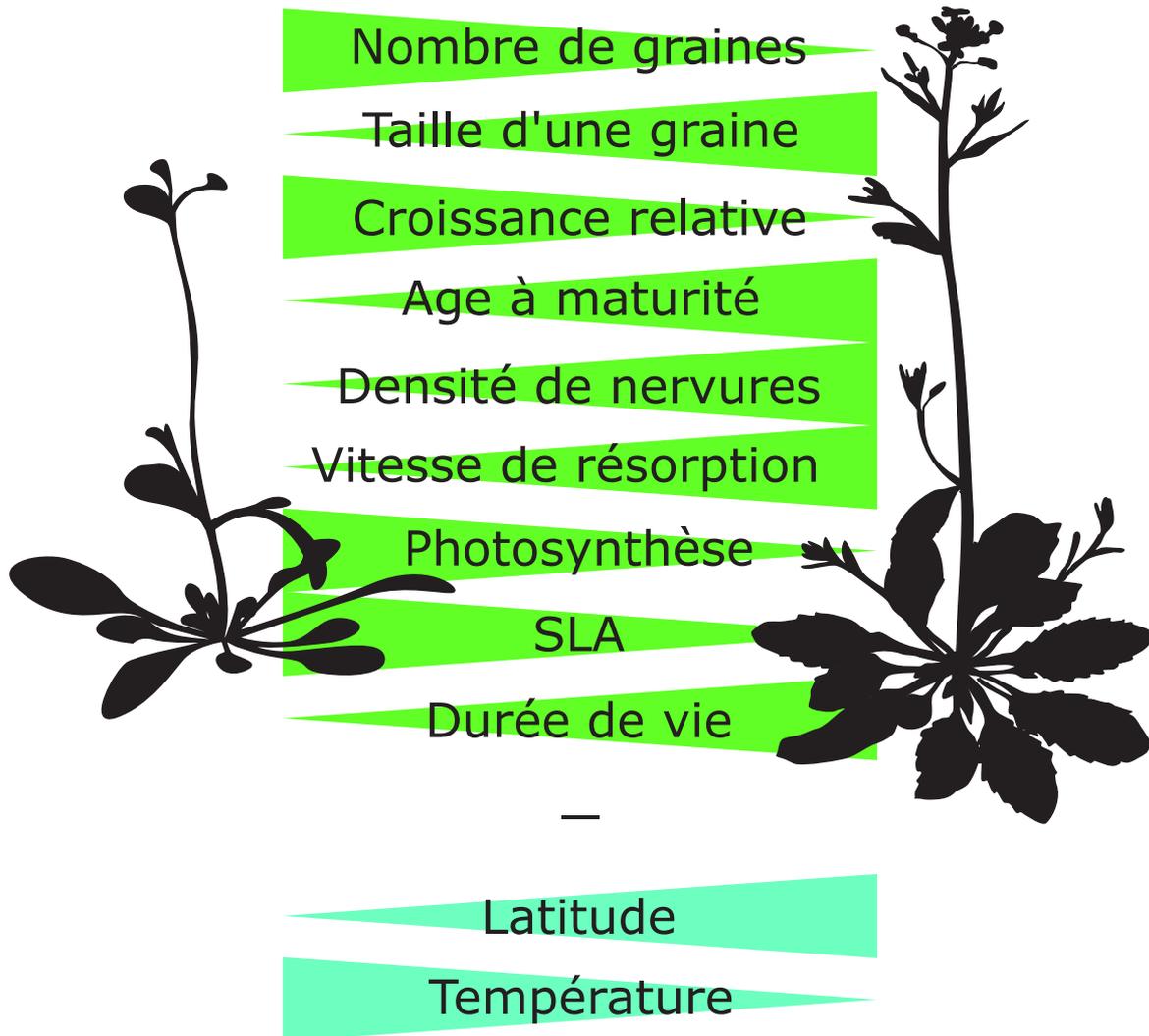


Figure 18 : Résumé simplifié des attributs de traits associés aux génotypes qui présentent une stratégie rudérale (à gauche) et aux génotypes qui présentent une stratégie stress tolérante (à droite). L'extrémité large (versus la pointe) des triangles représente des valeurs élevées (versus basses) de traits fonctionnels en vert et de variables environnementales en bleu.

Marqueurs génétiques de la valeur sélective des traits fonctionnels

L'utilisation du modèle *A. thaliana* permet d'aller plus loin dans l'exploration de la dimension adaptative des traits fonctionnels grâce aux données génétiques disponibles. Les déterminants génétiques et les processus moléculaires impliqués dans la photosynthèse et l'âge à maturité sont relativement bien connus car ils sont étudiés depuis longtemps chez *A. thaliana* (Krämer, 2015). Vasseur *et al.* (2012) ont montré que certaines portions du génome sont associées à la fois à la vitesse de photosynthèse et à l'âge à maturité chez cette espèce. Les gènes impliqués dans la formation du réseau de nervures sont également relativement bien étudiés chez *A. thaliana* (ex. Ceserani *et al.*, 2009). En effet, le réseau de nervures constitue un objet d'étude intéressant pour la compréhension du développement de structures complexes (Alonso-Peral, 2006). Les déterminants de la capacité de résorption sont également étudiés chez *A. thaliana* dans la perspective de mieux comprendre les déterminants de la production agricole (Havé *et al.*, 2017). Aujourd'hui, les données génétiques disponibles pour plus de 1300 génotypes originaires d'une grande partie de la distribution de l'espèce (Alonso-Blanco *et al.*, 2016) permettent de développer de nouvelles questions de recherche. Ces données permettent notamment de rechercher les gènes impliqués dans la variabilité naturelle des traits fonctionnels et d'explorer leurs rôles dans l'adaptation des plantes à des environnements variés. Par une méthode de génétique d'association, nous avons notamment identifié des gènes associés à la variabilité naturelle de la densité de nervures et des processus de sénescence foliaire (chapitres 2 et 3). Certains de ces gènes avaient déjà été identifiés par le passé par des méthodes de désactivation de gènes (ex. WRKY, chapitre 3) et des méthodes de mesure d'activité protéinique (ex. VH1/BRL2, chapitre 2). Il s'agit d'une rare convergence entre des études purement génétiques et une caractérisation de la variabilité naturelle génétique et phénotypique. De plus, des mesures de différenciation génétique et phénotypique des populations ont révélé que les versions alléliques de ces gènes, qui confèrent une forte densité de nervure et une vitesse élevée de résorption de l'azote, ont été sélectionnées dans les populations du nord de la distribution d'*A. thaliana*. En revanche, nous n'avons pas observé de différenciation significative des populations à grande échelle pour les traits du WLES. Ce résultat est d'autant plus surprenant que nous avons établi des liens entre la SLA et les trois composantes de la valeur sélective des plantes : la croissance, la survie et la reproduction. La caractérisation génétique et phénotypique de populations à une échelle plus locale (ex. Frachon *et al.*, 2018) est une piste prometteuse pour expliquer l'importante diversité des stratégies du WLES rencontrées à cette échelle.

Implication de nos résultats pour l'écologie comparative en général et l'écologie d'Arabidopsis thaliana en particulier

Les traits fonctionnels les plus variables de nos jeux de données (vitesse de photosynthèse, SLA) n'expliquent pas les patrons de différenciation à l'échelle biogéographique. Ce constat remet en question le choix de la méthodologie en écologie comparative. En effet, la recherche des patrons généraux de fonctionnement des plantes dans les grandes méta-analyses s'appuie en général sur des méthodes d'analyses multivariées (Díaz *et al.*, 2016). Ces méthodes recherchent les dimensions de plus grande variabilité dans l'enveloppe phénotypique observée. Elles sont également limitées par le choix des traits utilisés dans la construction de cette enveloppe phénotypique. En effet, il s'agit en général des traits fonctionnels qui présentent le plus grand nombre d'occurrences de mesure dans les bases de données. Ces traits sont souvent intégrateurs de plusieurs fonctions des plantes et sont donc soumis à des pressions de sélection variées, ce qui explique leur grande variabilité et la difficulté d'établir des relations claires avec des gradients environnementaux. La surface spécifique foliaire a notamment fait l'objet d'une revue de littérature des causes et conséquences écologiques et évolutives de sa variabilité (Poorter *et al.*, 2009). Pour mieux comprendre les contraintes et les déterminants physiologiques et évolutifs de la diversification des plantes, des auteurs suggèrent de généraliser la mesure de traits « mécanistes » (Brodribb, 2017) plutôt que des traits fonctionnels plus intégrateurs. Par exemple, la vulnérabilité du xylème aux phénomènes d'embolie a permis de comprendre les limites de distribution d'espèces du genre *Callitris*, qui comprend les espèces d'arbres les plus résistantes à la sécheresse (Larter *et al.*, 2017). Alors que *A. thaliana* est considérée comme une espèce plutôt rudérale, nous avons montré que la résistance à la sécheresse est également une dimension principale de sa variabilité phénotypique et génétique. La différenciation des populations scandinaves est associée à une densité de nervures plus élevée, et à de nombreux gènes ayant un rôle déterminé dans la résistance à la sécheresse et aux stress environnementaux en général (chapitre 2).

La coordination des traits foliaires avec les traits de la plante et leur performance dans des environnements où les ressources varient est attendue en écologie comparative car certains traits du WLES définissent également l'axe Compétiteur-Stress tolérant du triangle C-S-R (Reich, 2014). Les données phénotypiques présentées dans ces pages ont permis d'estimer la position des génotypes d'*A. thaliana* dans le triangle des stratégies C-S-R par la méthode développée par Pierce *et al.* (2013). Trois traits foliaires, la taille de la feuille, la surface spécifique foliaire et la teneur en matière sèche foliaire, permettent d'évaluer de manière

relativement précise la position d'une espèce dans le triangle des stratégies C-S-R. L'analyse montre que la grande variabilité phénotypique exprimée par *A. thaliana* est le résultat d'une diversification de stratégies écologiques qui s'étend le long d'un axe Stress tolérante – Rudérale (Vasseur *et al.*, 2018, Annexe 2). L'analyse génétique des populations montre que cet axe de différenciation phénotypique est adaptatif le long de la distribution latitudinale de l'espèce, conformément aux résultats de cette thèse. Dans ce contexte, il est cohérent d'observer que les traits associés à la résistance au stress hydrique (VD) et à la rétention des nutriments (vitesse de résorption) sont adaptatifs chez cette espèce. Il est également cohérent d'observer que les traits du WLES, plutôt considérés comme constituant un axe d'aptitude à la compétition, sont peu différenciés entre les populations d'*A. thaliana*. L'une des critiques principales du triangle C-S-R est de ne pas suffisamment expliciter la notion de stress alors que différentes ressources peuvent constituer autant d'axes de différenciation phénotypiques (Westoby, 1998). Or il apparaît que des traits associés à des stress variés (la faible disponibilité de l'azote ou de l'eau, les températures froides) sont généralement coordonnés (Grubb, 2016). En effet, en synthétisant nos résultats nous observons que les génotypes stress-tolérants du nord de l'Europe sont à la fois caractérisés par des stratégies de croissance lente, des traits conférant un recyclage rapide de l'azote, des traits conférant une meilleure résistance à la cavitation et une meilleure résistance à la sécheresse et au froid (Fig. 18). La même conclusion a été tirée de la comparaison de 17 espèces d'arbres de la famille des Dipterocarpaceae (Zhang *et al.*, 2015). Les espèces ayant une stratégie de croissance relative lente sont caractérisées par une meilleure efficacité de résorption et des densités de nervures plus importantes, indépendamment des variations de la SLA. Chez *A. thaliana* les protéines qui catabolisent les protéines riches en azote au moment de la senescence et de la résorption sont localisées spécifiquement dans les cellules des tissus conducteurs (Moison *et al.*, 2018). C'est un mécanisme qui peut expliquer l'augmentation de l'efficacité et de la vitesse du processus de résorption de l'azote avec l'augmentation de la densité du réseau de nervures. Il apparaît important à l'avenir de caractériser les traits et les mécanismes impliqués dans la tolérance à des stress variés, qui sont responsables de l'intégration du phénotype à l'échelle des stratégies de la plante.

Intérêt du modèle Arabidopsis thaliana en écologie comparative

L'espèce *A. thaliana* se caractérise par une petite taille et un cycle de vie très court, et des interactions biotiques réduites : elle ne développe pas de symbioses mycorhiziennes pour l'absorption des nutriments et ne dépend pas non plus d'insectes pollinisateurs pour sa

reproduction. Ces propriétés, associées à un génome de très petite taille, en ont fait un modèle de choix pour des expérimentations en milieu contrôlé, en physiologie et en génétique. Ce sont également ces propriétés qui en ont fait une espèce peu étudiée en écologie fonctionnelle. Les spécificités de son histoire naturelle et de sa physiologie feraient d'elle une espèce particulière située à un extrême des schémas généraux de forme et de fonction des plantes (Díaz *et al.*, 2016). Néanmoins, cette espèce représente un nœud central de l'interdisciplinarité en biologie des plantes. Elle a permis de nombreux progrès fondamentaux dans la compréhension du développement, de la biologie cellulaire, du métabolisme et de la physiologie, de la génétique et de l'épigénétique (Krämer, 2015). Son utilisation s'est étendue au domaine de l'évolution, notamment, car elle appartient à un genre contenant neuf espèces. Cela permet d'étudier et de dater des événements de spéciation et d'estimer la variabilité du taux de mutation d'une lignée et la fréquence d'apparition de nouveaux génotypes (Weigel, 2012). Son utilisation s'est également étendue au domaine de l'écologie des interactions car elle possède des caractères qui diminuent l'appétence des feuilles pour les herbivores, comme la présence de trichomes foliaires et la production de glucosinolates (Mauricio & Rausher, 1997). Certains gènes impliqués dans la production de ces défenses ainsi que les chaînes métaboliques impliquées ont été identifiés (Blau *et al.*, 1978; Hauser *et al.*, 2001). La fabrication de ces moyens de défense a un coût pour la plante et en particulier dans le bilan économique des feuilles. A ce titre, les recherches en écologie comparative ont un intérêt particulier à se connecter aux autres disciplines de l'écologie au travers du modèle *A. thaliana*. Nous avons réalisé ce type d'exercice interdisciplinaire pour explorer l'effet des traits fonctionnels dans les cycles des nutriments à l'échelle de l'écosystème (Kazakou *et al.*, 2019, Annexe 3). En effet, la morphologie et la composition chimique des feuilles ont une incidence après la vie des feuilles, pendant le processus de décomposition (Cornwell *et al.*, 2008). Le pourcentage de décomposition varie d'un facteur 2,7 entre les génotypes d'*A. thaliana* et l'héritabilité de ce trait était d'environ 25%. Les données montrent que le pourcentage de décomposition est associé négativement à la présence de métabolites secondaires tels que les glucosinolates mais ne covarie pas avec les traits du WLES. Il s'agit d'une rare démonstration de comment la variabilité génétique de traits fonctionnels (les glucosinolates) sous pression de la sélection naturelle (ex. l'herbivorie) peut modifier les cycles biogéochimiques (Harguindeguy & Gorné, 2019). L'étude d'un organisme modèle tel que *A. thaliana* permet de croiser des approches méthodologiques et des cadres conceptuels et permettra d'améliorer notre compréhension des patrons écologiques et évolutifs généraux du fonctionnement des plantes dans leur environnement.

Un autre regard sur le WLES et l'importance évolutive de la durée de vie foliaire

L'exploration des processus de senescence associés à la variation de la durée de vie est un sujet de recherche actif dans la littérature scientifique. La senescence est la détérioration des fonctions et des performances d'un organisme, qui apparaît au cours du vieillissement. Ce processus était connu exclusivement chez les humains, les plantes et animaux captifs car dans la nature la prédation, la compétition et le parasitisme sont les principales causes de mortalité (Maklakov & Chapman, 2019). Les organismes expriment alors un éventail de stratégies allant de « vivre rapidement et mourir jeune » à « vivre lentement et mourir vieux » en fonction de leurs traits d'interactions avec l'environnement biotique et abiotique. Le syndrome d'économie foliaire est également interprété comme un compromis lié à l'investissement dans les capacités de défense contre l'herbivorie. Une teneur en masse sèche foliaire élevée traduit un investissement important dans des traits de résistance face aux dommages biotiques et abiotiques en général, mais limiterait la vitesse de photosynthèse (Grubb, 2016). Cependant, une récente revue de littérature montre que la senescence est un processus commun qui affecte la plupart des organismes dans leur milieu naturel (Nussey *et al.*, 2013). Nous observons également une variabilité importante de la durée de vie chez des plantes cultivées en conditions de croissance favorables (chapitre 1), suggérant l'existence d'un compromis intrinsèque aux tissus foliaires, indépendant des conditions du milieu. L'hypothèse selon laquelle l'épaisseur des parois cellulaires végétales est la contrainte principale du WLES (Shipley *et al.*, 2006; Onoda *et al.*, 2017) permet d'expliquer comment des parois cellulaires épaisses réduisent la photosynthèse *via* une réduction de la conductance de CO₂ et augmente la durée de vie *via* une meilleure résistance mécanique. En revanche, elle ne permet pas d'expliquer pourquoi des feuilles qui investissent peu dans leur défense vieillissent et meurent rapidement y compris en milieu contrôlé. En biologie animale, les évolutionnistes et gérontologistes disposent d'une littérature plus abondante. Il existe deux théories non exclusives permettant d'expliquer les variations naturelles de vieillissement et de durée de vie, et leurs causes directes et évolutives. La théorie de l'accumulation de dommages (AD) prédit que l'investissement dans la maintenance des tissus et la réparation de l'ADN réduit les dommages cellulaires causés par l'accumulation avec le temps de protéines mal repliées et d'erreurs de réplication de l'ADN (Clark, 2004). Dans une feuille, un fort investissement dans la machinerie photosynthétique pourrait causer l'accumulation de ces dommages cellulaires. De plus, étant un organe exposé en permanence à la lumière, la résistance des feuilles aux mutations causées par les rayons ultraviolets (Tanada & Hendricks, 1953) pourrait être directement liée à l'épaisseur des parois

cellulaires. La théorie de la pléiotropie antagoniste (PA) stipule que des gènes pléiotropes peuvent avoir un effet favorable sur le début de la vie et un effet délétère sur la fin de vie (Williams, 1957). Ces gènes seraient quand même favorisés car la sélection est moins forte chez les organismes âgés qui se sont déjà reproduits. Il existe alors un compromis entre une croissance rapide et une durée de vie courte si ces gènes sont hautement exprimés, et une croissance lente et une durée de vie longue si ces gènes sont moins exprimés. La théorie PA peut être appliquée à l'organe foliaire en reconsidérant un cadre conceptuel développé par John Harper et peu cité jusqu'à très récemment (Hodgson *et al.*, 2017). Une plante peut être considérée comme une population de feuilles (ou de rameaux tiges-feuilles) qui se comporte comme un modèle d'étude de la démographie ou de la biologie des populations (Harper & Seltek, 1987). Chaque feuille se comporte comme un individu qui se développe suivant des phases successives pendant lesquelles il est un puit de ressources (émergence, croissance), puis une source de ressources (maturité, senescence). Les ressources accumulées par une feuille sont utilisées pour la construction de nouvelles feuilles, et la croissance d'une plante est le taux de naissance des feuilles. Des gènes pléiotropes peuvent avoir des actions à la fois bénéfiques et délétères pour la feuille en fonction de son âge et ainsi imposer un compromis entre croissance et durée de vie. L'étude des mécanismes évolutifs et physiologiques qui façonnent la senescence, jusqu'à présent étudiés chez la levure, les nématodes, la souris et la mouche du vinaigre, pourrait être étendue à l'étude des plantes (Maklakov & Chapman, 2019). L'étude de la feuille comme unité biologique pourrait également améliorer notre compréhension de la généralité de ces compromis à différentes échelles. Enfin, l'écologie comparative bénéficiera de ces cadres conceptuels développés en évolution et gérontologie pour comprendre les mécanismes impliqués dans les compromis fonctionnels.

Perspectives

Cette thèse contribue à l'exploration des mécanismes évolutifs et physiologiques sous-jacents à la diversification des plantes le long des axes de différenciation phénotypique, identifiés en écologie comparative. Une attention particulière a été apportée au syndrome d'économie foliaire qui représente essentiellement un compromis entre le taux d'assimilation photosynthétique et la durée de vie des feuilles. Il s'agit d'un compromis général du fonctionnement des plantes car il est observé d'une manière générale dans les comparaisons interspécifiques et intraspécifiques. Néanmoins, les pentes et la dispersion autour des relations entre traits ne sont pas universelles. À l'issue de cette thèse, une question reste en suspens : quelles sont les propriétés taxon-spécifiques qui font varier la pente de ce compromis ? Les différents processus écophysiologiques et évolutifs qui déterminent la sénescence et la durée de vie ont des importances relatives différentes en fonction des groupes taxonomiques (Maklakov & Chapman, 2019). Par conséquent, il n'existe pas de consensus sur la primauté d'un processus ou d'un autre pour expliquer les compromis évolutifs. De plus, dans le cadre d'un compromis entre des fonctions A et B, les groupes taxonomiques peuvent présenter des relations variables entre les traits A et B car ils diffèrent très probablement dans des propriétés C, D, E, etc. (Grubb, 2016). La compréhension des compromis identifiés en écologie comparative pourrait bénéficier de l'étude de ces causes directes et ultimes à différentes échelles taxonomiques. Nos résultats montrent que la pente du WLES chez *A. thaliana* est différente de celle observée à l'échelle interspécifique. Pour comprendre les changements qui opèrent entre l'échelle intra-spécifique et l'échelle interspécifique, il faut explorer les niveaux taxonomiques intermédiaires. Nous avons regroupé les valeurs de traits du WLES et du schéma général de forme et fonction des plantes mesurés chez 212 espèces annuelles à partir de bases de données publiques (DivGrass et TRY), et chez 145 des génotypes étudiés dans cette thèse (Tucker et al., en révision, Annexe 1). L'analyse révèle que les structures de covariances des traits et les taux relatifs de divergence des traits diffèrent de manière relativement importante entre les deux échelles considérées. Ce résultat montre que même si le WLES est causé par une contrainte physiologique universelle, les forces évolutives responsables des structures de covariations diffèrent entre les échelles taxonomiques. Pour compléter cet exercice d'exploration du WLES au travers de différents niveaux taxonomiques, une analyse intra-genre est nécessaire. Elle permettrait de mesurer les taux de divergence entre espèces et l'apparition de mutations liées aux traits du WLES et ainsi de mieux distinguer l'effet des propriétés physiologiques spécifiques de l'effet de l'évolution sur la variation de la pente du WLES. Le genre *Arabidopsis* est un modèle de choix pour ce

type d'étude. En effet, il est composé de seulement neuf espèces, variables d'un point de vue de la phénologie, de la morphologie et de leurs préférences d'habitats. Il existe un gradient de pérennité, avec l'annuelle *A. thaliana*, la biannuelle *A. arenosa*, à la pérenne *A. ceibennensis*. Différentes formes de reproduction existent également, de la stricte autoféconde *A. thaliana* à la stricte alloféconde *A. lyrata*. L'espèce *A. suecica* est étudiée pour le caractère tétraploïde de son génome (Novikova *et al.*, 2017). L'espèce *A. halleri* est étudiée pour sa qualité d'hyperaccumulatrice des métaux du sol (Zhao *et al.*, 2000). Ces différentes propriétés ont probablement une incidence sur l'importance des différentes pressions de sélection pour chaque espèce et pourraient moduler l'expression des compromis écophysologiques. De futures études devraient bénéficier des connaissances acquises chez les membres du genre *Arabidopsis*, en combinant les approches fonctionnelles et évolutives pour mieux comprendre les lois générales de la diversification des plantes.

Conclusion

L'approche comparative appliquée à de nombreux écotypes de l'espèce modèle *Arabidopsis thaliana* a permis de tester des hypothèses relatives au rôle adaptatif des contraintes du fonctionnement des plantes. La combinaison des méthodes de mesures des traits phénotypiques à haut débit et de génétique quantitative a permis d'identifier les bases génétiques de syndromes de traits identifiés en écologie fonctionnelle. Le syndrome d'économie foliaire représente un axe de variation phénotypique potentiellement impliqué dans la différenciation de l'espèce à l'échelle locale, tandis qu'une différenciation des stratégies de tolérance aux stress climatiques a été observée à l'échelle de sa distribution géographique. L'utilisation du modèle *A. thaliana* permet d'établir des liens entre l'écophysologie et la génétique des populations, et ouvre des perspectives pour permettre de mieux comprendre et prédire l'évolution des espèces et leur distribution géographique face aux modifications de leur environnement.