

L'objectif principal de cette thèse est de tester le rôle des compromis et contraintes écophysiologiques et biophysiques identifiés chez les plantes sauvages pour la domestication et la sélection variétale des espèces cultivées via une approche comparative multi-génotypes et multi-espèces.

J'ai choisi dans mon travail de thèse de détailler cet objectif en trois questions : i) La sélection agronomique a-t-elle modifié, ou franchi, les contraintes écophysiologiques et biophysiques chez les espèces cultivées ? ii) Quel est le rôle de la plasticité phénotypique dans le maintien, l'amenuisement ou le renforcement de ces contraintes dans des conditions sous-optimales ? iii) Quel est l'impact de la sélection agronomique sur l'espace phénotypique des espèces cultivées ? Les sections I à III apporteront des éléments de réponse aux trois questions posées précédemment. La partie conclusion et perspectives sera consacrée aux perspectives de cette approche comparative pour l'agriculture.

I. Un compromis écophysiologique foliaire illustré chez les espèces cultivées

Au cours de ce travail de thèse, nous avons étudié le spectre d'économie foliaire des ressources chez cinq espèces cultivées (blé dur, blé tendre, maïs, mil et sorgho), et ce, dans des conditions environnementales contrastées. Le spectre d'économie des ressources foliaires est un compromis écophysiologique interspécifique, illustré chez plus de 2 500 espèces sauvages, entre la vitesse d'acquisition des ressources et la capacité de conservation de ces ressources (Wright et al., 2004). Pour étudier ce compromis écophysiologique chez les espèces cultivées, nous nous sommes intéressés à la relation négative entre la masse surfacique foliaire (MSF) et la capacité photosynthétique foliaire (A_{mass}) (Wright et al., 2004). Une masse surfacique foliaire élevée indique une densité et/ou épaisseur foliaire importante (Poorter et al., 2009). La capacité photosynthétique maximale (A_{mass}) est directement associée à l'assimilation de CO_2 par la feuille. Le compromis entre ces deux traits oppose des feuilles denses avec un métabolisme ralenti, à des feuilles fines maximisant l'interception de la lumière et caractérisées par une forte capacité

photosynthétique (Reich, 2014). Cette relation permet ainsi de discriminer les espèces par leur stratégie foliaire pour l'utilisation des ressources.

1. Étendu de la variabilité phénotypique des traits fonctionnels associés au spectre d'économie foliaire

La variabilité phénotypique des traits fonctionnels étudiés, MSF et A_{mass} , est plus importante au sein, qu'entre les espèces étudiées (Fig. 1, Tableau 2). De plus, l'étendu de cette variabilité phénotypique est plus importante pour la capacité photosynthétique maximale que la masse surfacique foliaire (Fig. 1, Tableau 2). Les deux traits, étant liés à l'utilisation des ressources foliaires, les différences de gammes de valeurs seraient le résultat de la sélection agronomique. L'amélioration de caractéristiques communes liées au rendement a pu réduire la diversité phénotypique possible d'un (ou des deux) traits au sein des espèces cultivées (Guerra-Garcia and Pinero, 2017).

Pour analyser la diversité génétique de ces deux traits fonctionnels, on s'intéresse à l'héritabilité au sens large qui représente la part de variance phénotypique d'origine génétique. Pour les lignées de maïs, millet, sorgho et blé tendre, l'héritabilité au sens large de MSF diffère selon l'espèce. Elle est relativement élevée pour le maïs et le millet ($h^2_{\text{SL}} = 0.45$), mais faible pour le blé tendre ($h^2_{\text{SL}} = 0.22$) et très faible pour le sorgho ($h^2_{\text{SL}} = 0.06$). Excepté pour le blé tendre, l'héritabilité au sens large est plus importante pour A_{mass} chez le maïs, le millet et le sorgho ($h^2_{\text{SL}} = 0.6, 0.59, 0.17$ et 0.16 ; respectivement). Pour le blé dur, les héritabilités au sens large de MSF ($h^2_{\text{SL}} = 0.21$) et A_{mass} ($h^2_{\text{SL}} = 0.34$) sont moyennes. Contrairement au blé tendre, le blé dur a une plus grande diversité génétique provenant du mélange de populations et d'élites, ce qui peut expliquer les valeurs d'héritabilité plus fortes. Globalement, chez les espèces étudiées, l'héritabilité au sens large d' A_{mass} est plus importante que celle de MSF, ce qui suggère une plus grande diversité génétique pour ce trait foliaire.

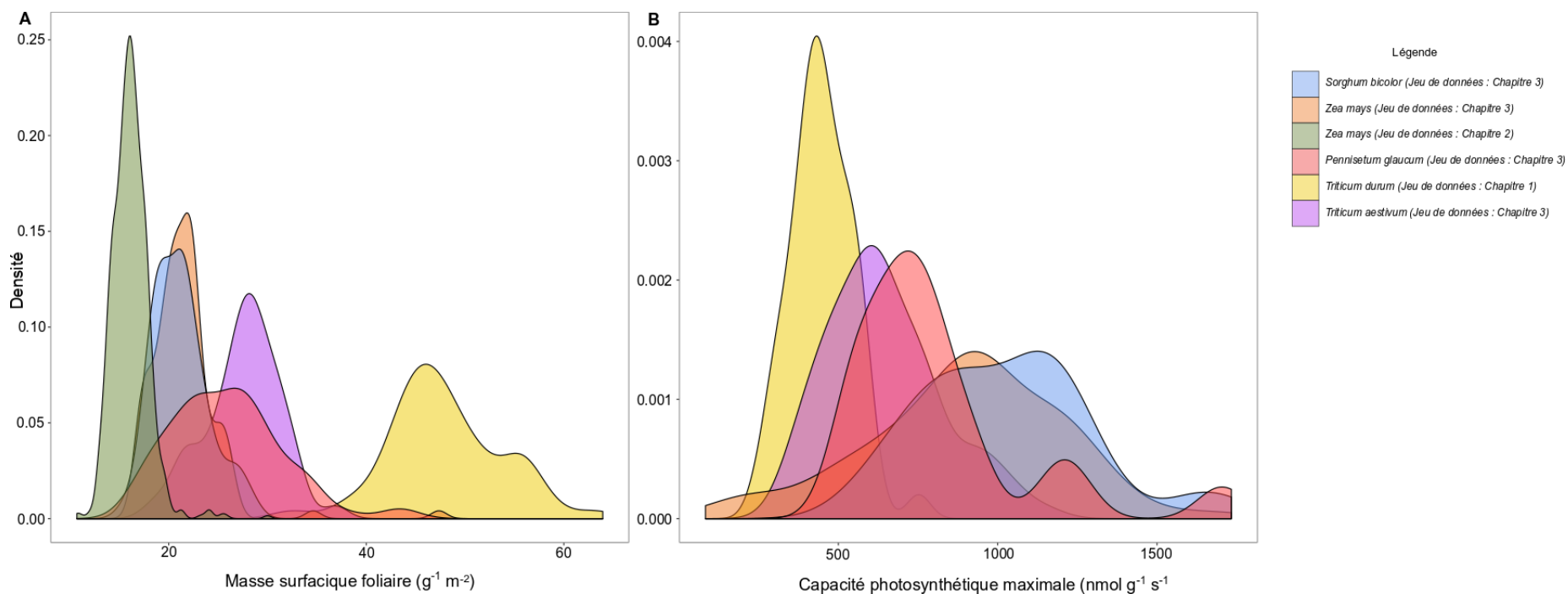


FIGURE 1 Variabilité interspécifique de traits foliaires au cours des expérimentations de la thèse. (A) : Gamme de variabilité de la masse surfacique foliaire (MSF) pour les 6 espèces étudiées. (B) : Gamme de variabilité de la capacité photosynthétique maximale (A_{mass}) pour 5 espèces étudiées. Chaque couleur différencie une espèce dans une expérimentation : sorgho (*Sorghum bicolor*, bleu), maïs lors de l'expérimentation 2 (*Zea mays*, orange), maïs lors de l'expérimentation 3 (*Zea mays*, vert), millet (*Pennisetum glaucum*, rose), blé dur (*Triticum durum*, jaune) et blé tendre (*Triticum aestivum*, violet). Ces courbes de densité de fréquence ont été obtenues à partir des individus étudiés lors de chacune des expérimentations. Lors de l'expérimentation 2, la photosynthèse n'ayant pas été mesurée, la courbe de densité du maïs n'apparaît pas.

TABLEAU 2 Taille des échantillons étudiés et les statistiques descriptives de la capacité photosynthétique foliaire (A_{mass}) et la masse surfacique foliaire (MSF) étudiés pour le maïs (*Zea mays*), le blé tendre (*Triticum aestivum*), le sorgho (*Sorghum bicolor*), mil (*Pennisetum glaucum*) et le blé dur (*Triticum durum*). Au sein de chaque espèce, le nombre de plantes individuelles (n) étudiées est donné pour chacun des traits pour les 5 espèces, cultivées en conditions bien irriguées. Les moyennes (M) et les intervalles (I) (entre la valeur minimale et la maximale) sont donnés pour chacun des traits. Pour expliquer la variance de chacun des traits, un modèle mixte linéaire est réalisé pour les deux traits, en séparant les conditions hydriques, avec l'espèce en facteur fixe et le génotype comme effet aléatoire (Isaac et al., 2017; Martin et al., 2018b). L'explication de la variance pour chaque trait étudié est alors représentée comme la proportion expliquée par les espèces uniquement (marginal r^2 , r_m^2), et la proportion expliquée par les espèces et les génotypes (conditionnel r^2 , r_c^2). Ces valeurs ont été calculées avec la fonction « rupdate » du R package 'piecewiseSEM' (Lefcheck, 2016). Les unités sont: MSF (g m^{-2}), A_{mass} ($\text{nmol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ s}^{-1}$).

Trait	<i>Z.mays</i>			<i>T.aestivum</i>			<i>S.bicolor</i>			<i>P.glaucum</i>			<i>T.durum</i>			r_m^2	r_c^2
	n	M	I	n	M	I	n	M	I	n	M	I	n	M	I		
A_{mass}	103	229	3-465	101	237	2-451	34	208	19-460	21	253.4	2-422	54	448.5	245 -752	0.4	0.5
MSF	125	15	0.6-79	120	39.1	2-71	120	14	0.4-44	82	32	0.2-78	195	45	32-64	0.98	0.99

2. Impacts de la sélection agronomique sur le spectre d'économie foliaire : d'une analyse interspécifique à une analyse intraspécifique

La relation négative entre la masse surfacique foliaire et la capacité photosynthétique a été mise en évidence chez les espèces étudiées (Fig. 2). Toutes les génotypes étudiées sont localisées à l'extrémité « acquisition des ressources ». Même si ce résultat a été précédemment suggéré dans la littérature (Martin et al., 2017; Milla et al., 2014), aucun travail à notre connaissance n'a permis de présenter ce résultat simultanément sur plusieurs espèces cultivées. En d'autres termes, une relation générale semble émerger pour l'ensemble des espèces étudiées, ce qui pourrait suggérer l'existence d'un spectre d'économie foliaire « universel » non seulement pour les espèces sauvages mais aussi pour les espèces cultivées. Il est à noter que mon travail a été à l'origine d'un travail collaboratif de plus large ampleur destiné à collecter des informations sur ces traits pour un plus grand nombre d'espèces et de génotypes en vue d'une méta-analyse.

Pour chacune des espèces, nous avons étudié des élites, sélectionnés pour être cultivés dans des milieux où l'apport d'intrants augmente la disponibilité en ressources. La sélection d'une stratégie « favorisant l'acquisition des ressources », illustrée chez nos cinq espèces cultivées, serait le résultat d'une adaptation aux milieux agricoles. Au cours de la domestication des espèces cultivées, la sélection agronomique ne semble donc pas avoir modifié le compromis écophysologique mais aurait adapté la stratégie foliaire d'utilisation des ressources aux milieux agricoles.

Chez les espèces sauvages, plusieurs études ont mis en évidence l'existence du spectre d'économie foliaire au sein d'espèces d'arbres (Blonder et al., 2013; Niinemets, 2015), de poacées (Hu et al., 2015) et d'*A. thaliana* (Vasseur et al., 2012). À l'inverse, son existence à l'échelle intraspécifique n'a jamais été mise en évidence chez les espèces cultivées (Martin et al., 2017). Dans notre travail, les relations phénotypiques à l'origine du spectre d'économie foliaire ne sont pas non plus significatives au niveau intraspécifique pour les cinq espèces cultivées étudiées (maïs, millet, sorgho, blés tendre et dur), malgré une gamme de variation relativement importante pour chacun des traits (Fig. 2). Ce résultat questionne l'origine et l'évolution du spectre d'économie foliaire chez les espèces cultivées. Parallèlement à ce qui a pu être observé chez les espèces sauvages (Donovan et al., 2011; Reich et al., 1999) ou chez *A. thaliana* (Vasseur et al., 2012), l'héritabilité de chacun des traits confirme l'existence d'un déterminisme génétique

des deux traits fonctionnels qui contraindraient leur combinaison. Une autre hypothèse serait l'existence de mécanismes physiologiques entre les deux traits foliaires contraignant leur variabilité phénotypique (Onoda et al., 2017). Par exemple, l'augmentation de la masse surfacique foliaire entraîne un plus grand investissement dans les parois cellulaires, mais aussi dans le mésophylle (Onoda et al., 2017). La fraction d'azote investie dans les protéines photosynthétiques diminue. L'augmentation de l'épaisseur du mésophylle limite la diffusion des gaz, ce qui entraîne la réduction de l'efficacité photosynthétique, et donc la capacité photosynthétique (Onoda et al., 2017). À l'échelle foliaire, le compromis entre la masse surfacique et la capacité photosynthétique serait le résultat de la sélection naturelle pour optimiser le bilan carbone dans un environnement donné (Blonder et al., 2013; Donovan et al., 2011; Reich et al., 1999). Au sein des espèces cultivées, notre étude suggère que les contraintes génétiques et la sélection naturelle ont un rôle dans l'évolution possible du spectre d'économie foliaire.

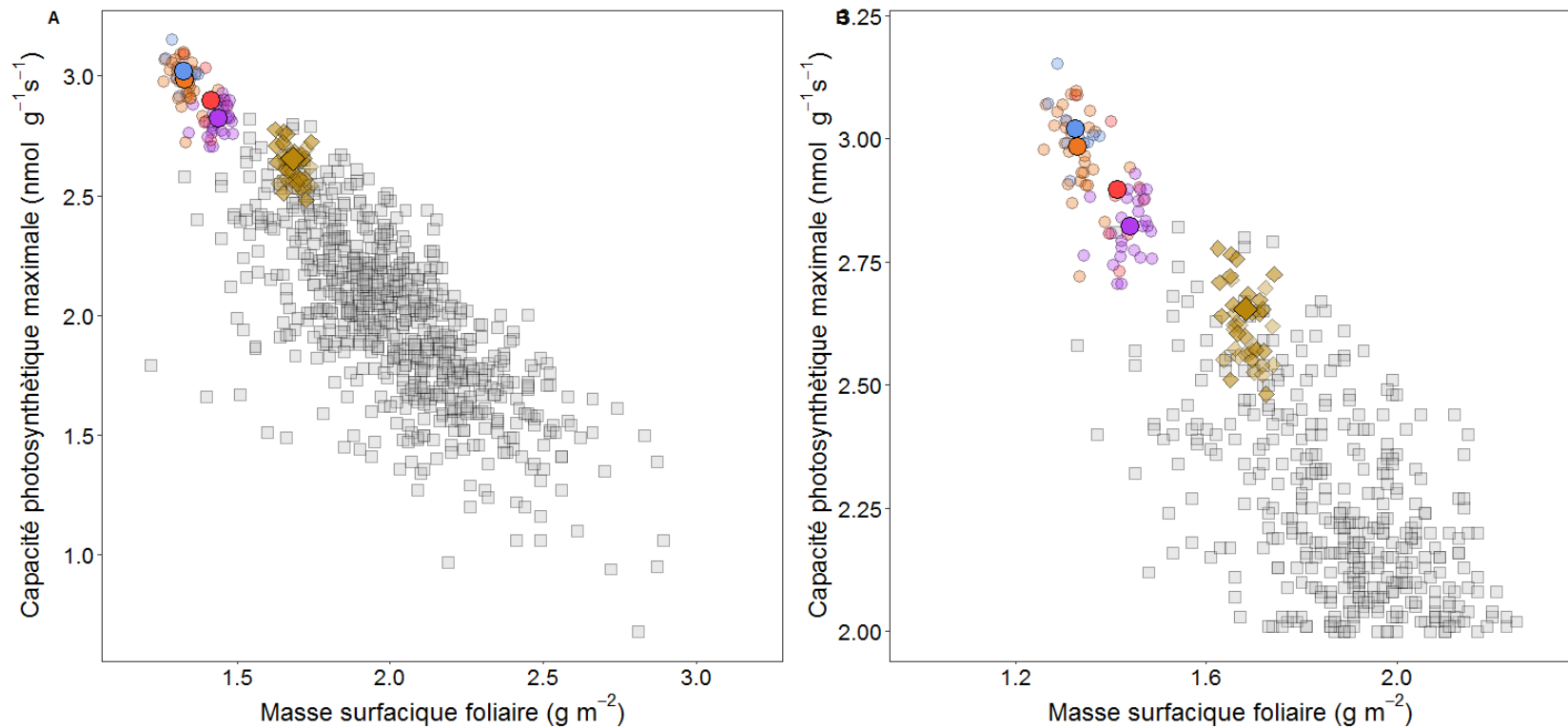


FIGURE 2 Projection de 5 espèces cultivées dans le spectre des ressources foliaires mis en évidence par Wright et al. (2004) chez 2548 espèces sauvages. (A)-(B) : Projection de toutes les espèces cultivées étudiées (blé tendre, blé dur, maïs, millet, sorgho) dans le spectre d'économie des ressources foliaires, représenté ici par la relation entre la capacité photosynthétique foliaire et la masse surfacique foliaire, en conditions bien irriguées. Les carrés gris représentent la valeur moyenne de 2548 espèces sauvages. Les points ronds représentent les moyennes de chacune des variétés de maïs (orange, n= 30), millet (bleu, n=9), sorgho (rouge, n=10) et blé tendre (violet, n=25) étudiées lors du chapitre 3. Les losanges jaunes représentent les moyennes des variétés de la sous-espèce *T. triticum durum*. Les plus gros points et losange représentent la valeur moyenne de chacune des espèces.

3. La plasticité phénotypique du spectre d'économie foliaire

Peu d'études ont étudié l'effet d'un stress environnemental sur le spectre d'économie foliaire des ressources. Au sein des espèces sauvages, la conservation du compromis entre la masse surfacique foliaire et la capacité photosynthétique en réponse à des gradients environnementaux, tels que la fertilisation azotée ou la disponibilité lumineuse, a été mise en évidence (Keenan and Niinemets, 2017; Wright and Sutton-Grier, 2012). Mais, à notre connaissance, notre étude est la première à étudier l'impact d'un stress hydrique sur le spectre d'économie foliaire chez les espèces cultivées. Similairement à ce qui a été trouvé chez les espèces sauvages, nos résultats illustrent la stabilité du spectre d'économie foliaire chez les cinq espèces cultivées (Fig. 3). Cependant, la position des génotypes le long du spectre d'économie foliaire (Fig. 3), est le résultat de la réponse plastique des génotypes face à un stress hydrique pour les deux traits étudiés (Anderegg et al., 2018). Ce résultat confirme que le spectre d'économie foliaire ne peut pas être vu comme une enveloppe universelle des contraintes, mais bien comme le résultat de régulations physiologiques.

À l'échelle foliaire, nous avons montré l'existence d'un compromis écophysiologique pour l'utilisation des ressources chez les espèces cultivées et son maintien en réponse au stress hydrique. Pour chacun des deux traits fonctionnels étudiés, une variabilité phénotypique est possible entre les génotypes, notamment en réponse au stress hydrique, mais, elle est limitée par la sélection naturelle. Il est alors difficile d'« outrepasser » ce compromis. Tout d'abord, certaines combinaisons phénotypiques ne sont pas viables dans les conditions naturelles. Ensuite, la sélection d'une variabilité phénotypique peut en entraîner une autre non désirée. Par exemple, à l'échelle foliaire, améliorer le métabolisme pourrait se faire au détriment de la défense (Milla et al., 2015; Prieto et al., 2017). Les combinaisons de traits, associées au spectre d'économie foliaire, doivent donc être prises en compte dans les programmes de sélection.

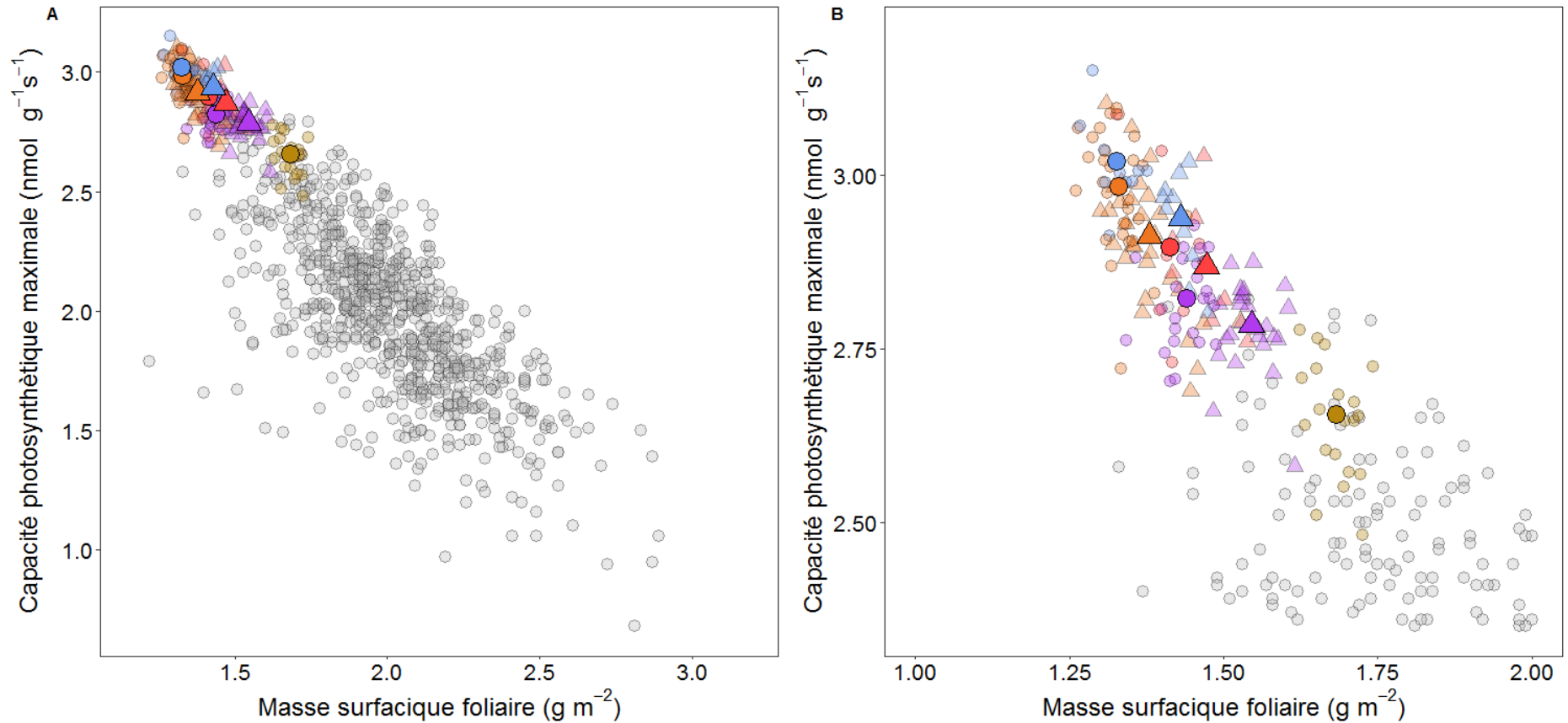


FIGURE 3 Projection des 5 espèces cultivées, en conditions bien irriguée et stress hydrique, dans le spectre d'économie foliaire des ressources mis en évidence par Wright et al. (2004) chez 2548 espèces sauvages. (A)–(B) : Projection de toutes les espèces cultivées étudiées (blé tendre, blé dur, maïs, millet, sorgho) dans le spectre d'économie des ressources foliaires, représenté ici par la relation entre la capacité photosynthétique foliaire et la masse surfacique foliaire, en conditions de stress hydrique (triangles) et bien irriguées (ronds). Les ronds gris représentent la valeur moyenne des traits pour 2548 espèces sauvages en conditions bien irriguées. Les ronds et les triangles orange, bleu, rouge et violet représentent les moyennes de chacune des variétés de maïs ($n=30$), millet ($n=9$), sorgho ($n=10$) et blé tendre ($n=25$) en conditions bien irriguée et de stress hydrique, respectivement. Les ronds jaunes représentent les moyennes des géotypes de la sous-espèce *T. turgidum durum* ($n=20$) cultivées en conditions bien irriguées au cours du chapitre 1.

II. Une contrainte biophysique illustrée chez les espèces cultivées

Au cours de notre étude, nous avons étudié l'allométrie au sein d'une espèce céréalière, le maïs, cultivé en serre dans la plateforme de phénotypage haut-débit PHENOARCH. Cette plateforme permet une irrigation maîtrisée des plantes cultivées en pot individuel. Ici, deux conditions de teneur en eau du sol ont été maintenues : une condition bien irriguée et une condition de déficit hydrique. L'allocation des ressources aux différentes fonctions et structures de la plante permet de déterminer sa performance et son succès reproducteur dans un environnement donné (Poorter, 1993; Weiner, 2004). Les traits les plus facilement accessibles sont la biomasse et la croissance des parties aériennes, i.e. des tiges, des feuilles et des organes reproducteurs. Ces traits permettent de quantifier aisément les modifications de la performance des plantes en réponse à leur environnement. Chez les espèces cultivées, ces traits sont souvent utilisés dans les modèles de prédiction du rendement. Entre autres, ils permettent d'analyser les interactions compétitives entre plantes et leur impact de ces interactions sur le rendement et sa stabilité (Vega and Sadras, 2003).

1. Étendu de la variabilité phénotypique des traits liés à la taille des plants de maïs

Dans la plateforme PHENOARCH, nous avons pu mesurer des traits reliés à la croissance et la taille des parties aériennes de 337 génotypes de maïs en conditions bien irriguées et de déficit hydrique édaphique (Chapitre 2). Ces données nous ont permis d'analyser et de comparer la variabilité phénotypique de ces traits au sein de la même espèce. Avec un niveau de ressources hydriques et minérales disponibles similaire entre plantes, comme c'est le cas dans nos conditions de culture en pot, la croissance et la taille des plantes sont principalement déterminées par la vigueur initiale de la plante (taille de la graine, taille de la plantule), sa vitesse de croissance inhérente et son aptitude à intercepter la lumière incidente dans le couvert végétal (auto-ombrage et interception par les plantes voisines). Nos résultats montrent qu'au sein des 337 génotypes étudiés, l'étendue de la variabilité est plus importante pour la biomasse aérienne (feuilles et tiges) de la plante (PM) que sa croissance (PG) (Fig. 4). En conditions bien irriguées, l'héritabilité au sens large des deux traits est similairement forte ($h^2_{SL} = 0.62$ et 0.61 pour PM et PG, respectivement) ; la variabilité phénotypique de PM et PG au sein du maïs sont donc principalement expliquées par la variance génétique. Les génotypes étudiés sont des hybrides sélectionnés pour avoir des plantes plus productives (en grain ou

en fourrage). La différence de gamme de variabilité entre les deux traits pourrait être le résultat de la sélection agronomique chez le maïs.

Le stress hydrique appliqué dans notre expérience a respectivement divisé par 4 et par 1.8 l'étendue de la variabilité phénotypique de PM et PG (Fig. 4). L'héritabilité au sens large des deux traits est plus faible sous stress hydrique qu'en condition bien irriguée ($h^2_{SL} = 0.49$ et 0.54 pour PM et PG, respectivement). En conditions de déficit hydrique, la part environnementale dans la diversité phénotypique de PM et PG augmente au détriment de la variance génétique.

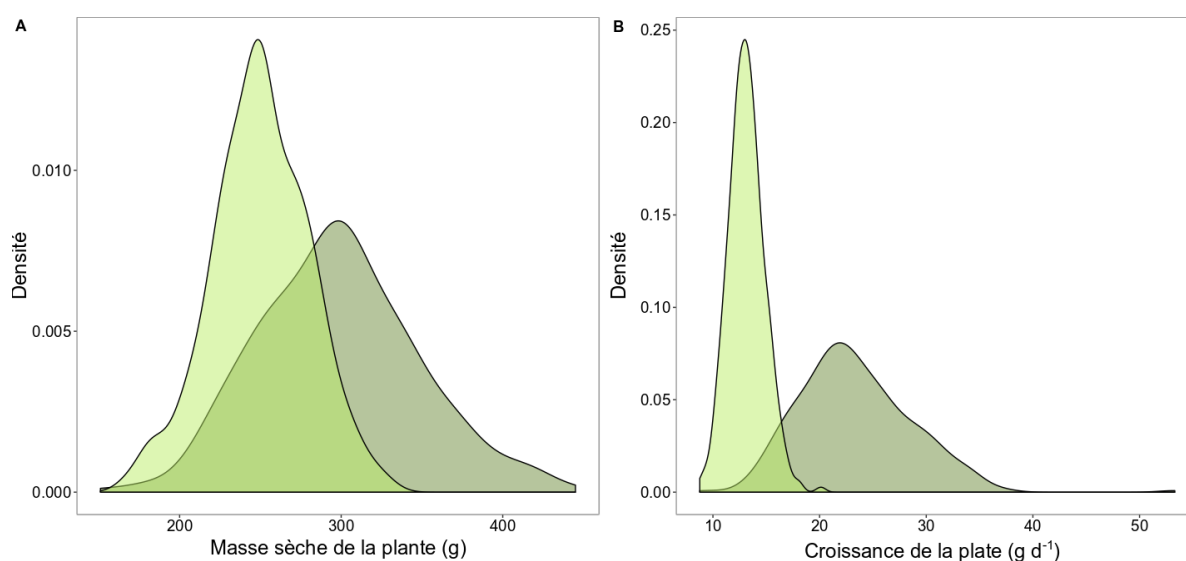


FIGURE 4 Variabilité intraspécifique de la biomasse aérienne de la plante et de sa croissance chez 337 génotypes de maïs. Les courbes de densité de fréquences pour : (A) la masse aérienne de la plante (PM), (B) la croissance de la plante (PG). Chaque couleur différencie une condition environnementale : conditions bien irriguée (vert foncé) et déficit hydrique (vert clair).

2. Impacts de la sélection agronomique sur l'allométrie

Grâce aux données obtenues, une comparaison intraspécifique de la relation allométrique entre PG et PM est réalisée chez le maïs. Elle est représentée par une relation non linéaire de la forme $PG = Y_0 PM^b$, où b est l'exposant allométrique. À l'échelle des espèces vascularisées, l'exposant allométrique est considéré comme constant et égal à $\frac{3}{4}$ (Enquist et al., 2007; Niklas and Enquist, 2001). Mais, plusieurs études ont montré que la valeur de cet exposant pouvait varier significativement au sein d'une même espèce. Par exemple, Vasseur et al. (2018) ont montré une variation de l'exposant au sein d'*A. thaliana*. Chez le maïs, nous avons trouvé un exposant constant (relation log-linéaire) mais une pente significativement supérieure au $\frac{3}{4}$ attendu selon la théorie

métabolique de l'allométrie. L'exposant allométrique de la relation entre PG et PM au sein des génotypes de maïs étudiés montre que le taux de croissance augmente plus rapidement que la taille de la plante ($PG = Y_0PM^{1.3}$). Plusieurs hypothèses peuvent expliquer cet écart observé. En premier lieu, le stade de développement auquel les traits ont été mesurés. En effet, les plantes n'avaient probablement pas atteint leur taille maximale au moment de la mesure de la biomasse, et il se peut que l'ordre de taille des génotypes ne soit pas respecté. Il a également été démontré que la culture des plantes en pots individuels peut contraindre la croissance de la plante et modifier l'allocation de la biomasse aux différents organes aériens et souterrains (Dambreville et al., 2017; Poorter et al., 2012). De plus, même si les plantes sont isolées au niveau souterrain et ne sont donc pas en compétition pour l'accès aux ressources édaphiques (eau, éléments minéraux, la disposition spatiale au sein de la plateforme constitue un peuplement qui, en plus de l'hétérogénéité environnementale de la serre, n'empêche pas la compétition pour la lumière entre plantes voisines. Deng et al. (2012) ont montré qu'il existait une relation non-linéaire entre la biomasse de la plante (PM) et la densité critique de peuplement (densité de peuplement à partir de laquelle toutes les ressources disponibles ont été utilisées). Dans notre étude, avec la biomasse moyenne observée, la densité critique, selon l'analyse de Deng et al., serait de 14 plantes/m². Au champ, la densité de semis du maïs varie entre 7 et 10 plantes/m² (Source : Arvalis). Or, la densité de peuplement dans la plateforme est de 18 plantes/m², soit au-dessus de la densité critique pour le maïs et celle généralement utilisée au champ. Il est donc possible que la biomasse des plantes soit contrainte par une densité de peuplement utilisée dans la plateforme, avec également des conséquences sur la répartition de la biomasse et les relations allométriques.

3. La plasticité phénotypique de l'allométrie

En conditions de déficit hydrique, la relation allométrique entre PG et PM montre une pente allométrique significativement inférieure (1.03) à celle observée en condition bien irriguée (1.3). Malgré une contrainte structurale difficilement franchissable (Voje et al., 2014), une plasticité de la relation allométrique entre PC et PM est possible dans des conditions environnementales stressantes. Peu d'études en biologie végétale, à notre connaissance, se sont intéressées à la variabilité de l'exposant allométrique dans des conditions environnementales stressantes.

Au sein d'*A. thaliana*, Vasseur et al. (2017) ont observé une variabilité de l'exposant allométrique selon un gradient environnemental. Ils ont suggéré que cette variabilité permettait d'obtenir un optimum phénotypique, maximisant la performance individuelle, et résultat de la sélection naturelle (Vasseur et al., 2018). Des variabilités de la pente sont possibles et peuvent être avantageuses pour un environnement particulier (Vasseur et al., 2018). En conditions sous-optimales,

une plasticité des relations allométriques est possible, résultat de la sélection naturelle, afin d'adapter le phénotype.

III. Intégration des contraintes et compromis pour évaluer l'espace phénotypique des espèces cultivées

1. Intégration à l'échelle de la plante

La diversité des plantes peut être organisée selon des dimensions, représentées par des covariations entre traits fonctionnels (Westoby, 1998; Westoby et al., 2002). Les dimensions sont définies par des groupes de traits phénotypiques corrélés entre eux et reflétant les contraintes et les compromis qui structurent le phénotype (Chapin et al., 1993). En étudiant simultanément des covariations entre six traits fonctionnels, Diaz et al. (2016) ont évalué le spectre des formes et fonction de 46 085 espèces sauvages. Deux dimensions indépendantes permettaient de discriminer la majeure partie de la variabilité possible : le spectre d'économie foliaire et l'allométrie.

Au cours de cette thèse, nous avons suggéré la pertinence d'utiliser ces deux dimensions, mises en évidence chez les espèces sauvages, au sein des espèces cultivées pour analyser et comparer les variabilités phénotypiques. Nous nous sommes intéressés principalement à l'échelle foliaire et à deux dimensions de stratégies fonctionnelles. Nous proposons donc d'élargir cette étude avec d'autres traits fonctionnels à l'échelle d'autres organes, et de comprendre les covariations possibles entre eux. Dans ce contexte, Messier et al. (2017) proposent de réaliser des réseaux avec des traits foliaires, racinaires, plantes entières, en mettant en évidence leur compromis et contraintes, afin d'intégrer les différentes fonctions de la plantes et les formes possibles du phénotype. L'intégration d'autres contraintes et compromis, à différentes échelles de la plante, permettrait une évaluation plus précise de l'espace phénotypique des espèces cultivées. La question se pose sur le nombre de dimensions nécessaires à ajouter pour évaluer la diversité phénotypique des espèces cultivées.

2. Intégration d'une dimension liée aux racines

Dans ce contexte, nous avons mis en évidence, au cours du chapitre 1, des inter-corrélations entre des traits fonctionnels associés aux spectres d'économie foliaire et racinaire. Les covariations entre ces traits ont été étudiées et comparées entre les différentes sous-espèces du blé dur. Leur étude conjointe a mis en évidence des changements au cours de la domestication du blé dur, dont notamment une modification commune de la stratégie globale d'utilisation des ressources aériennes et souterraines (Roucou et al., 2018). Au cours de la domestication des espèces cultivées, les pratiques agricoles ont évolué, et notamment l'apport d'intrants. De plus, la forte densité de

peuplement entraîne une compétition pour les ressources entre les plantes. L'étude du spectre d'économie racinaire permet de comprendre l'adaptation de la plante cultivée pour l'utilisation des ressources du sol. Chez les élites du blé dur, nous avons mis en évidence une séparation entre les stratégies d'acquisition foliaire et racinaire, illustrée par la perte de covariations entre les traits fonctionnels (Roucou et al., 2018). Ce résultat suggère une adaptation de chacun des compartiments aux conditions environnementales. Au cours de la domestication, les variations des inter-corrélations entre les dimensions foliaires et racinaires sont associées à des adaptations différentes aux ressources du milieu. Suite aux changements du sol liés aux pratiques agricoles, la dimension racinaire est essentielle pour comprendre la diversité phénotypique des espèces cultivées.

Le phénotype étendu représente l'ensemble des microbiomes (bactéries et champignons) racinaires et foliaires recrutés par la plante. Ces microbiomes interviennent à la fois dans la protection, la croissance et la nutrition de la plante (Turner et al., 2013). L'étude de leur recrutement permet de mieux comprendre la stratégie écologique de la plante (Philippot et al., 2013). Au cours de la domestication des espèces cultivées, l'étude du phénotype étendu peut approfondir les connaissances sur l'évolution des stratégies de la plante vis-à-vis de son environnement (Pérez-Jaramillo et al., 2016). Récemment, nous avons étudié la composition du microbiome rhizosphérique au cours de la domestication du blé dur. Les premiers résultats montrent une stabilité des groupes fonctionnels représentés, mais une diversité dans la composition des unités taxonomiques opérationnelles (l'équivalent d'espèce) de champignons et bactéries. Nous avons aussi trouvé une héritabilité non négligeable du microbiome racinaire (0.26). En effet, la spécialisation du microbiome recruté aurait changée au cours de la domestication pour s'adapter à la disponibilité des ressources du sol. L'étude du phénotype étendu permettrait d'élargir le phénotype des espèces cultivées jusqu'au recrutement des microorganismes associés à la plante. Ces connaissances permettraient d'adapter les pratiques agricoles, comme l'utilisation d'intrants. Mais aussi, le phénotype étendu, c'est-à-dire l'ensemble du microbiome racinaire, pourrait être considéré comme un nouveau trait fonctionnel à intégrer dans la dimension racinaire.

3. Intégration d'une dimension liée au rendement

Au cours de leur domestication, les espèces cultivées ont été sélectionnées pour leur caractéristique agronomique, dont le rendement (Meyer et al., 2012). Parallèlement à la réduction de la diversité génétique (Doebley et al., 2006; Zeder et al., 2006), une convergence phénotypique due à la sélection agronomique est attendue (Guerra-Garcia and Pinero, 2017; Lenser and Theißen, 2013). Dans ce contexte, il semble essentiel pour analyser la variabilité phénotypique des plantes cultivées de prendre en compte le rendement. Nous avons étudié des céréales, dont le rendement se caractérise

par la quantité mais aussi la qualité des grains, telle que la teneur en protéines. Chez les céréales, il existe un compromis entre augmenter le rendement et la teneur en protéines des grains (Simmonds, 1995). En effet, lors de leur remplissage, les ressources sont allouées soit pour augmenter le nombre de grains, soit pour améliorer la teneur en nutriments. Une partie des ressources mobilisées lors du remplissage des grains est issue de la feuille drapeau (dernière feuille mature) (Biswal and Kohli, 2013). Or, l'adaptation morpho-physiologique de la feuille drapeau est liée à la stratégie d'utilisation des ressources. De plus, la taille de la plante contraint l'allocation des ressources aux grains selon l'espèce céréalière considérée (Vega et al., 2000). L'allométrie et le spectre d'économie foliaire semblent inter-corrélés avec la dimension liée au rendement. Pour évaluer l'espace phénotypique des espèces cultivées, nous proposons d'intégrer cette dimension associée à l'allocation des ressources lors du remplissage des grains.