

L'écologie comparative comme cadre conceptuel

Objectifs de l'écologie comparative

Le cadre conceptuel de l'écologie comparative, dans lequel s'inscrit cette thèse, a été développé dans les années 1990 dans une série d'articles fédérateurs (Calow, 1987; Keddy, 1992, 1994; Westoby, 1998; Weiher *et al.*, 1999). La recherche en écologie souffre de trois principales difficultés : un nombre important d'espèces, un nombre encore plus important d'interactions envisageables (e.g. prédation, mutualisme, compétition) et une multitude d'habitats possibles (Keddy, 1994). Le triangle CSR est une première approche assez fructueuse pour résoudre ces problèmes, en classant les espèces selon des stratégies définies par leurs capacités compétitives et leur tolérance aux stress environnementaux et aux perturbations (Pierce *et al.*, 2013). Cependant, il est difficile à utiliser dans tous les contextes : il manque d'un protocole de mesures généralisables à toutes les espèces, la mesure de certains traits doit être faite en référence à l'environnement ou une autre espèce, et les définitions d'un stress et de compétition qu'il considère sont très critiquées (Westoby, 1998). Keddy (1994) propose de revenir à des descripteurs plus fondamentaux des plantes pour pouvoir apprécier les lois générales en écologie, en faisant référence à la classification des étoiles par Ejnar Hertzsprung et Henry Norris Russell. Le diagramme de Hertzsprung–Russell, ou diagramme H-R, est un graphique représentant la luminosité des étoiles visibles (magnitude absolue des étoiles) en fonction de leur température (Fig. 2). La plupart des étoiles observables se situent le long d'un seul axe, appelé séquence principale et allant des étoiles très lumineuses à couleur froide jusqu'aux étoiles les moins lumineuses à couleur chaude. Malgré la simplicité apparente de cette approche, elle a permis de prédire la mort des étoiles ou leur évolution en trou noir ou en naine blanche (Keddy, 1994). Cette analogie permet une certaine flexibilité dans ce qu'on pourrait appeler une loi en écologie puisqu'il existe des exceptions (ici les naines blanches et les géantes rouges) inhérentes à la complexité de la biologie. Une loi en écologie n'est donc pas universelle, elle doit pouvoir prédire le fonctionnement des organismes et des écosystèmes en général (Lawton, 1999).

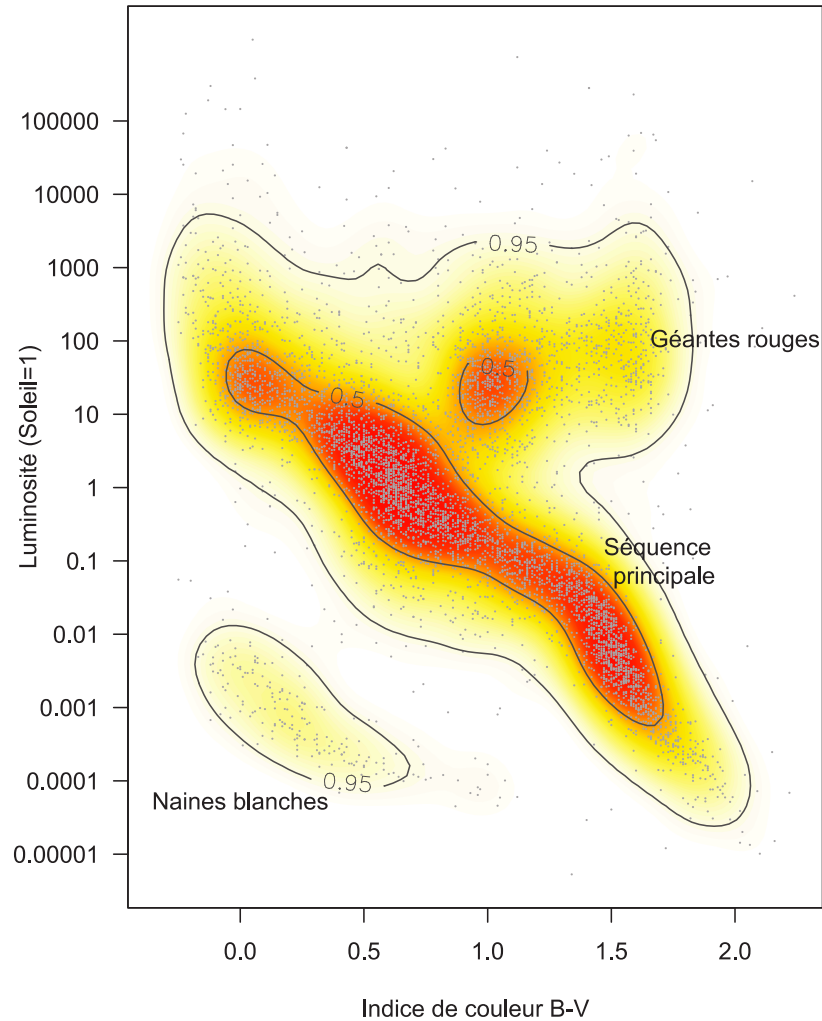


Figure 2 : Diagramme de Hertzsprung-Russell représentant la luminosité des étoiles en fonction de leur couleur. Chaque point gris représente une étoile visible depuis la terre. Le gradient de couleur de jaune à rouge représente un gradient de densité des points sur le graphique et permet de mettre en évidence les associations luminosité-couleur les plus fréquentes. La combinaison des ellipses annotées 0.5 (0.95) encerclent 50% (95%) des étoiles du jeu de données. Les données proviennent du département d'astronomie de l'université de Case Western Reserve, Yale, EU et sont disponibles via ce lien <https://rdr.io/cran/GDAdata/man/HRstars.html>.

Outils de l'écologie comparative

Pour répondre aux besoins de simplification et de généralisation, l'écologie comparative combine deux outils : l'approche corrélative et le *screening* (Keddy, 1992). L'approche corrélative a pour objectif d'identifier les variables prédictives du fonctionnement des organismes et comprendre leurs réponses à l'environnement. L'approche corrélative a donc deux composantes, les relations trait-trait et les relations trait-environnement. En recherchant

les relations universelles entre des variables quantitatives dépendantes et indépendantes, l'exploration des relations trait-trait a pour ambition de prédire le comportement d'un système grâce à la mesure de quelques variables (Rigler, 1982). Il faut préciser qu'il s'agit d'aller au-delà de la simple prédiction d'une variable d'un système par une autre. En s'appuyant sur une théorie, l'écologie empirique doit pouvoir expliquer le fonctionnement du système. Ainsi, les enseignements acquis dans un écosystème donné doivent s'appliquer dans des contextes écologiques différents (Keddy, 1992; Westoby, 1998). Pour pouvoir formuler des lois indépendantes du contexte écologique, les théories et les modèles de prédiction doivent prendre en compte l'effet de l'environnement sur les traits eux-mêmes mais aussi sur les relations trait-trait. Les attributs sont les valeurs ou modalités prises par un trait (Lavorel *et al.*, 1997) et qui varient selon les individus et les espèces en fonction de l'environnement dans lequel ils sont mesurés. Il est attendu que certains attributs soient favorisés dans des environnements particuliers. Ainsi, un remplacement d'espèces le long de gradients environnementaux spatiaux et temporels en fonction de leurs attributs est attendu en écologie des communautés (Keddy, 1992b). Cela implique également que l'attribut puisse varier entre les individus d'une même espèce le long de ces mêmes gradients si le trait a une forte valeur adaptative. Ainsi, les informations relatives à l'environnement local dans lequel les traits ont été mesurés doivent être reportées avec les matrices espèces-trait dans le but d'interpréter la signification écologique et évolutive des traits. Le *screening* est la pierre angulaire de l'écologie comparative. Elle consiste à mesurer un caractère d'intérêt sur un très grand nombre d'espèces en même temps. L'objectif est d'être le plus exhaustif possible de la zone géographique étudiée. Les exemples de screening les plus célèbres rassemblent les attributs d'un à six traits de plusieurs milliers d'espèces distribuées tout autour du globe (Wright *et al.*, 2004, 2017; Díaz *et al.*, 2016). Plusieurs protocoles de mesures ont été publiés afin de standardiser les mesures effectuées en milieu naturel ou en milieu contrôlé (e.g. Cornelissen *et al.*, 2003; Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013). D'un côté, les campagnes de mesure de traits *in natura* rapportent les attributs réellement exprimés par les plantes, mais peuvent être biaisées par la plasticité éventuelle des traits en réponse à la variabilité de l'environnement. D'un autre côté, les expérimentations en milieu contrôlé permettent d'évaluer le potentiel intrinsèque des espèces étudiées en s'affranchissant des effets de l'environnement. Mais il est peu probable que des conditions expérimentales standardisées soient optimales pour le développement et le fonctionnement de toutes les espèces étudiées. D'une manière générale, les différences entre espèces sont supposées être suffisamment grandes pour que la variabilité intra-spécifique ou l'effet de l'environnement soient négligeables (Garnier *et al.*, 2001).

La notion de trait fonctionnel

Pour révéler des lois générales de fonctionnement, l'écologie comparative repose sur le choix du caractère, par opposition à l'autoécologie qui repose sur le choix du modèle (Fig. 1). Le choix des caractères est donc l'élément limitant de la méthode en écologie comparative, il doit être fait avec précaution. L'écologie comparative a défini une série de critères permettant d'orienter le choix des caractères, qui sont alors appelés *traits fonctionnels*. Pour être qualifié de trait fonctionnel, il y a deux aspects du caractère à clarifier : l'échelle d'organisation au niveau de laquelle la mesure est prise et la fonction que le trait occupe ou estime. Premièrement, un trait doit être mesurable à l'échelle de l'individu. C'est un caractère morphologique, physiologique ou phénologique mesurable de la cellule à l'organisme entier (Violle *et al.*, 2007). Le taux de croissance d'un individu est un trait fonctionnel tandis que le taux de croissance d'une population est un paramètre démographique. Le taux de fixation du carbone (ou taux d'assimilation photosynthétique) est un trait fonctionnel tandis que la productivité primaire nette est une propriété écosystémique. Deuxièmement, les premières définitions qualifient de fonctionnel, un trait qui estime une fonction de base des organismes (Calow, 1987). Une fonction de base désigne tout processus participant à l'économie des ressources et à l'homéostasie, le maintien du milieu intérieur de l'organisme. Il s'agit donc essentiellement des processus liés à l'acquisition des ressources et la résistance aux stress et aux perturbations biotiques et abiotiques (compétitivité, tolérance aux conditions environnementales extrêmes). La construction d'hypothèses robustes quant aux rôles d'un trait dans le fonctionnement et la performance de la plante est un aspect fondamental de la démarche. En effet, un caractère peut varier entre les espèces, être un bon descripteur des différences entre les espèces, mais avoir un rôle non démontré pour le fonctionnement. Un caractère peut également être intégré au fonctionnement via des contraintes physiologiques ou évolutives, sans y être directement impliqué. Ce problème a été souligné par Gould et Lewontin lors d'un article séminal commémorant les cent ans de la disparition de Darwin, en faisant référence au problème des écoinçons de la basilique Saint-Marc de Venise ('The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm', 1979). Certains caractères d'un organisme peuvent être une conséquence accidentelle du développement et du fonctionnement des organismes qui les portent. De la même façon, les écoinçons désignent un ouvrage de menuiserie ou de maçonnerie particulièrement esthétiques et souvent très décorés (Fig. 3). Ils donnent l'illusion d'avoir été délibérément construits alors qu'ils sont le résultat de contraintes architecturales et n'ont pas de fonction structurelle.

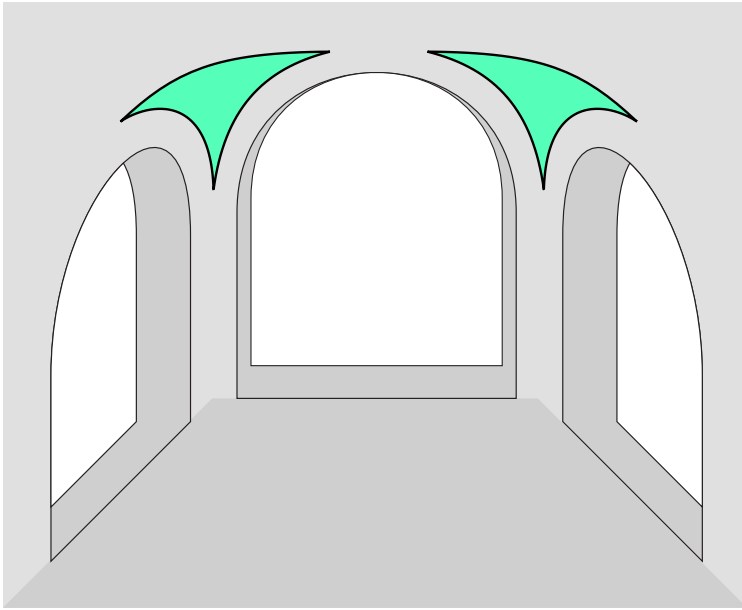


Figure 3. Les écoinçons sont le résultat de contraintes architecturales et n'ont pas de fonction structurelle. La construction d'arc est une solution architecturale permettant de réaliser des ouvertures dans des murs en transmettant les charges sur des appuis réduits. Un écoinçon (en bleu) désigne l'espace triangulaire compris entre deux arcs ou un arc et un encadrement.

Vers un diagramme H-R en écologie comparative

L'équivalent du diagramme H-R en écologie doit permettre d'organiser les espèces en catégories ou le long de syndromes en fonction des valeurs de leurs traits fonctionnels, pour former un schéma général des stratégies écologiques des plantes (Plant ecology strategy schemes, PESSs) (Westoby, 1998). Afin de fournir un langage commun pour comparer les espèces végétales et les types de végétation à travers le monde, un PESS doit avoir quatre propriétés. Premièrement, il doit révéler des différences de stratégies écologiques entre espèces. Deuxièmement, il doit être possible de placer n'importe quelle plante dans le schéma en mesurant uniquement des traits sur la plante elle-même. Troisièmement, il doit être construit grâce à des traits relativement simples à mesurer. L'objectif est de rendre la mesure systématique, même dans des études qui n'en ont pas une utilité directe, dans la perspective de méta-analyses. Enfin, les traits choisis doivent résumer toutes les principales dimensions de variabilité phénotypique des plantes.

Le schéma Leaf-Height-Seed

Le schéma LHS (Leaf-Height-Seed Scheme ; schéma Feuille-Taille-Graine) constitue un exercice théorique pour définir un PESS (Westoby, 1998) en s'appuyant sur les recherches en écologie comparative. Il est défini selon trois compromis, eux-mêmes définis par trois traits qui semblent résumer les principaux axes de fonctionnement des plantes : la surface spécifique foliaire d'une feuille (mature et développée en pleine lumière) (Specific Leaf Area, SLA), la hauteur de la canopée de la plante mature et la masse d'une graine. Le SLA est la surface déployée par une feuille par unité de masse sèche. Un fort SLA est associé à une maximisation de l'interception de la lumière et donc de la capacité photosynthétique. Un faible SLA est associé à une meilleure résistance des tissus foliaires aux dommages biotiques et abiotiques. La taille de la canopée à maturité renseigne sur les stratégies de succession. A partir d'un sol nu, qui se matérialise par exemple après la chute d'un grand arbre, les jeunes plantes se livrent à une compétition pour l'accès à la lumière. Le score compétitif des espèces est attribué en fonction de l'accumulation de biomasse. Une stratégie d'accumulation rapide est avantageuse en début de succession malgré une hauteur maximale faible. Une stratégie lente d'accumulation de biomasse est gagnante sur le long terme en permettant d'atteindre des hauteurs plus importantes. La taille des graines est inversement corrélée au nombre de graines que peut produire un individu, et donne une approximation de leurs chances de survie et d'établissement. Produire de petites graines en grand nombre donne une meilleure probabilité de survie quand les événements de mortalité sont aléatoires. Produire peu de grosses graines augmente la probabilité de survie individuelle des graines par une allocation accrue en ressources. Les grosses graines sont avantageuses quand les événements de mortalité dépendent des conditions, c'est-à-dire face à des stress comme la sécheresse, le manque de lumière voire la consommation des cotylédons. La pertinence et la simplicité de ce schéma ont pour objectif de fédérer suffisamment de chercheurs autour de la mesure des trois traits LHS et faciliter de futures méta-analyses (Westoby, 1998).

Le spectre général des formes et fonctions des plantes

Comme l'annonçait l'article fondateur des stratégies CSR, la démocratisation des ordinateurs a donné une nouvelle dimension à l'écologie comparative, grâce à une immense capacité de stockage et d'analyse (Grime, 1974). Les chercheurs ont formé des réseaux internationaux dont l'objectif était de regrouper les données expérimentales de milliers d'espèces. De nombreuses bases de données de traits de plantes ont été développées dans les

années 2000, au-delà des trois traits du LHS, avec une attention particulière portée sur certaines régions ou certains traits (Klotz *et al.*, 2002; Poschlod *et al.*, 2003; Wright *et al.*, 2004; Kleyer *et al.*, 2008; Green, 2009; Paula *et al.*, 2009; Baraloto *et al.*, 2010). La base de données TRY (Kattge *et al.*, 2011, 2020) regroupe des bases de données préexistantes et intègre un nombre croissant de jeux de données publiés avec pour objectif de collecter les mesures de traits de tous les organes des plantes en maximisant la couverture phylogénétique et géographique des espèces végétales. L'une de ses missions est de centraliser les données en écologie des plantes afin d'améliorer leur disponibilité et leur accessibilité (Kattge *et al.*, 2020). Une telle base de données a aussi permis de sonder les limites de l'espace phénotypique exploré par les plantes. Díaz *et al.* (2016) ont extrait les valeurs de six traits importants pour la croissance, la survie et la reproduction des plantes pour plusieurs milliers d'espèces. Il s'agit des trois traits du schéma LHS, le SLA, la hauteur et la masse d'une graine, ainsi que la densité spécifique des tiges, la surface d'une feuille et la concentration en azote d'une feuille. La densité spécifique des tiges reflète un compromis entre la vitesse de croissance et la résistance mécanique. La surface d'une feuille a une importance capitale pour la régulation de la température et l'équilibre osmotique des plantes. La concentration en azote des feuilles reflète en particulier la concentration en Rubisco, protéine essentielle de la chaîne photosynthétique. La concentration en azote des feuilles est donc soumise à un compromis, par son coût d'acquisition, et parce qu'elle augmente à la fois la capacité photosynthétique des feuilles et leur appétence pour les herbivores. L'analyse révèle que ces traits sont fortement corrélés à deux principales dimensions de variabilité phénotypique (Fig. 4). La première décrit un syndrome de taille allant d'espèces très grandes aux tiges denses, ayant des grandes feuilles et des grosses graines jusqu'aux petites espèces aux tiges peu denses, ayant des petites feuilles et des petites graines. La seconde décrit un syndrome foliaire allant de feuilles hautement concentrées en azote avec une grande capacité d'interception de la lumière, jusqu'à des feuilles moins concentrées en azote et plus robustes. Ces deux dimensions qui permettraient de résumer la diversité fonctionnelle des plantes définissent le spectre général des formes et fonctions des plantes (FFP). Cette analyse confirme l'importance des axes de taille et d'économie foliaire prédite par le schéma LHS (Westoby, 1998), à la différence que les axes de taille de la plante et de taille de la graine sont confondus. Récemment, Thomas *et al.* (2020) ont éprouvé la généralité du spectre FFP en effectuant une campagne de mesure de ses six traits dans des écosystèmes situés à l'extrême limite froide de la vie sur terre, les toundras. L'analyse démontre la robustesse du spectre FFP : les traits varient de façon très importante et respectent le patron de covariations attendu. Les auteurs suggèrent alors que ces syndromes pourraient constituer le schéma convoité par les fondateurs de

l'écologie comparative. Sans faire directement référence au diagramme H-R, les auteurs du spectre FFP terminent l'article par cette phrase : "The global spectrum of plant form and function is thus, in a sense, a galactic plane within which we can position any plant—from star anise to sunflower—based on its traits".

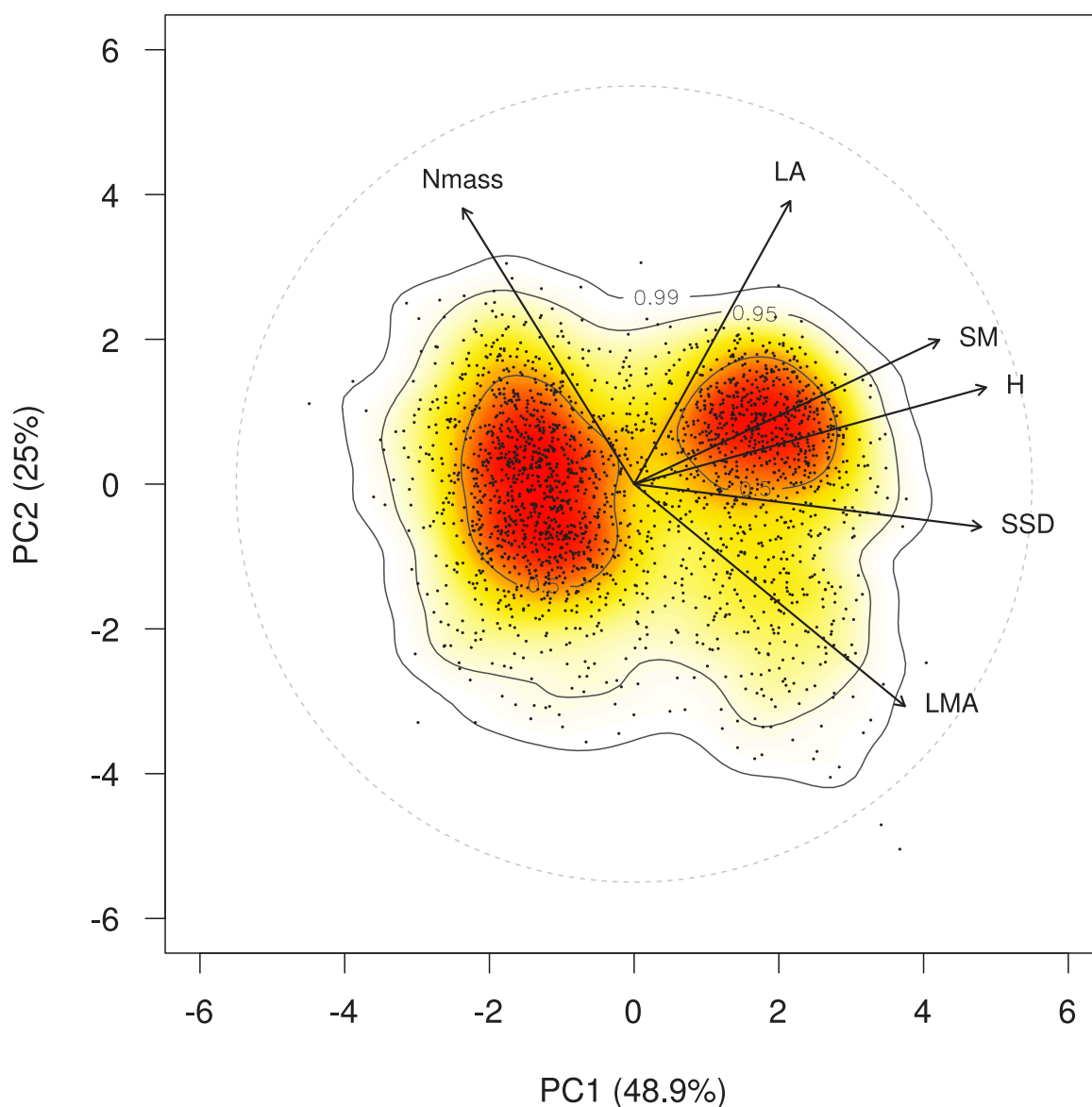


Figure 4 : Spectre général des formes et des fonctions des plantes. Chaque point noir représente une espèce de plante parmi les 2214 espèces ayant une mesure pour chacun des six traits suivants : la concentration en azote foliaire (nitrogen content per unit mass, Nmass), la surface d'une feuille (leaf area, LA), la masse d'une graine (seed mass, SM), la hauteur de la plante (height, H), la densité des tiges (specific stem density, SSD), 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/>.

La place de l'organe foliaire en écologie comparative

Historiquement, l'écologie comparative a investi beaucoup d'effort dans l'étude de l'organe foliaire. La diversité des feuilles d'un point de vue de l'anatomie, de la physiologie mais aussi plus simplement de la morphologie, des formes et des couleurs est le résultat des nombreuses tentatives d'optimisation des nombreuses fonctions qu'elles remplissent (Garnier *et al.*, 2016). Le rôle primaire des feuilles est d'intercepter les photons en provenance du soleil pour transformer leur énergie en sucres via la photosynthèse. Cette énergie est d'abord transformée par la chaîne photosynthétique en molécules à haute énergie, l'adénosine triphosphate (ATP). L'assimilation du carbone, c'est-à-dire la transformation du CO₂ atmosphérique en sucres est effectuée par la Rubisco, protéine abondante et riche en azote, activée par l'ATP. Les feuilles sont également le lieu de l'évapotranspiration, qui constitue un mécanisme indispensable à l'extraction de l'eau et des nutriments essentiels du sol. L'évapotranspiration est également un processus important pour le refroidissement des feuilles en permanence exposées au soleil. Enfin cette situation à l'interface entre la plante et son environnement expose la feuille à des dommages mécaniques (ex. grêle, vent) et en fait une cible privilégiée des herbivores. Ces éléments font de la feuille un organe dont le fonctionnement est très contraint.

Le syndrome d'économie foliaire (WLES)

Dans ce contexte, il apparaît cohérent de trouver un compromis foliaire parmi les dimensions majeures du spectre général des formes et des fonctions des plantes. Ce compromis a initialement été détecté lors de la comparaison de nombreuses espèces vis-à-vis de la durée de vie et de la surface spécifique (SLA) de leurs feuilles (Poorter, 1994). Il s'agit d'un compromis entre la robustesse et la capacité d'interception de la lumière des feuilles. Ce compromis a initialement été interprété comme le résultat de deux stratégies économiques dans un contexte de ressources limitantes, théorisé par Bloom, Chapin et Mooney (1985). Ces stratégies visent à maximiser le retour sur investissement des ressources allouées à la fabrication des feuilles. Un SLA élevé permet un taux d'assimilation de carbone rapide et une compensation rapide de l'investissement initial pour la construction de la feuille. C'est une stratégie économique rentable à court terme qui n'implique pas une longue durée de vie. A l'opposé, un faible SLA est le résultat d'un investissement important dans la construction de la feuille, il est donc associé à des durées de vie plus longues, une meilleure résistance structurelle et parfois à la production de molécules de défense contre les herbivores (ex. tanins, phénols)

(Poorter, 1994). Une étude plus récente montre que ce compromis s'intègre à des stratégies plus générales du fonctionnement des feuilles. Wright et al. (2004) ont réuni, pour un peu plus de 2500 espèces, les valeurs de SLA, de durée de vie et de quatre autres traits clefs du fonctionnement foliaire, les concentrations en azote et phosphore, et les taux d'assimilation et de respiration. La concentration en azote foliaire (leaf nitrogen content, LNC) rend compte de l'investissement dans la machinerie photosynthétique. Le phosphore foliaire (leaf phosphorus content, LPC) est essentiellement retrouvé dans les acides nucléiques et les molécules énergétiques telle que l'ATP. Le taux maximal d'assimilation du carbone, standardisé par la masse de la feuille (A_{mass}) est le produit de la photosynthèse. La photo-respiration (R_{mass}) désigne la consommation de carbone nécessaire à la maintenance des feuilles et le transport des molécules néo-synthétisées. Les auteurs ont conduit une analyse multivariée, permettant de trouver les axes majeurs de variation phénotypique dans un espace multidimensionnel constitué des traits considérés. L'analyse révèle que la variabilité de ces propriétés physiologiques, structurelles et chimiques des feuilles peut être évaluée par un seul axe de variation résumant 74% de l'information. Indépendamment de la phylogénie, des formes de vie et de l'environnement, les feuilles sont contraintes le long d'un axe unique de variation : le syndrome d'économie foliaire (The Worldwide Leaf Economics Spectrum, WLES; Wright *et al.*, 2004). Dans une représentation en trois dimensions, quels que soient les traits considérés, l'ensemble des 2500 espèces étudiées n'explorent qu'une portion limitée de l'espace phénotypique possible (Fig. 5). Il ne s'agit pas d'un volume complexe ou d'un plan, mais d'un simple et unique axe de variation. Une extrémité de cet axe est occupée par des feuilles à grande capacité d'interception de la lumière (fort SLA), à taux élevé d'assimilation de carbone et concentration élevées en azote et en phosphore. A l'extrême opposé se trouvent des feuilles à masse sèche par unité de surface (faible SLA) élevée, à forte robustesse et longue durée de vie, et qui ont un coût de maintenance élevé (fort R_{mass}). Cet axe de variation est alors interprété comme un syndrome plus global de stratégies d'utilisation des ressources, allant de feuilles dites « acquiesitives » jusqu'à des feuilles dites « conservatrices » des ressources.

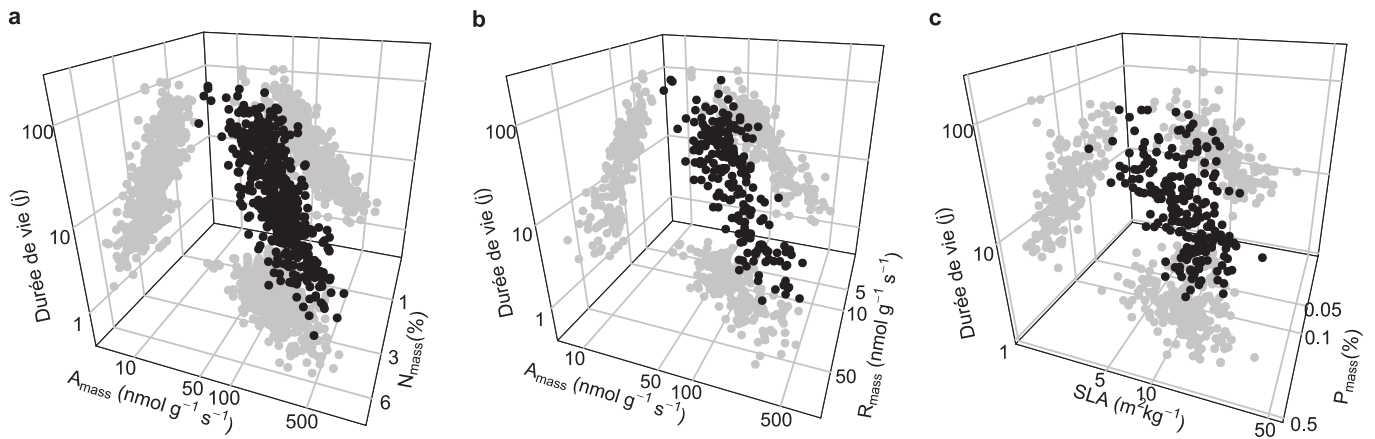


Figure 5 : Relations tridimensionnelles parmi les six traits du WLES. Chaque point noir représente une espèce. Les ombres (points gris) permettent de visualiser les relations bivariées et de se représenter le nuage de points dans l'espace. Le nombre de points dépend des données disponibles pour les combinaisons de variables considérées. Relation entre la durée de vie, le taux de photosynthèse par unité de masse (A_{mass}) et la concentration en azote (N_{mass}) ($N = 498$) (a), relation entre la durée de vie, A_{mass} et le taux de respiration par unité de masse (R_{mass}) ($N = 216$) (b), relation entre la durée de vie, la surface spécifique foliaire (SLA) et la concentration en Phosphore (P_{mass}) ($N=202$) (c). Reproduit à partir des données supplémentaires de l'article de Wright et al. (2004).

Origines éco-évolutives du syndrome d'économie foliaire

Le caractère universel de ces relations entre traits foliaires soulève une question qui reste encore irrésolue. Quelles sont les contraintes évolutives qui ont façonné l'espace phénotypique observé ? Cette question doit se décomposer en deux temps. Premièrement, quelles sont les forces de sélection qui délimitent l'espace phénotypique des possibles ? Deuxièmement, quelles sont les forces de sélection qui maintiennent la variation au sein de cet espace phénotypique ? Pour répondre à la première, il faut explorer les raisons pour lesquelles, non seulement des combinaisons de traits sont favorisées, mais aussi les raisons pour lesquelles des combinaisons de traits n'existent pas dans la nature. Une explication générale stipule que la sélection naturelle favorise les combinaisons de traits qui se trouvent le long du WLES et contre-sélectionne les combinaisons qui se trouvent en dehors (Donovan *et al.*, 2011). Par exemple, le bilan bénéfice/coût pour la plante de construire des feuilles à durée de vie courte et vitesse lente de photosynthèse est défavorable et la stratégie serait contre sélectionnée par manque de rentabilité. Cependant, cela n'explique pas pourquoi une vitesse élevée de photosynthèse ne puisse pas être associée à une durée de vie longue des feuilles (Blonder *et al.*, 2011). Dans ce cas, des contraintes de type anatomique ont été évoquées. Par exemple, l'épaisseur des parois cellulaires est positivement reliée à la robustesse des feuilles mais pourrait ralentir la circulation

du CO₂ au travers des tissus (Onoda *et al.*, 2017). Les nervures des feuilles, par leur rôle à la fois dans la structure des feuilles et le transport de l'eau et des nutriments, pourraient empêcher l'optimisation simultanée de la robustesse et de la photosynthèse (Blonder *et al.*, 2011). Cependant, les contraintes anatomiques n'empêchent pas la création de tous les phénotypes instables (Niklas, 1997). Par exemple, des feuilles à fort SLA pourraient hypothétiquement atteindre une longue durée de vie, mais les dommages mécaniques causés par le vent ou les herbivores agiraient comme agent de contre-sélection et éliminerait ces phénotypes des populations naturelles (Donovan *et al.*, 2011). Ainsi jusqu'à présent, les comparaisons entre espèces n'ont pas permis de démêler les rôles de la sélection et des contraintes dans l'évolution de l'espace phénotypique formé par le WLES. Enfin, la question du maintien de la variation au sein de l'espace phénotypique possible pourrait s'expliquer par la diversité des environnements terrestres. Par exemple on s'attend à ce que les environnements défavorables à la croissance, c'est-à-dire ayant des niveaux de ressources (eau, chaleur, nutriments) faibles, favorisent des stratégies de conservation des ressources (Borgy *et al.*, 2017). Cependant, les traits du WLES ne suffisent pas à évaluer spécifiquement la capacité des feuilles à conserver les ressources. Plus généralement, la valeur adaptative des traits du WLES et des traits associés le long de gradients de disponibilité de ressources n'a pas été clairement démontrée (Donovan *et al.*, 2011).

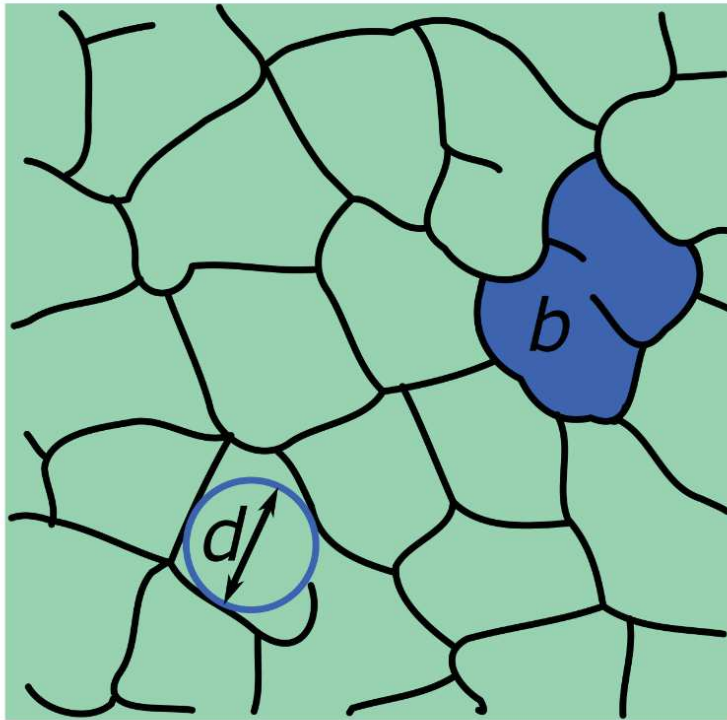
L'architecture des nervures, une contrainte à l'origine du WLES ?

Les nervures sont impliquées à la fois dans le transport de l'eau et des nutriments, processus essentiel à la réalisation de la photosynthèse, et dans le maintien et la résistance structurelle des feuilles, déterminant pour la durée de vie. A cet égard, l'architecture des nervures foliaires représente un marqueur possible des contraintes anatomiques à l'origine du WLES (Blonder *et al.*, 2011). L'architecture des nervures foliaires désigne la manière dont les segments de vaisseaux conducteurs sont agencés et connectés les uns par rapport aux autres pour former le système circulatoire des feuilles. La diversité des architectures rencontrées dans la nature est très grande (Niinemets *et al.*, 2007). La description de l'architecture des nervures a, dans un premier temps, été portée sur les premiers ordres de nervures, c'est-à-dire la ou les nervures principales qui émergent du pétiole des feuilles (ordre un), et les nervures qui leur sont directement connectées (ordre deux). Chez les Angiospermes, on distingue notamment les systèmes pennés (une nervure centrale et des nervures secondaires émergeant régulièrement le long de celle-ci), palmés (plusieurs nervures rayonnantes à partir de la base de la feuille) et

parallèles (des nervures issues du pétiole et se rejoignant à l'apex de la feuille). Les traits architecturaux sont utilisés depuis longtemps pour l'identification de taxons de plantes fossilisées (Trivett & Pigg, 1996). Cela a permis d'émettre des hypothèses quant au rôle de l'architecture des nervures dans la performance et l'adaptation des plantes à leur environnement biotique et abiotique (Carlquist, 1975; Niklas, 1997; Sperry, 2003). Des études de paléobotanique ont montré que les innovations architecturales des nervures des Angiospermes à partir du réseau ancestral ouvert et dichotomique est une étape décisive de leur succès sur les gymnospermes et les fougères au cours du Crétacé (Uhl & Mosbrugger, 1999; Roth-Nebelsick *et al.*, 2001; Sack & Frole, 2006; Brodribb *et al.*, 2007; Blonder *et al.*, 2011). Ces innovations impliquent essentiellement une augmentation de la densité du réseau de nervures (vein density, VD) (Roth-Nebelsick *et al.*, 2001; Brodribb & Feild, 2010; Blonder *et al.*, 2011), mesurée comme la longueur totale des segments de vaisseaux conducteurs divisée par la surface de la feuille (Fig. 6). C'est un trait intégratif de plusieurs fonctions intéressantes du réseau de nervures foliaire. Il reflète l'investissement dans la construction d'un réseau de tissus lignifiés dans les feuilles, et donc potentiellement dans leur résistance mécanique (Onoda *et al.*, 2011). Un réseau de nervures dense signifie également que tout point de la feuille se trouve à proximité immédiate d'un segment de vaisseau. Ceci se traduit par une réduction de la distance moyenne entre le lieu de la photosynthèse et le lieu de circulation des nutriments, supposée favoriser des taux élevés de photosynthèse (Brodribb *et al.*, 2007). Un réseau de nervures dense est aussi une solution pour multiplier les routes alternatives au transport de l'eau et des nutriments. Plusieurs événements peuvent être à l'origine de la rupture de la continuité hydraulique du réseau de nervures tels que des dommages causés par des herbivores, ou des phénomènes d'embolisme des vaisseaux pendant des périodes de froid ou de sécheresse (Brodribb *et al.*, 2016). Cependant, les explorations du rôle fonctionnel des nervures et de leurs implications dans la performance des plantes et leur valeur sélective sont rares dans la littérature (Niinemets *et al.*, 2007).

Blonder et collaborateurs (2011, 2013, 2015) ont construit un jeu d'équations capables de prédire les traits du WLES en fonction de trois descripteurs du réseau de nervure : la densité du réseau, la distance moyenne entre deux nervures et le nombre de boucles du réseau (Fig. 6). Ces traits renseignent sur les trois fonctions principales des nervures, telles que définies plus haut. Une forte densité du réseau de nervures (VD) implique un investissement coûteux en tissus lignifiés. Une courte distance inter-veineuse (d) optimise la vitesse des flux d'eau et de carbone. Les boucles (b) fournissent des routes alternatives en cas de dommage. La force de ce

modèle est de pouvoir expliquer l'ensemble des relations trait-trait du WLES, au-delà des mécanismes proposés par le passé qui ne pouvaient expliquer que certaines de ces relations (Brodribb *et al.*, 2007; Feng *et al.*, 2008; Niklas *et al.*, 2009; Brodribb & Feild, 2010). Le modèle a été confronté à des données réelles dans deux études expérimentales, chez *Arabidopsis thaliana* et chez *Populus tremuloides*, qui ont toutes les deux confirmé son pouvoir prédictif (Blonder *et al.*, 2013, 2015). Cependant, l'analyse de sensibilité des paramètres du modèle révèle que *b* n'a pas un fort pouvoir prédictif sur les traits du WLES (Blonder *et al.*, 2011). De plus, étant donnée la forte relation qu'il existe entre VD et *d* dans les systèmes naturels (Uhl & Mosbrugger, 1999), les relations entre les traits du WLES peuvent être prédites par un seul de ces deux traits. Ce résultat est en accord avec d'autres travaux montrant que le WLES pourrait avoir pour origine une contrainte structurelle imposée par un unique trait qui n'aurait pas été reporté dans l'article original du WLES. Shipley et collaborateurs (2006) stipulent que ce trait pourrait avoir un lien avec le volume relatif occupé par les parois cellulaires (rôle de soutien) par rapport au volume occupé par le cytoplasme des cellules (rôle métabolique). Les nervures étant composées à majorité de xylème, Blonder et collaborateurs suggèrent que le trait manquant serait la densité de nervures. Ces travaux en écologie comparative confirment l'importance de VD comme un trait central dans le fonctionnement de plantes comme l'ont suggéré les travaux en écologie et physiologie présentés plus haut. Cependant, l'implication des nervures dans le WLES a fait l'objet d'un vif débat dans la littérature (Blonder *et al.*, 2011, 2014; Sack *et al.*, 2013; Onoda *et al.*, 2017). De plus, rien n'indique que la diversité architecturale des nervures foliaires ne soit pas une conséquence secondaire du WLES, à la manière des écoinçons de Saint-Marc. En effet, malgré un fort potentiel adaptatif (Brodribb *et al.*, 2016), les démonstrations empiriques de l'importance de ces traits architecturaux dans la performance et la valeur sélective des plantes sont rares dans la littérature.



$$VD = \frac{\text{longueur du réseau}}{\text{SURFACE}}$$

Figure 6 : trois descripteurs du réseau de nervure : la densité du réseau (VD), la distance moyenne entre deux nervures (d) et le nombre de boucles (b) du réseau. La surface verte représente une portion de surface foliaire laissant apparaître le réseau de nervures (noir) par transparence. Adapté de Blonder et al. 2011 Fig. 2.

Le rôle du WLES dans la conservation des nutriments

Pour maximiser l'assimilation du carbone, la chaîne photosynthétique requiert de nombreuses protéines riches en azote (Chapin, 1980). Cependant, cet élément est limitant dans la plupart des écosystèmes et les formes les plus abondantes ne sont pas directement assimilables par les plantes (Berendse & Aerts, 1987; Aerts & Chapin, 1999). En conséquence, l'absorption de l'azote est un processus coûteux qui doit engendrer de fortes contraintes sur l'utilisation de l'azote dans les feuilles. Dans ce contexte il est attendu une sélection pour des traits réduisant les pertes et maximisant la conservation des nutriments plutôt que des traits améliorant l'acquisition de l'azote (Aerts & Chapin, 1999). La capacité des plantes à conserver les nutriments est évaluée classiquement à travers la durée de vie des feuilles et l'efficacité de résorption au moment de la sénescence des feuilles. Investir dans la construction de feuilles à durée de vie longue, c'est-à-dire protégées sur le long terme contre d'éventuels dommages biotiques ou abiotiques, permet de conserver longtemps les protéines riches en azote et maximiser leur utilisation pour la fixation du carbone (Chabot & Hicks, 1982). Mais dans certaines conditions environnementales particulières ou en fonction des stratégies déployées par la plante, il peut être plus avantageux de remobiliser ce qui a été investi dans une feuille pour le réinvestir dans de nouvelles feuilles, plutôt que de protéger cette feuille contre la sénescence (Havé *et al.*, 2017). La sénescence des feuilles est un processus dynamique complexe, qui va au-delà de la mort progressive des tissus (Chabot & Hicks, 1982). La résorption de l'azote définit le processus par lequel les feuilles sénescentes catabolisent les protéines, en particulier les protéines des chloroplastes (Havé *et al.*, 2017; Moison *et al.*, 2018), pour remettre l'azote en circulation et le réallouer aux tissus vivants en croissance (Killingbeck, 1986). Ce processus se traduit par un jaunissement progressif des feuilles (Fig. 7). L'efficacité de la résorption est calculée par la différence entre la quantité d'azote d'une feuille adulte et la quantité d'azote de cette feuille à la fin de la sénescence. Elle est rapportée à la quantité d'azote de la feuille adulte pour obtenir un pourcentage d'azote résorbé (Killingbeck, 1986). Des études comparatives interspécifiques montrent que l'efficacité de résorption peut varier de 50% à 90% (e.g. Aerts & Chapin, 1999; Drenovsky *et al.*, 2019). L'étude de la résorption chez des espèces modèles comme *Triticum* spp. et *Arabidopsis thaliana* montre que c'est un processus déterminant de la qualité des graines (Masclaux-Daubresse & Chardon, 2011; Vilmus *et al.*, 2014). Cependant, l'exploration des corrélations entre l'efficacité de résorption de l'azote et une mesure plus complète de la valeur sélective des plantes manque dans la littérature. Plus

généralement, le rôle de la résorption de l'azote foliaire dans le fonctionnement et la performance des plantes est encore mal connu.

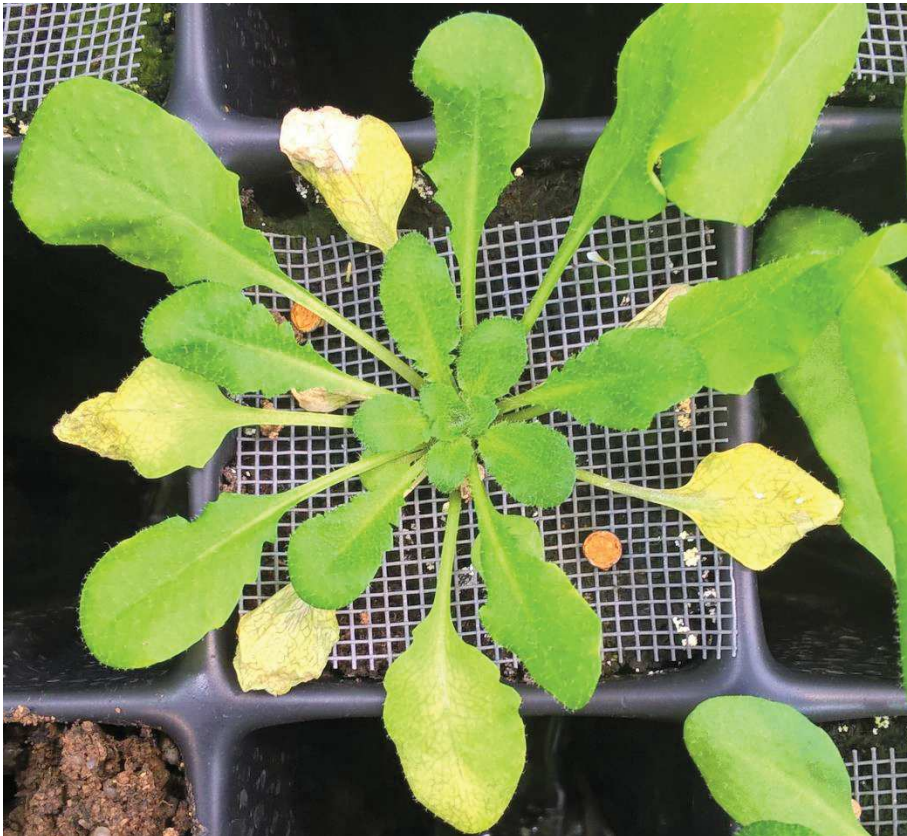


Figure 7 : Photographie en vue plongeante d'un individu de l'espèce *Arabidopsis thaliana* cultivé en pot sous serre. Le jaunissement des feuilles lors de la senescence des tissus révèle le réseau de nervures par transparence. Crédit Photo : Kevin Sartori.

Une interprétation du WLES étendue aux stratégies d'acquisition et de conservation des ressources permet d'intégrer le processus de résorption au fonctionnement des plantes. Le faible coût de production des feuilles à fort SLA permet une production rapide de nouvelles feuilles. Associées avec une durée de vie courte, elle permet un renouvellement rapide des tissus qui pourrait se faire au détriment d'une résorption efficace. C'est une stratégie qui peut néanmoins permettre une certaine flexibilité dans des milieux où les ressources sont distribuées de manière hétérogène (Grime, 1994). D'autre part, les espèces à faible SLA ont une durée de vie des feuilles longue, permettant de séquestrer l'azote plus longtemps. Cependant, même si ces

mécanismes permettent de connecter les stratégies du WLES à la rétention des nutriments par la durée de vie des feuilles, rien n'indique qu'une grande efficacité de résorption soit également intégrée à une stratégie de conservation des ressources. L'efficacité de résorption pourrait agir comme une variable d'ajustement en fonction de la disponibilité en ressources du milieu. En effet, plusieurs études ont reporté une plasticité assez importante de ce trait dans des expérimentation à plusieurs niveaux de fertilisation (voir Drenovsky *et al.*, 2019 pour une méta-analyse). En conséquence, les rares études comparatives examinant le lien entre les traits du WLES et l'efficacité de la résorption ne rapportent pas de signal clair (Kazakou *et al.*, 2007; Freschet *et al.*, 2010).

La vitesse de résorption des nutriments est une dimension de la résorption qui a encore été très peu étudiée. Pourtant, des références historiques de l'étude de la sénescence la décrivent comme un processus dynamique complexe (Chabot & Hicks, 1982; Harper & Seltek, 1987). Des recherches plus récentes font état d'une importante variabilité de vitesse de jaunissement des feuilles entre génotypes de l'espèce modèle *Arabidopsis thaliana* (Diaz *et al.*, 2005, 2008) et de variation de la vitesse de concentration d'azote dans des feuilles de blé au moment du remplissage des graines (Vilmus *et al.*, 2014). Chez des espèces capables d'un renouvellement rapide de leurs feuilles, caractéristique des espèces à fort SLA (Grime, 1994), une vitesse de résorption rapide pourrait être avantageuse. A l'inverse, une stratégie de conservation des ressources, associée à des longues durées de vie et des renouvellements lents des feuilles, pourrait être associée à des vitesses de résorption plus lentes. En écologie comparative, l'approche classique pour caractériser la résorption de l'azote s'est concentrée sur des mesures instantanées des concentrations en azote, pendant le stade adulte de la feuille (LNC) et à la fin de la sénescence, permettant d'estimer l'efficacité de la résorption (Aerts & Chapin, 1999). Il apparaît nécessaire de développer des techniques de mesure de la vitesse de résorption des nutriments, afin de mieux comprendre le rôle de ce processus dans le fonctionnement des plantes, leur performance et leur adaptation le long de gradients environnementaux.

Dimension adaptative des traits fonctionnels

La description du WLES et des traits associés que nous venons de faire souffre d'une constante : les études en écologie comparative manquent de tests de la valeur adaptative des traits fonctionnels. La valeur adaptative du WLES a été suggérée très tôt (Reich *et al.*, 1997, 1999; Wright *et al.*, 2004; Westoby & Wright, 2006) et la littérature plus récente indique que la sélection naturelle est probablement le facteur le plus important à l'origine de l'évolution du WLES (Donovan *et al.*, 2011). Cependant, l'écologie comparative ne dispose pas d'outil pour tester correctement la valeur adaptative des traits. Pour y remédier, Violle et collaborateurs (2007) proposent de mesurer la force de la relation entre les traits et les trois composantes majeures de la valeur sélective : la survie, la fécondité et la croissance. La sélection naturelle tend à maximiser les valeurs de ces trois composantes (Calow, 1987). En pratique, ces composantes sont souvent inaccessibles par l'expérimentation du fait de la difficulté de mesure. Par exemple, évaluer la survie nécessiterait de suivre des individus parfois sur un temps très long, hors de contraintes temporelles raisonnables. Évaluer la fécondité nécessiterait de compter les descendants d'un individu et d'évaluer leur survie. En fait, plusieurs théories prédisent des compromis entre les composantes de la valeur sélective. Ces théories sont unifiées autour du syndrome du rythme de vie (Pace-of-life syndrome, Dammhahn *et al.*, 2018). Historiquement, les premières preuves de ce syndrome ont été constatées par MacArthur & Wilson (1967) au travers d'un compromis entre taux de natalité et probabilité de survie. Stearns (1983) explique que deux stratégies différentes d'allocations des ressources à la reproduction peuvent être avantageuses dans la nature. Une stratégie « rapide » consiste à atteindre la maturité sexuelle rapidement et avoir de nombreux descendants. Les individus sont alors de petite taille et peu résistants. Une stratégie « lente » permet de produire des individus plus grands en retardant l'allocation à la reproduction. Les individus sont moins nombreux mais leurs chances de survie individuelles plus importantes. De nombreuses études ont validé l'existence de ce syndrome chez les mammifères (Promislow & Harvey, 1990), les oiseaux (Sæther, 1988), les reptiles (Bauwens & Diaz-Uriarte, 1997), les poissons (Winemiller & Rose, 1992), les insectes (Johansson, 2000) et les plantes (Franco & Silvertown, 1996). Plus récemment, Ricklefs & Wikelski (2002) ont montré que de nombreuses adaptations physiologiques ont accompagné l'évolution de ces traits d'histoire de vie. Notamment, la variabilité des taux métaboliques serait à l'origine des différences d'âge de première reproduction, de fréquence de reproduction et de durée de vie des individus. En pratique, il est donc possible d'estimer les composantes de la valeur sélective par des traits plus accessibles tels que la vitesse de croissance et l'âge de

maturité sexuelle. Chez les plantes, Violle et collaborateurs (2007) proposent d'estimer les composantes de la valeur sélective (croissance, fécondité, survie) par la mesure de trois traits de performance (Fig. 8, flèches et boîtes noires). La biomasse végétative représente la capacité d'une plante à fixer le carbone. Le nombre de graines produites ou la biomasse d'une graine est une bonne approximation de la fécondité (nombre de descendants x probabilité de survie) chez les plantes (cf. Schéma LHS). Enfin la survie est estimée par une variable binaire de présence/absence de l'espèce dans le milieu considéré.

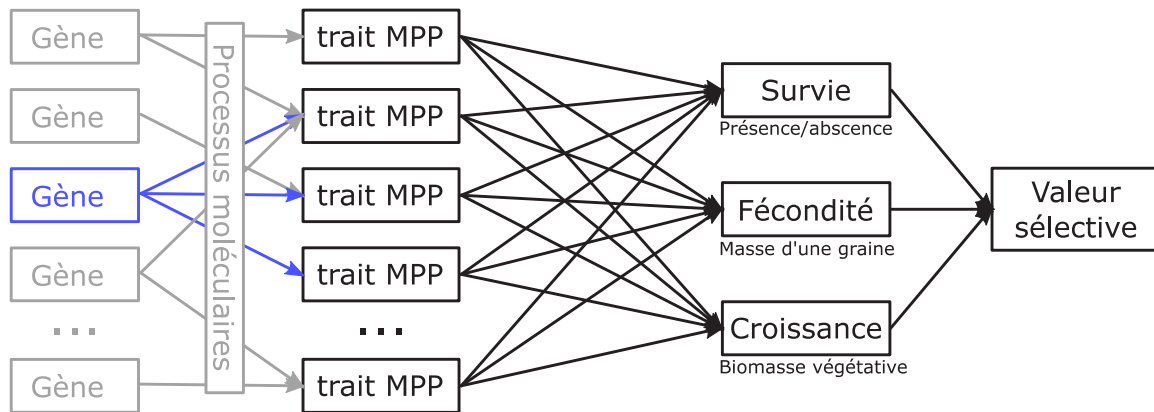


Figure 8. Déterminisme génétique et implication dans la valeur sélective des traits fonctionnels. Les traits Morpho-Physio-Phénologiques (trait MPP) peuvent être associés à l'une, les deux ou les trois composantes de la performance, elles-mêmes déterminant la valeur sélective de l'individu qui les porte. Les traits MPP peuvent être associés à l'action d'un ou plusieurs gènes (caractère polygénique) et un gène peut être associé à plusieurs traits MPP (gène pléiotrope). Les interactions entre gènes, entre traits et entre composantes de la valeur sélective ne sont pas représentées. Adapté de Violle *et al.* (2007), Fig. 3.

Une définition des traits fonctionnels qui fait référence à la valeur sélective pose le problème de l'unité de la sélection. La sélection a lieu au niveau de l'individu, au travers des performances individuelles (les composantes de la valeur sélective). Pourtant, ce sont les gènes qui perdurent entre les générations et sont considérés à ce titre comme l'unité de la sélection (Dawkins, 2007). L'effet direct de la sélection naturelle est le changement au cours du temps de fréquences alléliques d'une population (voir section Méthode). En d'autres mots, la valeur adaptative d'un trait s'observe dans le degré de différenciation des gènes qui le déterminent entre les populations d'une même espèce. Ce constat a une implication majeure pour l'écologie fonctionnelle : les traits fonctionnels ne sont que l'intermédiaire entre les gènes et la performance individuelle et la valeur sélective (Fig. 8, flèches et boîtes grises). Ainsi, pour

tester si la sélection a un effet sur le WLES et les traits fonctionnels en général, il faut quantifier l'héritabilité des traits ainsi que la force et le sens de la sélection (Donovan *et al.*, 2011). La force de la sélection peut être mesurée par la force de la relation trait-trait de performance, c'est-à-dire le rapport de la covariance et des variances des traits et traits de performance. L'héritabilité est la part de variance des traits expliquée par la variance génétique. La comparaison d'espèces au travers de la phylogénie des plantes ne permet pas d'établir des liens phénotypes-génotypes tant les structures génétiques sont variables entre espèces. En conséquence, l'approche traditionnelle de l'écologie comparative par des comparaisons interspécifiques ne permet pas d'évaluer l'héritabilité des traits mesurés. Les études intra-spécifiques des traits du WLES rapportent rarement cette mesure et, quand elles le font, se focalisent sur un trait en particulier sans considérer les syndromes globaux identifiés en écologie comparative (Donovan *et al.*, 2011). Dans une méta-analyse, Donovan et collaborateurs (2011) rapportent des valeurs significatives bien que modérément élevées d'héritabilité et de force de sélection pour les traits du WLES. Ces estimations sont probablement limitées par le manque de variation phénotypique dans ces études. En effet, dans un environnement donné, la sélection naturelle a pu éliminer les phénotypes peu performants ainsi réduire la variabilité des traits. Or, par construction l'héritabilité et la valeur sélective sont deux estimateurs très dépendants de la variabilité des traits. En complément, il serait intéressant d'utiliser les outils développés en génétique quantitative pour évaluer l'importance des contraintes génétiques dans ces compromis. En effet, des gènes pléiotropes (déterminant de l'expression de plusieurs caractères) peuvent être à l'origine de la corrélation entre deux traits phénotypiques (Fig. 7, flèches et boîte bleues). Il n'existe que peu d'études essayant de démêler l'effet des contraintes génétiques et des contraintes physiologiques dans les compromis identifiés en écologie comparative (Vasseur *et al.*, 2012). L'identification de gènes impliqués dans l'expression des traits du WLES et l'estimation de la valeur sélective et de l'héritabilité requiert de nouvelles explorations intra-spécifiques. Afin de comprendre le rôle des compromis physiologiques identifiés en écologie comparative pour l'adaptation locale des plantes, il apparaît nécessaire de changer d'échelle en appliquant la démarche de l'écologie comparative aux génotypes d'une espèce en particulier, distribuée le long de gradients environnementaux étendus. Plus généralement, les comparaisons interspécifiques ont permis d'identifier des patrons de fonctionnement valables à grande échelle au travers de la phylogénie et au cours de longues périodes géologiques, mais ne permettent pas de tester rigoureusement les mécanismes génétiques et physiologiques impliqués. Les manipulations expérimentales d'une espèce permettent de tester des hypothèses mécanistiques relatives aux contraintes physiologiques et

aux déterminants génétiques des patrons de covariation entre traits, mais souffrent souvent d'une impossibilité de généralisation. L'utilisation conjointe des comparaisons interspécifiques et de manipulations expérimentales à l'échelle d'une espèce est un moyen de générer puis d'évaluer des hypothèses causales en écologie évolutive (Weber & Agrawal, 2012). Ce schéma méthodologique cyclique permettant de générer et de tester de nouvelles hypothèses est résumé dans la figure 9.

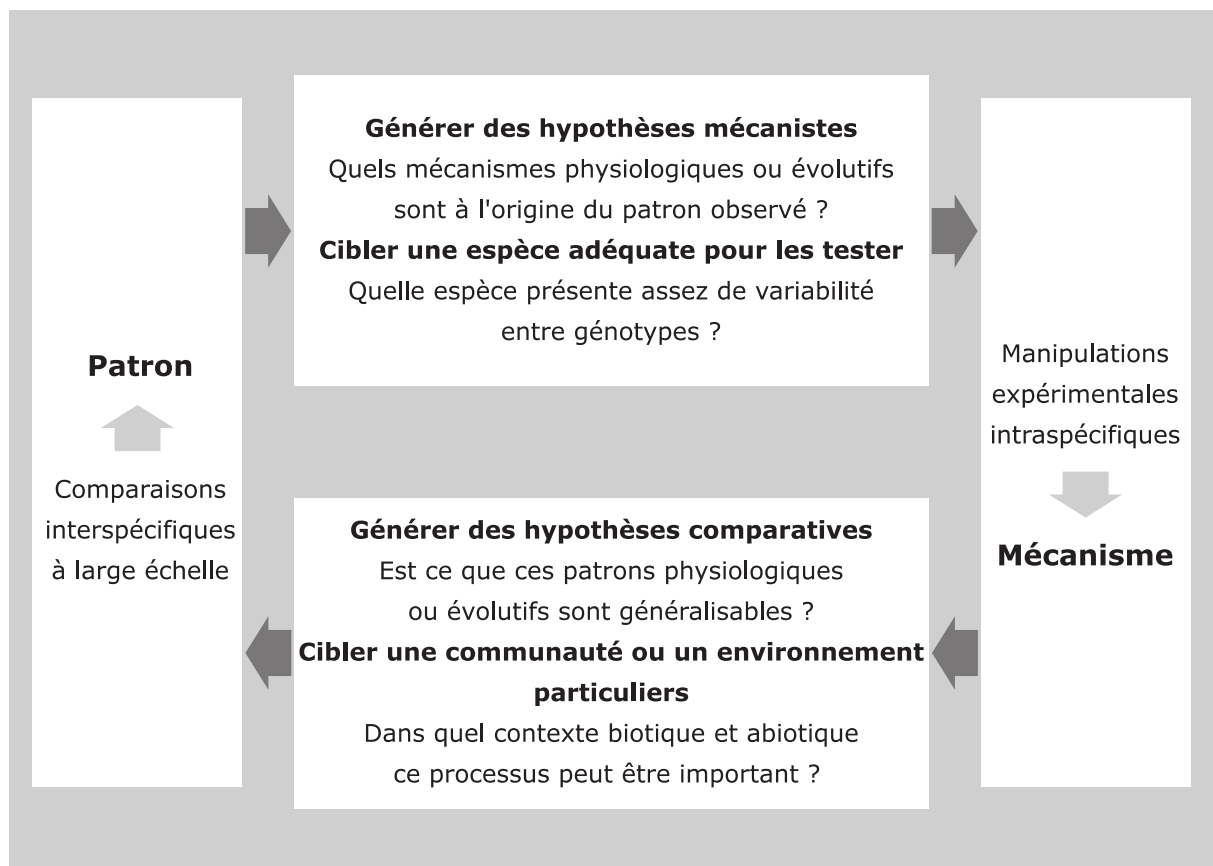


Figure 9. Schéma décrivant le processus itératif de création et de test d'hypothèses en écologie fonctionnelle. Adapté de (Weber & Agrawal, 2012).

Questions scientifiques

Le syndrome d'économie foliaire définit un axe de variation phénotypique préférentiel dont les mécanismes évolutifs et physiologiques sous-jacents et les implications pour le fonctionnement des plantes sont encore mal connus. En adaptant l'approche comparative à l'étude de nombreux génotypes d'une espèce modèle, cette thèse propose une exploration des causes et conséquences physiologiques du WLES et des déterminants environnementaux de sa variation en trois axes de recherche.

Axe 1. Exploration du rôle du WLES dans la performance des plantes

Questions : La contrainte du WLES s'applique-t-elle à la différenciation phénotypique des individus d'une même espèce ? Le WLES est-il intégré au fonctionnement de la plante entière, notamment à travers le syndrome du rythme de vie ? Existe-t-il des preuves génétiques du rôle adaptatif de ces contraintes phénotypiques ? Quels facteurs environnementaux sont à l'origine de la variabilité phénotypique observée entre individus d'une même espèce ?

Axe 2. Exploration de la valeur adaptative de l'architecture des nervures

Questions : l'architecture des nervures foliaires et la densité de nervure en particulier peuvent-elles expliquer l'adaptation d'une espèce à son environnement ? Existe-t-il des preuves génétiques du rôle adaptatif de ces traits des nervures ? Quels facteurs environnementaux sont à l'origine de la variabilité phénotypique observée entre individus d'une même espèce ?

Axe 3. Implication du WLES dans la résorption de l'azote.

Questions : Le WLES traduit-il un compromis général d'utilisation des ressources par les plantes ? Comment la capacité de résorption de l'azote est-elle intégrée au WLES ? Existe-t-il des preuves génétiques du rôle adaptatif de la résorption ? Quels facteurs environnementaux sont à l'origine de la variabilité phénotypique observée entre individus d'une même espèce ?

***Arabidopsis thaliana*, un modèle d'étude pour l'écologie comparative**

L'arabette des dames, *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh, est une espèce herbacée annuelle de la famille des Brassicaceae. Le stade végétatif ressemble à une rosette compacte de 5 à 10 cm de diamètre dont les feuilles sont initiées par un méristème central (Fig. 10). Le méristème a une croissance définie, ce qui signifie que la production de feuilles s'arrête par sa transformation en un méristème floral. Ce stade est facilement décelable car il s'accompagne d'une transformation du méristème en bourgeons floraux. L'inflorescence croît de dix à plusieurs dizaines de centimètres et peut ramifier à sa base ou le long de la tige. Les fleurs sont très réduites, conséquence d'un mode de reproduction essentiellement autofécondant. Les fruits sont des siliques longues d'un à deux centimètres et contiennent des graines d'un demi millimètre de diamètre. Le cycle de vie, de la germination à la fructification dure de 2 à 6 mois. Ces caractéristiques en ont fait un modèle de choix pour la biologie végétale : elle est à l'origine d'avancées considérables en biologie cellulaire, génétique et épigénétique et dans la compréhension des mécanismes moléculaires du développement, du métabolisme et de la physiologie (voir Krämer, 2015 pour une revue bibliographique). Son mode de reproduction autogame en fait un organisme essentiellement homozygote. Ceci suggère que les populations locales d'*A. thaliana* sont des clones génétiques, et que l'effet de la dépression de consanguinité a éliminé les gènes délétères. A ce titre, on considère qu'un génotype et le phénotype associé reflètent les adaptations locales de l'espèce, on parle alors d'écotype. Son aire de distribution native couvre la côte méditerranéenne et s'étend au Nord jusqu'au Nord de la Suède et à l'Est jusqu'en Asie. C'est une plante pionnière, qu'on retrouve essentiellement dans des sols perturbés et plutôt pauvres en nutriments. Il s'agit de la première plante à avoir été totalement séquencée en 2000 par le consortium *Arabidopsis Genome Initiative*. Depuis, plus de 1300 génotypes issus de populations couvrant son aire de distribution ont été séquencés (Alonso-Blanco *et al.*, 2016). Plusieurs banques de graines donnent accès à des stocks de graines qui sont régulièrement multipliées et les séquences génétiques associées aux écotypes sont libres d'accès (<https://www.arabidopsis.org/>). Les études de la structure génétique des populations d'*A. thaliana* montrent qu'elle corrèle avec les gradients climatiques couvrant la distribution de l'espèce, suggérant des phénomènes sous-jacents d'adaptation locale (Lasky *et al.*, 2012).

L'ensemble de ces éléments ont progressivement fait d'*Arabidopsis thaliana* un modèle intéressant en écologie et en évolution. Contrairement à la plupart de ses espèces cousines, *A. thaliana* a un potentiel d'acclimatation physiologique et d'adaptation à une large gamme d'environnements (Krämer, 2015) et les bases génétiques sous-jacentes à cette variabilité ont

commencé à être étudiées. Par exemple, le déterminisme génétique des traits d'histoire de vie ont été largement explorées, conduisant notamment à la découverte des gènes contrôlant les transition développementales majeures, telles que la floraison (Simpson, 2002). Des variations alléliques de ces gènes se sont révélées importantes pour l'adaptation des populations le long de gradients latitudinaux et altitudinaux (Mendez-Vigo *et al.*, 2011). Malgré un plan d'organisation simple, la grande variabilité phénotypique de l'espèce a été remarquée très tôt, lors de campagnes de récolte en milieu naturel (Somerville & Koornneef, 2002) (Fig. 11). L'étude de génotypes issus de croisements artificiels a révélé un fort potentiel de variabilité pour les traits du syndrome d'économie foliaire (Blonder *et al.*, 2015), la biomasse végétative et le métabolisme (Vasseur *et al.*, 2018). Des études ont montré des différences importantes pour des traits relatifs au capacités hydrauliques (Stewart *et al.*, 2018). A cet égard, l'utilisation du modèle *A. thaliana* en écologie comparative est très récente, mais très prometteuse pour identifier les bases génétiques et la valeur adaptative des syndromes de traits identifiés par des comparaisons interspécifiques.

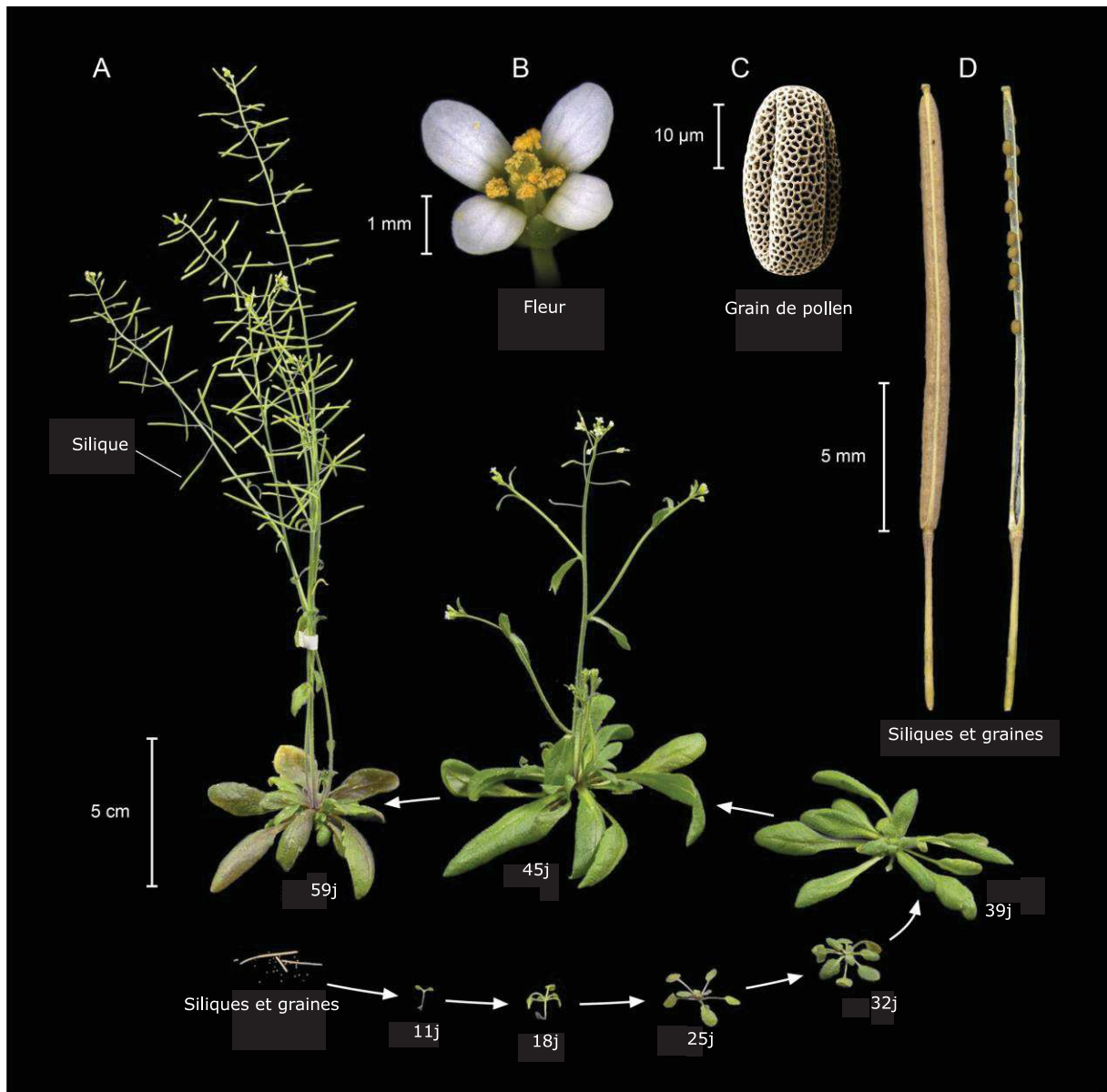


Figure 10 : Développement d'un individu d'*Arabidopsis thaliana*. Un individu du génotype Columbia-0 (Col-0) à différents stades de croissance (A), photographie d'une fleur (B) et d'un grain de pollen (C) par microscopie électronique à balayage et photographie du silique fermée (gauche) et ouverte (droite) (D). Adapté de Krämer (2015) Fig. 1.

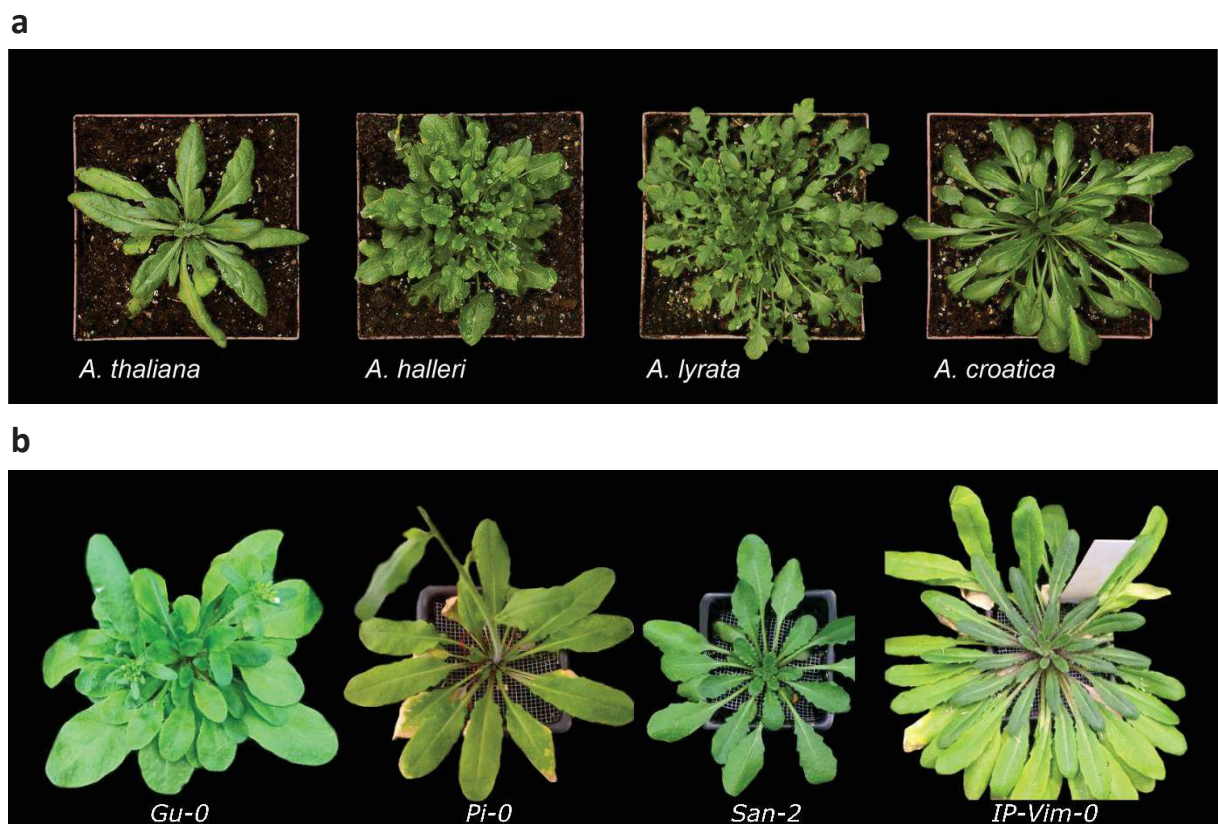


Figure 11 : Variabilité phénotypique de quatre génotypes de l'espèce *Arabidopsis thaliana* au regard de la variabilité phénotypique de quatre espèces du genre *Arabidopsis*. Photographies des espèces *A. thaliana* (génotype Col-0), *A. halleri*, *A. lyrata* et *A. croatica* (a). Adapté de Krämer (2015) Fig. 2. Photographies des génotypes Gu-0, Pi-0, San-2 et IP-Vim-0 (b). Crédit photo : Kevin Sartori.