Dossier d'habilitation à diriger des recherches (HDR)

2014

Denis Vile

LEPSE (UMR759)

Ecole Doctorale SIBAGHE

Université Montpellier II

Dossier déposé en vue de l'obtention du

Diplôme d'habilitation à diriger des recherches

2014

Projet de recherche :

Réponses des plantes aux hautes températures : analyse de la variabilité génétique et des interactions avec l'environnement biotique et abiotique

Denis Vile

Adresse personnelle :
1465 rue de Las Sorbes
34070 Montpellier
Mobile : +33 6 07 34 65 05

Adresse professionnelle :
INRA-SUPAGRO Montpellier
2 place Pierre Viala
Laboratoire d'Ecophysiologie des Plantes sous Stress Environnementaux (LEPSE, UMR 759)
Institut de Biologie Intégrative des Plantes (IBIP, Bât 7)
34060 Montpellier
Tél. : +33 4 99 61 31 87
Email : denis.vile@supagro.inra.fr

Remerciements

Mes premiers remerciements vont à ma famille et mes parents qui m'accordent un soutien sans faille. Carole, ma compagne, Lena et Mateo, vous êtes en première ligne du travail à la maison et des expérimentations de fin de semaine ! Un drôle de métier. Merci.

Je remercie Cyrille VIOLLE, mon ami et complice scientifique de tous les jours. Peu de jours passent sans qu'une idée, un commentaire, un service ne soient échangés. Merci à nos familles respectives pour leur compréhension quand on ne peut s'empêcher de « parler travail ». Et si on continuait comme ça ?

Un grand merci à Irène HUMMEL, sans qui les relectures extérieures seraient aussi moroses qu'inutiles. Merci pour tes commentaires sur ce document, toujours pertinents. Quelques années ont passé depuis la rédaction de ma thèse mais la complicité et l'écoute sont toujours là. Merci.

Comment oublier, dans un document comme celui-là, les étudiants que j'ai encadrés ou que j'ai simplement rencontrés, côtoyés et admirés. Merci pour leurs questions, leurs réponses, aussi, parfois. Je dois des remerciements sincères et chaleureux à Justine BRESSON et François VASSEUR sans qui mon projet n'aurait eu ni la même texture, ni la même couleur (ils comprendront). Vous avez été courageux et persévérants sur les expérimentations et les analyses. Nous avons passé beaucoup de temps sur le pourquoi du comment les plantes, l'environnement, tout ça… Nous nous sommes mutuellement construits. Merci à vous deux. Je remercie aussi Florent PANTIN, un autre complice scientifique admirable dont j'affection l'humour sans limite – que dire de notre tentative avortée de titre '*Getting erection in hot situation: carbon also matters*' ? Une bien belle histoire, merci pour cette synthèse. Un merci à Sébastien TISNE, qui m'a livré les secrets des lignées recombinantes et laissé le temps d'apprécier la génétique quantitative.

Et aussi, mais je vais en oublier, ils ne me pardonneront pas, tant pis, Cathy MASSONNET, Juliette FABRE, Caroline DOMERGUE, Nicolas BRICHET, Jonathan MINEAU, Alexis BEDIEE, Llorenç CABRERA, Cécilio CALDERA, Aude COUPEL-LEDRU, Emilie « R' »MILLET, Thibaut BONTPART, Stéphane BERTHEZENE, avec qui j'ai partagé de bons moments de science et de convivialité, l'équation gagnant-gagnant. Dans les tâches les plus ingrates, l'important c'est de se régaler, n'est-ce pas ? Je remercie également mes collègues et amis de Clermont-Ferrand, Juliette BLOOR, Franck GIACOMONI, Marion CLAIREMBEAU et Vincent ALLARD pour les discussions, les gîtes et les rigolades. Je remercie mes amis de toujours, Nico, Sam, Valérie, Zit, Ludo et Stéphanie pour ce qu'ils sont et pour être là quand on a besoin.

C'est un juste retour de remercier mes encadrants de thèse, Eric GARNIER et Bill SHIPLEY. Dès mon recrutement j'ai bénéficié d'un large soutien des chercheurs de l'Unité LEPSE qui a favorisé mon intégration et le développement de ma thématique. J'ai été sollicité dans les projets de l'équipe SPIC, et j'ai bénéficié d'un appui technique et financier pour la mise en place de mes projets. Tout cela a participé au bon déroulement de mon intégration dans l'Unité. Je remercie donc plus particulièrement Christine GRANIER, Thierry SIMONNEAU et Bertrand MULLER qui m'ont accordé leur confiance. Merci Christine pour ton soutien et tes encouragements quotidiens, ta curiosité et ton humour (puis-je rajouter d'adolescente ?), et ta volonté de structurer les résultats de recherche. Tu as peut-être raison, on ne peut pas tout mesurer, il faut en laisser pour les autres.

Un salve de remerciements revient tout particulièrement à Marjorie PERVENT, sans qui les secrets de la culture d'arabidopsis et du LEPSE ne m'auraient pas été comptés. Une tutrice de haut-vol pour mes premières armes. Merci Marjo.

Je remercie également Myriam DAUZAT pour supporter mes provocations, mais surtout pour son aide précieuse pour que les plans se déroulent sans accros… Ou presque !

Et aussi, un merci particulier à tous ceux qui subissent mes mails de râleur professionnel. Pensez à refaire du café, la cafetière est vide !

Ah oui, et merci aussi à ces idées qui me laissent croire, parfois au milieu de la nuit, qu'elles sont originales, jusqu'à ce que cet article poussiéreux n'apparaisse ou que cet autre ne paraisse. Merci, j'ai failli y croire, c'est déjà ça.

Mes derniers remerciements retourneront à Carole, Lena et Mateo, mes amours.

Avant-propos

J'exerce mes fonctions de Chargé de Recherche avec un effort de conceptualisation des processus biologiques, écologiques et agronomiques mis en jeu de l'échelle des organes à celle des systèmes écologiques et agronomiques. Je mets en place des expérimentations pour tester des hypothèses sur le fonctionnement de ces systèmes et j'utilise des méthodes statistiques et de modélisation pour analyser et structurer les informations complexes qui sont extraites du système plante-environnement.

Le développement et la valorisation de travaux avec des étudiants et les initiatives pour fédérer des partenaires autour d'un projet commun m'ont encouragé à rédiger ce rapport en vue d'obtenir l'habilitation à diriger les recherches (HDR). Ce rapport est constitué d'une synthèse de ces travaux depuis mon recrutement au Laboratoire d'Ecophysiologie des Plantes sous Stress Environnementaux (LEPSE) en 2007. J'ai essayé de retracer l'évolution du cadre d'analyse de la réponse des plantes aux hautes températures développé avec l'aide de plusieurs étudiants, en insistant sur les perspectives, les développements et les ruptures qui se sont produits. Ce document est rédigé en français, mais les illustrations sont majoritairement extraites de travaux en anglais et n'ont pas été traduites.

Mon projet de recherche pour les années à venir se situe majoritairement dans la continuité de ces travaux avec le développement des perspectives qui sont présentées à la fin des sections. Un retour vers les thématiques de l'écologie fonctionnelle, et un investissement important vers les espèces d'intérêt agronomique devrait être possible à moyen terme.

Sommaire

REMERCIEMENTS ..... **I**

AVANT-PROPOS ..... **III**

LISTE DES FIGURES ET TABLEAUX ..... **VII**

CURRICULUM VITAE ..... **IX**

CURSUS ET DIPLOMES IX
DEROULEMENT DE CARRIERE IX
TRAVAUX DE RECHERCHE IX
PUBLICATIONS ET COMMUNICATIONS IX
ENCADREMENT D'ETUDIANTS X
ENSEIGNEMENT X
PARTICIPATION A DES PROGRAMMES DE RECHERCHE X
ACTIVITES ADMINISTRATIVES ET D'ANIMATION X
AUTRES COMPETENCES ET EXPERTISES X

TRAVAUX ET BIBLIOGRAPHIE ..... **XIII**

LISTE DES PUBLICATIONS XIII
BIBLIOMETRIE XVII
COMMUNICATIONS DANS DES CONFERENCES OU SEMINAIRES XVIII

ENCADREMENTS D'ETUDIANTS ET POST-DOCTORANTS ..... **XXIII**

LISTE DES ETUDIANTS ENCADRES XXIII
LISTE DES CHERCHEURS EN SEJOUR POST-DOCTORAL XXIV

1. CONTEXTE ET CONSTRUCTION DU PROJET DE RECHERCHE **1**

2. DE L'ECOLOGIE A LA PLANTE MODELE – DE LA PLANTE MODELE A L'ECOLOGIE ET L'AGRONOMIE **5**

2.1. MATERIEL GENETIQUE D'ARABIDOPSIS THALIANA 6
2.2. APPROCHE COMPARATIVE DES ESPECES NATURELLES ET CULTIVEES 7

3. QUANTIFICATION DU PHENOTYPE ET METHODES D'ANALYSES DES DETERMINISMES DE LA PERFORMANCE DES PLANTES **9**

4. REPONSES DES PLANTES AUX HAUTES TEMPERATURES ET AU DEFICIT HYDRIQUE : ANALYSE PRELIMINAIRE CHEZ DIX ACCESSIONS NATURELLES D'*A. THALIANA* **13**

4.1. UNE FORTE VARIABILITE GENOTYPIQUE MAIS DES EFFETS GLOBALEMENT ADDITIFS 15
4.2. RELATIONS ENTRE LA VARIABILITE GENETIQUE DES REPONSES AUX HAUTES TEMPERATURES ET LE CLIMAT D'ORIGINE 18
4.3. VARIABILITE GENETIQUE DES REPONSES AUX STRESS ET VARIABILITE INHERENTE DES TRAITS 18
4.3.1. Compromis entre taille des plantes et tolérance au déficit hydrique *19*
4.3.2. Similarités entre les réponses aux hautes températures et à la faible lumière : un rôle majeur pour le carbone dans la réponse aux hautes températures ? *19*
4.4. PERSPECTIVES D'UNE PREMIERE ETUDE SUR LA REPONSE DES PLANTES A LA TEMPERATURE ELEVEE ET AU DEFICIT HYDRIQUE 20

5. DETERMINISMES GENETIQUES DES REPONSES AUX HAUTES TEMPERATURES ET AU STRESS HYDRIQUE 20
Encadré 1. Analyse génétique de la plasticité multivariée. 23
5.1. DES GENES MAJEURS A L'ORIGINE DE LA DIVERSITE DU FONCTIONNEMENT DES PLANTES 24
5.1.1. Spectre d'économie des ressources, diversité génétique et succès compétiteur dans des populations de diversité génétique contrastée 26
5.1.2. Vers une cartographie « genome-wide » du spectre d'économie des ressources dans un large panel d'accessions naturelles 28
5.2. GEOMETRIE DE L'ESPACE PHENOTYPIQUE A HAUTE TEMPERATURE ET EN DEFICIT HYDRIQUE . 29
5.3. QUANTIFICATION ET CARTOGRAPHIE QTL DES EFFETS G ET GXE 30
5.4. EFFETS DE QTL SUR L'EFFICIENCE D'UTILISATION DE L'EAU 34

6. ROLE DU CARBONE DANS LA REPONSE AUX HAUTES TEMPERATURES 35
6.1. LES HAUTES TEMPERATURES ENTRAINENT UNE DIMINUTION DU BILAN CARBONE CHEZ A. THALIANA 38
6.2. LE STATUT EN CARBONE CONTROLE L'ARCHITECTURE DE LA ROSETTE D'ARABIDOPSIS THALIANA 40
6.2.1. Les variations de $[CO_2]_{atm}$ induisent des changements opposés d'angle d'insertion des feuilles 40
6.2.2. Au cours de la journée, les mouvements des feuilles et leur statut carboné sont coordonnés 41
6.2.3. Le refroidissement des feuilles n'affecte pas directement l'hyponastie 42
6.3. SIGNIFICATION FONCTIONNELLE DE L'HYPONASTIE A HAUTE TEMPERATURE 44
6.3.1. Modifications du microenvironnement de la feuille induites par l'hyponastie: conséquences pour les échanges gazeux 45
6.3.2. Une connexion génétique entre l'hyponastie et l'assimilation de carbone dépendante de la température 47
6.4. L'HYPONASTIE A HAUTE TEMPERATURE : REFROIDISSEMENT DES FEUILLES, RELATIONS AVEC LE SYNDROME D'EVITEMENT DE L'OMBRE 49

7. INTERACTIONS PLANTES-SOL-MICRO-ORGANISMES 52
LA RHIZOBACTERIE P. BRASSICACEARUM STM196 AMELIORE LA RESISTANCE A LA SECHERESSE D'A. THALIANA PAR DES MODIFICATIONS COORDONNEES DE LA PHYSIOLOGIE ET DU DEVELOPPEMENT 52

CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES DU PROJET 55

BIBLIOGRAPHIE 59

ANNEXES: CINQ PUBLICATIONS REPRÉSENTATIVES 69

Liste des figures et tableaux

Figure 1. Diagramme de Gantt des encadrements d'étudiants. xxiv
Figure 2. Traits biologiques et changement d'échelle : vers un paradigme fonctionnel de l'écologie et de l'agronomie. 2
Figure 3. Activités de recherche. 4
Figure 4. Photographies d'*Arabidopsis thaliana*. 6
Figure 5. Plateformes de phénotypage du LEPSE 7
Figure 6. Photographies de prélèvement d'échantillons sur une feuille de maïs et de la culture de colza (*Brassica napus*) dans la plateforme PHENOPSIS. 8
Figure 7. Exemple d'un pipeline de phénotypage multi-traits. 10
Figure 8. Modélisation des relations entre traits et avec l'environnement. 12
Figure 9. Réponses à la température de l'expansion foliaire et de processus développementaux chez le maïs, le riz et *A. thaliana*. 14
Figure 10. Analyse en composantes principales chez huit accessions d'*A. thaliana* en conditions de température élevée et de déficit hydrique isolés et combinés. 16
Figure 11. Protocole de mesure des traits liés à la croissance et à la physiologie des plantes. 22
Figure 12. Relations entre le taux de photosynthèse, la masse spécifique des feuilles (LMA) et la teneur en azote au niveau interspécifique et dans 120 lignées recombinantes de la population d'*A. thaliana* L*er* x Cvi. 24
Figure 13. Allométrie de la vitesse de croissance dans 120 lignées recombinantes de la population d'*A. thaliana* L*er* x Cvi. 25
Figure 14. Performance des individus isolés et en population. 26
Figure 15. Effets du locus MST2.22 sur le fonctionnement de la plante et sur le succès reproducteur chez des plantes isolées et chez des plantes cultivées en présence de compétiteurs en conditions fluctuantes. 27
Figure 16. Variabilité de la phénologie et de la morphologie foliaire chez 400 accessions d'*A. thaliana* d'origines géographiques diverses. 28
Figure 17. DMFA de l'espace phénotypique sur l'ensemble des environnements de température et d'irrigation. .....
Figure 18. Cartographie des QTL des effets génétiques (G) et environnementaux (GxE) sur les trois premiers axes d'une analyse factorielle de l'espace phénotypique. 32
Figure 19. Effets alléliques aux loci CRY2, MSAT2.22 et FD.98C sur les normes de réaction de la biomasse, l'âge de reproduction, la transpiration, la photosynthèse nette et la teneur en eau en réponse à la température élevée et au déficit hydrique édaphique. 33
Figure 20. Effets alléliques aux loci CRY2, FLG (GH.473C) et MSAT2.22 sur la relation entre la biomasse et l'efficience d'utilisation de l'eau. 34
Figure 21. Analyse en composantes principales sur des traits reliés à la morphologie des feuilles et l'architecture de la rosette de cinq génotypes d'*A. thaliana* cultivées en conditions contrastées d'intensité de rayonnement. 36
Figure 22. Modélisation de la réponse de la photosynthèse à la température chez *A. thaliana*. 38
Figure 23. Similitudes entre déficit de carbone et croissance hyponastique chez *A. thaliana* à 20 °C et à haute température (30 °C). 40
Figure 24. Effets de la température élevée et de la concentration atmosphérique en CO2 sur la croissance hyponastique chez l'accession sauvage d'*A. thaliana* Col-0 et chez le mutant ost2-2 affecté dans la fermeture des stomates. 41
Figure 25. Effets de la faible intensité lumineuse et d'une forte demande évaporative de l'air (VPD) sur la variation journalière de l'angle d'insertion des feuilles à une température non stressante. 42
Figure 26. Découplage des modifications architecturales de la rosette, de la température et de la transpiration. 44

Figure 27. Effets de l'hyponastie sur le micro-environnement de la rosette et conséquences pour les échanges gazeux. 46
Figure 28. Analyse QTL de l'hyponastie et de l'économie du carbone à haute température. Analyse réalisée dans la population de lignées recombinantes L*er* x Cvi à la température témoin de 20 °C et à la température élevée de 30 °C. 48
Figure 29. Modèle conceptuel des réponses d'*A. thaliana* aux hautes températures. 50
Figure 30. Dynamique de la surface foliaire de plantes d'*A. thaliana* Col-0 inoculées par la PGPR *Phyllobacterium brassicacearum* souche STM196 (I) et non inoculées (NI) en condition bien irriguée (C) et lors d'un déficit hydrique (DH). 53
Figure 31. Dynamique de la surface foliaire de plantes d'*Arabidopsis thaliana* Col-0 inoculées par la PGPR *Phyllobacterium brassicacearum* souche STM196 (I) et non inoculées (NI) en condition bien irriguée (WW) et lors d'un déficit hydrique sévère (WD). 54
Figure 32. Changement d'échelle « génotype-phénotype-communauté » des contraintes écophysiologiques et biophysiques..... 57

Tableau 1. Indices bibliométriques des articles publiés dans des revues de rang A. xvii
Tableau 2. Moyennes de 12 traits dans la population de lignées recombinantes L*er* x Cvi à température témoin (CT, 20 °C) et à température élevée (HT, 30 °C), et en condition bien irriguée (WW, 0.35 g H20 g-1 sol sec) et de déficit hydrique (0.20 g H20 g-1 sol sec). 21
Tableau 3. Avancées réalisées et perspectives à développer dans les différents volets du projet de recherche. 56

Curriculum vitae

Denis VILE
Né le 05 octobre 1977 à Ganges (34). Nationalité française.

Cursus et diplômes

2005	**Doctorat** en Biologie de l'Évolution et Écologie. Cotutelle de l'Université Montpellier II (France) et de l'Université de Sherbrooke (Canada).
2001	**Diplôme d'Études Approfondies** en Biologie de l'Évolution et Écologie, Université Montpellier II (U.M. II), France, mention AB.
2000	**Maîtrise** de Biologie des Populations et des Écosystèmes, U.M. II, mention B.
1999	**Licence** de Biologie des Organismes, U.M. II, mention B.
1998	**Diplôme d'Études Universitaires Générales** (DEUG) Biologie.
1995	**Baccalauréat Scientifique** (Série S).

Déroulement de carrière

2012-	**Chargé de Recherche INRA 1ère Classe**. *LEPSE* UMR759 INRA-SupAgro, Montpellier.
2007-2012	**Chargé de Recherche INRA 2ème Classe**. Réponses des plantes aux hautes températures : déterminismes génétiques et interactions avec des stress biotiques et abiotiques. *Laboratoire d'Ecophysiologie des Plantes sous Stress Environnementaux (LEPSE)*, UMR759 INRA-SupAgro, Montpellier.
2006-2007	**Post-doctorat**. Coordinateur adjoint du projet DISCOVER (ANR). *Équipe Fonctionnement et Gestion de l'Écosystème Prairial (FGEP)*. Unité d'Agronomie, INRA Clermont-Fd. Responsable : J.-F. Soussana. Diversité biologique et fonctionnement des écosystèmes. Interpréter et évaluer des expériences clés en prairies grâce à la modélisation mécaniste.

Travaux de recherche

2002-2005	**Doctorat**. Significations fonctionnelle et écologique des traits des espèces végétales : exemple dans une succession post-culturale méditerranéenne et généralisations. 138 p. Directeurs : E. Garnier (CEFE CNRS UMR5175) et B. Shipley (Dpt. de Biologie).
2001	**DEA** (principal). Traits foliaires des espèces végétales : signification fonctionnelle et variation entre milieux d'aridité contrastée. 30 p. Dir. : E. Garnier. CEFE CNRS.
2001	**DEA** (complémentaire). La visualisation 3D pour les disciplines environnementales. 12 p. Dir. : D. Auclair et Y. Caraglio, AMAP-CIRAD, Montpellier, France.
2000	**Maîtrise BPE**. Écologie des flux de gènes chez une espèce protégée : la Centaurée de La Clape, *Centaurea corymbosa* Pourret (Asteraceae). Dir. : A. Mignot, ISEM, UMII, Montpellier, France.

Publications et communications

31 articles publiés et 5 **articles soumis** entre 2005 et 2014 dont 17 articles publiés après la thèse (1269 citations, h-index = 15 au 15 juillet 2014).

26 communications orales ou posters à des conférences **internationales** et **12 nationales**. 12 communications dans des séminaires ou groupes de travail.

Encadrement d'étudiants

Voir la section dédiée (p. xxiii).

Enseignement

2008-2012	**Intervenant** dans le module d'Ecophysiologie des plantes. Master 2 Biologie Fonctionnelle de la Plante (BFP), UM II.
2003-2005	**Vacataire d'enseignement** – Méthodologie générale et scientifique. 75h. UM II.
2002	**Vacataire**. Université de Sherbrooke.

Participation à des programmes de recherche

2007-2012	**Programme Européen** *Arabidopsis GROwth Network integrating OMICS technologies* (AGRON-OMICS).
2007-2010	**Programme ANR blanc** *Vers une amélioration de l'efficience d'utilisation de l'eau par les plantes – approches intégrées pour le contrôle de l'ouverture stomatique et des pertes d'eau par la transpiration* (STOMATE).
2006-2008	**Programme Biodiversité 2005 du GIP ANR** *Diversité biologique et fonctionnement des écosystèmes. Interpréter et évaluer des expériences clés en prairies grâce à la modélisation mécaniste* (DISCOVER).
2003-2006	**Groupement de Recherches 2574 du CNRS** *Modifications d'utilisation des terres : processus écologiques et activités humaines* (UTILITERRES).
2004-2006	**Programme Biodiversité et Changement Global** (Institut Français de la Biodiversité-Ministère de l'Écologie et du Développement Durable) : DIVERSITRAITS.
2003-2005	**Programme Action Publique, Agriculture et Biodiversité** : INDIGO.
2002-2005	**Programme Européen** *VulnerabIlity of Ecosystem Services to Land Use Change in Traditional Agricultural Landscapes* (VISTA).

Activités administratives et d'animation

Membre du Conseil d'Administration de l'Association pour le Développement des Activités Sociales (ADAS) à l'INRA (2010-2014).
Membre du Conseil de Service de l'UMR LEPSE (2010-2014).
Membre de jury de Master 1 « Biologie Fonctionnelle de la Plante », ED SIBAGHE, UMII.
Animateur du Journal Club de l'unité de recherche LEPSE (2010-).
Coordinateur adjoint du Projet ANR Biodiversité 2005 DISCOVER de juin 2006 à août 2007.

Autres compétences et expertises

Rapporteur pour le Master Ecologie Fonctionnelle et Développement Durable (UMII) (2011).
Rapporteur pour le Master Biologie Fonctionnelle de la Plante (2010).
Membre de comités de thèse : S. Tisné, M. Bouteillé, V. Ravel, L. Beaumelle.
Arbitre pour le Fonds de la Recherche Scientifique (FNRS) de Belgique (2010-).

Arbitre pour Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC) (2010-).
Référé pour l'évaluation de projets pour la Netherlands Organisation for Scientific Research (NWO) (2011-).
Référé pour l'évaluation d'articles scientifiques pour : *Journal of Ecology, American Journal of Botany, Annals of Botany, Oikos, Applied Vegetation Science, Journal of Experimental Botany, Plant Ecology, Journal of Natural History, Ecology, Ecology Letters, Frontiers in Ecology and the Environment*.
Langues. Français : langue maternelle. Anglais : lu, écrit, parlé. Espagnol : notions scolaires.

Travaux et bibliographie

Liste des publications

Une liste exhaustive des publications est présentée ci-après. Les étudiants encadrés personnellement sont indiqués par un astérisque (*). La numérotation des publications est conservée dans le texte de ce document.

Soumis

S5. Bresson J*, Vasseur F*, Dauzat M, Labadie M*, Varoquaux F, Touraine B, **Vile D**. Interact to survive: *Phyllobacterium brassicacearum* improves *Arabidopsis* tolerance to severe water deficit and growth recovery. Soumis à *Plos One*.

S4. Pantin F, Vasseur F*, Valluru R, Muller B, Simonneau T, **Vile D**. Soumis à The *Plant Cell*.

S3. Blonder B, Vasseur F, Violle C, Shipley B, Enquist B, **Vile D**. Testing theories for the origin of the leaf economics spectrum with *Arabidopsis thaliana*. Soumis à *American Journal of Botany*.

S2. Vasseur F, Dauzat M, Granier C, **Vile D**. Multivariate analysis of A. thaliana plasticity to water deficit and high temperature reveals common and stress-specific genetic architectures. Soumis à *Journal of Experimental Botany*.

S1. Bouteillé M, **Vile D**, B Muller. A trans-population analysis of growth and biomass partitioning responses to soil water deficit in *Arabidopsis thaliana*. Soumis à *Annals of Botany*.

2014

A31. Granier C, **Vile D** (2014) Phenotyping and beyond: modelling the relationships between traits. *Current Opinion in Plant Biology* 18: 96-102.

A30. Nguyen NNT, Ranwez V, **Vile D**, Soulié MC, Dellagi A, Expert D, Gosti F (2014) Evolutionary tinkering of the expression of Plant Defensins Type 1 (PDF1) suggests their joint effect on zinc tolerance and the response to pathogen attack. *Frontiers in Plant Science* doi: 10.3389/fpls.2014.00070.

A29. Kazakou E, Violle C, Roumet C, Navas ML, **Vile D**, Kattge J, Garnier E (2014) Are trait-based species' rankings consistent across datasets and spatial scales? *Journal of Vegetation Science* 25(1): 235-247.

2013

A28. Bresson J*, Varoquaux F, Bontpart T*, Touraine B, **Vile D** (2013) The PGPR strain *Phyllobacterium brassicacearum* STM196 induces a reproductive delay and physiological changes that result in improved drought tolerance in *Arabidopsis*. New Phytologist. 200: 558-569

A27. Bresson J*, Lièvre M, Wuyts N, Cookson SJ, Dapp M, Vasseur F, Massonnet C, Tisné S, Bettembourg M, **Vile D**, Granier C. Phenotyping the kinematics of leaf development in flowering plants: recommendations and pitfalls. *WIREs Developmental Biology* doi: 10.1002/wdev.119.

A26. Pascal S, Bernard A, Sorel M, Pervent M, **Vile D**, Haslam RP, Napier JA, Lessire R, Domergue F, Joubès J. A new *Arabidopsis* cer26 mutant is

specifically affected in the extra-long-chain fatty acid elongation process. The *Plant Journal* 73(5): 733-746.

2012

A25. Vasseur F*, Violle C, Enquist BJ, Granier C, **Vile D**. A common genetic basis to the origin of the Leaf Economics Spectrum and Metabolic Scaling Allometry. *Ecology Letters* 15: 1149-1157.

A24. **Vile D**, Pervent M, Belluau M*, Vasseur F*, Bresson J*, Muller B, Granier C, Simonneau T. *Arabidopsis* growth under prolonged high temperature and water deficit: independent or interactive effects? *Plant Cell and Environment* 35(4): 702-718.

2011

A23. Massonnet C, Tisné S, Radziejwoski A, **Vile D**, de Veylder L, Dauzat M, Granier C (2011) New insights into the control of endoreduplication: Endoreduplication is driven by organ growth in Arabidopsis leaves. *Plant Physiology* 157: 2044-2055.

A22. Vasseur F*, Pantin F, **Vile D** (2011). Changes in light intensity reveal a major role for carbon balance in Arabidopsis responses to high temperature. *Plant Cell and Environment* 34: 1563-1576.

A21. Richard O, Pineau C, Loubet S, Chalies C, **Vile D**, Marques L and Berthomieu P (2011) Diversity analysis of the response to Zn within the *Arabidopsis thaliana* species revealed a low contribution of Zn translocation to Zn tolerance and a new role for Zn in lateral root development. *Plant Cell and Environment* 34: 1065-1078.

A20. Bourdenx B, Bernard A, Domergue F, Pascal S, Léger A, Roby D, Pervent M, **Vile D**, Haslam R, Napier JA, Lessire R and J Joubès (2011) Overexpression of arabidopsis ECERIFERUM1 promotes wax very-long-chain alkane biosynthesis and influences plant response to biotic and abiotic stresses. *Plant Physiology* 156: 29-45.

2010

A19. Aubert Y, **Vile D**, Pervent M, Aldon D, Ranty B, Simonneau T, Vavasseur A, JP Galaud (2010) RD20, an arabidopsis stress-inducible caleosin, is involved in transpiration rate and plant development in water deficit conditions. *Plant and Cell Physiology* 51: 1975-1987.

A18. Tisné S, Schmalenbach I, Reymond M, Dauzat M, Pervent M, **Vile D** and Granier C (2010) Keep on growing under drought: genetic and development bases of the response of rosette area using a recombinant inbred line population. *Plant Cell and Environment* 33: 1875-1887

A17. Massonnet C, **Vile D**, Fabre J, Hannah MA, Caldana C, Lisec J, Beemster GTS, Meyer, RC, Messerli G, Gronlund J, Perkovic J, Wigmore E, May S, Bevan M, Meyer C, Rubio-Díaz S, Weigel D, Micol JL, Buchanan-Wollaston V, Fiorani F, Walsh S, Rinn B, Gruissem W, Hilson P, Hennig L, Willmitzer L, Granier C (2010) Probing the reproducibility of leaf growth and molecular phenotypes: a comparison of three Arabidopsis accessions

cultivated in ten laboratories. *Plant Physiology* 152: 2142-2157. [Selected by the Faculty of 1000].

2009

A16. Granier C, Tisne S, Massonnet C, Fabre J, Wuyts N, **Vile D** & Dauzat M (2009) Could the extent of cell division, cell expansion and endoreduplication in a leaf be controlled by leaf expansion itself? *Comparative Biochemistry and Physiology A-Molecular and Integrative Physiology*, 153A, S175-S175.

2008

A15. Tisné S, Reymond M, **Vile D**, Fabre J, Dauzat M, Koornneef M and Granier C (2008) Combined genetic and modelling approaches reveal that epidermal cell area and number in leaves are controlled by leaf and plant developmental processes in *A. thaliana*. *Plant Physiology* 148: 1117-1127.

A14. Vacher C, **Vile D**, Helion E, Piou D and Desprez-Loustau M-L (2008) Distribution of parasitic fungal species richness: influence of climate versus host species diversity. *Diversity and Distributions* 14(5): 786-798.

A13. Pakeman RJ, Garnier E, Lavorel S, Ansquer P, Castro H, Cruz P, Doležal J, Eriksson O, Golodets C, Kigel J, Kleyer M, Lepš J, Meier T, Papadimitriou M, Papanastasis VP, Quested H, Quétier F, Rusch G, Sternberg M, Theau J-P, Thébault A, and **Vile D** (2008). Impact of abundance weighting on the response of seed traits to climate and land use. *Journal of Ecology* 96(2): 355-366.

2007

A12. Shipley B, **Vile D** and Garnier E (2007). Response to comments on "From plant traits to plant communities". *Science* 316: 1425.

A11. Violle C, Navas M-L, **Vile D**, Roumet C, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I and Garnier E (2007) Let the concept of plant trait be functional! *Oikos* 116: 882-892.

A10. Vaieretti MV, Diaz S, **Vile D** and Garnier E (2007) Two measurement methods of leaf dry matter content produce similar results in a broad range of species. *Annals of Botany* 99:955-958.

A09. Hummel I, **Vile D**, Violle C, Devaux J, Blanchard A, Garnier E and Roumet C (2007) Relating root structure and anatomy to whole plant functioning: the case of fourteen herbaceous Mediterranean species. *New Phytologist* 173(2): 313-321.

A08. Garnier E, S Lavorel, P Ansquer, H Castro, P Cruz, J Dolezal, O Eriksson, C Fortunel, H Freitas, C Golodets, K Grigulis, C Jouany, E Kazakou, J Kigel, M Kleyer, V Lehsten, J Lepš, T Meier, R Pakeman, M Papadimitriou, V Papanastasis, H Quested, F Quétier, M Robson, C Roumet, G Rusch, C Skarpe, M Sternberg, J-P Theau, A Thébault, **D Vile** and Zarovali M (2007) Assessing the effects of land use change on plant traits, communities and ecosystem functioning in grasslands: a standardized methodology and lessons from an application to 11 European sites. *Annals of Botany* 99: 967-985.

2006

A07. Shipley B, **Vile D** and Garnier E (2006) From plant traits to plant communities: a statistical mechanistic approach to biodiversity. *Science* 314: 812-814.

A06. **Vile D**, Shipley B and Garnier E (2006) Ecosystem productivity can be predicted from potential relative growth rate and species abundance. *Ecology Letters* 9(9): 1061-1067.

A05. **Vile D**, Shipley B and Garnier E (2006) A structural equation model to integrate changes in functional strategies during old-field succession. *Ecology* 87(2): 504-517.

A04. Kazakou E, **Vile D**, Shipley B, Gallet C and Garnier E (2006) Co-variations in litter decomposition, leaf traits and plant growth in species from a Mediterranean old-field succession. *Functional Ecology* 20(1): 21-31.

2005

A03. **Vile D**, Garnier E, Shipley B, Laurent G, Navas M-L, Roumet C, Lavorel S, Diaz S, Hodgson JG, Lloret F, Midgley GF, Poorter H, Rutherford M, Wilson PJ and Wright IJ (2005) Specific leaf area and dry matter content estimate thickness in laminar leaves. *Annals of Botany* 96(6): 1129-1136.

A02. Shipley B, **Vile D**, Garnier E, Wright IJ and Poorter H (2005) Functional linkages between leaf traits and net photosynthetic rate: reconciling empirical and mechanistic models. *Functional Ecology* 19: 602-615.

A01. Riba M, Mignot A, Fréville H, Cola B, Imbert E, **Vile D**, Virevaire M and Olivieri I (2005) Variation in dispersal traits in a narrow-endemic plant species, *Centaurea corymbosa* L. (Asteraceae). *Evolutionary Ecology* 19(3): 241-254.

Bibliométrie

Un récapitulatif bibliométrique de la liste des publications est présenté dans le Tableau 1.

Tableau 1. Indices bibliométriques des articles publiés dans des revues de rang A. H-index = 15.

Num.	Année	Revue	IF année de publication	IF sur 5 ans	Nombre de citations
A01	2005	*Evolutionary Ecology*	1.78	2.73	10
A02	2005	*Functional Ecology*	3.15	5.39	35
A03	2005	*Annals of Botany*	2.67	4.05	80
A04	2006	*Ecology*	4.78	6.37	48
A05	2006	*Functional Ecology*	3.42	5.39	59
A06	2006	*Ecology Letters*	7.61	18.50	54
A07	2006	*Science*	30.93	32.45	174
A08	2007	*Annals of Botany*	2.45	4.05	148
A09	2007	*New Phytologist*	4.25	6.89	19
A10	2007	*Annals of Botany*	2.45	4.05	11
A11	2007	*Oikos*	3.38	3.88	337
A12	2007	*Science*	30.93	32.45	1
A13	2008	*Journal of Ecology*	4.26	6.20	36
A14	2008	*Diversity and Distributions*	3.45	5.74	12
A15	2008	*Plant Physiology*	6.11	7.08	40
A16	2009	*CBP-A Molecular & Integrative Physiology*	2.25	2.26	0
A17	2010	*Plant Physiology*	6.45	7.08	34
A18	2010	*Plant Cell & Environment*	5.15	5.86	17
A19	2010	*Plant and Cell Physiology*	4.26	4.30	19
A20	2011	*Plant Physiology*	6.24	7.05	39
A21	2011	*Plant, Cell & Environment*	5.22	5.86	6
A22	2011	*Plant, Cell & Environment*	5.22	5.86	9
A23	2011	*Plant Physiology*	6.24	7.05	10
A24	2012	*Plant, Cell & Environment*	5.22	5.86	10
A25	2012	*Ecology Letters*	17.56	18.50	8
A26	2013	*The Plant Journal*	6.58	7.11	
A27	2013	*Wires Development Biology*			
A28	2013	*New Phytologist*	6.74	6.89	4
A29	2014	*Journal of Vegetation Science*	2.82	3.27	2
A30	2014	*Frontiers in Plant Science*			
A31	2014	*Current Opinion in Plant Biology*	8.46	9.22	
		IF moyens/nombre total de citations :	7.02	8.60	1222

Communications dans des conférences ou séminaires

Une liste des communications orales et des posters présentés dans des congrès ou des séminaires nationaux et internationaux est fournie ci-après. Les étudiants encadrés personnellement sont indiqués par un astérisque (*).

Conférences internationales

2013

Nguyen NNT, Z Shahzad, **D Vile**, F Roux, A Dellagi, J Bergelson, D Expert, F Gosti, P Berthomieu (2013) Plants response to zinc excess: Plant defensins type 1 (PDF1s) as a study case. *EPSO*. Greece.

2012

Vasseur F*, Violle C, Enquist BJ, Granier C, **Vile D** (2012) A common genetic basis to the origin of the Leaf Economics Spectrum and Metabolic Scaling Allometry. Poster. *Gordon Research Conferences 2012: Metabolic Basis of Ecology - The Metabolic Basis of Ecology and Evolution in a Changing World*. University of New England, Biddefor, ME, 23-27th July.

Vile D, Vasseur F*, Tisné S, Granier C (2012) Pleiotropy and cryptic genetic variation govern the phenotypic space in Arabidopsis response to water deficit. Poster. *23rd International Conference on Arabidopsis Research (ICAR 2012)*. Vienna, Austria, 3-7th July.

Vasseur F*, **Vile D** (2012) Genetic determinisms of plant plasticity: disentangling cryptic genetic variation from plant allometry. Poster. *23rd International Conference on Arabidopsis Research (ICAR 2012)*. Vienna, Austria, 3-7th July.

Bresson J*, **Vile D**, Varoaquaux F, Bontpart T*, Touraine B (2012) *Phyllobacterium brassicacearum*, a plant growth promoting rhizobacteria of *Arabidopsis* increases drought tolerance through modifications of plant development and physiology. Poster. *23rd International Conference on Arabidopsis Research (ICAR 2012)*. Vienna, Austria, 3-7th July.

Granier C, Tisné S, Massonnet C, Wuyts N, Lièvre M, Vasseur F*, Bresson J*, Bouteillé M, Pantin F, Fabre J, Nègre V, Dauzat M, Rolland G, Balsera C, Muller B, **Vile D** (2012) Taking full advantage of systematic phenotyping in *Arabidopsis thaliana*. Poster. *23rd International Conference on Arabidopsis Research (ICAR 2012)*. Vienna, Austria, 3-7th July.

Granier C, Tisné S, Massonnet C, Wuyts N, Lièvre M, Vasseur F*, Bresson J*, Bouteillé M, Pantin F, Fabre J, Nègre V, Dauzat M, Rolland G, Balsera C, Muller B, **Vile D** (2012) Taking full advantage of systematic phenotyping in *Arabidopsis thaliana*. Oral presentation. *23rd International Conference on Arabidopsis Research (ICAR 2012)*. Vienna, Austria, 3-7th July.

Bouteillé M, Kobayashi K, Cao J, **Vile D**, Weigel D, Muller B (2012) Climates at sites of origin are reflected in drought tolerance of *Arabidopsis thaliana* accessions. Poster. *23rd International Conference on Arabidopsis Research (ICAR 2012)*. Vienna, Austria, 3-7th July.

2010

Vasseur F, Pantin F, Dauzat M, Rolland G, Bédiée A, Muller B, Granier C and **Vile D** (2010) Arabidopsis response to high temperature is mediated by light intensity. Oral presentation. XVII Congress of the Federation of European Societies of Plant Biology (FESPB), Valencia, Spain, 4-9th July.

Aubert Y, **Vile D**, Pervent M, Aldon D, Ranty B, Simonneau T, Vavasseur A, Galaud JP (2010) RD20 (Responsive to Dehydration 20), a stress-responsive caleosin gene, is involved in the regulation of plant transpiration and development in Arabidopsis exposed to water deficit conditions. Poster. *20th International Conference on Plant Growth Substances (IPGSA)*, Tarragona, Spain (28th June-2nd July).

2009

Granier C, Tisné S, Massonnet C, Fabre J, Wuyts N, **Vile D**, Dauzat M (2009) A high-throughput phenotyping approach to disentangle the relationships between leaf expansion, cell division, cell expansion and endoreduplication in a leaf. Conference. *Plant Growth Biology and Modelling Workshop*. Elche, Spain, (14th-16th October).

Massonnet C and Agron-omics consortium (www.agron-omics.eu/) (2009) Probing phenotype and molecular profile reproducibility: a comparison of Arabidopsis leaf growth across ten laboratories. Poster. *Plant Growth Biology and Modeling Workshop*. Elche, Spain (14th – 16th October).

Massonnet C, Tinaut A, **Vile D**, Fabre J, Wuyts N, Bediee A & Granier C (2009) Analysis of the impact of cellular processes on leaf growth of Arabidopsis thaliana by a high-throughput mutant approach. Poster. *SEB Annual Main Meeting*. Glasgow, UK (27th-30th June).

Massonnet C, Tinaut A, **Vile D**, Fabre J, Wuyts N, Bediee A & Granier C (2009) Analysis of the impact of cellular processes on leaf growth of Arabidopsis thaliana by a high-throughput mutant approach. Poster. *Plant Growth Biology and Modeling Workshop*. Elche, Spain (14th – 16th October).

Massonnet C, Tisné S, **Vile D**, Fabre J, Wuyts N, Dauzat M & Granier C ((2009) Could the extent of cell division, cell expansion and endoreduplication in a leaf be controlled by leaf expansion itself ? Poster. *Plant Growth Biology and Modeling Workshop*. Elche, Spain (14th – 16th October).

Tisné S, **Vile D**, Dauzat M, Pervent M, Reymond M, Koornneef M & Granier C (2009) QTLs underlying the response of leaf expansion to drought in Arabidopsis thaliana highlight different processes by which leaf area can be maintained or increased. Poster. *SEB Annual Main Meeting*. Glasgow, UK (27-30th June).

Vile D, Pervent M, Belluau M, Thioux JJ, Rolland G, Dauzat M, Joubès J, Granier C, Muller B, Simonneau T (2009) Disentangling Arabidopsis thaliana responses to combined drought and thermal stresses. Poster. *20th International Conference on Arabidopsis Research (ICAR 2009)*. Edinburgh, UK, June 30- July 4.

Granier C, Massonnet C, Tisné S, Fabre J, Wuyts N, **Vile D** and Dauzat M (2009) Could the extent of cell division, cell expansion and endoreduplication in a leaf be controlled by leaf expansion itself ? Oral communication. *Society for Experimental Biology Annual Meeting (SEB 2009)*. Glasgow, UK, June 28- July 1.

Tisné S, **Vile D**, Reymond M, Dauzat M, Pervent M, and Granier C (2009) QTLs underlying the response of leaf expansion to drought in *Arabidopsis thaliana* highlight different processes by which leaf area can be maintained or increased. Poster. *20th International Conference on Arabidopsis Research (ICAR 2009)*. Edinburgh, UK, June 30- July 4.

Massonnet C, and The AGRON-OMICS Consortium (2009) Probing phenotype and molecular profile reproducibility: a comparison of Arabidopsis leaf growth across ten laboratories. Poster. *ICAR 2009*. Edinburgh, UK, June 30- July 4.

Massonnet C, Tisné S, **Vile D**, Fabre J, Wuyts N, Dauzat M and Granier C (2009) Could the extent of cell division, cell expansion and endoreduplication in a leaf be controlled by leaf expansion itself ? Poster. *ICAR 2009*. Edinburgh, UK, June 30- July 4.

2008

Simonneau T, Granier C, **Vile D**, Ehlert C, Hummel I, Tisne S, Bouteillé M, Massonnet M, Fabre J, Pervent M, Pantin F, Aguirrezabal L, Cookson SJ, Rolland G, Dauzat M and Muller B (2008) Plant growth control by water deficit : which process(es) to lead the game ? Poster. *4th EPSO Conference: Plants for Life*. Toulon (France), June 22-26.

2003-2006

Shipley B, **Vile D**, Garnier E (2006) Community assembly by stochastic filters: A statistical mechanics for ecological communities. Poster. *Colloquium in Fundamental Ecology: Biodiversity, Structure and Function*. University of Guelph, Guelph (Ontario, Canada), May 17-18.

Vile D (2006) Significations fonctionnelle et écologique des traits des espèces végétales : exemple dans une succession post-culturale méditerranéenne et généralisations. Communication orale. *1ères Rencontres Scientifiques Sherbrooke–Montpellier : Colloque d'Ecologie*. Université de Sherbrooke, Sherbrooke (Québec, Canada). May 9-11.

Shipley B, **Vile D**, Garnier E (2006) Community assembly by stochastic filters: A statistical mechanics for ecological communities. Poster. *Société Canadienne d'Écologie et d'Évolution*

(SCEE) – Canadian Society for Ecology and Evolution (CSEE): Inaugural Meeting. Université du Québec à Montréal et Université McGill, Montréal (Québec, Canada), April 3-4.

Shipley B, **Vile D**, Garnier E (2005) Predicting the structure of plant communities along environmental gradients from plant attributes. Oral communication. *The Ecological Society of America 90th Annual Meeting*. Montréal (Québec, Canada), August 7–12.

Shipley B, **Vile D**, Garnier E, Wright IJ and Poorter H (2004) Functional linkages between leaf traits and net photosynthetic rate: reconciling empirical and mechanistic models. Poster. *Gordon Research Conferences: Metabolic Basis of Ecology*. Bates College, Lewiston (Maine, USA), July 4-9.

Vile D, Metge S, Garnier E and Shipley B (2004) Relationships between adult and regenerative traits in herbaceous species from a mediterranean old-field succession. Oral communication. *Seed Ecology 2004, An International Meeting on Seeds and the Environment*. Rhodes Island (Greece), April 29 – May 4.

Vile D, Garnier E, Shipley B, Laurent G, Navas M-L, Roumet C, Lavorel S, Diaz S, Hogdson JG, Lloret F, Midgley GF, Poorter H, Rutherford M, Wilson PJ and Wright IJ (2003) Leaf thickness in laminar leaves can be estimated by specific leaf area x leaf dry matter Content. Poster. *The Ecological Society of America 88th Annual Meeting*. Savannah, Georgia (USA), August 3-8.

Conférences nationales

Vile D, Vasseur F et Granier C (2013) Phenotyping integrative traits (Phenomics) and modeling the relationships between traits. Communication orale. Colloque AllEnvi *Modélisation* multi-échelle des plantes, Lyon (France) 26-27 nov.

Vile D, Louault F, Carrère P et Soussana J-F (2007) Changement de structure des communautés végétales dans des écosystèmes prairiaux soumis à différentes pratiques de gestion. Exemple en prairie permanente sur le site de Theix de l'ORE ACBB. Poster. *Ecologie des communautés végétales (ECOVEG)*. Bordeaux (France), 14-16 mars.

Louault F, **D Vile**, Carrère P et Soussana J-F (2007) Caractérisation fonctionnelle de prairies permanentes soumises à des gradients de perturbation et de fertilité. Poster. *Colloque Ecologie des communautés végétales (ECOVEG)*. Bordeaux (France), 14-16 mars.

Soussana J-F and **Vile D** (2006) Diversité végétale. Traits des espèces et assemblage des communautés prairiales soumises à différents modes de gestion. Projet ANR DISCOVER. Poster. *Colloque du GDR CNRS-INRA ComEvol et du REID – L'écologie des communautés en devenir : approche intégrative*. Montpellier (France), 13-15 nov.

Maire V, **Vile D**, Bachelet B, Reinhold T, Pontes L, et Soussana J-F (2006) GEMINI, modèle de diversité prairiale. Présentation et exemple d'application. Poster. *Colloque du GDR CNRS-INRA ComEvol et du REID – L'écologie des communautés en devenir : approche intégrative*. Montpellier (France), 13-15 nov.

Shipley B, **Vile D** and Garnier E (2006) From plant traits to plant communities: a statistical mechanistic approach to biodiversity. Poster. *Colloque du GDR CNRS-INRA ComEvol et du REID – L'écologie des communautés en devenir : approche intégrative*. Montpellier (France), 13-15 nov.

Vile D, Shipley B et Garnier E (2006) La vitesse de croissance potentielle prédit la productivité primaire nette dans une succession secondaire méditerranéenne. Poster. *8èmes Journées d'Ecologie Fonctionnelle*. Nouant Le Fuzelier (France), 6-9 mars.

Hummel H, **Vile D**, Violle C, Devaux J, Blanchard A, Garnier E and Roumet C (2006) Analyse fonctionnelle de l'anatomie et de la morphologique des racines fines : Cas de 14 espèces herbacées de différents stades de succession post-culturale. Communication orale. *8èmes Journées d'Ecologie Fonctionnelle*. Nouant Le Fuzelier (France), 6-9 mars.

Vile D (2005) Traits et stratégies écologiques : exemple dans une succession post-culturale. Communication orale. *Journées Scientifiques du Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Évolutive : Traits démographiques, traits de vie, traits fonctionnels en écologie et évolution*. Montpellier (France). 9 juin.

Vile D, Laurent G, Garnier E et Shipley B (2005) Un modèle en équations structurales pour intégrer les changements de stratégies fonctionnelles au cours d'une succession post-

culturale. Poster. *7èmes Journées d'Ecologie Fonctionnelle*. Clermont-ferrand (France), 8-10 mars.

Kazakou E, **Vile D** et Garnier E (2005) Vitesse spécifique de croissance, traits des feuilles et décomposition des litières d'espèces caractéristiques d'une succession post-culturale. Poster. *7èmes Journées d'Ecologie Fonctionnelle*. Clermont-ferrand (France), 8-10 mars.

Vile D, Metge S, Garnier E et Shipley B (2004) Relations entre phase adulte et phase de régénération chez 35 espèces végétales méditerranéennes issues de stades de succession contrastés. Communication orale. *6èmes Journées d'Ecologie Fonctionnelle*. Rennes (France), 10-12 mars.

Vile D et Garnier E (2001) PLANTRAITS – Une base de données de traits fonctionnels des espèces végétales. Poster. *3èmes Journées d'Ecologie Fonctionnelle*, La Londe les Maures (France), 6-9 mars.

Séminaires, groupes de travail, comités, réunions de projet

Vile D (2012) Relationships between ecophysiological traits : on the use of structural equation modeling. Communication orale. *Séminaire Agropolis sur la modélisation des plantes*. Agropolis, Montpellier (France), 9 mars.

Vasseur F*, Granier C, **Vile D** (2012) Genetic determinsms of plant plasticity : disentangling ryptic genetic variation from plant allometry. Communication orale. Max Plank Institute, Golm (Germany), 30 avril.

Bresson J*, Varoquaux F, Tourraine B and **Vile D** (2011) Interactions between soil microorganisms and Arabidopsis growth under water deficit: a major role for trehalose? Communication orale. *Séminaire du Laboratoire d'Ecophysiologie des Plantes sous Stress Environnementaux (LEPSE)*. INRA, Montpellier (France), 15 novembre.

Massonnet C, Tisné S, **Vile D**, Fabre J, Wuytz N, Dauzat M & Granier C (2009) Quantitative genetics and high-throughput mutants analyses to elucidate the relationship between endoreduplication/ cell division / cell expansion and leaf size. Conference. *Atelier Division cellulaire chez les plantes*. Avignon, France (14th May).

Massonnet C, Tinaut A, **Vile D**, Fabre J, Wuyts N, Bediée A and C. Granier C (2008) Analysis of the impact of cellular processes on leaf growth in *Arabidopsis thaliana* by a high-throughput mutant approach. Poster. *Summer school in modelisation*. Gent (Belgium), September 1-5.

Vile D (2007) Modélisation par équations structurales et analyse des pistes : introduction et exemples de mise en œuvre en écologie et écophysiologie. Communication orale. *Séminaire du Laboratoire d'Ecophysiologie des Plantes sous Stress Environnementaux (LEPSE)*. INRA, Montpellier (France), 26 novembre.

Vile D (2007) L'analyse des pistes et la modélisation par équations structurales : principes et applications aux systèmes biologiques. Communication orale. *Séminaire de l'Unité d'Agronomie*. INRA, Clermont-Ferrand (France), 28 mars.

Vile D et Louault F (2007) Structure des communautés : assemblages d'espèces, assemblages de traits. Applications au site de Theix de l'ORE. Communication orale. *Séminaire de l'Unité d'Agronomie*. INRA, Clermont-Ferrand (France), 8 mars.

Vile D and Soussana J-F (2006) Introduction to the DISCOVER fall meeting and presentation of the DISCOVER web site. Communication orale. *Réunion du projet ANR DISCOVER*. INA-PG Paris (France), 23-24 novembre.

Vile D, Louault F, Carrère P and Soussana J-F (2006) Plant functional traits and community assembly in managed grasslands of the ORE site of Theix – WP1. Communication orale. *Réunion du projet ANR DISCOVER*. INA-PG Paris (France), 23-24 novembre.

Louault F, Soussana J-F, **Vile D** et Carrère P (2006) Traits des espèces et assemblage des communautés prairiales soumises à différents modes de gestion. Communication orale. *Réunion du programme DIVHERBE*. INRA Toulouse, Auzeville-Tolosan (France), 10 novembre.

Soussana J-F, **Vile D**, Carrère P et Louault F (2006) Diversité végétale. Traits des espèces et assemblage des communautés prairiales soumises à différents modes de gestion. Projet ANR DISCOVER. Communication orale. *Comité Scientifique de l'ORE ACBB*. INRA, Site de Theix, Clermont-Ferrand (France), 26 octobre.

Vile D (2006) Significations fonctionnelle et écologique des traits des espèces végétales : exemple dans une succession post-culturale méditerranéenne et généralisations. Communication orale. *Séminaire de l'Unité d'Agronomie.* INRA, Site de Crouël, Clermont-Ferrand (France), 6 octobre.

Vile D (2006) Biological diversity and Ecosystem Functioning. Interpreting key grasslands experiments using mechanistic modelling. The DISCOVER project. Communication orale. *Forschergruppe Biodoversity meeting. The Jena Biodiversity Experiment.* Max Planck Institute for Biogeochemistry, Jena (Germany). 12-13 octobre.

Encadrements d'étudiants et post-doctorants

L'encadrement d'étudiants représente un intérêt particulier dans les activités d'un chercheur. Le stage, pour l'étudiant doit être l'occasion de participer activement à une thématique de recherche. J'espère leur apporter les outils nécessaires pour les aider à réussir dans leur formation et les accompagner dans leur projet professionnel. La conceptualisation des idées, la rigueur expérimentale et l'acquisition de l'autonomie pour l'expérimentation, l'analyse des données par une sensibilisation aux outils statistiques et pour la présentation des résultats sont autant de points sur lesquels je suis vigilant. La participation à la communication et à la publication des travaux est une concrétisation importante qui participe à la motivation de chacun. Une liste des étudiants encadrés est présentée ci-après. Leur devenir est précisé pour chacun, si applicable. Depuis mon recrutement, j'ai été membre de 6 comités de pilotage de thèse.

Liste des étudiants encadrés

2013-------- **M1** Biologie Fonctionnelle de la Plante (BFP). Ecole Doctorale SIBAGHE, Univ. Montpellier II. **Marc Labadie**. *Etude de l'acquisition de la tolérance à un stress hydrique sévère chez* Arabidopsis thaliana *suite à l'inoculation par la rhizobactérie* Phyllobacterium brassicacearum. 43 p.

Marc poursuit son cursus en M2.

2013-------- **M1** Biologie Intégrative et Physiologie Spécialité Biologie et Physiologie Végétale. Université Pierre et Marie Curie, Paris. **Garance Koch**. *Effets de l'ontogénie et de l'architecture foliaire sur l'optimisation de l'économie des ressources chez* A. thaliana. Poster.

Garance poursuit son cursus en M2 recherche.

2012-------- **M2R** Biologie Fonctionnelle de la Plante (BFP). Ecole Doctorale SIBAGHE, Univ. Montpellier II. **Thibaut Bontpart**. *Compromis d'utilisation et d'acquisition des ressources chez Arabidopsis thaliana : déterminisme génétique et succès compétiteur*. 20p.

Thibaut a réussi le concours de l'Ecole Doctorale SPSA (UMII) et poursuit une thèse avec financement ministériel dans l'UMR INRA-SupAgro SPO. Un article issu de ses travaux de M2 est actuellement en cours de rédaction.

2012-------- **L3** Biologie Fonctionnelle de la Plante (BFP). Ecole Doctorale SIBAGHE, Univ. Montpellier II. **Cloé Check**. *Etude de l'acquisition d'une tolérance à un stress hydrique sévère chez A. thaliana suite à l'inoculation par des rhizobactéries*. 20p.

Cloé va poursuivre sa formation en Master 1 BFP (UMII).

2011-------- **M1** Biologie Fonctionnelle de la Plante (BFP). Ecole Doctorale SIBAGHE, Univ. Montpellier II. **Thibaut Bontpart**. *Impact de la diversité des micro-organismes sur la croissance d'*Arabidopsis thaliana *en situation de stress hydrique : Analyse de 6 bactéries.* 15p.

2010-------- **THESE**. Financement MENRT Bourse Président Univ. Montpellier II. **Justine Bresson**. *Interactions entre la bactérie promotrice de la croissance des plantes Phyllobacterium brassicacearum STM196 et la plante* Arabidopsis thaliana *en situation de stress thermiques et hydriques: implication du tréhalose.* Co-directeurs : F. Varoquaux, B. Tourraine (HDR).

Justine est première auteure des publications A28 et A29 (IF = 6.7) et prépare actuellement deux manuscrits pour la valorisation de ses travaux. Elle a également participé aux travaux de la publication A24.

2010-------- **M2R** Biologie Fonctionnelle de la Plante (BFP). Ecole Doctorale SIBAGHE, Univ. Montpellier II. **Justine Bresson**. *Interactions plantes-microorganismes: rôle de la*

bactérie promotrice de croissance Phyllobacterium brassicacearum *dans la réponse d'*Arabidopsis thaliana au déficit hydrique et à la température élevée. 26p.

Justine a réussi le concours de l'Ecole Doctorale SIBAGHE (UM2) et a réalisé une thèse sous ma co-direction et celle de Fabrice Varoquaux (MCF, UM2) et Bruno Touraine (Prof. UM2, HDR).

2009-------- **THESE**. Financement *Bayer Crop Science* (CIFRE). Ecole Doctorale SIBAGHE (UM2). **François Vasseur**. *Déterminismes génétiques des réponses des plantes aux stress hydriques et thermiques : le cas de la plante modèle Arabidopsis thaliana*.

François a soutenu sa thèse le 18 décembre 2012. Outre sa participation aux publications A24 et A28, il est le premier auteur de deux articles publiés (A22 et A25) dont un dans une excellente revue (A25 ; IF = 17,6). Il occupe actuellement un poste de post-doctorant au Max Planck Institute à Tübingen sous la direction de D. Weigel. Christine Granier (HDR) était la directrice.

2009-------- **M2R** Fonctionnement des Ecosystèmes Naturels et Cultivés (FENEC). Ecole Doctorale SIBAGHE, Université Montpellier 2. **Michaël Belluau**. *Effets du stress hydrique et des hautes températures sur la croissance, le développement et la physiologie d'*Arabidopsis thaliana. 17p.

Les travaux de Mickaël ont participé à la publication A24. Après un contrat au CIRAD (AMAP), il réalise actuellement une thèse à l'Université de Sherbrooke.

2003-------- **Stage d'initiation à la recherche**. **Maud Guedin**. DEUG de Biologie, Université de Dijon, France. Co-direction : Bill Shipley. Mai - août.

2003-------- **Assistante de laboratoire. Soumadi Mounirattimum**; BSc en Biologie, Université de Sherbrooke, Qc, Canada. Codirection : Bill Shipley. Sept. – nov.

2002-------- **Stage d'initiation à la recherche**. **Sophie Metge**; BSc en Biologie, Université de Sherbrooke, Qc, Canada. Co-encadrant : Bill Shipley. Mai – juill.

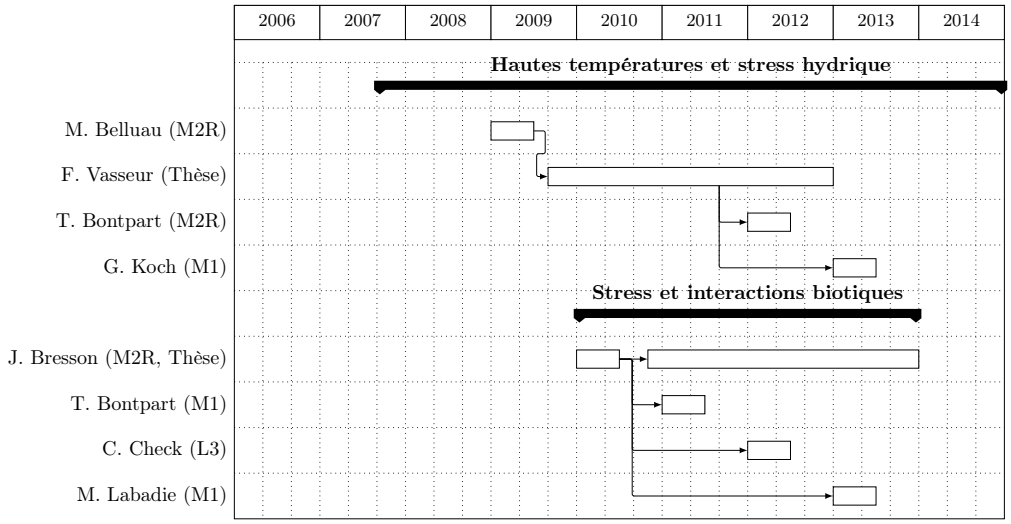


Figure 1. Diagramme de Gantt des encadrements d'étudiants.

Liste des chercheurs en séjour post-doctoral

2013-2014 - **Oscar Ayala-Garay**. Professeur au Colegio de Postgraduados, Texcoc, Mexico.

Oscar est arrivé le 1 septembre 2014. Il participe aux expérimentations visant à mener une analyse de génétique de la variabilité du fonctionnement foliaire et de la croissance de 400 accessions d'*A. thaliana* d'origines mondiale et française.

1. Contexte et construction du projet de recherche

Mes activités de recherche portent sur la diversité biologique et le fonctionnement des plantes dans leur environnement biotique et abiotique. J'appréhende cette thématique par une approche pluridisciplinaire et multi-échelle utilisant l'écophysiologie, la génétique et l'écologie fonctionnelle et évolutive. J'ai ainsi développé différents aspects, méthodologiques, expérimentaux et de modélisation, à plusieurs niveaux d'organisation biologique avec une perspective d'intégration de ces différents niveaux. Ainsi, mes travaux s'étendent du fonctionnement des organes à celui des écosystèmes, en passant par le fonctionnement des plantes entières, la biologie des populations et l'assemblage des communautés (Figure 2). Selon les questions posées, j'ai tour à tour privilégié des approches d'écophysiologie comparative aux niveaux intraspécifique et interspécifique utilisant des espèces naturelles et, plus récemment, des espèces d'intérêt agronomique. Mes travaux participent au rapprochement entre l'écophysiologie des plantes, appréhendée par la variabilité de leurs caractères, ou traits, biologiques, et le fonctionnement des communautés végétales et des écosystèmes. D'un point de vue fondamental, il s'agit de comprendre et prédire d'une part les réponses des organismes aux modifications de leur environnement, et comment les changements de composition et de structure des communautés induits par ces réponses affectent les processus écosystémiques (Figure 2). D'un point de vue appliqué, ces recherches se placent au centre d'enjeux majeurs en écologie et en agronomie tels que la conservation de la biodiversité et l'impact des changements climatiques et d'utilisation des terres sur la dynamique des communautés végétales et le fonctionnement des écosystèmes et agrosystèmes, y compris le maintien et l'amélioration de la productivité.

Les activités de recherche sont faites de décisions, de contraintes et d'opportunités. Mon parcours n'y déroge pas : mon recrutement au laboratoire d'écophysiologie des plantes sous stress environnementaux (LEPSE) de l'INRA en 2007 a engendré une inflexion dans mes recherches en écologie fonctionnelle vers une analyse fine de l'écophysiologie des plantes en conditions stressantes. Ce nouveau volet devait principalement utiliser la plante modèle *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh pour étudier la variabilité et les déterminismes génétiques des réponses écophysiologiques aux hautes températures. J'ai appréhendé cette transition en adoptant un cadre conceptuel général d'écophysiologie comparative applicable à l'écologie et à l'agronomie. La réflexion globale sur le cadre d'analyse du projet de recherche a été menée en interaction avec les autres membres de l'équipe SPIC et plus largement au niveau du LEPSE, au travers de discussions et de participations à des projets de recherche déjà en cours. A mon arrivée, le projet de recherche de l'équipe SPIC consistait à évaluer les hypothèses des modèles de réponse de la croissance des plantes aux stress environnementaux en considérant les formalismes hydraulique, métabolique et ontogénique de la croissance. Bien que la température soit un facteur pris en compte (GRANIER *et al.* 2002, et autres références dans PARENT *et al.* 2010b), la thématique du stress thermique était nouvelle, les réponses des plantes au déficit hydrique (AGUIRREZABAL *et al.* 2006,

HUMMEL *et al.* 2010) ou à la lumière (COOKSON *et al.* 2007) étant plus généralement étudiées.

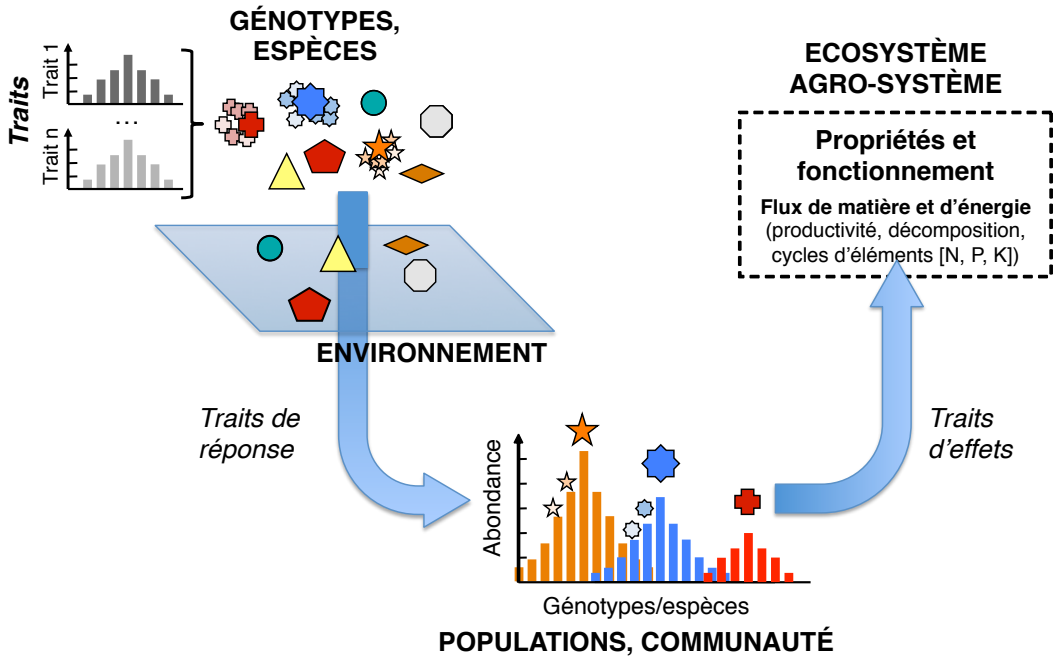


Figure 2. Traits biologiques et changement d'échelle : vers un paradigme fonctionnel de l'écologie et de l'agronomie. Mes travaux participent au développement de l'approche dite « fonctionnelle » de l'écologie. Cette approche postule qu'un individu peut être caractérisé par un ensemble de traits qui reflètent son fonctionnement dans un milieu donné, c.à.d. son phénotype. On distingue alors d'une part les traits de réponse, qui permettent d'interpréter et de prédire la réponse des organismes aux changements des conditions environnementales et d'autre part les traits d'effet qui permettent de comprendre et de prédire l'effet du fonctionnement des organismes sur les propriétés et le fonctionnement des écosystèmes. Cette approche nous a permis de mettre en évidence des liaisons entre traits de réponse, traits d'effet, et fonctionnement des écosystèmes, en prenant en compte ou non l'abondance des espèces dans les communautés végétales. Nous avons aussi contribué au formalisme de l'approche fonctionnelle en proposant un cadre conceptuel associant données expérimentales et observations in natura et permettant une vision intégrée des processus à différentes échelles. Les méthodes statistiques utilisées permettent l'analyse et la structuration d'informations complexes. L'association de la formalisation et de la validation empirique par un grand nombre de données constitue une base de l'approche. Cette approche devrait permettre d'établir des liens directs entre des disciplines connexes telles que l'écophysiologie, la biologie des populations et l'écologie des communautés, mais aussi l'écosystémique et l'agronomie, pour permettre de mieux comprendre et prédire les réponses des systèmes biologiques aux modifications des facteurs de l'environnement dans un monde changeant.

Mon intégration s'est réalisée au travers d'expertises pour l'analyse de données, la discussion de résultats, l'appui expérimental et la rédaction d'articles. Ainsi, j'ai été associé aux travaux de thèse de S. TISNE ([A15] TISNE *et al.* 2008, TISNE 2009, [A18] TISNE *et al.* 2010), au programme européen AGRON-OMICS

(HILSON 2007)[1] et au projet ANR STOMATE[2] (SIMONNEAU 2006). Mon implication dans ces projets est une démarche à la fois personnelle et collective qui a largement facilité mon intégration dans un contexte scientifique nouveau. En participant aux expérimentations et à l'analyse des données, je me suis familiarisé avec la « culture » scientifique du laboratoire et j'ai pu faire valoir mes propres expériences et méthodes d'investigation. Cette implication a activement participé à la construction de mon projet personnel. L'opportunité d'encadrer très tôt dans mon projet des étudiants en Master et en Thèse a aussi favorisé le développement de mon projet de recherche.

L'objectif principal de mon projet de recherche est de comprendre et prédire les conséquences des modifications morphologiques, physiologiques et ontogéniques sur la croissance, la survie, et la reproduction, et donc ultimement sur la valeur sélective des individus et, d'un point de vue agronomique, sur la productivité des agro-écosystèmes, en réponse à des températures élevées. L'étude de la capacité de changement d'échelle des processus – ou scalabilité – fait partie intégrale de ce projet. Pour étudier les déterminismes génétiques de ces modifications, la diversité génétique et les lignées génétiquement modifiées disponibles chez l'espèce modèle *A. thaliana* représentent un atout.

Dans ce document, le contexte, la problématique et les inflexions, ainsi que les méthodologies et les innovations utilisées sont présentés, chronologiquement ou par thème (Figure 3). Mes activités de recherche en cours ou à développer sont mises en perspective de ces travaux. La Figure 3 présente une chronologie des travaux et fait apparaître leur orientation selon quatre thématiques principales dont les liaisons sont mises en évidence dans ce document : *i)* la réponse des plantes aux stress environnementaux (hautes températures en interaction avec d'autres facteurs environnementaux tels que la disponibilité en eau, la lumière, le CO_2 ou les bactéries du sol bénéfiques pour les plantes), *ii)* l'étude approfondie de la croissance, en particulier appréhendée par les contraintes allométriques et d'économie des ressources, *iii)* les méthodes de collecte et d'analyse de données permettant de caractériser le phénotype des plantes (phénotypage), et *iv)* l'utilisation de ces connaissances au profit de l'écologie et de l'agronomie.

Ainsi, depuis mon recrutement, je garde pour objectif de continuer le développement de l'approche fonctionnelle décrite dans la Figure 2 dans un contexte écologique et de participer à son extension aux systèmes agronomiques. Mes travaux, largement centrés depuis lors sur l'écophysiologie de la plante modèle *A. thaliana*, ont pour ambition d'augmenter nos connaissances et notre capacité prédictive des réponses des plantes à leur environnement biotique et

---

[1] *L'objectif du projet AGRON-OMICS était de produire un modèle de développement foliaire d'*Arabidopsis thaliana *en intégrant les réseaux de gènes, de protéines et de métabolites. Dix partenaires étaient impliqués dans ce projet dont un WP est porté par C. GRANIER et a employé une post-doctorante (C. MASSONNET) au LEPSE ([A17,A23] Massonnet et al. 2010, 2011).*

[2] *L'objectif du projet STOMATE était de rechercher des combinaisons de gènes favorables à une meilleure efficience de l'utilisation de l'eau pour des scénarii climatiques donnés, en vue d'une évaluation chez les plantes cultivées. T. SIMONNEAU était le porteur de ce projet qui a employé un ingénieur d'étude (M. PERVENT) au LEPSE avec qui j'ai participé au phénotypage de mutants affectés dans le comportement d'ouverture stomatique ([A19] Aubert et al. 2010).*

abiotique. Le domaine d'application de ces travaux combine l'écologie des systèmes naturels et anthropisés et l'identification d'idéotypes, c'est-à-dire de génotypes d'espèces d'intérêt agronomique permettant une productivité accrue ou maintenue dans un environnement donné, actuel ou futur.

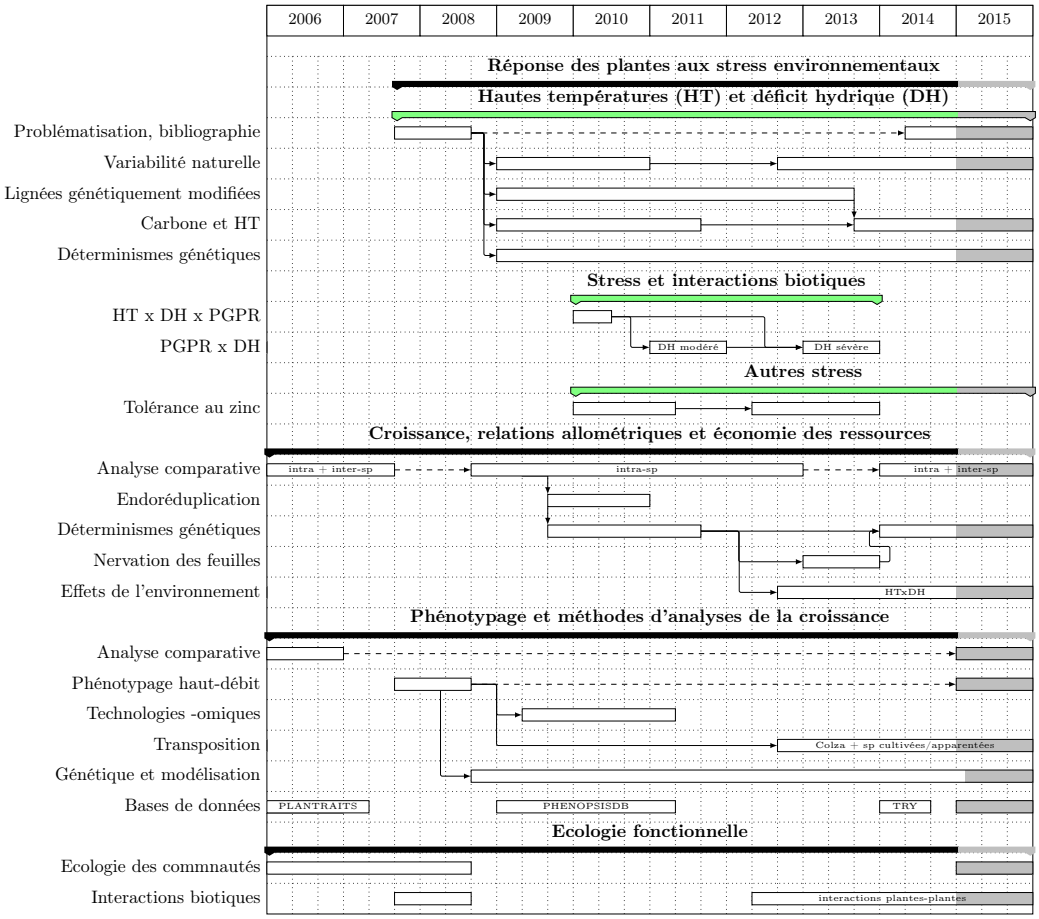


Figure 3. Activités de recherche. Quatre thématiques principales sont mises en évidence. Les flèches pleines indiquent la chronologie des activités. Les flèches pointillées indiquent les activités en tâche de fond. Les liens entre les thématiques sont explicités dans le document. Certaines activités sont poursuivies depuis ma thèse et mon post-doctorat, d'autres ont commencé à mon recrutement au LEPSE en septembre 2007. Les zones grisées constituent les activités qui seront poursuivies et développées dans mon projet.

2. De l'écologie à la plante modèle – De la plante modèle à l'écologie et l'agronomie

Au cours de ma thèse et de mon post-doctorat, j'ai étudié la variabilité des traits des plantes entre les espèces (variabilité interspécifique) et à l'intérieur des espèces (variabilité intraspécifique, entre individus d'une même espèce) dans différents contextes écologiques. A mon arrivée au LEPSE en 2007, il a été convenu que le projet de recherche serait initialement traité sur *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh (BRASSICACEAE), ou arabette de Thalius ou arabette des dames, dont le statut officiel d'organisme modèle pour la génétique des plantes date de 1998 (FINK 1998) et dont le séquençage complet du génome, premier chez les plantes à fleurs, a été achevé en 2000 (THE ARABIDOPSIS GENOME INITIATIVE 2000). Les raisons de ce choix étaient multiples. Cette espèce possède des intérêts méthodologiques et conceptuels indéniables tant en génétique et en physiologie qu'en écologie et en biologie de l'évolution (MCKAY *et al.* 2003, JUENGER *et al.* 2005, TONSOR *et al.* 2005). Un grand nombre de ressources génétiques et d'outils de génomiques sont disponibles pour cette espèce qui possède un génome de petite taille et dont le mode de reproduction principal est l'autofécondation. Cette espèce est facile à manipuler en conditions environnementales contrôlées (petite taille, cycle de développement court). Des outils de phénotypage, tels que l'automate PHENOPSIS développé au LEPSE, un outil automatisé dédié à la culture et à la caractérisation des phénotypes d'arabidopsis dans des conditions environnementales contrôlées (GRANIER *et al.* 2006), sont disponibles (SKIRYCZ *et al.* 2011, TISNE *et al.* 2013). Cette espèce présente aussi un intérêt pour l'étude de processus écologiques et évolutifs. De ce fait, une large communauté de chercheurs travaille avec cette espèce au niveau international, et enfin, elle représente un potentiel pour le transfert des connaissances à d'autres espèces naturelles et cultivées.

A. thaliana est une espèce rudérale naturelle, majoritairement présente dans l'hémisphère nord, qui présente une forte variabilité génétique le long de gradients de latitude et d'altitude (HOFFMANN 2002, SHINDO *et al.* 2007, MONTESINOS-NAVARRO *et al.* 2009) mais aussi à différentes échelles spatiales (BRACHI *et al.* 2013b). La large répartition d'*A. thaliana* suggère une grande plasticité du génome et une forte variabilité de réponses développementales, morphologiques et physiologiques pour s'adapter aux différents climats dans lesquels elle est rencontrée et aux changements des conditions climatiques (TONSOR *et al.* 2005). Des études récentes ont permis de mettre en évidence des signes d'adaptation dans les populations naturelles d'*A. thaliana* le long de gradients climatiques tels que ceux contraints par l'altitude (MONTESINOS-NAVARRO *et al.* 2009, MONTESINOS-NAVARRO *et al.* 2011) et de les relier à des processus génétiques et physiologiques (FOURNIER-LEVEL *et al.* 2011, HANCOCK *et al.* 2011, BRACHI *et al.* 2013a). Par ailleurs, plusieurs études ont mis en évidence des relations entre l'origine écologique d'écotypes et leurs réponses à des stress abiotiques (e.g. TONSOR *et al.* 2008) et biotiques (ROWE & KLIEBENSTEIN 2008).

2.1. Matériel génétique d'Arabidopsis thaliana

Le matériel génétique d'*A. thaliana* utilisé dans mon projet de recherche combine : la variabilité naturelle, des populations de lignées recombinantes, des lignées génétiquement modifiées.

La **variabilité naturelle** se trouve sous la forme de collections d'accessions échantillonnées dans les habitats naturels de l'espèce. Il est ainsi possible d'analyser des collections d'un petit nombre d'accessions qui maximisent la diversité génétique naturelle ([A21] RICHARD *et al.* 2011, coll. UMR BPMP à Montpellier) ou la diversité des environnements naturels, par exemple via l'étendue latitudinale des sites d'origine ([A24] VILE *et al.* 2012), ou des collections d'un grand nombre d'accessions (coll. avec Fabrice ROUX (INRA, Toulouse)), dont l'étude nécessite des dispositifs de grande envergure, mais qui permettent l'analyse des déterminismes génétiques par la cartographie sur l'ensemble du génome ('genome-wide'), rendue possible grâce au marquage génétique à haute densité.

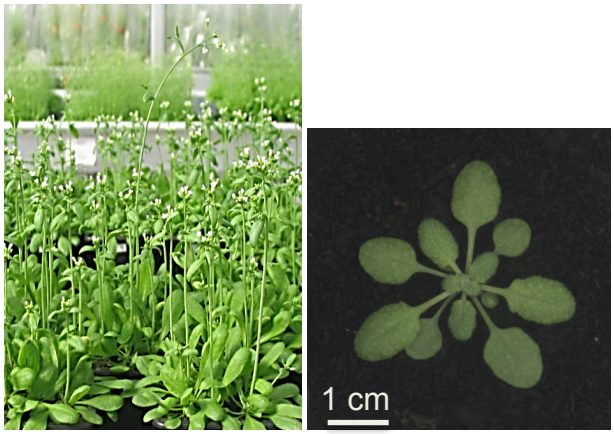


Figure 4. Photographies d'*Arabidopsis thaliana*. Photographie de divers génotypes à floraison en serre (crédit : T. BONTPART, étudiant en M2) et de l'accessions Col-0 au stade végétatif en chambre de culture 15 jours après germination à 12 h de photopériode (crédit : PHENOPSIS).

Des **populations de lignées recombinantes** (RIL, lignées quasi-isogéniques (NIL, HIF)) sont spécifiquement utilisées pour la cartographie de régions du génome portant des polymorphismes associés à la variation de caractères quantitatifs, nommées en anglais « quantitative trait loci » (QTL). Plusieurs populations de lignées recombinantes ont été étudiées dans le cadre de travaux de thèse de Sébastien TISNE ([A15] TISNE *et al.* 2008, TISNE 2009, [A18] TISNE *et al.* 2010), de Marie BOUTEILLE (BOUTEILLE *et al.* 2012, [S1] BOUTEILLE *et al.* soumis) et de François VASSEUR (VASSEUR 2012, [A25] VASSEUR *et al.* 2012). Trois accessions (L*er*, An-1, Cvi-0) utilisées comme lignées parentales de certains de ces croisements ont été sélectionnées pour leurs réponses contrastées à une disponibilité en eau dans le sol diminuée (déficit hydrique) et/ou au stress thermique (AGUIRREZABAL *et al.* 2006, TONSOR *et al.* 2008, [A24] VILE *et al.* 2012). La population constituée à partir du croisement L*er* x An-1 a déjà montré une

forte variabilité et une forte héritabilité pour de nombreux traits foliaires, tels que la densité stomatique, et la croissance, à la fois en condition témoin et de déficit hydrique ([A18] TISNE *et al.* 2010). La population L*er* x Cvi-0 a été étudiée en conditions de contraintes hydriques et thermiques ([S2] VASSEUR *et al.* Soumis, voir Section 5), révélant les relations génétiques entre économie des ressources et allométrie ([A25] VASSEUR *et al.* 2012).

Enfin, l'utilisation de **lignées génétiquement modifiées** peut permettre de tester des hypothèses fonctionnelles. Des collaborations avec le CEA Cadarache ([S4] PANTIN *et al.* soumis) et l'UMR CNRS-UPS 5546 à Toulouse sur le contrôle de l'ouverture stomatique (STOMATE 2006, [A19] AUBERT *et al.* 2010), avec l'UMR CNRS-UVS 5200 à Bordeaux sur la production de cires cuticulaires ([A20] BOURDENX *et al.* 2011, [A26] PASCAL *et al.* 2013), avec l'UMR BPMP à Montpellier sur la tolérance au zinc ([A30] NGUYEN *et al.* 2014), et avec plusieurs laboratoires européens sur la croissance foliaire (AGRONOMICS 2007, [A23] MASSONNET *et al.* 2011) ont donné accès à un large panel de lignées transgéniques et de mutants dont les fonctions affectées ont permis de tester des hypothèses sur les déterminismes de la croissance et sur les réponses aux stress.

L'utilisation de cette large gamme de variabilité génétique s'intègre parfaitement à la stratégie que nous développons au LEPSE pour le phénotypage des plantes à haut-débit à la fois en conditions environnementales contrôlées et fluctuantes (PLATFORMS 2013). Les bases de données phénotypiques, telles que PHENOPSIS DB (FABRE *et al.* 2011), associée à notre plateforme de phénotypage PHENOPSIS, sont très importantes pour réaliser des méta-analyses ([A17] MASSONNET *et al.* 2010, [A27] BRESSON *et al.* 2013a, [A31] GRANIER & VILE 2014, [A29] KAZAKOU *et al.* 2014).

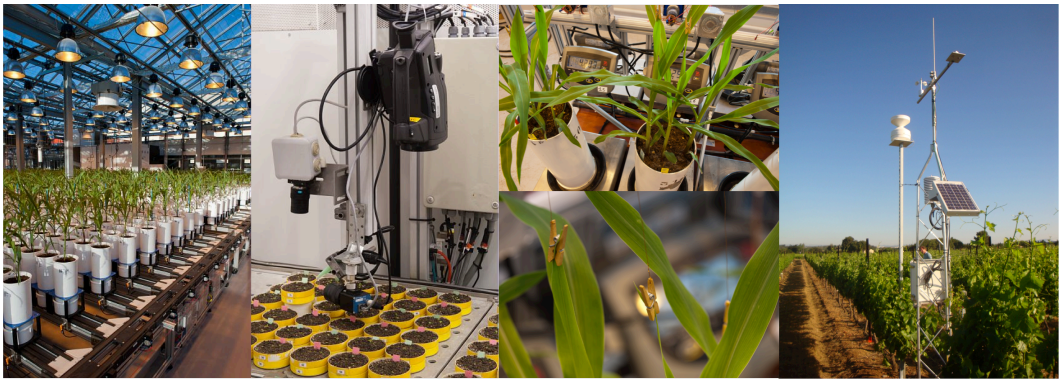


Figure 5. Plateformes de phénotypage du Laboratoire d'Ecophysiologie des plantes sous Stress Environnementaux (PLATFORMS 2013). De gauche à droite PHENOARCH, PHENOPSIS, PHENODYN, phénotypage de la vigne en conditions naturelles. Crédit : photothèque INRA.

2.2. Approche comparative des espèces naturelles et cultivées

Un enjeu majeur dans mon projet de recherche est de conserver une approche comparative avec d'autres espèces végétales, en particulier d'intérêt agronomique. Ce dernier point est facilité par l'interaction avec les autres équipes du LEPSE qui étudient la vigne, le maïs et plus récemment d'autres céréales (projet de B. Parent,

recruté en 2013), et par des collaborations, en particulier avec des entreprises privées. Le projet Climate-KIC AgWaterBreed sur l'efficience d'utilisation de l'eau, mené en partenariat avec Bayer Crop Science et le Forschungzentrum de Jülich (AgWaterBreed 2011) a été l'occasion de transférer et de développer des méthodes de caractérisation du phénotype sur le colza (*Brassica napus*), une espèce cultivée appartenant à la même famille botanique qu'arabidopsis (Figure 6). Une action sur une série variétale historique du maïs a été réalisée, et nous mettons en place, en collaboration étroite avec Cyrille VIOLLE (CEFE, CNRS), un projet de plus grande envergure pour l'étude des compromis d'utilisation des ressources chez les plantes soumises à la sélection artificielle en utilisant une approche comparative d'espèces cultivées et d'espèces qui leur sont apparentées (projets ANR CROPTRAITS et ERC portés par C. VIOLLE).

Figure 6. Photographies de prélèvement d'échantillons sur une feuille de maïs (gauche) et de la culture de colza (*Brassica napus*) cultivé dans la plateforme PHENOPSIS avec deux tailles de pots (centre). Détail d'une plante de Colza (droite).

Notre pari est que l'analyse comparative et systématique des compromis (ou des synergies) qui s'opèrent chez les plantes représente un bénéfice potentiel pour la compréhension des processus écologiques (dynamique des communautés, fonctionnement des écosystèmes) mais aussi pour l'amélioration de la productivité des systèmes agronomiques (Figure 2). L'évaluation de ce bénéfice passe de toute évidence par l'analyse de la capacité de changement d'échelle des traits biologiques mis en jeu, et des effets de l'environnement aux différentes échelles d'intégration (SADRAS & RICHARDS 2014). La constitution de bases de données est une étape importante dans cette démarche (FABRE *et al.* 2011, KAZAKOU *et al.* 2014).

3. Quantification du phénotype et méthodes d'analyses des déterminismes de la performance des plantes

Les opportunités de tester des hypothèses sur les déterminants de la performance des plantes dans leur environnement sont largement dépendantes des méthodes disponibles pour quantifier les traits des plantes, et du cadre d'analyse. J'attache un intérêt particulier au développement de méthodes de phénotypage originales et à la combinaison d'approches statistiques et de modélisation. Avec Christine GRANIER, nous avons récemment écrit un article de synthèse sur cette problématique en faisant appel aux travaux réalisés avec nos étudiants et collègues (GRANIER & VILE 2014).

Les technologies disponibles pour le phénotypage, c.à.d. la qualification et la quantification des traits des organismes vivants, ont connu un essor considérable ces dernières décennies, en partie sous la poussée des technologies « -omiques » haut-débit. Le développement de l'automatisation pour l'acquisition de mesures variées et dynamiques sur un grand nombre d'individus a augmenté le besoin de grandes capacités de stockage des données et des moyens efficaces pour leur analyse. C'est dans ce contexte qu'a vu le jour le concept de « pipeline de phénotypage » (ARVIDSSON *et al.* 2011), qui se défini par l'ensemble des méthodes d'acquisition, de traitement, d'analyse et d'interprétation des données qui caractérisent le phénotype d'une plante dans un contexte biologique (ontogénie, interactions biotiques) et environnemental précisément décrit (Figure 7). Au LEPSE, nous participons activement à ces développements (PLATFORMS 2013). Dans le cadre de mon projet de recherche, je revendique l'importance de modéliser les réseaux de relations entre les traits pour comprendre les contraintes génétiques et environnementales sous-jacentes ([A05] VILE *et al.* 2006b, [A15] TISNE *et al.* 2008, [A14] VACHER *et al.* 2008, [A23] MASSONNET *et al.* 2011, [A24] VILE *et al.* 2012) {[A15] .

Le phénotypage n'est évidemment pas une activité de recherche nouvelle. C'est la base de toutes les études en écologie, agronomie et écophysiologie pour explorer la diversité fonctionnelle des plantes, comparer la performance d'espèces/variétés, ou étudier la réponse des organismes aux variations de l'environnement. Le terme « phénotype », qui est implicitement lié à l'identité génétique, a cependant été laissé de côté en écologie fonctionnelle, une discipline qui s'est focalisée sur les valeurs moyennes des traits pour caractériser les espèces (au détriment de l'individu). La variabilité intra-spécifique connait cependant un regain d'intérêt pour son rôle non négligeable dans le fonctionnement de certaines communautés (VIOLLE *et al.* 2012), et des données génétiques seront bientôt disponibles avec un débit sans précédent pour aborder les aspects évolutifs. Par ailleurs, nous revendiquons une l'utilisation du terme phénotypage en biologie qui ne doit pas se réduire à l'acquisition de « mesures haut-débit de traits » mais doit être placé dans un contexte biologique et environnemental précis.

Comme le montrent les travaux sélectionnés dans ce document, la prise automatique d'images de plantes n'est pas la condition *sine qua non* pour trouver une association prometteuse entre le phénotype et le génotype d'une plante. La prise en compte de la variation environnementale et temporelle, et des différentes échelles biologiques du phénotype sont au contraire requises pour maximiser l'analyse des relations génotype-phénotype (Figure 7). La croissance est un bon

exemple dans lequel la dynamique revêt une importance particulière. En effet, la classification d'un ensemble de génotypes selon leur taille à une date donnée après la germination peut facilement se révéler difficile à interpréter si ces génotypes ont des dynamiques (vitesse, durée) de croissance différentes ([A27] BRESSON *et al.* 2013a). L'utilisation de données explicitement dépendantes du temps, qui peuvent prendre en compte la variabilité ontogénique peut alors s'avérer primordiale (WALTER *et al.* 2009, MENDEZ-VIGO *et al.* 2010, COLE *et al.* 2011, STINCHCOMBE *et al.* 2012, KECHID *et al.* 2013, TISNE *et al.* 2013).

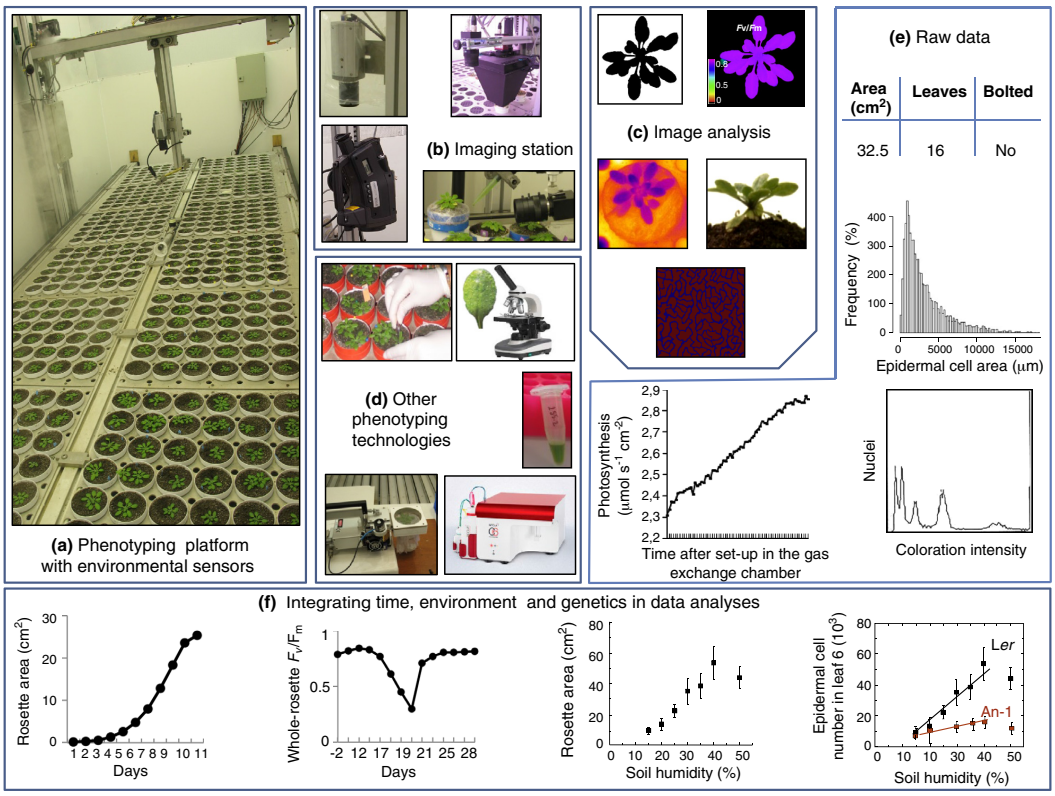


Figure 7. Exemple d'un pipeline de phénotypage multi-traits. (a) Des plantes d'arabidopsis sont cultivées dans des conditions environnementales contrôlées avec un système d'irrigation et d'imagerie (b, images dans le spectre visible, en infra-rouge ou de fluorescence) automatisé (GRANIER *et al.* 2006). Les images acquises (c) sont automatiquement enregistrées dans une base de données (FABRE *et al.* 2011) et sont ensuite analysées avec des procédures semi-automatiques. (d-e) D'autres traits sont quantifiés avec des procédures plus ou moins invasives telles que les mesures d'échanges gazeux, des analyses en microscopie, des analyses cellulaires en cytométrie de flux. (f) L'analyse de la dynamique des traits, des effets de l'environnement et des effets génétiques sont alors possibles (voir aussi Figure 8). Figure reproduite ([A31] GRANIER & VILE 2014).

Dans la plupart des cas, le phénotype d'un génotype particulier ne peut pas être restreint à la quantification d'un seul trait. Au contraire, le phénotype est un ensemble de caractéristiques morphologiques, structurales, physiologiques et biochimiques à un stade ontogénique donnée ou à une date donnée, dans un contexte environnemental précis. Cette forte dimensionnalité a amené certains

chercheurs à sélectionner un nombre restreint de traits pertinents pour tester des hypothèses biologiques. Ce type d'approche s'est révélée efficace pour la sélection variétale pour un nombre limité de traits d'intérêt (p. ex. masse de graines, productivité) considérés un à un, bien qu'il y ait une co-sélection pour des traits corrélés.

La résolution des relations de type « plusieurs-à-plusieurs » pour la cartographie du génotype vers le phénotype requiert des méthodes avancées en modélisation et en statistique (Figure 8). Parmi ces méthodes, l'analyse des pistes et, plus généralement, la modélisation par équations structurales (SHIPLEY 2000) permettent de contrôler statistiquement les covariations entre des variables et tester des diagrammes de causalité hypothétiques dans une démarche interprétative ([A05] VILE *et al.* 2006b, [A15] TISNE *et al.* 2008, [A14] VACHER *et al.* 2008). Les effets génétiques ont été intégrés avec succès dans ce type de modèles. Par exemple, le screening systématique du génome nous a permis d'identifier des 'QTL de relation' qui induisent des modifications de certains compromis et relations allométriques ([A15] TISNE *et al.* 2008, [A25] VASSEUR *et al.* 2012). Des QTL identifiés par les méthodes classiques de cartographie ont été intégrés avec succès dans des modèles de piste pour prendre en compte la variabilité génétique dans les réseaux de relations entre traits (LI *et al.* 2006, FOURNIER-LEVEL *et al.* 2013). La 'biologie des systèmes', pour être efficace, devra intégrer différentes méthodes d'analyse afin de relier les différentes voies de régulation et les réseaux de corrélations entre les traits et l'environnement (POORTER *et al.* 2013, POORTER *et al.* 2014).

D'autres approches multi-variées (analyses factorielles, régression partielle, clustering) permettent de réduire la dimensionnalité de l'espace phénotypique tout en conservant les principaux axes de variation (WESTOBY *et al.* 2002, [A24] VILE *et al.* 2012, LAUGHLIN 2014, [S2] VASSEUR *et al.* Soumis). Ces méthodes sont efficaces pour identifier des traits pertinents pour discriminer des groupes qui peuvent ensuite être utilisés dans des analyses plus conventionnelles (TOPP *et al.* 2013). Les modèles à effets mixtes sont parmi les méthodes les plus efficaces pour prendre en compte à la fois l'aspect hiérarchisé (cellule, tissus, individus, génotypes, espèces, communautés) et multifactoriel (temps, âge, environnement) des données phénotypiques ayant une forte dimensionnalité (BOER *et al.* 2007, VAN EEUWIJK *et al.* 2010, VASSEUR *et al.* Soumis). La disponibilité de procédures de modélisation des relations non linéaires, et les avancées concernant la modélisation multi-variée (p. ex. modèles Bayésiens, modèles de simulation multidisciplinaires) représentent une étape importante pour la cartographie des liens entre génotype et phénotypes.

-

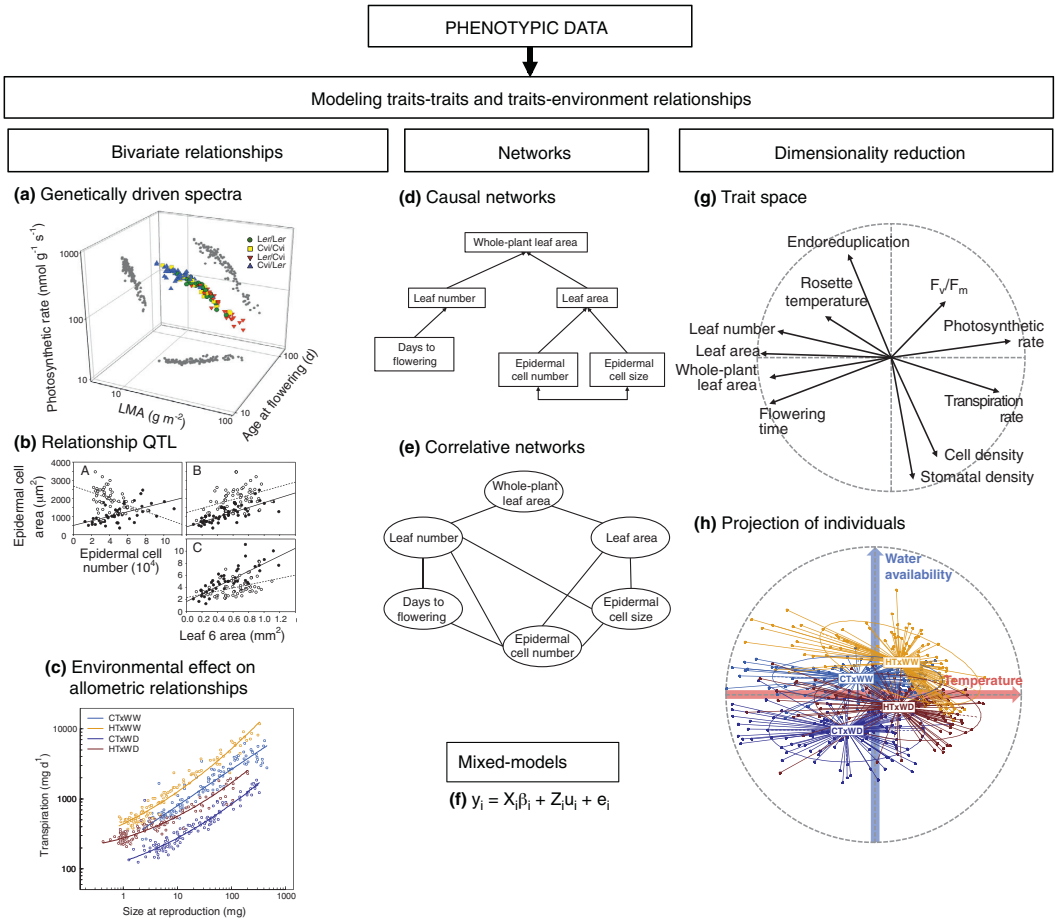


Figure 8. Modélisation des relations entre traits et avec l'environnement. Relations bivariées : (a) spectre de fonctionnement des feuilles et de la plante entière génétiquement déterminé ([A25] VASSEUR *et al.* 2012) ; (b) effets alléliques sur les relations entre traits reliés à la taille des feuilles ('QTL de relations', [A15] TISNE *et al.* 2008) ; (c) effets de la combinaison d'une température de l'air témoin (CT, 20 °C) et élevée (HT, 30 °C), et d'une irrigation non limitante (WW) et d'un déficit hydrique édaphique (WD) sur les relations allométriques de la transpiration ([S2] VASSEUR *et al.* Soumis). Réseaux de traits modélisés par (d) des relations causales (modélisation par équations structurales, [A15] TISNE *et al.* 2008) et (e) des réseaux de corrélations. (f) Forme générale des modèles à effets mixtes génotype x environnement sur des traits uniques ou sur plusieurs traits ; les réponses y_i sont modélisées par un ensemble d'effets fixes (β_i, les moyennes du trait *i* dans chaque environnement entre génotypes) et aléatoires (u_i, les effets génétiques aléatoires $u_i \sim N(0, G)$ où G est la matrice de variance-covariance), et e_i, les résidus non génétiques. X_i et Z_i sont les matrices de design. (g) Exemple de réduction de la dimensionnalité de l'espace phénotypique de la croissance, la morphologie et la physiologie tel que représenté dans le premier plan d'une analyse en composantes principales sur les moyennes de traits par génotype. (h) Projection des individus de la population de lignées recombinantes d'*A. thaliana* issue du croisement des accessions L*er* et Cvi (n = 120) dont l'espace phénotypique est semblable à (g) en conditions contrastées de température et d'irrigation (voir (c)) ; les deux premiers axes montrent les effets additifs et interactifs de la température élevée (HT) et du déficit hydrique (WD) ([A24] VILE *et al.* 2012, [S2] VASSEUR *et al.* Soumis). Figure reproduite ([A31] GRANIER & VILE 2014).

4. Réponses des plantes aux hautes températures et au déficit hydrique : analyse préliminaire chez dix accessions naturelles d'*A. thaliana*

Une première série d'expériences a permis d'établir un cadre d'analyse des réponses des plantes à une combinaison de température élevée et de déficit hydrique édaphique. Ce cadre d'analyse a été utilisé pour un stage de Master 2 (BELLUAU 2009) et les résultats ont été publiés ([A24] VILE et al. 2012).

Les températures élevées et le déficit hydrique peuvent avoir des conséquences néfastes pour la croissance et le développement des plantes. Ce sont les principales causes de fortes réductions de la productivité agricole dans de nombreuses régions du monde (BOYER 1982, CIAIS *et al.* 2005, IPCC 2007, BATTISTI & NAYLOR 2009). Les changements climatiques à l'échelle du globe vont probablement augmenter l'occurrence et la distribution de ces contraintes, diminuer encore la productivité et entrainer des modifications de la biodiversité (LOBELL & ASNER 2003, PORTER 2005, THUILLER *et al.* 2005, IPCC 2007). De nombreuses études sont focalisées sur la réponse des plantes à l'une ou l'autre de ces contraintes alors qu'elles s'exercent souvent simultanément en conditions naturelles, et qu'il faut en comprendre les effets en interaction (GARCIA *et al.* 2014).

De manière plus générale, de nombreux facteurs environnementaux, tels que la température, l'eau et la lumière peuvent agir simultanément sur la croissance et le développement des plantes. Bien que les effets de différents stress pris individuellement aient largement été décrits au niveau moléculaire, peu de connaissances sont disponibles concernant les mécanismes impliqués dans la réponse intégrée des plantes à des stress en interactions, particulièrement à des expositions à des stress modérés sur le long-terme. Le nombre d'études dédiées à l'analyse de ces interactions a cependant augmenté ces dernières années (voir la récente revue bibliographique de SUZUKI *et al.* 2014).

Les plantes présentent un large éventail de réponses à la température, à tous les niveaux d'organisation et sous forte influence génétique. Généralement, à partir d'une température basale, on observe une augmentation des vitesses de nombreux processus biologiques (e.g. photosynthèse, élongation foliaire) avec l'augmentation de la température jusqu'à une température limite au-delà de laquelle les processus sont ralentis (PARENT *et al.* 2010b) et les phénomènes d'avortement ou de mortalité peuvent apparaître (Figure 9). Les organes végétaux subissent en grande partie les fluctuations de température de leur environnement. Cependant, au niveau de la feuille, la perte d'eau par transpiration, largement déterminée par l'ouverture des stomates mais aussi par la morphologie des feuilles et l'architecture de la plante, participe à la régulation de leur température (JONES 1992). L'adaptation des végétaux aux hautes températures est donc dépendante d'un compromis entre bénéfice du refroidissement et coût de la perte d'eau, notamment dans les environnements qui combinent forte demande évaporative de l'air et faible disponibilité en eau dans le sol. En interaction, le stress hydrique peut donc exacerber l'effet des hautes températures (réduction de la croissance et de la photosynthèse, augmentation de la respiration, diminution de la

transpiration, pour une récente revue sur les réponses de la croissance au stress hydrique voir TARDIEU *et al.* 2014), et avoir comme conséquence des réponses physiologiques et métaboliques originales par rapport à celles observées pour chacun des deux stress (RIZHSKY *et al.* 2004).

Une augmentation de température des organes n'entraine pas seulement une augmentation des pertes en eau mais elle modifie aussi négativement le statut en carbone. En effet, l'augmentation des processus physiologiques due à l'augmentation de la température est associée à une augmentation de la demande énergétique et donc de molécules constituées de carbone (MORISON & LAWLOR 1999, PARENT *et al.* 2010b, GENT & SEGINER 2012). Des modifications de l'architecture aérienne de la plante capables de diminuer la température des feuilles pourraient améliorer le bilan carboné de la plante ; cependant, des telles modifications peuvent également pénaliser l'assimilation du carbone en diminuant l'interception du rayonnement. Il s'agit donc de comprendre ***comment les plantes exposées à une température élevée résolvent les compromis entre refroidissement, économie de l'eau et assimilation du carbone***.

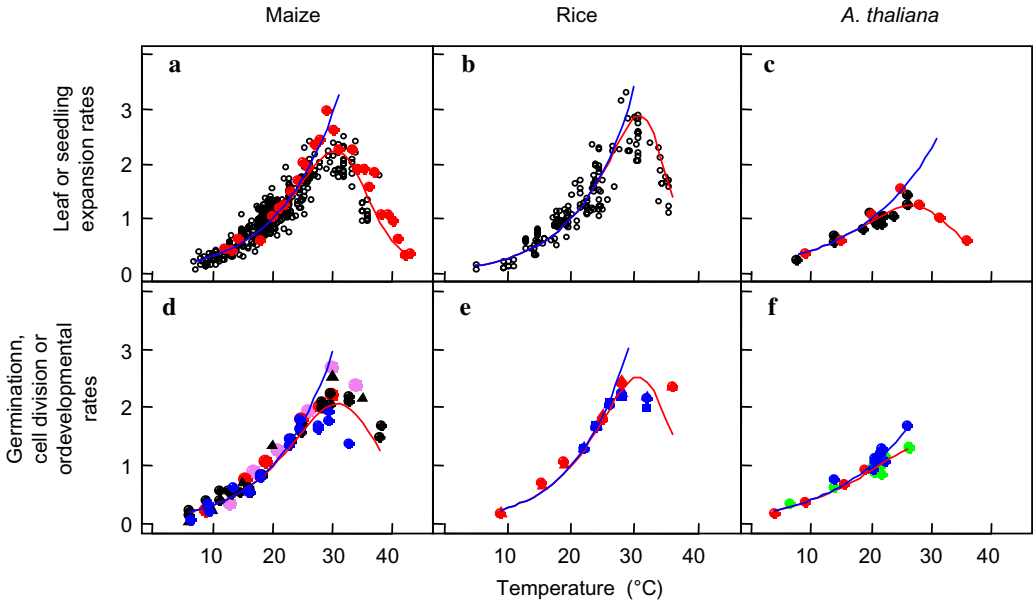


Figure 9. Réponses à la température de l'expansion foliaire et de processus développementaux chez le maïs, le riz et *A. thaliana*. D'après PARENT *et al.* (2010a).

Une première partie de mon travail avait pour objectif d'étudier les effets combinés d'une température élevée et d'un stress hydrique édaphique sur le développement, la croissance et la physiologie d'*A. thaliana* afin de répondre aux questions suivantes :

i) quels sont les effets de la température élevée et du déficit hydrique sur des traits reliés à la croissance, la morphologie et le développement et dans quelle mesure les effets de la combinaison de ces deux stress diffèrent de leurs effets isolés ?

ii) la variabilité des réponses à ces stress est-elle reliée aux conditions climatiques des sites d'origines des génotypes étudiés ?

iii) Dans quelle mesure ces réponses sont-elles reliées aux valeurs de traits observées en conditions de température non stressante et de disponibilité en eau ne limitant pas la croissance ?

Chez *A. thaliana*, la thermotolérance basale, c.à.d. la température maximale tolérée par un individu qui n'a jamais subi de température élevée, par opposition à la thermotolérance acquise, est de 30 °C pour l'écotype Col-0 (LUDWIG-MULLER *et al.* 2000). Nous avons choisi cette température comme traitement de température élevée en privilégiant un scénario de température constante sur tout le cycle de vie des plantes. Par souci d'homogénéité avec les études antérieures menées au LEPSE et qui pouvaient servir de point de repère, la température contrôle a été fixée à 20 °C, et l'intensité lumineuse à 175 µmol m^{-2} s^{-1}. Ce régime de températures a été considéré en interaction avec deux niveaux de teneur en eau du sol : un niveau optimal, fixé à 35% d'humidité pondérale (HR_{sol}), et un niveau de déficit hydrique modéré fixé à 20% HR_{sol}, définis selon les résultats de GRANIER *et al.* (2006) qui montrent, dans le même substrat, qu'une HR_{sol} inférieure à 30% (0.30 g H_20 g^{-1} sol sec) affecte significativement la croissance d'*A. thaliana*.

Dix accessions naturelles ont été sélectionnées pour maximiser l'étendue latitudinale des sites d'origine d'*A. thaliana*. Le criblage préalable de nombreux génotypes via la plateforme PHENOPSIS (GRANIER *et al.* 2006) et le projet STOMATE (SIMONNEAU 2006), avait déjà permis d'une part d'isoler la variabilité naturelle sur la base de contrastes de conductance stomatique (largement impliquée dans les flux transpiratoires et donc dans la régulation de la température des feuilles).

4.1. Une forte variabilité génotypique mais des effets globalement additifs

La température élevée de 30 °C et le déficit hydrique modéré, maintenus constants tout au long du cycle de vie, ont réduit la taille des plantes, avec une diminution de la vitesse de croissance, et du nombre et de la surface des feuilles. La performance des plantes, estimée par la biomasse à reproduction, était plus affectée lorsque les stress étaient appliqués en combinaison.

Une forte variabilité génétique a été révélée entre les dix accessions (18% de la variance expliquée au niveau multivarié) pour 18 traits reliés à la croissance, la morphologie et la physiologie au niveau de la plante entière et au niveau de la feuille ([A24] VILE *et al.* 2012). Les valeurs de la plupart des traits étaient affectées par une interaction entre le génotype et l'environnement (GxE). Malgré la forte variabilité génotypique observée, une analyse multivariée (ACP) a permis de mettre en évidence des réponses communes à une majorité de génotypes (Figure 10). Au niveau multivarié et pour de nombreux traits pris individuellement, ***les effets moyens de la haute température et du déficit hydrique étaient majoritairement additifs***, que ce soit positivement (e.g. vitesse de croissance, biomasse, teneur en acide abscissique [ABA]) ou dans le sens opposé (date de floraison ; densité stomatique). ***Certains traits présentaient des variations spécifiques à l'un ou l'autre des stress.*** Par exemple, une augmentation de l'allocation de biomasse aux racines était observée spécifiquement en réponse au

déficit hydrique. Par ailleurs, l'allocation à la reproduction, la surface spécifique des feuilles (une mesure de la structure des feuilles qui prend en compte l'épaisseur et la densité des tissus foliaires ([A3] VILE *et al.* 2005), et l'angle d'insertion des feuilles (hyponastie ; Section 6) augmentaient significativement en réponse à l'augmentation de température.

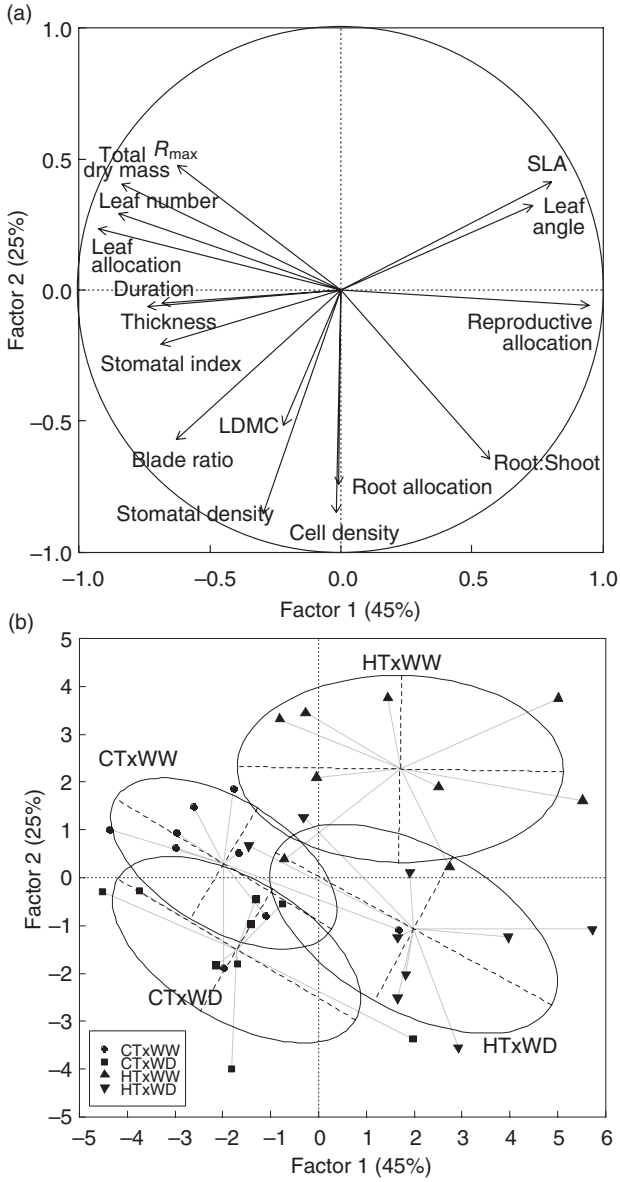


Figure 10. Analyse en composantes principales chez huit accessions d'*A. thaliana* en conditions de température élevée et de déficit hydrique isolés et combinés. (a) Projection des variables et (b) des individus. Température témoin (20 °C ; CT), température élevée (30 °C ; HT) ; teneur en eau du sol témoin (0.35 g H_20 g^{-1} sol sec ; WW), teneur en eau du sol en déficit hydrique (0.20 g H_20 g^{-1} sol sec ; WD).

L'additivité des deux stress pouvait apparaître comme un résultat étonnant car il est généralement admis que les plantes présentent des réponses interactives complexes à des stress multiples (MITTLER 2006, SUZUKI *et al.* 2014). Il est possible que les niveaux modérés des stress utilisés dans notre étude et le fait qu'ils soient

imposés pendant tout le cycle de développement de la plante soient responsables du résultat observé. En effet, les plantes ont ainsi pu s'acclimater aux stress appliqués, renforçant éventuellement leur tolérance. L'application de températures constantes peut aussi avoir induit des réponses différentes de celles observées lors de fortes augmentations appliquées à un stade particulier, comme on le trouve communément dans la littérature sur les hautes températures. Dans notre étude, le stress hydrique et le stress thermique appliqués isolément étaient tout de même suffisants pour avoir tous les deux réduit la biomasse sèche à floraison de moitié, et pour que leur combinaison l'ait réduite de 85% en moyenne. Une forte variabilité génotypique de réduction de biomasse a été observée, allant de 55% chez An-1, l'accession la plus tolérante, à 91% chez Ct-1, l'accession la moins tolérante. Nous avons également observé des effets de la température élevée sur l'avortement des fleurs ; ce qui est en accord avec le fait que les structures reproductrices sont particulièrement sensibles au stress thermique (SAKATA *et al.* 2010, ZINN *et al.* 2010), en particulier lorsque celui-ci est combiné à un stress hydrique (BARNABAS *et al.* 2008). ***L'analyse de courbes de réponses à des gammes de températures*** (GRANIER *et al.* 2002, NAGEL *et al.* 2009, PARENT *et al.* 2010b, PARENT & TARDIEU 2012) ***et de stress hydriques*** (AGUIRREZABAL *et al.* 2006) et de leurs combinaisons représente une étape importante mais coûteuse ***pour aller plus loin dans la compréhension des mécanismes mis en jeu***. Dans ce contexte, ***la modélisation est un outil qui sera privilégié***.

La variabilité génétique des réponses en terme de biomasse au stade reproducteur s'est traduite par de faibles corrélations entre les « rapports de réponse » aux stress isolés et combinés (« *response ratios* »). Pour chaque génotype, le rapport de réponse ($R_{T/C}$) à un traitement expérimental (T) en comparaison d'une condition contrôle (C) pour un trait donné peut être calculé selon le quotient de la valeur moyenne du trait dans le traitement et de la valeur moyenne de ce même trait dans la condition contrôle. Il est ensuite relativement simple ***d'utiliser les rapports de réponse pour réaliser des méta-analyses*** (HEDGES *et al.* 1999, [S1] BOUTEILLE *et al.* soumis).

Les deux stress ont causé une augmentation de la teneur foliaire en ABA, une hormone impliquée dans la fermeture des stomates et la réponse au stress hydrique. Une diminution de la vitesse nette de photosynthèse a été observée en réponse à l'augmentation de température. Cependant, nous n'avons pu obtenir les valeurs de photosynthèse en stress hydrique isolé ou combiné à cause de la petite taille des feuilles, et nous n'avons pas mesuré la transpiration ; ce qui limitait l'interprétation des relations entre les modifications morphologiques et physiologiques dues aux stress. Ces limites ont été levées ultérieurement *i)* en utilisant une chambre de mesure des échanges gazeux au niveau plante entière (cette chambre de mesure, compatible avec le CIRAS II a été développée au LEPSE par M. Dauzat, en collaboration avec K.J. Parkinson (PP System, Hitchin, UK)), et *ii)* en utilisant l'automate PHENOPSIS pour la culture des plantes et la quantification de la transpiration à haut débit (Figure 11). ***Ces investissements techniques représentent d'atouts pour le développement des plateformes de phénotypage et des cadres d'analyse associés***.

4.2. Relations entre la variabilité génétique des réponses aux hautes températures et le climat d'origine

Nos résultats suggèrent que la réponse aux températures élevées pourrait être en partie reliée au climat des sites d'origine des accessions étudiées. En particulier, les populations originaires de sites présentant une température moyenne plus élevée tendraient à avoir une moindre densité de stomates à la surface des feuilles, et à allouer moins de biomasse aux racines. Cependant, le faible nombre d'accessions utilisé dans notre étude ne permettait pas de conclure. Des études réalisées sur des effectifs plus importants montrent que différentes populations d'*A. thaliana* sont très probablement adaptées le long de gradients altitudinaux et climatiques (MONTESINOS-NAVARRO *et al.* 2011), et que certaines réponses au stress hydrique (MCKAY *et al.* 2003), et aux températures élevées (TONSOR *et al.* 2008) confèreraient un avantage sélectif. Cependant, dans une analyse interspécifique et une comparaison de résultats déjà publiés au niveau intra-spécifique, LOVEYS *et al.* (2002) concluaient que l'origine thermique d'une espèce n'est probablement pas un bon prédicteur de la production de matière sèche en réponse à un changement de la température de croissance. Actuellement, ***nous utilisons un grand nombre d'accessions (~ 400 accessions) pour mener une étude de génétique d'association sur la réponse adaptative et les déterminismes génétiques de la croissance en conditions de température élevée et de stress hydrique.*** Une première expérience, menée en condition témoin, montre une très forte variabilité génétique pour des traits reliés à la croissance et à la morphologie des feuilles (Section 5.1.2).

4.3. Variabilité génétique des réponses aux stress et variabilité inhérente des traits

Un autre aspect de la réponse des plantes à des stress concerne les relations avec la variabilité inhérente des traits biologiques. La question fondamentale étant de savoir comment la variabilité des traits d'un génotype, d'un ensemble de génotypes ou d'une espèce, telle qu'observée dans des conditions optimales ou quasi-optimales, renseigne sur leur capacité de réponse à des modifications des conditions environnementales (Figure 2). La définition de la variabilité inhérente pose le problème des conditions dans lesquelles elle doit être quantifiée dès lors que l'on s'intéresse à la comparaison d'organismes génétiquement diverses. L'utilisation de protocoles standardisés et de méthodes d'acquisition rapides (haut-débit) sont des conditions inévitables pour une approche comparative efficace (GRIME *et al.* 1988, CORNELISSEN *et al.* 2003, FURBANK & TESTER 2011, PEREZ-HARGUINDEGUY *et al.* 2013, ANDRADE-SANCHEZ *et al.* 2014). Le stockage et l'accès aux données représente aussi un levier important (FABRE *et al.* 2011, KLUKAS *et al.* 2014). Le cadre d'analyse doit être correctement défini, et prendre en compte la capacité de changement d'échelle – « scalabilité » - des traits et processus étudiés (DUARTE *et al.* 1995, [A11] VIOLLE *et al.* 2007, SADRAS & RICHARDS 2014, SUZUKI *et al.* 2014), afin de ne pas compromettre les interprétations (BRESSON *et al.* 2013a, GRANIER & VILE 2014). La croissance des

plantes est un très bon exemple de trait intégré qui a suscité de nombreux débats sur les protocoles de détermination, l'utilité de la mesure de la croissance potentielle ou de ces composantes (POORTER & GARNIER 1996), et la « scalabilité » de ce trait ([A6] VILE *et al.* 2006a).

4.3.1. Compromis entre taille des plantes et tolérance au déficit hydrique

Dans notre étude des dix accessions d'*A. thaliana*, certains traits (masse sèche totale, biomasse allouée aux racines) mesurés en conditions témoins (T = 20 °C, disponibilité en eau ne limitant pas la croissance) étaient reliés à la réponse au déficit hydrique. Nous avons trouvé une relation négative entre la taille moyenne des génotypes en conditions témoins et leur tolérance au déficit hydrique. Nous avons retrouvé ce compromis chez arabidopsis dans une analyse de données non publiées obtenues sur 20 accessions capturant une grande part de la variabilité génétique mondiale et 88 accessions issues d'une nouvelle collection d'Europe et d'Asie ([S1] BOUTEILLE *et al.* soumis), et de données publiées par d'autres groupes (BOUCHABKE *et al.* 2008, SKIRYCZ *et al.* 2011). Le compromis observé ici est compatible avec les résultats rapportés par HE *et al.* (2010) selon lesquels les plantes de grande taille originaires de populations naturelles de *Centaurea stoebe* sont moins tolérantes à des stress multiples, dont le stress hydrique. Une première explication pour ce compromis serait que les plantes de grande taille consomment plus d'eau et subissent donc une plus forte restriction en eau. Cependant, dans les études menées sur arabidopsis citées ci-dessus, il est peu probable que le protocole d'irrigation, qui consistait à maintenir la teneur en eau du sol constante sur une base journalière, ait favorisé les petites plantes. ***L'étude des compromis entre la taille des plantes et la tolérance aux stress sera poursuivie dans le cadre de futurs encadrements d'étudiants.***

4.3.2. Similarités entre les réponses aux hautes températures et à la faible lumière : un rôle majeur pour le carbone dans la réponse aux hautes températures ?

La relation entre la taille des plantes et la tolérance au stress thermique était plus faible et non significative. Nous n'avons pas identifié d'autre trait dont la variation en conditions témoins permettrait d'expliquer la tolérance au stress thermique. L'angle d'insertion des feuilles par rapport à la position horizontale, un paramètre de la réponse hyponastique de croissance (croissance différentielle entrainant une modification de l'angle d'orientation des feuilles en réponse à un stimulus) pouvait être un bon candidat car impliqué dans la régulation de la température des feuilles (JONES 1992, JONES & ROTENBERG 2001, SALVUCCI & CRAFTS-BRANDNER 2004). Cependant, la réponse hyponastique à la température élevée variait entre les accessions mais n'était pas significativement relié à la thermotolérance. Par contre, l'hyponastie et d'autres modifications morphologiques observées spécifiquement en réponse à la température (augmentation de la surface foliaire spécifique, diminution de l'épaisseur) rappelaient les modifications observées chez des plantes exposées à une faible intensité lumineuse et suggéraient un rôle du métabolisme du carbone (voir section 6).

4.4. Perspectives d'une première étude sur la réponse des plantes à la température élevée et au déficit hydrique

Les résultats de cette première étude ont dégagé des perspectives qui m'ont conforté dans la structuration de mon projet de recherche au LEPSE (Figure 3).

La forte variabilité des réponses entre accessions ouvrait des perspectives pour l'étude de leurs déterminismes génétiques. Les déterminismes génétiques de la croissance en réponse au déficit hydrique ont été étudiés avec Christine GRANIER et son étudiant en thèse Sébastien TISNE ([A15] TISNE *et al.* 2008, 2009, [A18] TISNE *et al.* 2010) sur des populations de lignées recombinantes. Le financement d'une thèse CIFRE (VASSEUR 2012) avec la compagnie BAYER CROP SCIENCE a permis d'étudier les déterminismes des interactions entre température élevée et déficit hydrique dans une autre population de lignées recombinantes et pour des traits rarement mesurés à haut débit comme la photosynthèse et la transpiration, qui donnaient accès à un paramètre important de la réponse des plantes à la sècheresse, l'efficacité d'utilisation de l'eau (section 5). Une étude de génétique d'association '*genome wide*' qui utilise un grand nombre d'accessions couvrant différentes échelles biogéographiques a été initiée et sera poursuivie dans mon projet (Section 5.1.2).

La similarité des réponses aux hautes températures et à la faible intensité lumineuse suggérait un rôle significatif du métabolisme du carbone dans la réponse aux hautes températures. La thèse de François VASSEUR et une collaboration avec Florent PANTIN (2011) ont permis de réaliser une première étude sur ce sujet ([A22] VASSEUR et al. 2011) qui s'est prolongée par un travail intégrateur en cours de valorisation (Section 6).

5. Déterminismes génétiques des réponses aux hautes températures et au stress hydrique

*Cette partie est une synthèse de travaux réalisés au cours de la thèse de François VASSEUR (2012). Au-delà de confirmer les résultats précédemment obtenus sur les réponses d'*A. thaliana *à la combinaison d'une température élevée et d'un stress hydrique à partir d'un faible nombre d'accessions naturelles, il s'agissait de développer* i) *des méthodes de phénotypage de la transpiration et de la photosynthèse à un débit suffisamment élevé pour permettre une analyse de génétique quantitative sur ces caractères, et* ii) *un cadre d'analyse de l'espace phénotypique multivarié.*

Le contrôle génétique de la performance des plantes sous contraintes environnementales est une question centrale. Cependant, la performance dépend d'un grand nombre de traits dont les déterminismes peuvent être complexes et dont la variabilité défini un ***espace phénotypique multidimensionnel*** étendu. Dans cet espace, la sélection naturelle devrait favoriser des combinaisons de traits optimales en fonction de l'environnement sélectif (WAGNER & ZHANG 2011). Pour un ensemble de génotypes, une modification de l'environnement devrait ainsi entrainer un déplacement de l'espace phénotypique selon les interactions entre l'environnement et les contraintes génétiques et biophysiques qui déterminent la variation des traits reliés à la performance, favorisant certains génotypes au

détriment des autres. De toute évidence, la multitude de facteurs environnementaux qui peuvent différemment affecter les traits liés à la performance devrait rendre le tableau des stratégies des plantes encore plus complexe.

Dans cette partie, nous avons voulu *i)* ***évaluer comment les valeurs des traits et les corrélations entre les traits sont affectées par la température élevée et le déficit hydrique***, et *ii)* ***cartographier les loci qui contrôlent les réponses des plantes à ces deux stress***. Nous avons ***développé un cadre d'analyse multivarié pour examiner l'architecture génétique de traits potentiellement reliés à la performance des plantes en prenant en compte l'environnement***.

Douze traits liés à la croissance, au développement et à la physiologie des plantes ont été quantifiés (Tableau 2, Figure 11) dans une population de 120 génotypes issus d'un croisement de deux accessions d'*A thaliana*, Landsberg *ERECTA* (L*er*) et Cape Verde Island (Cvi) (ALONSO-BLANCO *et al.* 1998b). Les génotypes ont été cultivés dans la plateforme automatisée PHENOPSIS (GRANIER *et al.* 2006) dans les mêmes conditions que précédemment (VILE *et al.* 2012).

Nous souhaitions évaluer le rôle de l'efficience d'utilisation de l'eau (BLUM 2009), un trait déterminant pour la réponse des plantes aux contraintes hydriques et thermiques ; un investissement conséquent était donc nécessaire pour quantifier la croissance, la transpiration et la photosynthèse (Figure 11) ; ces deux derniers traits n'ayant pas été globalement quantifiés dans la première étude. Dans ce contexte, l'utilisation de l'automate PHENOPSIS a été un atout considérable pour augmenter le débit de ces mesures, bien que la mesure de photosynthèse nécessite encore un investissement humain très important.

Tableau 2. Moyennes (± écart-type) de 12 traits dans la population de lignées recombinantes L*er* x Cvi à température témoin (CT, 20 °C) et à température élevée (HT, 30 °C), et en condition bien irriguée (WW, 0.35 g H_20 g^{-1} sol sec) et de déficit hydrique (0.20 g H_20 g^{-1} sol sec). A_{mass}, A_{area} : taux net de photosynthèse par unité de masse sèche et par unité de surface foliaire. T_{area}, T_{mass} : taux de transpiration par unité de masse sèche et par unité de surface foliaire. RGR : taux relatif de croissance.

	CTxWW	CTxWD	HTxWW	HTxWD
Age at reproduction (d)	40.55± 9.59	49.82 ± 14.73	32.80± 11.34	37.97± 15.51
Vegetative dry mass (mg)	76.60±105.71	52.05 ± 80.51	28.39± 57.92	14.69± 34.71
Reproductive dry mass (mg)	13.12± 8.34	6.54 ± 3.57	3.99± 3.64	1.99± 1.64
Total leaf area (cm^2)	19.33± 20.35	10.33 ± 14.14	9.80± 15.86	4.11± 8.40
Leaf mass per area (LMA, g m^{-2})	25.16± 9.68	34.43 ± 12.52	15.75± 4.88	20.15± 7.63
Relative water content (RWC, %)	73.92± 5.72	67.46 ± 5.47	87.11± 4.69	74.46± 5.98
Stomata density (st. mm^{-2})	195.07± 55.98	316.05 ± 89.39	204.82± 105.31	287.35± 115.75
A_{mass} (nmol CO_2 s^{-1} g^{-1})	200.09±105.20	114.55 ± 76.31	186.77± 86.27	36.79± 132.88
A_{area} (nmol CO_2 s^{-1} cm^{-2})	0.42± 0.13	0.33 ± 0.14	0.28± 0.12	0.08± 0.23
T_{mass} (mg H_2O d^{-1} mg^{-1})	72.64± 64.38	34.15 ± 32.78	309.16± 256.19	242.33± 202.27
T_{area} (mg H_2O d^{-1} cm^{-2})	145.93± 89.65	89.03 ± 49.58	415.34± 288.48	392.67± 281.83
RGR (mg d^{-1} mg^{-1})	0.76± 0.17	0.79 ± 0.01	0.89± 0.23	0.83± 0.11

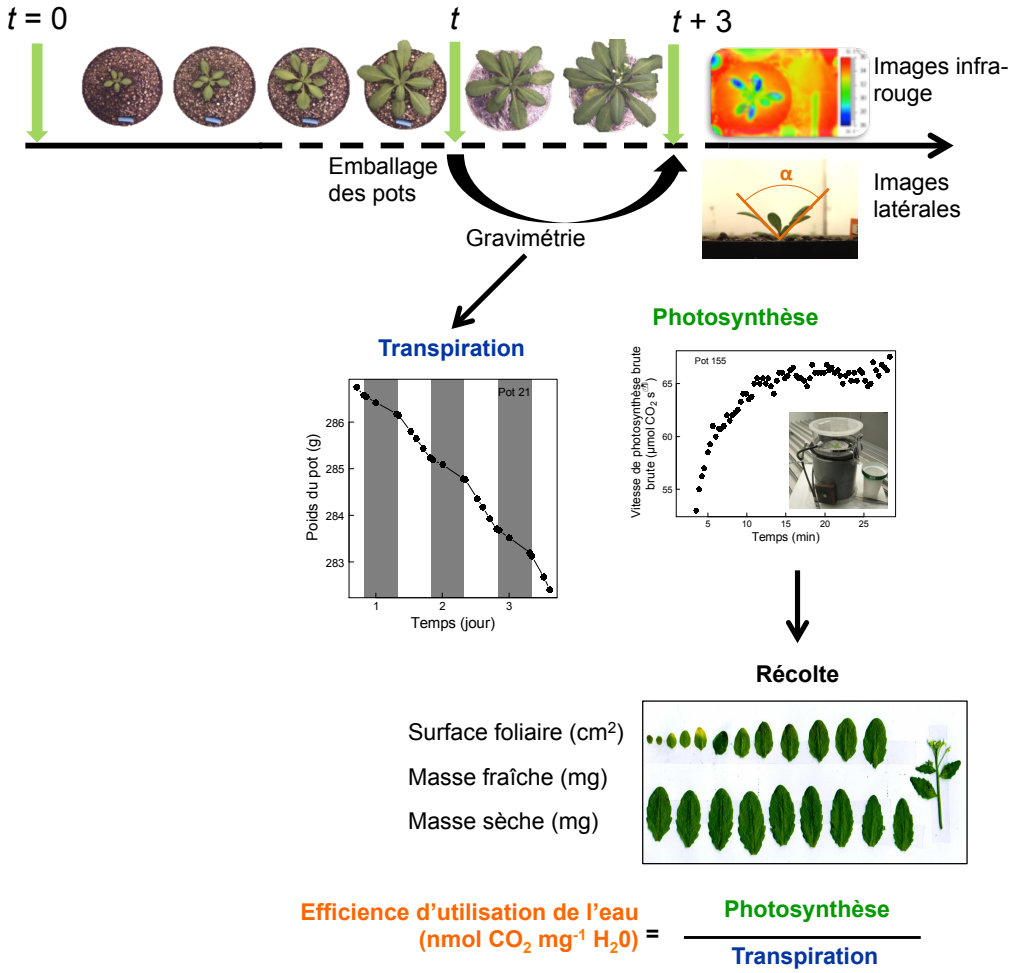


Figure 11. Protocole de mesure des traits liés à la croissance et à la physiologie des plantes. Les plantes sont cultivées et photographiées (images zénithales dans le spectre visible, l'infra-rouge, ou en fluorescence, images latérales) dans la plateforme automatisée PHENOPSIS. A une date *t* ou un stade donné, le sol est isolé avec un film plastique pour déterminer la transpiration par gravimétrie. La photosynthèse plante entière est mesurée. Les plantes sont récoltées pour déterminer les traits morphologiques.

Nous avons examiné les stratégies des plantes en modélisant la plasticité de la matrice génétique de variance-covariance (appelée matrice G ; voir Encadré 1). La structure et la plasticité de la matrice G sont des déterminants importants de l'adaptation à des stress environnementaux (Des Marais *et al.* 2013, Juenger 2013). Un locus unique qui contrôle plusieurs traits, c.à.d. un locus pléiotrope, induit des corrélations phénotypiques qui contraignent la variation des traits, et donc leur réponse à la sélection. Par exemple, il a été montré que la sélection est favorisée dans la direction des axes majeurs de variation et qu'elle est limitée dans les autres directions (Schluter 1996). Fisher (1930) a été le premier à modéliser la structure génétique de l'espace phénotypique en faisant l'hypothèse que chaque gène affecte chaque trait. Cependant, avec l'avènement de la biologie moléculaire et de la génétique quantitative, le point de vue de Fisher a été revisité. Récemment, il a été démontré que, contrairement à l'hypothèse de pléiotropie universelle, « la plupart des gènes affectent une faible proportion de traits alors que les gènes qui

affectent plus de traits ont des effets plus fort pour chaque trait » (WANG *et al.* 2010). Donc, puisque les effets génétiques sur un trait spécifique, s'ils existent, sont beaucoup plus faibles que les effets génétiques sur plusieurs traits, les résultats des analyses de génétique quantitative (telles que les analyses QTL), devraient identifier en premier lieu les effets pléiotropes à effets forts.

Encadré 1. Analyse génétique de la plasticité multivariée.

Décomposition de la matrice de variance-covariance en composantes principales à l'intérieur et entre les environnements. Une analyse factorielle multiple duale (DMFA) est utilisée pour analyser la géométrie de la matrice de variance-covariance pour l'ensemble des traits à l'intérieur et entre les environnements. La DMFA est similaire à l'analyse en composantes principales classiques, mais elle prend en compte la structuration interne pour décomposer les valeurs propres de la matrice à l'intérieur et entre les groupes d'individus, et elle permet la représentation superposée de nuages de points de différents groupes d'individus dans un espace commun (ABDI *et al.* 2013). La DMFA permet de quantifier la contribution relative de chaque trait aux composantes principales et aussi les corrélations entre composantes principales de chaque groupe (environnement).

Cartographie QTL des effets GxE sur la matrice génétique. Les effets génétiques et de l'environnement, additifs et non-additifs, sont estimés par un modèle mixte ajusté sur les valeurs de chaque trait et sur les coordonnées des individus sur les premiers axes principaux de la DMFA selon :

$$P_{iwt} = G_i + W_w + T_t + W_w \times T_t + G_i \times W_w + G_i \times T_t + G_i \times W_w \times T_t$$

où W_w et T_t sont les effets fixes de l'irrigation et de la température de l'air. G_i est l'effet aléatoire du génotype *i*. $G_i \times W_w + G_i \times T_t + G_i \times W_w \times T_t$ sont les réponses spécifiques du génotype *i* aux environnements *w* et *t*.

Les meilleurs estimateurs linéaires non-biaisés (BLUP) des effets G et GxE sont alors extraits du modèle mixte, et utilisés dans une analyse QTL afin d'identifier les régions du génome qui sont associées à des variations des principales dimensions de l'espace phénotypique.

Nos résultats ont mis en évidence trois QTL pléiotropes à effets majeurs (Sections 5.2-5.4). Ces QTL avaient des effets contrastés sur l'acquisition du carbone via la photosynthèse en fonction *i)* de la température mais pas de la teneur en eau dans le sol et *ii)* de la valeur d'autres traits liés à la phénologie, la croissance, la transpiration et la morphologie foliaire. Un autre QTL contrôlait la réponse de la photosynthèse *i)* à des combinaisons spécifiques de température et de déficit hydrique et *ii)* indépendamment de l'âge, de la taille, de la croissance ou de la transpiration de la plante. Notre cadre d'analyse multivariée a ainsi permis d'***identifier des polymorphismes qui contrôlent des réponses communes à différents environnements pour des traits reliés à l'allocation de biomasse, la croissance et la transpiration, et des réponses spécifiques à certains environnements pour des traits reliés à l'acquisition du carbone*** (Sections 5.2-5.4). Nous avons mis en évidence qu'un faible nombre de loci pouvait être à l'origine d'une grande proportion de la variation de l'économie des ressources et des relations allométriques en conditions témoins de température et d'irrigation (Section 5.1).

5.1. Des gènes majeurs à l'origine de la diversité du fonctionnement des plantes

Ces travaux entrent dans le cadre d'une collaboration avec Brian J. ENQUIST (University of Arizona, USA) et Cyrille VIOLLE (UMR CEFE, CNRS, France), et ont fait l'objet d'une publication ([A25] VASSEUR et al. 2012).

Deux théories permettent de mieux comprendre l'origine de la diversité du fonctionnement des végétaux : d'une part la Théorie Métabolique de l'Allométrie (WEST *et al.* 1997, 1999, ENQUIST & BENTLEY 2012), qui relie la taille des organismes au métabolisme des principales fonctions biologiques (photosynthèse, respiration, croissance), et d'autre part le « spectre d'économie des feuilles » (WRIGHT *et al.* 2004), qui caractérise les différentes stratégies de gestion des ressources nécessaires à la plante (eau, carbone, énergie). Dans les deux cas, des relations entre les caractéristiques biologiques des organismes rendent comptent des compromis entre l'acquisition et l'utilisation des ressources pour la croissance, la survie et la reproduction, et ainsi de leur valeur sélective.

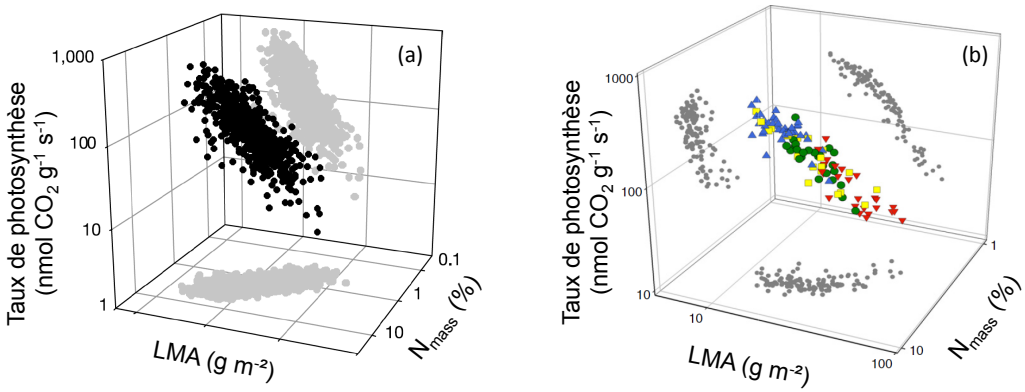


Figure 12. Relations entre le taux de photosynthèse, la masse spécifique des feuilles (LMA) et la teneur en azote (a) au niveau interspécifique (~2500 espèces, WRIGHT *et al.* 2004) et (b) dans 120 lignées recombinantes de la population d'*A. thaliana* L*er* x Cvi ([A25] VASSEUR *et al.* 2012). Dans (b), les effets des QTL *CRY2* et *FLG* sont mis en évidence : types parentaux Cvi/Cvi (carrés jaunes) et L*er*/L*er* (cercles verts), et types recombinants Cvi/L*er* (triangles bleus) et L*er*/Cvi (triangles inversés rouges) respectivement aux loci *CRY2*/*FLG*.

Notre étude a révélé qu'il existe, au sein des deux accessions L*er* et Cvi, suffisamment de variabilité génétique pour générer de fortes variations des caractéristiques foliaires (photosynthèse, teneur en azote, durée de vie ; Figure 12) et de l'allométrie de la croissance (c'est-à-dire de la relation entre la taille et la croissance ; Figure 13) dans la population de lignées recombinantes issue de leur croisement. Nous avons montré que ces variations sont comparables à celles rapportées au travers d'un grand nombre d'espèces, et qu'elles sont en grande partie déterminées par deux QTL pléiotropes *CRY2* et *FLG*. Les gènes *CRY2* (codant pour une protéine cryptochrome sensible à la lumière bleue, et impliqué dans la régulation du la floraison) et *HUA2* (un facteur de transcription qui intervient dans la différentiation florale) ont déjà été identifiés comme

contributeurs majeurs des effets pléiotropes dans la région de ces deux QTL (FU *et al.* 2009).

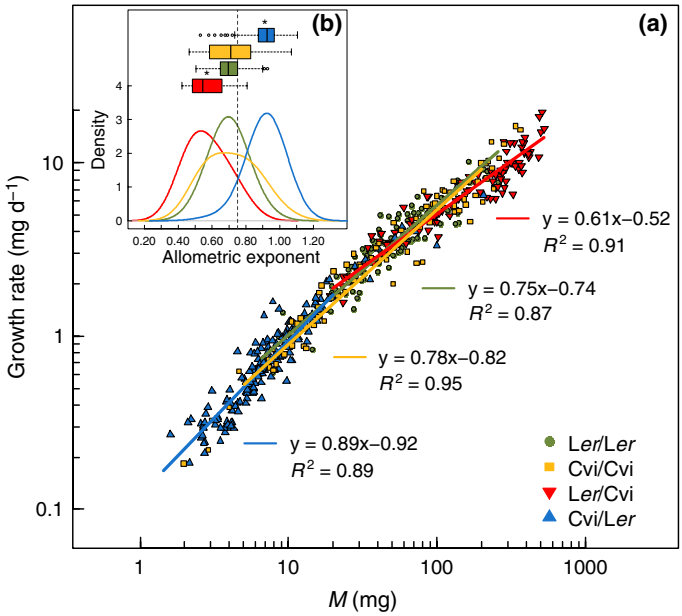


Figure 13. Allométrie de la vitesse de croissance dans 120 lignées recombinantes de la population *A. thaliana* L*er* x Cvi ([A25] VASSEUR *et al.* 2012). (a) Relation allométrique dans les quatre sous populations selon la combinaison allélique aux loci *CRY2*/*FLG*. Les effets des QTL *CRY2* et *FLG* sont mis en évidence : types parentaux Cvi/Cvi (carrés jaunes) et L*er*/L*er* (cercles verts), et types recombinants Cvi/L*er* (triangles bleus) et L*er*/Cvi (triangles inversés rouges) aux loci *CRY2*/*FLG*. Les lignes représentent les régressions linéaires dans chaque sous-population. Chaque point représente un individu. (b) Distributions et boites à moustaches du coefficient local d'allométrie.

Ces résultats démontrent qu'un nombre restreint de loci affectant de nombreux processus biologiques pourrait être responsable de la gestion des ressources par les plantes, en lien avec l'optimisation des capacités métaboliques, nécessaires à leur survie. Nous avons suggéré que les valeurs intermédiaires de la taille des individus et des caractéristiques d'histoire de vie (date de floraison, durée de vie), habituellement observées dans les populations naturelles d'*Arabidopsis thaliana*, pourraient être le résultat de l'action stabilisatrice de la sélection naturelle pour optimiser les compromis physiologiques (photosynthèse, croissance). En d'autres termes, les combinaisons alléliques menant à des valeurs non optimales seraient exclues par la sélection naturelle. Cette étude montre que ***les valeurs de coefficients d'allométrie observés dans la nature pourraient être le résultat de la sélection naturelle, et elle tend vers une unification de la théorie métabolique de l'allométrie et du spectre d'économie des ressources au sein d'un cadre génétique commun***.

Ces résultats ont fortement encouragé des études supplémentaires qui constituent la base de mon projet de recherche pour les 4-5 années à venir pour analyser le ***rôle de ces compromis dans le succès compétiteur des individus*** (Section 5.1.1 ; [M2R] BONTPART 2012) et ***dans le fonctionnement de communautés de diversité génétique contrastée*** (Financement d'un projet « Pari scientifique » par le Département *EA* de l'INRA), ***les effets de l'ontogénie sur ces***

compromis ([M1] KOCH 2013), ***la variabilité de ces compromis dans un large panel d'accessions*** pour une analyse des déterminismes génétiques sur l'ensemble du génome (GWA, 'genome-wide association mapping' ; coll. F. ROUX et O. AYALA-GARAY ; Section 5.1.2), et la ***variabilité de ces compromis en réponse à la sélection artificielle sur des espèces d'intérêt agronomique*** (projets ERC et ANR Jeune Chercheur soumis par C. VIOLLE en cours d'évaluation).

5.1.1. Spectre d'économie des ressources, diversité génétique et succès compétiteur dans des populations de diversité génétique contrastée

Dans VASSEUR *et al.* (2012), nous avons proposé que les génotypes présentant des valeurs extrêmes de traits liés à l'économie des ressources (sous l'influence de QTL à effets additifs) auraient une aptitude compétitive plus faible à cause des effets corrélés sur la croissance. Par ailleurs, DONOVAN *et al.* (2011) ont fait l'hypothèse qu'un déplacement univarié dans le spectre d'économie des ressources représenterait une modification dommageable du fonctionnement physiologique optimal, et serait donc associé à une diminution significative du succès reproducteur. Ces deux hypothèses sont très importantes pour l'évolution des plantes et la dynamique des populations, mais elles n'ont jamais été testées à notre connaissance.

Afin d'évaluer l'avantage ou le désavantage compétitif de certaines combinaisons de traits et/ou d'allèles, nous avons mis en place des dispositifs en microcosmes dans lesquels l'individu n'est plus considéré seul mais comme un compétiteur faisant partie d'une matrice d'autres individus (Figure 14).

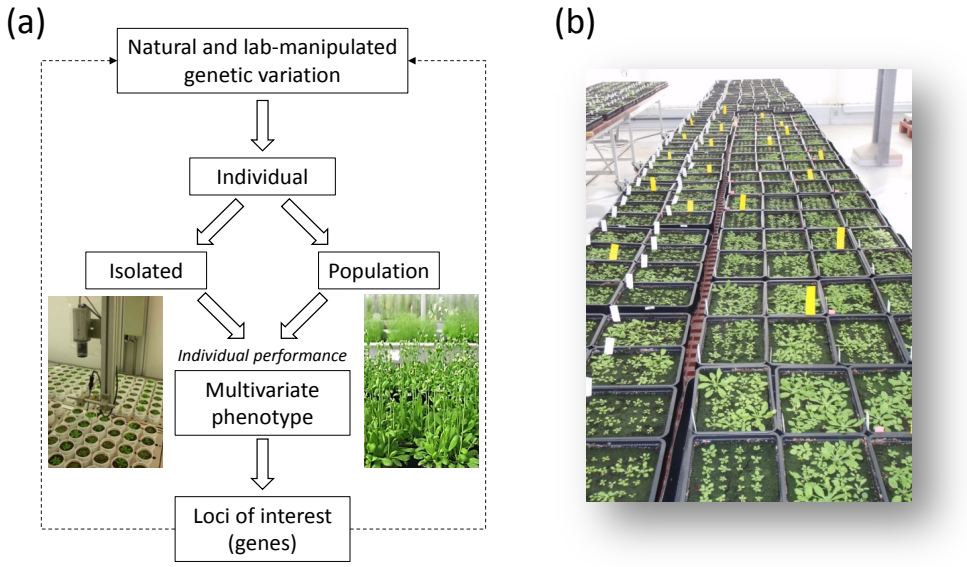


Figure 14. Performance des individus isolés et en population. (a) Diagramme illustrant la démarche et (b) photographie de populations artificielles de diversité contrastée.

Dans un premier temps, une approche originale d'analyse QTL des résidus des relations entre traits a permis d'identifier des loci responsables d'un écart

univarié (un trait indépendamment d'un autre) pour des traits liés à l'allométrie et l'économie des ressources (carbone, eau). Ces résultats et ceux précédemment obtenus sur la position des génotypes le long des relations allométriques et d'économie des ressources ont permis de sélectionner des lignées quasi-isogéniques (KEURENTJES *et al.* 2007) – des lignées homozygotes portant une portion de génome introgressée par rétrocroisements récurrents qui chevauche un locus d'intérêt – pour tester l'effet des QTL et d'évaluer leur influence sur le succès reproducteur, notamment en situation de compétition.

L'effet multivarié des QTL pléiotropes génère des valeurs extrêmes de traits foliaires qui étaient associés à des différences significatives de performance et de reproduction (BONTPART 2012). D'autre part nous avons pu mettre en évidence des associations entre succès reproducteur et écart univarié au spectre d'économie de la feuille. Par exemple, en condition de stress hydrique, le locus *MSAT2.22* affectait significativement l'efficience d'utilisation de l'eau, indépendamment de la taille des plantes (voir Figure 20), et cet effet s'est traduit par une diminution du succès reproducteur (masse de graines produites) chez les lignées portant l'allèle Cvi à ce locus, que ce soit chez les individus isolés ou en présence de compétiteurs (Figure 15). Ces résultats ***tendent à valider l'hypothèse de sélection stabilisante sur les traits liés au spectre d'économie des ressources et à l'allométrie***, et suggèrent que la variabilité génétique permet l'existence de différentes stratégies foliaires sur lesquelles la sélection naturelle pourrait opérer. De nouvelles expérimentations, en particulier de sélection artificielle, seront réalisées pour compléter ces analyses.

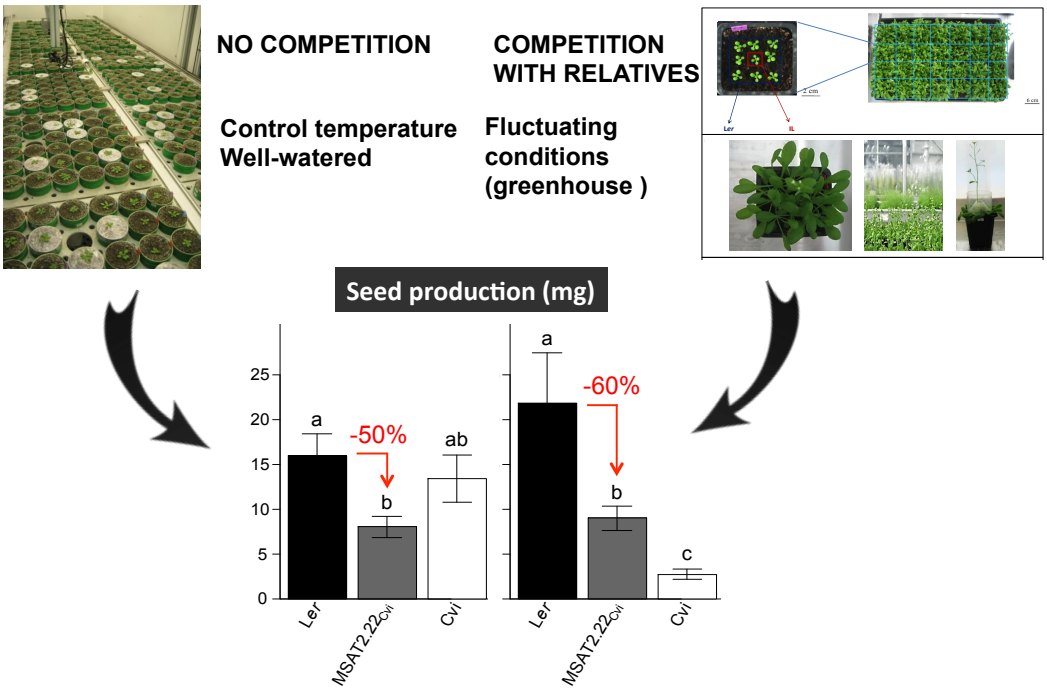


Figure 15. Effets du locus *MST2.22* sur le fonctionnement de la plante et sur le succès reproducteur chez des plantes isolées (cultivées en pots individuels dans PHENOPSIS) et chez des plantes cultivées en présence de compétiteurs en conditions fluctuantes (serre).

5.1.2. Vers une cartographie « *genome-wide* » du spectre d'économie des ressources dans un large panel d'accessions naturelles

Nous avons sélectionné 400 accessions naturelles réparties selon différentes échelles géographiques (mondiale, européenne, française et régionale, BRACHI *et al.* 2013b). Ces accessions ont été cultivées en 2013 dans une expérience en conditions témoins (20 °C, irrigation ne limitant pas la croissance, 12 h de photopériode ; 175 μmol m^{-2} s^{-1} PAR), et les traits de croissance et de morphologie foliaire, le taux de transpiration et le taux de photosynthèse ont été déterminés comme précédemment (Figure 11). Les résultats préliminaires montrent une assez bonne concordance pour la date d'initiation florale entre nos données et celles obtenues en serre (Figure 16a, BRACHI *et al.* 2013b). Nous avons observé une forte variabilité pour la masse spécifique foliaire (LMA), un trait majeur du spectre d'économie des ressources (Figure 16b). Cette variabilité est comparable à celle observée dans la population de lignées recombinantes (Figure 12). De plus, les valeurs de masse spécifique foliaire déterminées sur la première feuille mature (non ombragée) étaient significativement corrélées (R^2 = 0.76 ; P < 0.001) aux valeurs déterminées sur l'ensemble des feuilles de la rosette. Ceci suggère que la variation observée sur l'ensemble des feuilles pour les traits reliés à l'économie des ressources (VASSEUR *et al.* 2012) reflète la variabilité inhérente du fonctionnement des feuilles individuelles telle qu'elle est communément déterminée en écologie fonctionnelle (PEREZ-HARGUINDEGUY *et al.* 2013). Nous poursuivons les analyses des données de cette expérimentation afin d'étudier les relations allométriques et les compromis fonctionnels d'économie des ressources, et réaliser une analyse de génétique quantitative « genome-wide ». Nous prévoyons également d'examiner la réponse de ces accessions aux stress thermiques et hydriques.

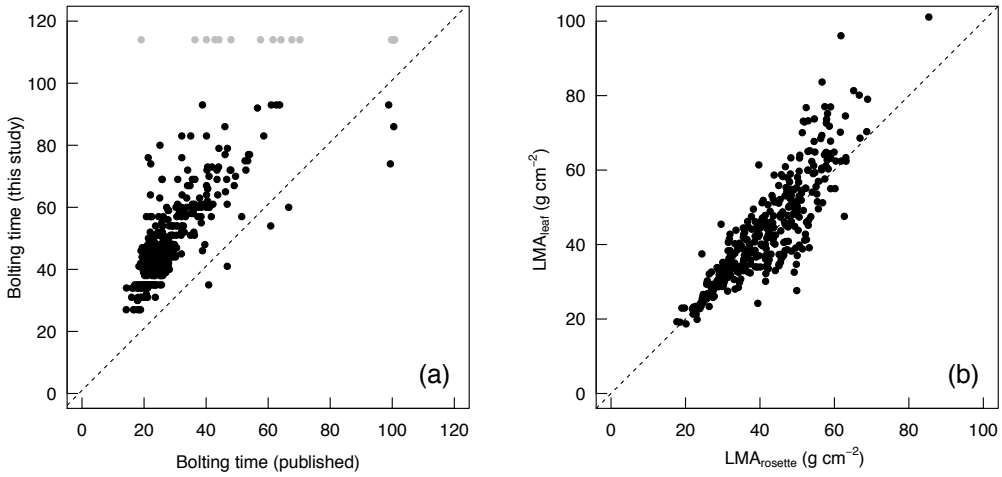


Figure 16. Variabilité de la phénologie et de la morphologie foliaire chez 400 accessions *d'A. thaliana* d'origines géographiques diverses. (a) Relation entre la date d'apparition de l'inflorescence déterminée précédemment en serre (BRACHI *et al.* 2013b) et dans notre étude en chambre de culture (n = 371). Les points gris représentent les accessions chez lesquelles la montaison n'a pas été observée après 115 jours de croissance. (b) Variabilité de la masse spécifique foliaire (LMA) déterminée sur toutes les feuilles de la rosette et sur une feuille mâture non ombragée quatre jours après de l'apparition de l'inflorescence (n = 366).

5.2. Géométrie de l'espace phénotypique à haute température et en déficit hydrique

Pour les quatre environnements de température et de disponibilité en eau, les trois premières composantes principales de l'analyse factorielle expliquaient 84% de la variance des 12 traits (Figure 17). Le premier axe (PC1) était expliqué par deux groupes de traits corrélés négativement : *i)* la taille des plantes, l'âge à floraison et la masse foliaire spécifique (LMA, g m^{-2} ; inverse de la surface spécifique foliaire), et *ii)* le taux de transpiration, la vitesse relative de croissance (RGR, d^{-1}) et, dans une plus faible mesure, la densité stomatique, aussi corrélée au deuxième axe (PC2). Le taux de photosynthèse nette était corrélé à PC2. La projection des individus dans le premier plan de la DMFA intergroupe faisait apparaître un effet fort de la température (Figure 17b). Le troisième axe (PC3) était majoritairement expliqué par la teneur relative en eau.

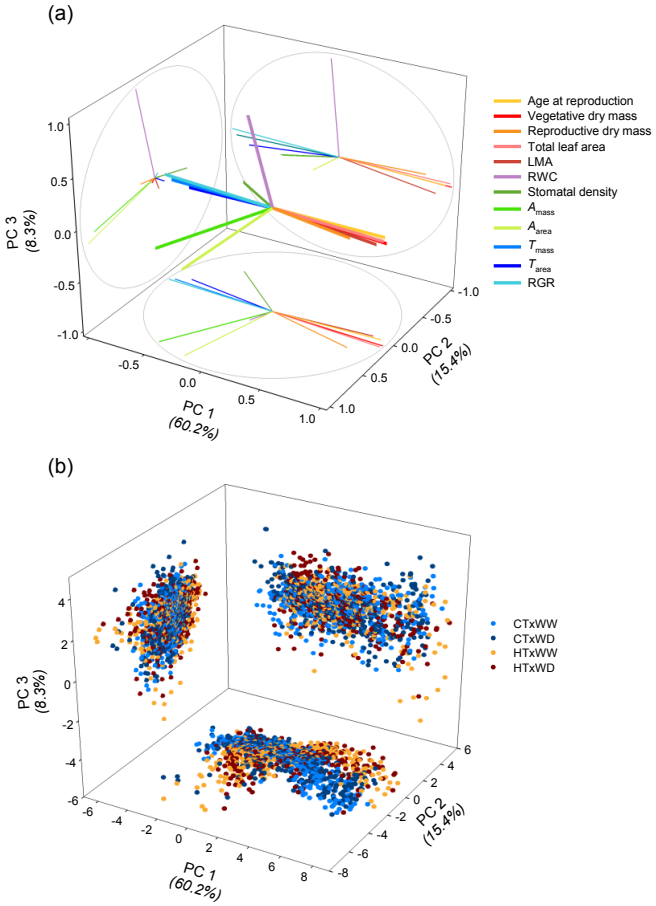


Figure 17. DMFA de l'espace phénotypique sur l'ensemble des environnements de température et d'irrigation. Représentation 3-D (a) des variables (voir Tableau 2) et (b) des individus dans les trois premiers plans. CT : température témoin (20 °C) ; HT : haute température (30 °C) ; WW: bien irrigué (0.35 g H_20 g^{-1} sol sec); WD: déficit hydrique édaphique (0.20 g H_20 g^{-1} sol sec).

A l'intérieur de chaque environnement, il n'était pas étonnant de trouver de fortes corrélations entre les variables associées à la taille des plantes (relations allométriques) qui structuraient le premier axe de la DMFA intragroupes. Par contre, cette analyse a permis de mettre en évidence des réponses spécifiques aux différents environnements. ***L'effet de la température a induit une modification de la structure des corrélations***. En particulier, alors que la photosynthèse était fortement corrélée à l'axe PC1 (taille des plantes, transpiration, RGR) en condition témoin de 20 °C, les corrélations avec ces traits étaient plus faibles, voire inversée, en condition de température élevée de 30 °C. Contrairement à la photosynthèse, il y avait une faible corrélation entre l'axe PC1 et la densité stomatique en condition témoin de 20 °C, mais une forte corrélation à haute température, impliquant une forte corrélation entre la densité stomatique et la transpiration dans ces conditions.

En accord avec ce que nous avions observé précédemment ([A24] VILE *et al.* 2012), les effets de la température élevée et du déficit hydrique étaient majoritairement additifs sur les traits reliés à la taille. Par contre, l'analyse de traits supplémentaires, tels que la transpiration et la photosynthèse, a révélé de fortes interactions entre ces deux stress. ***Une proportion élevée de la variabilité des traits était due à des effets génétiques, sauf pour la photosynthèse pour laquelle les effets interactifs GxT et GxTxW étaient élevés*** (respectivement > 30% et >10%). Comme attendu, la transpiration était diminuée en condition de déficit hydrique. A haute température, l'augmentation observée du taux de transpiration peut refléter une adaptation physiologique pour éviter l'échauffement des tissus foliaires (CRAWFORD *et al.* 2012), ou un effet de bord des modifications architecturales et morphologiques (augmentation de l'angle d'insertion des feuilles, feuilles plus fines, pétioles allongés) induites par un statut carboné altéré (voir ci-dessous, VASSEUR *et al.* 2011, PANTIN *et al.* soumis).

5.3. Quantification et cartographie QTL des effets G et GxE

Les modèles à effets mixtes réalisés à partir des coordonnées des individus sur les trois premières composantes de la DMFA intergroupe (Encadré 1) ont révélés qu'une grande partie de la ***variabilité phénotypique associée à l'axe PC1 était attribuable à des effets génétiques indépendants de l'environnement*** (> 87%), alors qu'une faible part de la variabilité était attribuable à des interactions génotype x environnement (GxE < 3%). Au contraire, les effets G représentaient qu'une faible part de la variance (< 1%) et ***les effets GxE avaient une contribution relativement forte sur les axes PC2 et PC3*** (GxT = 34% and 14% sur PC2 and PC3, respectivement; GxTxW = 11% sur PC2).

Quatre QTL pléiotropes étaient associés aux effets génétiques sur l'axe PC1 : *CRY2* (aussi nommé *EDI*), sur le chromosome 1, et *FLC* (marqueur BH.180C) et *FLG* (marqueur GH.473C), en interaction épistatique sur le chromosome 5 (Figure 18A). *CRY2* et *FLG* avaient aussi des effets sur l'axe 2 mais qui dépendaient de l'environnement. Au QTL *CRY2*, les allèles Cvi avaient des effets positifs sur la position le long de l'axe PC2 (Figure 18B) à température témoin,

mais des effets négatifs à haute température (plus fort en conditions bien irriguée qu'en déficit hydrique). Etant donné que l'axe PC2 était majoritairement expliqué par la photosynthèse, ceci indiquait un ***effet pléiotrope antagoniste de CRY2 sur l'assimilation de carbone dépendant de la température***. A *FLG*, les allèles Cvi avaient un effet négatif sur la position le long de l'axe PC2 à température témoin mais n'avait pas d'effet significatif à haute température, ce qui illustrait un effet neutre conditionnel à la température au niveau de ce marqueur. A cause des effets additifs opposés de *CRY2* et *FLG* sur l'axe PC1 et sur l'axe PC2, les combinaisons alléliques L*er*/Cvi et Cvi/L*er* étaient caractérisées par la plasticité phénotypique la plus extrême, comme illustré par l'orientation de l'espace phénotypique dans le premier plan de la DMFA (Figure 17b). Ainsi, les petites plantes (Cvi/L*er* à *CRY2*/*FLG*), qui avaient un taux élevé de photosynthèse nette à température témoin, avaient un taux de photosynthèse nette diminué à haute température. Au contraire, les grandes plantes, (L*er*/Cvi à *CRY2*/*FLG*), présentant un faible taux de photosynthèse nette à température témoin, avaient un taux de photosynthèse augmenté à haute température.

Un QTL à la fin du chromosome 2, au marqueur *MSAT2.22*, expliquait > 12% de la variation sur l'axe PC2, mais avec des effets GxE contrastés en condition de haute température et de déficit hydrique. Les allèles Cvi à ce marqueur avaient un effet négatif sur la position le long de PC2 seulement à température témoin, indiquant un effet neutre conditionnel à la température (Figure 18B). De plus, l'effet à *MSAT2.22* était plus fort en condition de déficit hydrique, indiquant un effet différentiel à ce marqueur selon l'irrigation.

Deux autres QTL expliquaient une part significative de la variation le long de l'axe PC3, en interaction avec la température (Figure 18C).

Plusieurs zones du génome à effets pléiotropes forts (« pleiotropic hotspots ») ont été identifiées chez les espèces naturelles et cultivées (McKay *et al.* 2003, Juenger *et al.* 2005, Keurentjes *et al.* 2006, Fu *et al.* 2009, Haselhorst *et al.* 2011, Edwards *et al.* 2012, Fournier-Level *et al.* 2013). Les QTL pléiotropes peuvent avoir des effets similaires dans différents environnements (pas d'interaction G x E) ou avoir des effets contrastés tels que la neutralité conditionnelle ou la pléiotropie antagoniste (El-Soda *et al.* 2014). Cependant, pour des raisons pratiques, les analyses de génétique quantitatives se focalisent souvent sur un faible nombre d'environnements et/ou un faible nombre de traits. Ici, grâce à ***un investissement important dans le phénotypage et l'utilisation de modèles statistiques multivariés, nous pouvons combiner l'analyse des effets de l'environnement sur l'espace phénotypique***, représenté par des traits liés à la performance des plantes (croissance, reproduction, assimilation du carbone, utilisation de l'eau), et la recherche de leurs déterminismes génétiques.

L'analyse des ***normes de réaction de chaque trait*** permet de compléter l'illustration des effets G et GxE sur l'espace phénotypique à ces différents locus (Figure 19). Les effets forts de *CRY2* sur l'axe PC1 sont cohérents avec ses effets sur la biomasse végétative à floraison et l'âge de floraison indépendamment de l'environnement (Figure 19A,D,G). Au contraire, en accord avec les résultats de l'analyse des coordonnées sur les axes, les effets de *CRY2* et de *MSAT2.22* sur la photosynthèse dépendaient des conditions d'irrigation et de la température

(Figure 19J,K). Le QTL au marqueur FD.98C n'avait pas d'effet sur les variables de l'axe PC1 et de l'axe PC2, mais avait un effet sur la teneur en eau relative en fonction de l'environnement (Figure 19O).

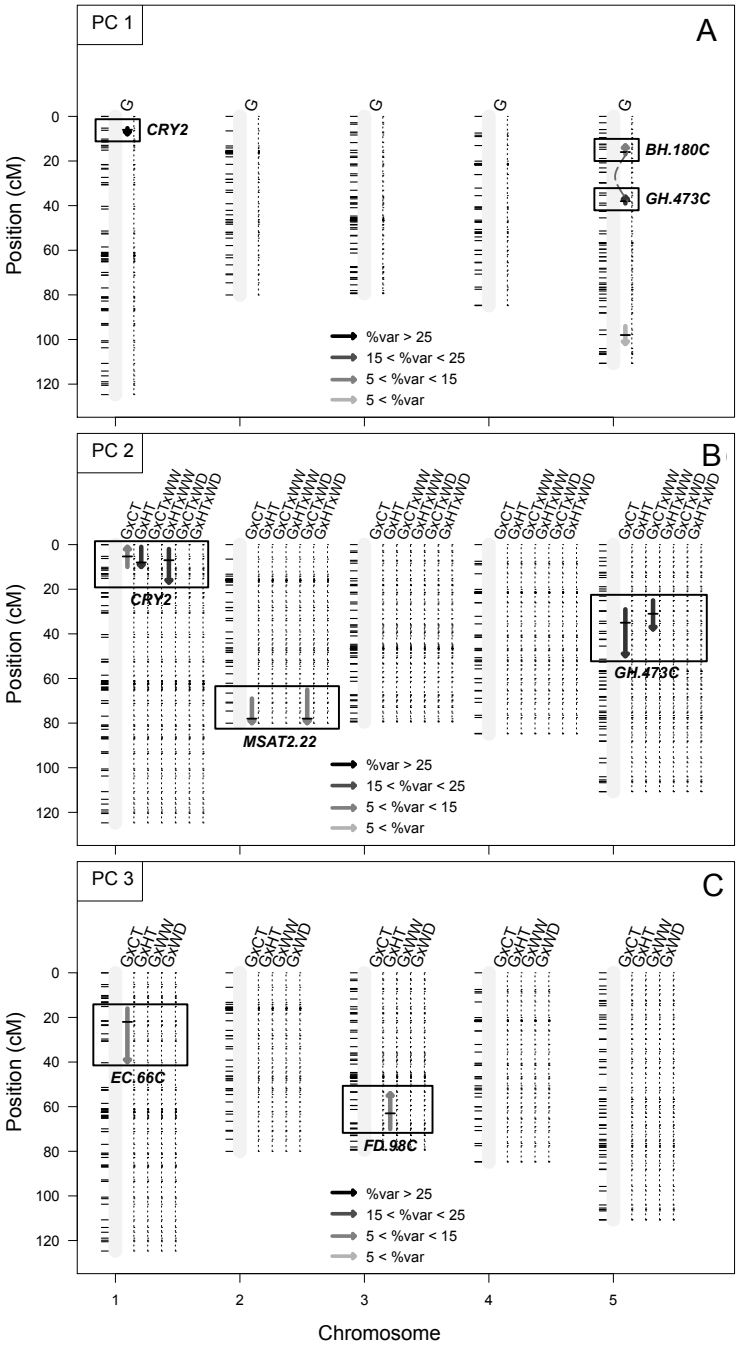


Figure 18. Cartographie des QTL des effets génétiques (G) et environnementaux (GxE) sur les trois premiers axes d'une analyse factorielle de l'espace phénotypique. CT : température témoin (20 °C) ; HT : haute température (30 °C) ; WW: bien irrigué (0.35 g H_20 g^{-1} sol sec); WD: déficit hydrique édaphique (0.20 g H_20 g^{-1} sol sec). Les flèches vers le haut et vers le bas représentent respectivement un effet positif ou négatif de l'allèle porté par Cvi. La longueur des flèches représente l'intervalle de confiance (1.5LOD) et le niveau de gris représente la proportion de variance expliquée selon la légende.

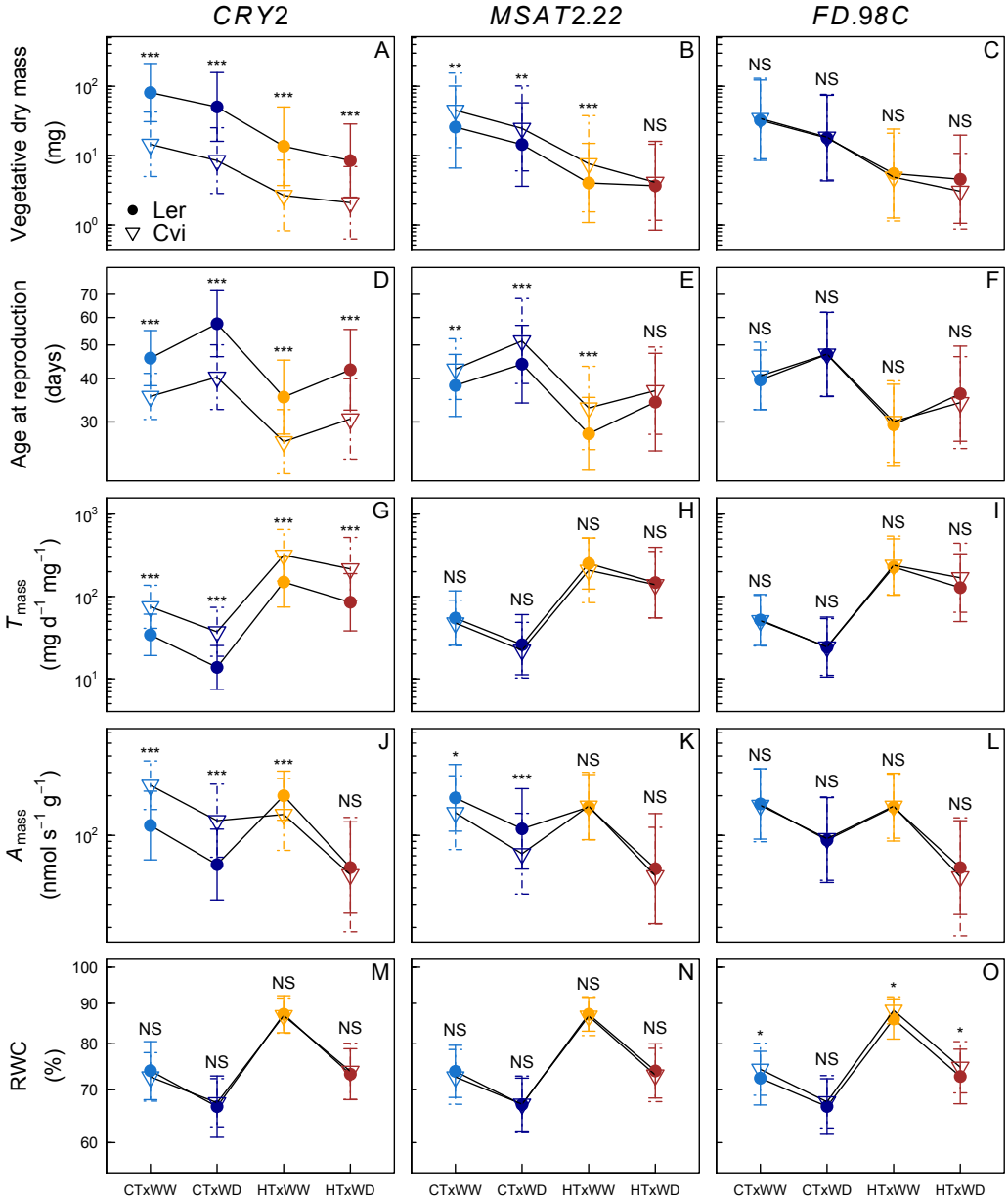


Figure 19. Effets alléliques aux loci *CRY2*, *MSAT2.22* et *FD.98C* sur les normes de réaction de la biomasse, l'âge de reproduction, la transpiration, la photosynthèse nette et la teneur en eau en réponse à la température élevée et au déficit hydrique édaphique. CT : température témoin (20 °C) ; HT : haute température (30 °C) ; WW: bien irrigué (0.35 g H_20 g^{-1} sol sec); WD: déficit hydrique édaphique (0.20 g H_20 g^{-1} sol sec). Pour chaque locus et chaque traitement, les étoiles représentent des moyennes significativement différentes entre les valeurs pour l'allèle porté par Cvi (triangles inversés) et l'allèle porté par L*er* (cercles) au seuil de 99.9% (***), 99% (**) et 95% (*) selon un test post-hoc de Tukey après une ANOVA.

5.4. Effets de QTL sur l'efficience d'utilisation de l'eau

D'après les effets opposés et additifs des QTL *CRY2* et *FLG* (marqueur GH.473C) sur la masse de plantes et le taux de transpiration, et leurs effets, spécifiques à l'environnement, sur le taux de photosynthèse nette, il était important d'examiner les effets de ces QTL sur l'efficience d'utilisation de l'eau ('*water use efficiency*' ; WUE). L'analyse de la relation entre efficience d'utilisation de l'eau et taille de la plante a révélé une relation convexe qui indiquait une efficience maximale pour une taille intermédiaire dont le déterminisme était causé par la présence d'allèles parentaux aux deux loci *CRY2* et *FLG* (Figure 20A). Cela suggère une ***sélection stabilisante sur la taille des plantes pour éviter les effets délétères de la pléiotropie antagoniste sur la physiologie des plantes en conditions stressantes***.

Les effets de *MSAT2.22* sur la WUE ont aussi été examinés à travers l'analyse des résidus de la relation entre WUE et taille des plantes (Figure 20B-C). Comme attendu d'après l'analyse QTL, *MSAT2.22* était associé aux variations de WUE en réponse à la température et à l'irrigation de façon interactive (les effets étaient différents à température témoin et à température élevée, et étaient plus fort en condition de déficit hydrique à température témoin) mais indépendante de la taille des plantes. Des études précédentes avaient déjà identifié *MSAT2.22* comme étant impliqué dans la plasticité de la WUE estimée par la discrimination isotopique du carbone (McKay *et al.* 2003, Hausmann *et al.* 2005).

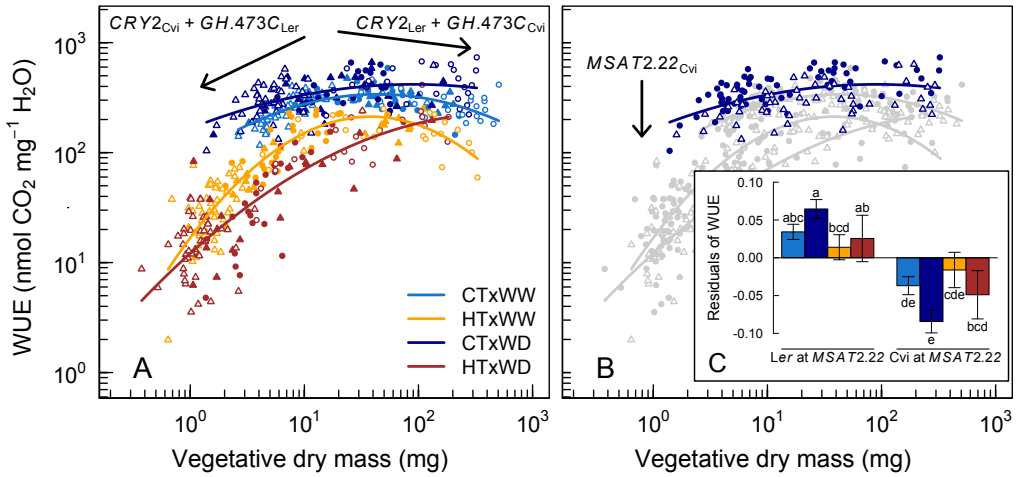


Figure 20. Effets alléliques aux loci *CRY2*, *FLG* (GH.473C) et *MSAT2.22* sur la relation entre la biomasse et l'efficience d'utilisation de l'eau (WUE). (a) Projection des individus selon les combinaisons alléliques aux loci *CRY2* et *GH.473C* (Cvi/Cvi : triangles pleins ; L*er*/L*er* : cercles pleins ; Cvi/L*er* : cercles vides ; L*er*/Cvi : triangles vides). Les courbes représentent des ajustements quadratiques dans chaque condition environnementale. (b) Projection des individus selon l'identité allélique au locus *MSAT2.22* (L*er* : cercles pleins ; Cvi : triangles vides). (c) Effets de l'identité allélique à *MSAT2.22* sur les résidus de l'ajustement quadratique dans chaque environnement. Des lettres différentes indiquent des différences significatives après un test de Kruskall-Wallis au seuil 95%. CT : température témoin (20 °C) ; HT : haute température (30 °C) ; WW: bien irrigué (0.35 g H_20 g^{-1} sol sec); WD: déficit hydrique édaphique (0.20 g H_20 g^{-1} sol sec).

6. Rôle du carbone dans la réponse aux hautes températures

*Cette section est le développement de la troisième perspective des travaux sur les effets de la combinaison des stress thermique et hydrique sur le phénotype des plantes d'*A. thaliana *(Section 4.4 p. 20)*, il s'agit d'*une synthèse des travaux réalisés dans le cadre de la thèse de F. VASSEUR et en collaboration avec F. PANTIN* (étudiant en thèse *au LEPSE* avec *T. SIMONNEAU, B. MULLER*), *T. SIMONNEAU, B. MULLER, C. FOURNIER (IR INRA, LEPSE) et R. VALLURU (post-doctorant au LEPSE sous la direction de B. MULLER). Je considère que ces travaux sont un exemple de biologie intégrative ([A22] VASSEUR et al. 2011, [S4] PANTIN et al. soumis). Nous proposons que le statut carboné de la feuille représente non seulement un signal qui induit la croissance hyponastique (vers le haut) des feuilles de la rosette d'arabidopsis sous haute température, mais il est aussi la cible de cette adaptation.*

L'évolution des végétaux a sélectionné différents mécanismes pour éviter l'échauffement de leurs tissus jusqu'à des niveaux dommageables pour leur fonctionnement physiologique. Parmi ces mécanismes, une augmentation de la transpiration permet de refroidir les parties aériennes grâce à l'évaporation de l'eau contenue dans leurs tissus qui en soustrait de la chaleur. Une augmentation de la transpiration peut être obtenue par l'ouverture des stomates – de petites ouvertures situées dans l'épiderme des feuilles –, par l'augmentation de la densité de stomates, ou par des modifications de l'architecture de la plante et de la morphologie des organes qui facilitent le renouvellement de l'air autour des organes (FU & EHLERINGER 1989, JONES 1992, TURGUT & KADIOGLU 1998). Les modifications de l'architecture peuvent aussi limiter les augmentations de température des tissus dues au rayonnement. Par exemple, une augmentation des angles d'insertion des feuilles entraine une réduction du rayonnement intercepté et donc l'absorption de chaleur par les feuilles (MEDINA *et al.* 1978, FALSTER & WESTOBY 2003). Que ce soit la conséquence de modifications stomatiques ou architecturales, le refroidissement des feuilles est une des composantes majeures de l'adaptation des plantes aux hautes températures. Ainsi, les génotypes qui présentent un taux de transpiration supérieur et un refroidissement efficace des tissus sont mieux adaptés à des conditions de hautes températures dans lesquelles l'eau n'est pas un facteur limitant (LU *et al.* 1998). Néanmoins, une augmentation de température entraine une augmentation de la demande évaporative de l'air et se combine souvent avec un déficit hydrique édaphique. L'adaptation des végétaux aux hautes températures est donc tributaire d'un compromis entre bénéfice du refroidissement et coût de la perte d'eau.

Une augmentation de température n'entraine pas seulement une augmentation des pertes d'eau mais elle modifie aussi négativement le statut en carbone (PANTIN *et al.* 2012, FATICHI *et al.* 2014). En effet, l'augmentation de la vitesse des processus physiologiques due à l'augmentation de la température est associée à une augmentation de la demande énergétique, alors que les effets négatifs sur la photosynthèse en diminuent la disponibilité (MORISON & LAWLOR 1999, PARENT *et al.* 2010b, GENT & SEGINER 2012). Chez le soja (*Glycine max*) cultivé au champ, l'effet stimulant d'une teneur en CO_2 atmosphérique élevée est contré par les effets délétères de la température élevée sur la photosynthèse et la productivité (RUIZ-VERA *et al.* 2013). Chez arabidopsis, la photosynthèse et la

croissance à haute température peuvent être restaurées en modifiant la stabilité thermique de la *Rubisco activase* (KUREK *et al.* 2007) ou, comme nous l'avons montré, en augmentant l'intensité lumineuse (Figure 21 ; [A22] VASSEUR *et al.* 2011). Des modifications de l'architecture aérienne capables de diminuer la température des feuilles pourraient améliorer la photosynthèse ; cependant, des telles modifications peuvent également pénaliser l'assimilation du carbone en diminuant l'interception du rayonnement. Il s'agit alors de comprendre ***comment les plantes exposées à une température élevée résolvent les compromis entre refroidissement, économie d'eau et fixation du carbone***.

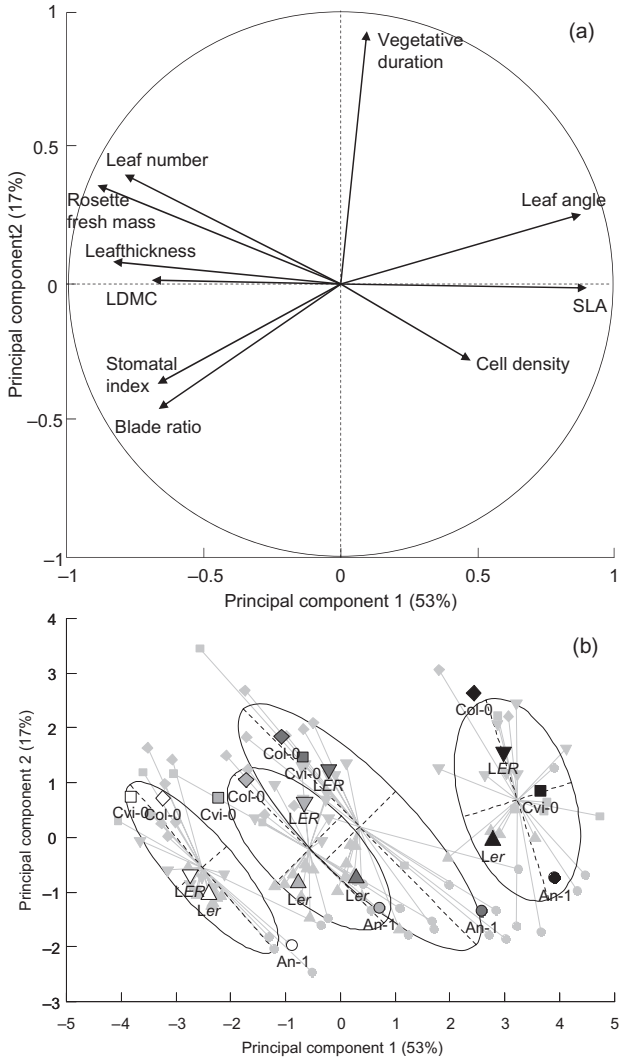


Figure 21. Analyse en composantes principales sur des traits reliés à la morphologie des feuilles et l'architecture de la rosette de cinq génotypes d'*A. thaliana* cultivés en conditions contrastées d'intensité de rayonnement. Projection dans le premier plan (a) des variables, et (b) des individus (symboles gris) et des centres de gravité pour chaque environnement et chaque accession (An-1, cercles ; Col-0, losanges ; Cvi-0, carrés ; L*er*, triangles ; L*ER*, triangles inversés). Les plantes ont été cultivées à 20 °C en condition de rayonnement intermédiaire (ML, 175 µmol m^{-2} s^{-1} ; symboles blancs), et à 30 °C en condition de rayonnement faible (LL, 70 µmol m^{-2} s^{-1} ; symboles noirs), intermédiaire (ML, 175 µmol m^{-2} s^{-1} ; symboles gris foncé) et élevé (HL, 330 µmol m^{-2} s^{-1} ; symboles gris clair). LDMC : teneur en matière sèche des feuilles ; SLA : surface spécifique foliaire.

La plasticité de l'architecture d'arabidopsis en réponse aux hautes températures offre une bonne opportunité pour améliorer notre compréhension de ces compromis. Lorsqu'elles sont exposées à des températures modérément élevées (28-32 °C), les feuilles d'arabidopsis s'érigent suite à une croissance différentielle du pétiole, ou croissance hyponastique (KOINI *et al.* 2009). Comme décrit dans la section précédente, l'hyponastie à haute température est accompagnée de modifications à long-terme de la forme des feuilles, incluant une réduction de la surface et de l'épaisseur du limbe, et incluant un allongement du pétiole ([A24] VILE *et al.* 2012). Tous ces changements morphologiques des parties aériennes contribuent potentiellement à diminuer la température des feuilles (BRIDGE *et al.* 2013). Ainsi, CRAWFORD *et al.* (2012) ont proposé que l'évolution a sélectionné des architectures qui favorisent le refroidissement des organes aériens plutôt que la conservation de l'eau. Néanmoins, ces modifications architecturales ressemble fortement au « syndrome d'évitement de l'ombre » (SMITH & WHITELAM 1997, FRANKLIN 2008, 2009). Le syndrome d'évitement de l'ombre répond à un faible rapport rouge clair/rouge sombre dans la composition spectrale de la lumière, lequel se produit en particulier lorsqu'il y a une compétition pour la lumière entre plantes voisines. Indépendamment de la qualité de la lumière, la faible intensité lumineuse induit aussi une réponse qui s'apparente au syndrome d'évitement de l'ombre et qui repose au moins en partie sur les mêmes mécanismes que ceux mis en place en réponse à la qualité (VANDENBUSSCHE *et al.* 2003). Les deux types d'ombrage pourraient donc être interprétés par les plantes comme un signal précoce de privation de lumière et donc d'un déficit de carbone ; le syndrome d'évitement de l'ombre serait alors considéré comme une réponse adaptative pour assurer la fixation du carbone. De la même façon, les réponses morphologiques et architecturales dues à l'augmentation de température peuvent être le résultat d'un statut carboné altéré, et avoir évoluées pour éviter une carence en carbone.

Nous avons combiné différents outils de ***phénotypage en conditions contrôlées, de génétique, et de modélisation afin de tester l'hypothèse que la croissance hyponastique à haute température est à la fois la conséquence du déficit de carbone et une adaptation pour améliorer le bilan carbone de la plante***. Les résultats sont présentés en trois parties :

i) La modélisation du bilan carbone de la feuille et des expériences de bioluminescence montrent que la température élevée provoque un déficit de carbone avec une dynamique temporelle similaire à celle de la croissance hyponastique.

ii) L'étude de lignées transgéniques et des manipulations de l'environnement démontrent que l'hyponastie est induite par le statut en carbone plutôt que par la température de la feuille.

iii) La modélisation biophysique de la rosette et des analyses de génétique quantitative (QTL) mettent en évidence que l'hyponastie est associée à une réponse adaptative qui améliore le bilan carboné au niveau de la plante entière, incluant le refroidissement des feuilles, mais pas seulement.

D'après les résultats, nous proposons que les modifications de l'architecture aérienne des végétaux à haute température représentent une conséquence fonctionnelle de la sélection adaptative pour maximiser l'équilibre entre acquisition et utilisation du carbone.

6.1. Les hautes températures entrainent une diminution du bilan carboné chez A. thaliana

Les résultats de simulations d'un modèle de photosynthèse en C_3 (VON CAEMMERER 2000) montrent que des températures supérieures à 25 °C devraient entrainer un déficit de carbone au niveau de la feuille (Figure 22).

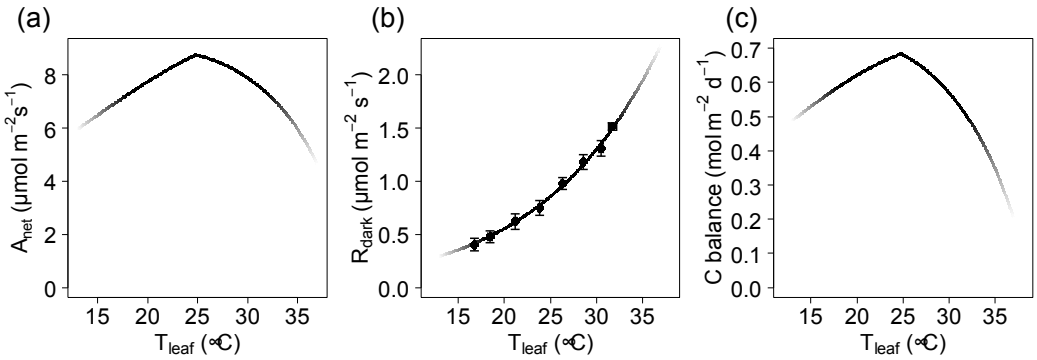
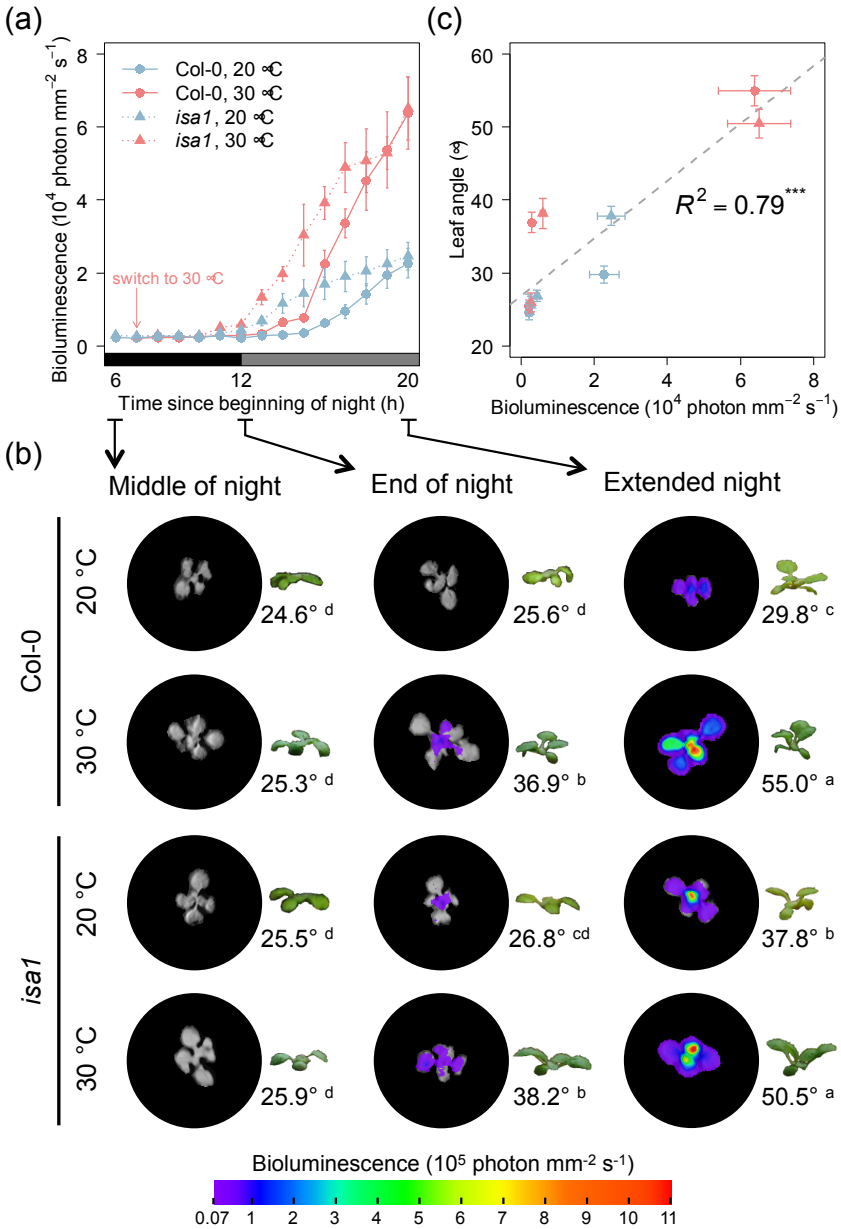


Figure 22. Modélisation de la réponse de la photosynthèse à la température chez *A. thaliana*. Simulations (a) de l'assimilation nette de carbone, (b) de la respiration (moyennes ± sem ; n = 3-8) et (c) du bilan carboné journalier (en supposant une photopériode de 12h). $[CO_2]_{atm}$ = 400 ppm ; PAR = 200 μmol m^{-2} s^{-1}. Modèle de photosynthèse en C_3 (VON CAEMMERER 2000) paramétré pour arabidopsis selon WALKER *et al.* (2013) et des données originales de réponse à la température de la conductance stomatique et de la respiration.

Nous avons évalué si la dynamique du déficit de carbone dû aux hautes températures était compatible avec celle de la croissance hyponastique. Deux lignées génétiquement modifiées qui portent l'insertion d'une séquence codant pour la protéine bioluminescente luciférase placée sous le contrôle du promoteur du gène rapporteur de déficit carboné At1g10700 ont été utilisées : une lignée construite à partir de l'accession Col-0 (GRAF *et al.* 2010) et une lignée construite à partir du mutant *isa1* (don personnel d'Alison Smith), qui est un mutant construit à partir de Col-0 dont la synthèse d'amidon est réduite suite à une déficience de l'enzyme « isoamylase-type debranching » (DELATTE *et al.* 2005).

Comme attendu sous l'hypothèse d'une coordination de la synthèse et de la dégradation quasi-totale d'amidon (respectivement au cours de la journée et de la nuit) pour assurer une croissance optimale chez *A. thaliana* (SULPICE *et al.* 2009, STITT & ZEEMAN 2012), le déficit de carbone (tel que mesuré par la bioluminescence associée au gène rapporteur At1g10700) a augmenté significativement chez les plantes cultivées à une température de 20 °C mais soumises à une période de nuit prolongée (Figure 23a). Chez Col-0, l'indication de

déficit carboné est observée 3 h après le début de la nuit prolongée, alors que chez *isa1*, dont la concentration en amidon est fortement réduite par rapport à Col-0, le déficit carboné augmente dès la fin attendue de la nuit (Figure 23a). L'angle d'insertion des feuilles à la fin attendue de la nuit était supérieur chez le mutant déficient en amidon (P = 0.03). Pendant la période de nuit prolongée, la dynamique de croissance hyponastique suivait celle de la bioluminescence, avec une augmentation significative de l'angle après 8 h de nuit prolongée chez les deux génotypes (Figure 23b). Lors d'un stress thermique de 30 °C (10 °C au dessus de la température contrôle) imposé 1 h après le début de la nuit, l'indication de déficit carboné (bioluminescence) et l'augmentation de l'angle d'insertion ont commencé plus tôt et plus rapidement qu'à la température contrôle. L'ensemble de ces résultats s'est traduit par une ***corrélation positive entre le déficit carboné et l'hyponastie*** (Figure 23c).



(Figure 23).

Figure 23. Similitudes entre déficit de carbone et croissance hyponastique chez *A. thaliana* à 20 °C et à haute température (30 °C). (a) Bioluminscence de la luciférase fusionnée au promoteur du gène rapporteur de déficit carboné At1g10700 chez Col-0 (lignes pleines) et chez le mutant *isa1* (lignes pointillées) au cours d'une nuit prolongée à 20 °C et à 30 °C (appliquée 1 h après le milieu de la nuit) après deux semaines de croissance en sol (photopériode = 12 h ; 20 °C). Les symboles et les barres d'erreurs représentent la moyenne ± sem ($8 \leq n \leq 24$). (b) Illustrations représentatives de la bioluminescence et de l'architecture de la rosette au milieu de la nuit (6 h ; gauche), à la fin attendue de la nuit (12 h ; milieu), et après 8 h de nuit prolongée (droite). La moyenne de l'angle d'insertion des feuilles est aussi présentée ($27 \leq n \leq 50$; les lettres différentes indiquent des différences significatives entre les moyennes selon un test de Kruskal-Wallis au seuil de 0.05). (c) Relation entre la bioluminescence et l'angle d'insertion des feuilles (mêmes symboles que pour (a)). Expérimentations réalisées par Florent PANTIN.

6.2. Le statut en carbone contrôle l'architecture de la rosette d'Arabidopsis thaliana

Deux hypothèses peuvent expliquer la réponse hyponastique à haute température chez les plantes ayant une architecture en rosette comme *A. thaliana* : i) le déficit carboné induit une croissance hyponastique ; ii) le refroidissement des tissus foliaires contrôle la croissance hyponastique. Afin de tester la première de ces deux hypothèses nous avons étudié la croissance hyponastique de plantes soumises à une faible concentration atmosphérique en CO_2 et une faible intensité lumineuse, des conditions environnementales qui induisent un déficit carboné. Nous avons aussi utilisé des mutants affectés dans métabolisme de l'amidon.

6.2.1. Les variations de $[CO_2]_{atm}$ induisent des changements opposés d'angle d'insertion des feuilles

A la température témoin de 20 °C, une faible $[CO_2]_{atm}$ a induit une augmentation significative de l'angle d'insertion des feuilles chez l'accession Col-0 (Figure 24). A l'inverse, une forte augmentation de $[CO_2]_{atm}$ a entrainé une faible, mais significative, diminution de l'hyponastie induite par une haute température de 30 °C (Figure 24b). Chez *ost2*-2, un mutant présentant une fermeture stomatique altérée (MERLOT *et al.* 2007), la température élevée a induit une réponse similaire à celle du sauvage Col-0, mais la forte $[CO_2]_{atm}$ a induit une plus forte diminution que chez Col-0 (Figure 24b). Ceci est en accord avec une meilleure disponibilité du CO_2 chez ce mutant, dont la fermeture des stomates est moins sensible à $[CO_2]$ par rapport au sauvage, qui devrait améliorer le statut carboné et entrainer une diminution des angles d'insertion. Ces résultats confirment que ***le déficit carboné induit l'hyponastie non seulement à haute température mais aussi à faible $[CO_2]_{atm}$.***

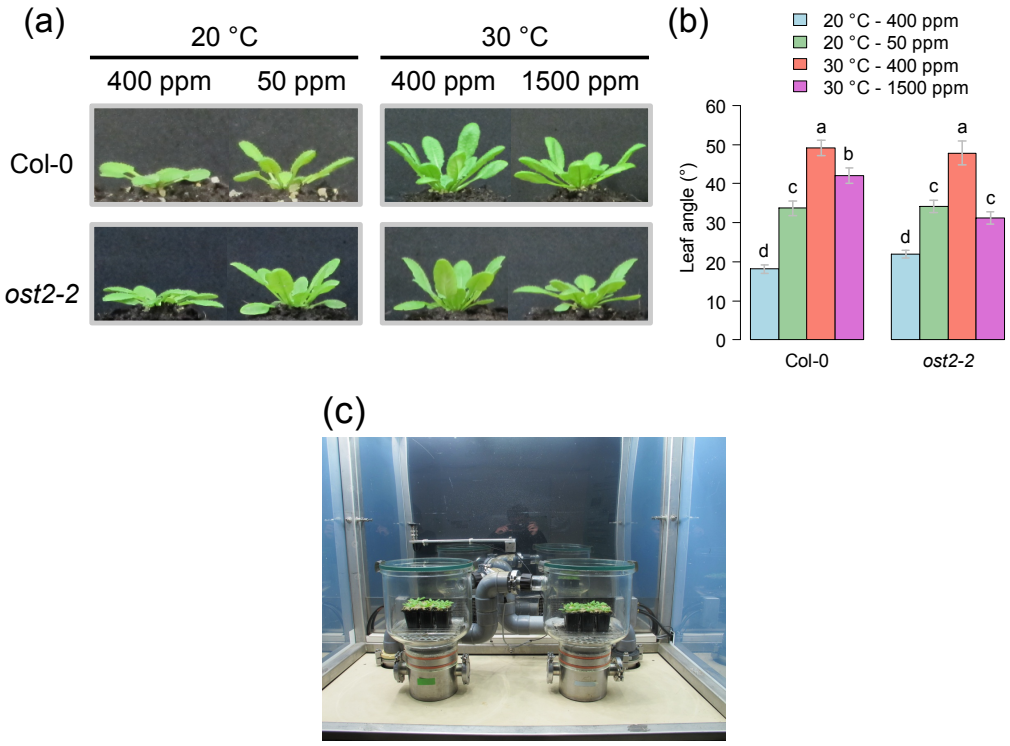


Figure 24. Effets de la température élevée et de la concentration atmosphérique en CO_2 sur la croissance hyponastique chez l'accession sauvage d'*A. thaliana* Col-0 et chez le mutant *ost2-2* affecté dans la fermeture des stomates. (a) Photographies représentatives de l'architecture et (b) angles d'insertion des feuilles de plantes ayant subi une journée de traitement à haute température et à faible $[CO_2]_{atm}$, (50 ppm) ou forte $[CO_2]_{atm}$ (1500 ppm) après avoir été cultivées pendant 4 semaines à 8 h de photopériode et $[CO_2]_{atm}$ ambiante et (c) transférées dans des cloches régulées en $[CO_2]_{atm}$. Les barres d'erreurs représentent la moyenne ± sem ($12 \leq n \leq 24$). Expériences réalisées par F. PANTIN au CEA Cadarache (coll. B. GENTY).

6.2.2. Au cours de la journée, les mouvements des feuilles et leur statut carboné sont coordonnés

A la température témoin de 20 °C, les angles des feuilles de l'accession Col-0 et de trois autres accessions (Ang-0, Kl-0 et Mh-1) diminuaient rapidement après le début de la période lumineuse, puis augmentaient progressivement au cours de la journée (Figure 25). Au contraire, chez *pgm* et *sex1*, deux mutants respectivement affectés dans la synthèse (CASPAR *et al.* 1985) et la dégradation (CASPAR *et al.* 1991) de l'amidon, qui présentent un déficit carboné la nuit et qui accumulent des concentrations élevées de sucres solubles la journée, les angles des feuilles étaient plus élevés en fin de nuit, quand les plantes présentent le plus fort déficit carboné, et diminuaient ensuite progressivement jusqu'à la fin de la journée, quand les sucres solubles sont en excès. L'amplitude de variation de l'angle était deux fois supérieure chez ces deux mutants que chez le sauvage Col-0.

Par ailleurs, une faible intensité lumineuse a induit une réponse hyponastique plus rapide chez Col-0 (Figure 25) et chez Ang-0 (non montré). Un effet semblable a été observé chez pgm et sex1, et la réduction diurne de l'angle spécifique à ces mutants était inhibée (Figure 25).

Ces résultats indiquent que ***les modifications journalières de l'angle d'insertion des feuilles sont coordonnées au statut carboné de la feuille, et que le déficit de carbone influence positivement l'élévation des feuilles***.

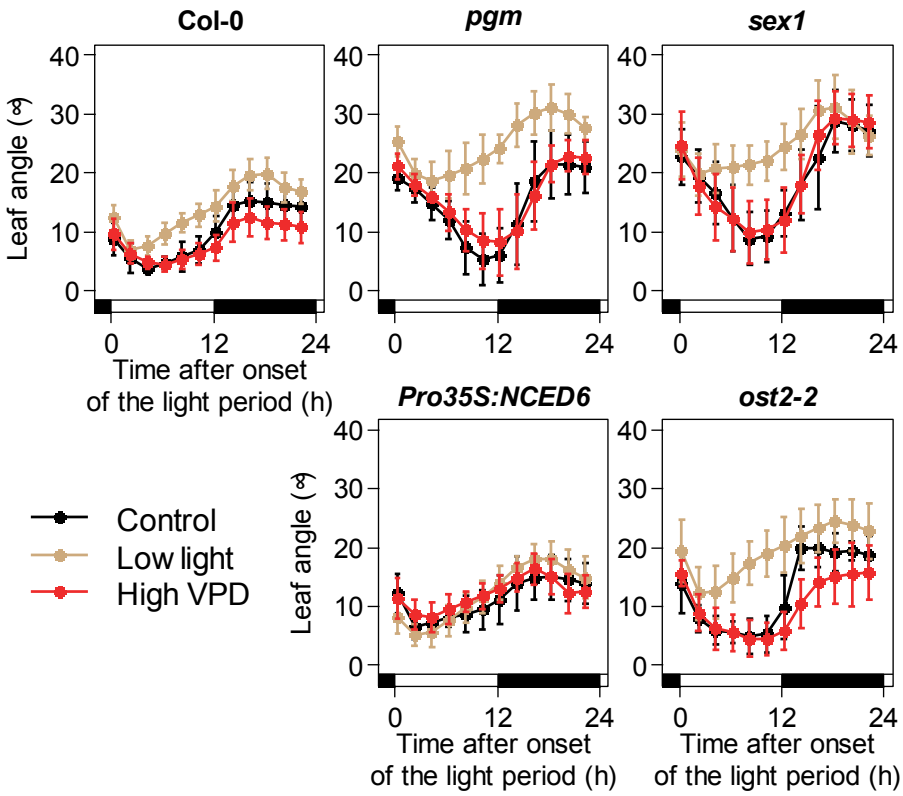


Figure 25. Effets de la faible intensité lumineuse et d'une forte demande évaporative de l'air (VPD) sur la variation journalière de l'angle d'insertion des feuilles à une température non stressante. Chaque génotype est présenté dans un graphique différent. Les plantes ont été cultivées pendant 4 semaines à 20 °C, déficit de pression de vapeur d'eau (VPD) = 0.7 kPa, PAR = 190 µmol m^{-2} s^{-1}. Pour le traitement faible lumière, l'intensité lumineuse été abaissée à 70 µmol m^{-2} s^{-1} le jour des mesures. Pour le traitement VPD élevé, le VPD a été augmenté à 1.2 kPa le jour des mesures. Les périodes nocturnes (barres noires) et diurnes (barres blanches) sont indiquées en abscisse. Les barres d'erreurs représentent la moyenne ± sem ($10 \leq n \leq 24$). Expériences réalisées R. VALLURU, post-doctorant au LEPSE sous la direction de B. MULLER.

6.2.3. Le refroidissement des feuilles n'affecte pas directement l'hyponastie

Afin d'analyser si le refroidissement des feuilles pouvait inhiber la réponse hyponastique indépendamment du statut carboné de la feuille nous avons utilisé deux mutants dont la transpiration est affectée de manière contrastée : *ost2-2* présente des stomates constitutivement ouverts (MERLOT *et al.* 2007), alors que le mutant *Pro35S:NCED6* présente des stomates plus fermés que le sauvage Col-0 à cause d'une surproduction d'acide abscissique (LEFEBVRE *et al.* 2006). Comme attendu, la conductance stomatique était respectivement plus forte chez *ost2*-2 et plus faible chez *Pro35S:NCED6*.

Par contre, bien que les feuilles de ces deux mutants étaient respectivement plus froides et plus chaudes, elles ne présentaient pas de contraste d'angle d'insertion par rapport au sauvage Col-0 (Figures 25 et 26 ; [A22] VASSEUR *et al.* 2011) ; ce qui ***ne supporte pas l'hypothèse que le refroidissement des feuilles inhibe l'hyponastie***. Une augmentation de la demande évaporative (VPD) n'a pas non plus modifié significativement la réponse de l'angle d'insertion des feuilles, sauf peut-être la dynamique chez *ost2-2* (Figure 25).

Il est possible que le rôle du refroidissement ne soit significatif qu'en condition de haute température. Cependant, nous avons montré que ces deux mutants ne présentaient pas de réponse significativement contrastée à la température élevée de 30 °C ([A22] VASSEUR *et al.* 2011). De plus, une intensité lumineuse modérément élevée diminuait l'angle d'insertion des feuilles malgré une augmentation de la température foliaire, et contrait donc l'effet de la température élevée ; alors qu'une faible intensité lumineuse augmentait l'angle d'insertion des feuilles malgré une diminution de leur température, et augmentait donc l'effet de la température élevée (Figure 26).

Ces résultats permettent de conclure que la ***croissance hyponastique n'est pas contrôlée directement par la température de la feuille, mais se met en place dans des configurations génétiques et environnementales qui induisent un déficit de carbone***.

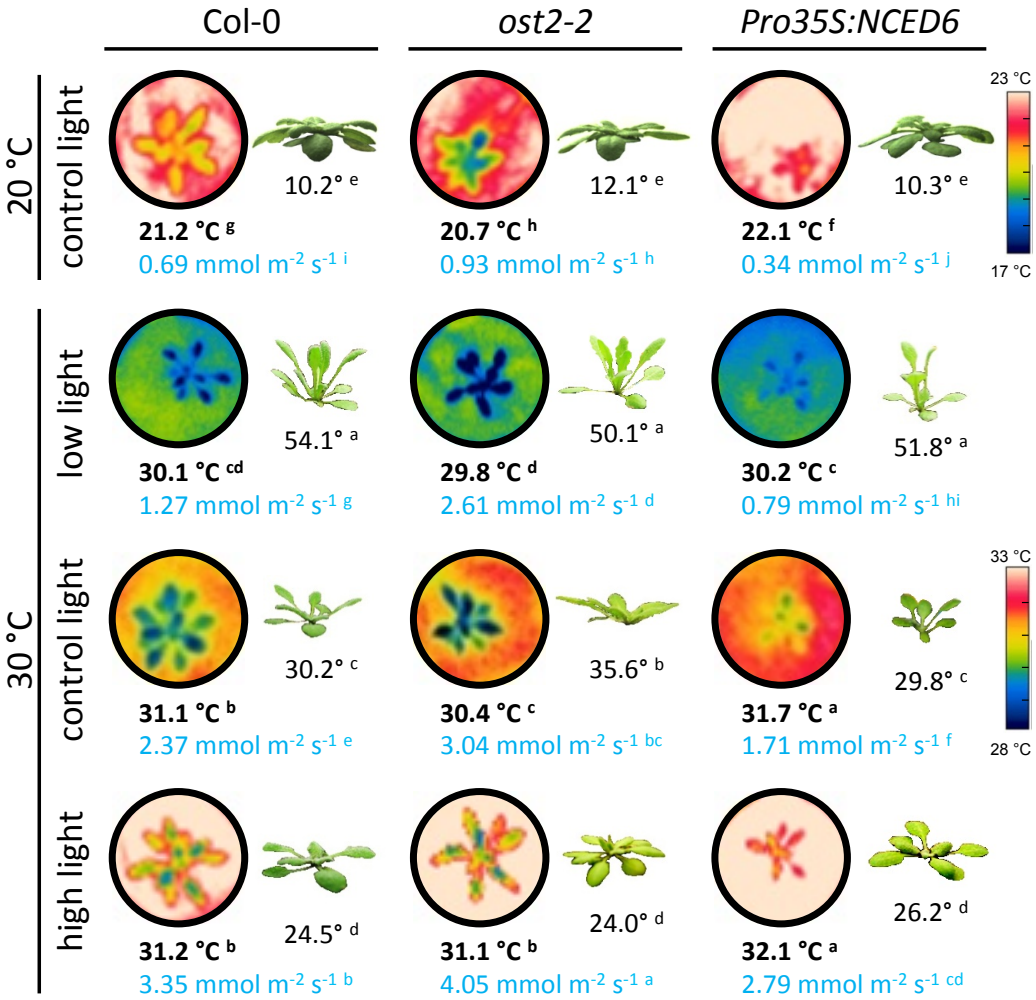


Figure 26. Découplage des modifications architecturales de la rosette, de la température et de la transpiration. L'accession arabidopsis sauvage Col-0, le mutant *ost2-2* (affecté dans la fermeture stomatique) et la lignée transgénique Pro35S :NCED6 (affectée dans l'ouverture stomatique) ont été soumis à une température témoin (20 °C) et une température élevée (30 °C) et à trois niveaux de rayonnement (faible : 70 µmol m^{-2} s^{-1} ; témoin : 175 µmol m^{-2} s^{-1} ; élevé : 330 µmol m^{-2} s^{-1}), à 12 h de photopériode. Les images rondes sont des images infra-rouge qui indiquent la température de surface (indiquée en dessous ; $5 \leq n \leq 16$). Des valeurs indépendantes de transpiration sont aussi indiquées en bleu ($5 \leq n \leq 10$). Une photographie représentative des rosettes est montrée à gauche, avec l'angle d'insertion foliaire moyen ($7 \leq n \leq 15$). Les lettres différentes indiquent de différences significatives selon un test de Kruskal-Wallis au seuil 95%. D'après [A22] VASSEUR *et al.* (2011).

6.3. *Signification fonctionnelle de l'hyponastie à haute température*

Nous avons analysé comment l'hyponastie peut améliorer le statut carboné sur le court terme en utilisant un modèle biophysique. Nous avons aussi analysé la concordance des déterminismes génétiques de l'hyponastie, de la photosynthèse et

du refroidissement des feuilles par une analyse QTL dans la population de lignées recombinantes Ler x Cvi.

6.3.1. Modifications du microenvironnement de la feuille induites par l'hyponastie: conséquences pour les échanges gazeux

L'hyponastie peut favoriser les échanges de gaz et de chaleur avec l'air environnant suite à une augmentation de la conductance de la couche limite qui augmente avec l'exposition des parties aériennes aux flux d'air. Afin de quantifier cet effet, des maquettes, construites en aluminium, de rosettes d'arabidopsis avec des feuilles planes ou érigées (Figure 27a) ont été exposées à différentes vitesses de vent et la température des surfaces a été mesurée avec des thermocouples. Pour des vitesses de vent très faibles, aucune différence de conductance de la couche limite pour la vapeur d'eau g_b (calculée, en l'absence de transpiration, selon Annexe 8 dans JONES 1992) n'a été détectée entre les répliques planes et érigées (Figure 27b). Lorsque la vitesse du vent a été graduellement augmentée, les feuilles érigées présentaient une conductance significativement plus élevée. La traduction de cette augmentation de la conductance de la couche limite en une augmentation de l'assimilation de carbone et de la transpiration dépend des conséquences de l'hyponastie sur l'interception de la lumière.

Afin de quantifier les effets de l'hyponastie sur l'interception du rayonnement, nous avons réalisé des simulations à partir d'un modèle 3D de la rosette d'arabidopsis (Figure 27c,d). Ces simulations montrent que la perte d'interception du rayonnement par la face adaxiale des feuilles hyponastiques est en partie compensée par l'interception de la face abaxiale. Par ailleurs, la croissance hyponastique des feuilles supérieures diminue l'auto-ombrage des feuilles inférieures.

Un modèle du bilan d'énergie de la feuille a ensuite permis de simuler la température foliaire et les échanges gazeux en fonction de l'hyponastie. En moyenne, l'hyponastie diminue de 1 °C la température de la feuille le jour, alors qu'elle tend à l'augmenter la nuit (Figure 27e). L'inertie thermique estimée, qui prend en compte la diminution de l'épaisseur du limbe à haute température, était plus faible pour les feuilles érigées et fines que pour les feuilles horizontales et plus épaisses. ***Les feuilles hyponastiques sont donc moins protégées contre les fluctuations rapides de l'environnement.*** Nos estimations des modifications de la température des feuilles l'hyponastiques, de la conductance de la couche limite et de l'interception du rayonnement ont ensuite été utilisées pour simuler les effets de l'hyponastie sur les échanges gazeux. ***Le taux de transpiration augmentait d'environ 20% lors de l'hyponastie*** (Figure 27g), Par contre, ***le taux net d'assimilation du carbone n'était pratiquement pas affecté*** (Figure 27h). Ceci était le résultat d'une compensation entre diminution de l'interception du rayonnement et facilitation de la diffusion du CO_2, et diminution de la température chez les feuilles hyponastiques. Ainsi, ***malgré une réduction de l'interception du rayonnement, l'hyponastie induit un refroidissement des tissus sans pénaliser l'assimilation du carbone***.

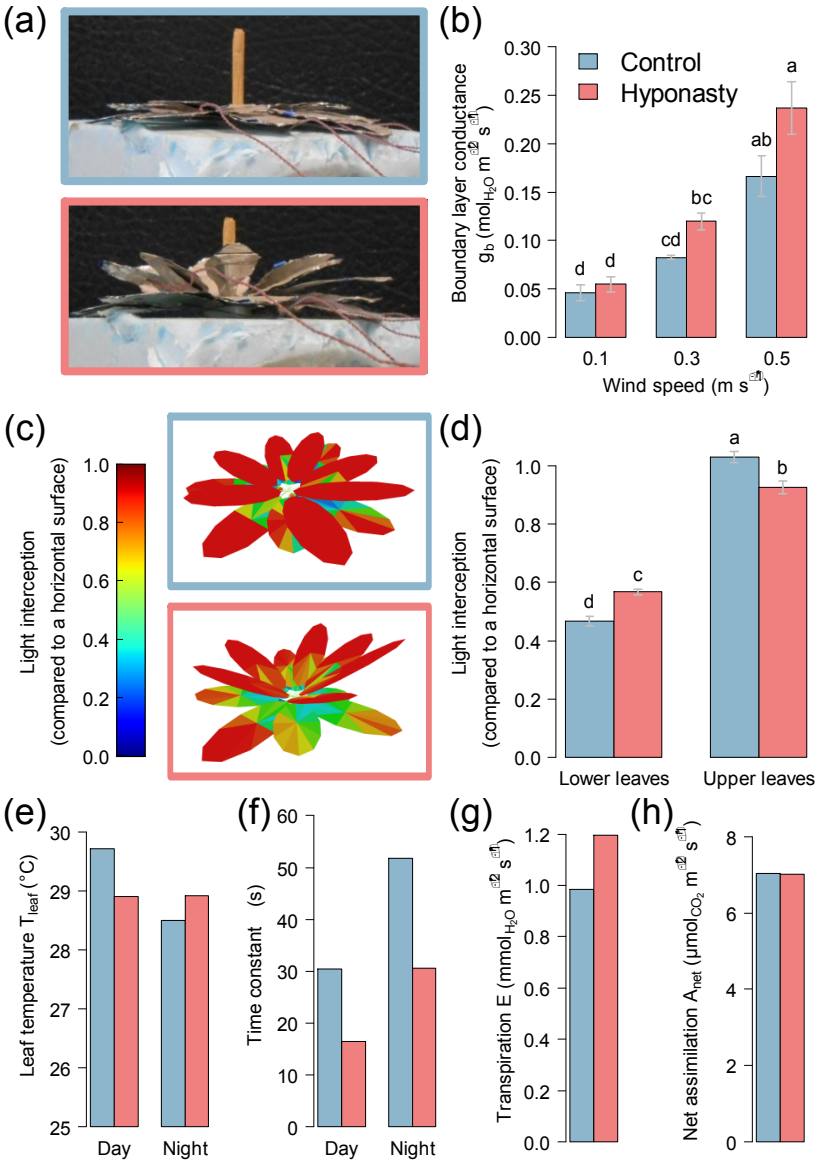


Figure 27. Effets de l'hyponastie sur le micro-environnement de la rosette et conséquences pour les échanges gazeux. (a) Maquettes en aluminium de rosettes avec des feuilles planes ou érigées (coll. Y. BOURSIAC, P. HAMARD) ; les feuilles supérieures sont équipées de thermocouples. (b) Estimation (annexe 8 de JONES 1992) de la conductance de la couche limite des maquettes en aluminium soumises à différentes vitesses de flux d'air. Les barres représentent le moyennes ± s.e.m ($3 \leq n \leq 11$), et les lettres différentes représentent des différences significatives après un test LSD au seuil 95%. (c) Modèle 3D d'interception du rayonnement simulé pour des plantes virtuelles d'arabidopsis avec des feuilles supérieures planes ou érigées. (d) Estimation de la proportion (par rapport à l'horizontale) du rayonnement intercepté par les feuilles inférieures et supérieures des rosettes virtuelles (somme des faces abaxiales et adaxiales). Les barres représentent le moyennes ± s.e.m ($6 \leq n \leq 4$) et les lettres différentes représentent des différences significatives après un test de Kruskal-Wallis au seuil 95%. (e-h) Modélisation biophysique de la température foliaire (e) et de l'inertie thermique (f) le jour et la nuit. Les données de température foliaire, de conductance et d'interception du rayonnement sont ensuite utilisées pour estimer le taux de transpiration (g) et le taux de photosynthèse (h) diurnes des feuilles planes (bleu) et érigées (corail).

6.3.2. Une connexion génétique entre l'hyponastie et l'assimilation de carbone dépendante de la température

Afin d'analyser la concordance des déterminismes génétiques de l'hyponastie, de la photosynthèse et du refroidissement des feuilles nous avons mené une analyse QTL dans la population de lignées recombinantes L*er* x Cvi (ALONSO-BLANCO *et al.* 1998b) cultivée à 20 °C ou à une température élevée de 30 °C dans les mêmes conditions de demande évaporative de l'air (Section 5).

A 20 °C, quatre QTL de biomasse à floraison ont été détectés (Figure 28). Ces QTL co-localisaient avec des QTL de date de floraison précédemment identifiés comme étant *CRY2* (aussi nommé *EDI*) sur le chromosome 1, et *FLC* (*FLF*), *FLG* et *FLH* sur le chromosome 5 (ALONSO-BLANCO *et al.* 1998a, [A25] VASSEUR *et al.* 2012). Ces QTL de biomasse étaient négativement associés à des QTL de photosynthèse et/ou de transpiration. ***Les génotypes qui produisent des plantes de grande taille, après une longue période de croissance végétative, présenteraient donc un faible taux d'assimilation du CO2, ainsi qu'un faible taux de transpiration.*** Deux caractéristiques qui peuvent être dues à une faible densité stomatique, comme le montrent les co-localisations de QTL à *CRY2* pour la densité stomatique et le faible taux d'échange gazeux (Figure 28a). Il a été ***plus difficile de montrer dans quelle mesure le déterminisme de l'hyponastie pouvait être impliqué dans cette régulation des échanges gazeux*** sur le long terme car le seul marqueur le plus proche associé significativement à une variation de l'angle d'insertion des feuilles était situé à 20 cM en dessous de *CRY2*, et la grande taille de l'intervalle de confiance chevauchait *CRY2* et 6hE1, un QTL d'hyponastie induite par l'éthylène précédemment identifié dans la même population (VAN ZANTEN *et al.* 2010b). De manière surprenante, ***le seul QTL, détecté sur le chromosome 2, pour la température foliaire n'était pas associé à des variations de transpiration ou d'angle d'insertion***. Ce QTL co-localisait avec un QTL d'efficience d'utilisation de l'eau précédemment identifié dans la même population (JUENGER *et al.* 2005), et récemment cartographié comme étant *MPK12*, un gène codant pour une kinase répondant à l'acide abscissique (DES MARAIS *et al.* 2014).

L'analyse QTL a révélé ***une relation génétique entre l'hyponastie et l'assimilation de carbone à 30 °C***. A part *FLH*, les trois mêmes QTL ont été identifiés pour la biomasse (Figure 28b). Comme à 20 °C, ces QTL ont aussi été détectés pour la transpiration, avec des effets opposés à ceux sur la biomasse. *CRY2* et probablement *FLG* contrôlaient aussi la densité stomatique dans le même sens que la transpiration. Deux QTL ont été détectés pour la photosynthèse nette. Par rapport à 20 °C, le premier QTL chevauchait *CRY2* et la variation de photosynthèse suivait celle de la biomasse. Ceci suggère que l'accumulation de biomasse à haute température pourrait être possible par une ***sélection à ce locus permettant à la fois un fort taux d'assimilation nette et une faible transpiration***. Le deuxième QTL pour la photosynthèse avait un large intervalle de confiance qui englobait *FLC* et *FLG*. Par contre, le marqueur le plus proche pour ce QTL co-localisait avec un QTL ayant un effet opposé sur l'angle d'insertion des feuilles. Si ce QTL est responsable d'un déficit de carbone à cause d'une faible assimilation, alors il pourrait induire une croissance hyponastique, ce qui ***suggère une base génétique commune pour la relation négative entre le statut carboné et***

l'hyponastie à haute température. Deux autres QTL ont été trouvé pour l'angle d'insertion des feuilles, un sur le chromosome 2, probablement *ERECTA*, qui a déjà été identifié dans la réponse hyponastique à l'éthylène (VAN ZANTEN *et al.* 2010b), et un autre sur le chromosome 3. Aucun de ces deux QTL n'était associé à un autre trait que l'angle (Figure 28b). Finalement, aucun QTL n'a été détecté pour la température des feuilles. L'ensemble de ces analyses QTL sont en accord avec l'idée que ***les bases génétiques de l'hyponastie sous haute température sont en partie communes à celles qui gouvernent l'assimilation de carbone, mais elles semblent découplées de celles qui gouvernent le refroidissement des feuilles***.

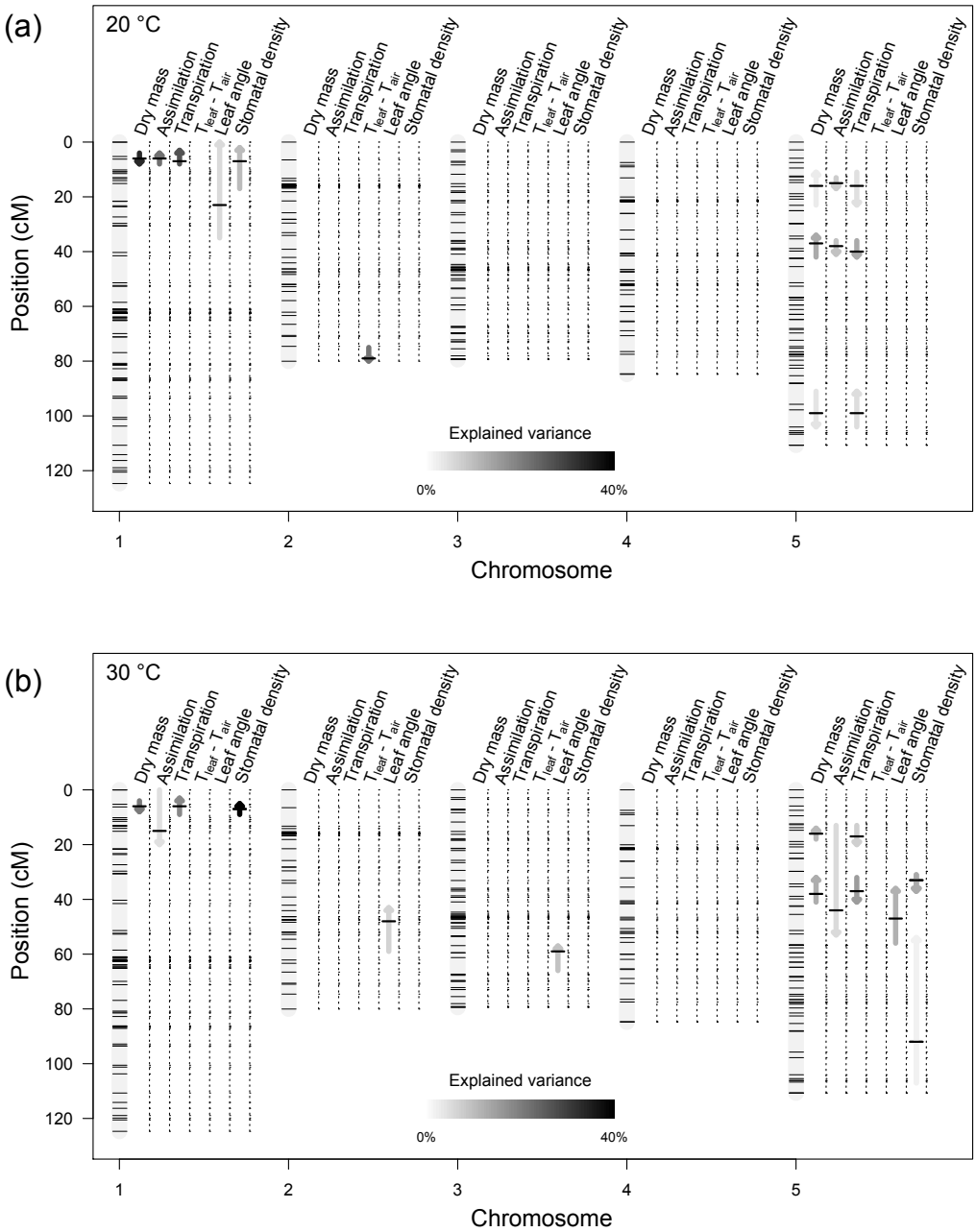


Figure 28. Analyse QTL de l'hyponastie et de l'économie du carbone à haute température. Analyse réalisée dans la population de lignées recombinantes L*er* x Cvi (a) à la température témoin de 20 °C et (b) à la température élevée de 30 °C. Pour

chaque trait (biomasse sèche, taux de photosynthèse nette, taux de transpiration, différence entre la température des feuilles et la température de l'air à proximité des feuilles, angle d'insertion des feuilles, densité stomatique), la position la plus probable des QTL significatifs ($P < 0.01$) sont représentés par une ligne horizontale noire sur les chromosomes. Pour chaque QTL, les flèches représentent les effets positifs (flèche vers le haut) et négatifs (flèche vers le bas) de l'allèle Cvi par rapport à l'allèle L*er*. La longueur des flèches représente l'intervalle de confiance (1.5 fois le LOD) et l'intensité de gris représente la part de variance expliquée selon l'échelle présentée.

6.4. L'hyponastie à haute température : refroidissement des feuilles, relations avec le syndrome d'évitement de l'ombre

CRAWFORD *et al.* (2012) ont proposé que, chez les plantes en rosette comme arabidopsis, la croissance hyponastique sous haute température est une réponse adaptative de l'architecture qui favorise le refroidissement des tissus contre l'économie d'eau. Lors de transferts réciproque, ces auteurs ont montré que des plantes bien irriguées cultivées à 28 °C sont plus froides que des plantes transférées à 28 °C après avoir été cultivées à 22 °C, à cause d'une plus forte transpiration provenant de modifications architecturales (hyponastie, limbes plus fins, pétioles plus longs) plutôt que de modifications de la densité ou de l'ouverture stomatique. Deux hypothèses sont alors proposées : *i)* la température est le signal qui induit la croissance hyponastique à haute température, et *ii)* l'hyponastie est une réponse adaptative qui favorise le refroidissement des feuilles dans ces conditions.

Nos résultats ne sont pas en faveur de ces deux hypothèses. Premièrement, nous avons ***rejeté le rôle direct de la température comme signal inducteur de l'hyponastie*** car les manipulations génétiques ou environnementales qui diminuent la température foliaire (*ost2*-2, VPD élevé, faible intensité lumineuse) ne sont pas nécessairement associées à une diminution de la croissance hyponastique. Au contraire, une intensité lumineuse modérément élevée agit contre la croissance hyponastique induite par la température élevée alors qu'elle augmente la température des feuilles, et le mutant *Pro35S::NCED6*, qui présente des feuilles plus chaudes que le sauvage, ne présente pas une réponse hyponastique contrastée par rapport au sauvage ([A25] VASSEUR *et al.* 2011).

Concernant la deuxième hypothèse, nous suggérons que l'interprétation est incomplète. Le ***modèle énergétique simplifié que nous avons développé supporte l'hypothèse que l'hyponastie réduit la température des feuilles à la lumière***. Ce qui est aussi en accord avec le modèle spatialement explicite de BRIDGE *et al.* (2013). Par contre, l'hyponastie est responsable d'une augmentation de la température des feuilles la nuit (Figure 27f). Ce mécanisme pourrait protéger les feuilles contre les nuits fraîches, expliquant pourquoi la sélection naturelle aurait favorisé une augmentation de l'angle d'insertion des feuilles la nuit chez arabidopsis (MICHAEL *et al.* 2003). ***Le refroidissement des feuilles hyponastiques représente un avantage dépendant des conditions environnementales.*** Nous proposons que le refroidissement des feuilles dû à l'hyponastie est seulement une

des composantes d'une adaptation globale dont la cible est l'amélioration du bilan carboné de la plante.

A haute température, ***les modifications de l'architecture des parties aériennes des végétaux ressemblent à celles du syndrome d'évitement de l'ombre*** (SMITH & WHITELAM 1997, FRANKLIN 2008, 2009). De la même manière que le syndrome d'évitement de l'ombre pourrait être une réponse adaptative contre un signal précoce de déficit carboné, induit par l'ombrage, nous proposons que *i)* ***la température élevée induit un déficit carboné***, *ii)* ***le déficit carboné contrôle l'hyponastie*** et *iii)* ***l'hyponastie est une réponse adaptative pour améliorer le bilan carboné*** (Figure 29).

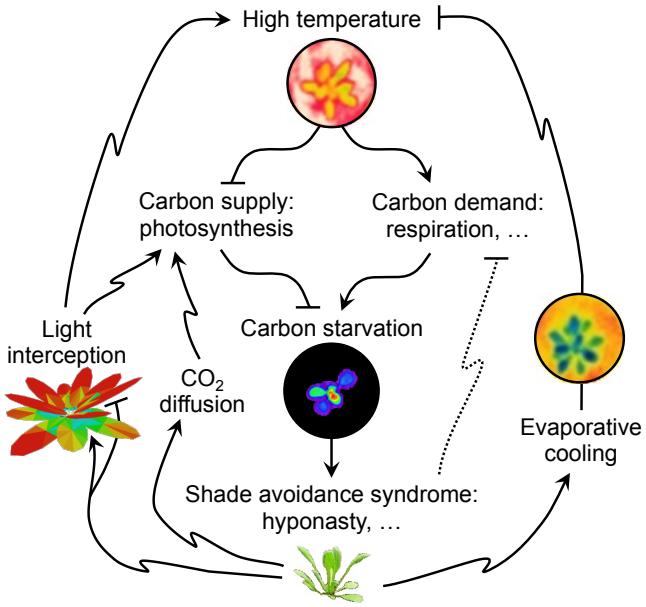


Figure 29. Modèle conceptuel des réponses d'*A. thaliana* aux hautes températures. Les lignes terminées par des flèches et des barres représentent respectivement la promotion et l'inhibition. La température élevée défavorise le bilan carboné de la plante à cause d'une diminution de la photosynthèse et une augmentation de la respiration. Ceci se traduit par un déficit en carbone qui contrôle des réponses architecturales et morphologiques telles que l'hyponastie ou l'augmentation de la surface spécifique, mimant ainsi le syndrome d'évitement de l'ombre. L'architecture des parties aériennes exerce une action en retour sur le bilan carboné à travers différents mécanismes qui opèrent en journée. L'hyponastie augmente la conductance de la couche limite qui accélère la diffusion du CO_2 et induit un refroidissement par évaporation. L'hyponastie augmente alors l'interception de la lumière au niveau de la plante entière, ce qui est une stratégie pour maximiser l'interception lumineuse sur le long-terme (flèche pointillée). Cependant, l'augmentation de l'interception de la lumière a pour conséquence un échauffement des tissus foliaires. Sur le long-terme, la demande en carbone est réduite suite à une réduction de l'épaisseur des limbes et de la surface (ligne pointillée terminée par une barre). Les réponses architecturales à la température élevée sont à la fois une conséquence du déficit carboné et une réponse adaptative pour améliorer le bilan carboné. Selon ce modèle, augmenter l'intensité lumineuse ou la concentration en CO2 agissent contre les effets des hautes températures.

La convergence entre les voies de signalisation impliquées dans l'évitement de l'ombre et la détection des hautes températures à travers le PHYTOCHROME

INTERACTING FACTOR 4 (PIF4) fourni des arguments supplémentaires quant au rôle majeur du déficit carboné dans la réponse des plantes aux hautes températures (PROVENIERS & VAN ZANTEN 2013, WIGGE 2013). PIF4 favorise l'élongation cellulaire en conditions de faible éclairement en intégrant les voies de signalisation de la lumière et des gibbérellines (DE LUCAS *et al.* 2008), et régule le phototropisme à travers la voie de l'auxine (SUN *et al.* 2013). A hautes températures, PIF4 contrôle l'élongation de l'hypocotyle et la croissance hyponastique à travers la biosynthèse de l'auxine (KOINI *et al.* 2009, FRANKLIN *et al.* 2011) sous le contrôle étroit des photorécepteurs (FOREMAN *et al.* 2011). Finalement, la disponibilité des sucres régule la biosynthèse de l'auxine via des membres de la famille PIF (SAIRANEN *et al.* 2012). Il est donc probable que le déficit carboné augmente la stabilité ou l'abondance de PIF4, et induise ainsi l'hyponastie.

Si le syndrome d'évitement de l'ombre et les modifications architecturales et morphologiques induites par la température élevée partagent des voies de signalisation régulées par le déficit en carbone, elles peuvent être activées par la même cible : le besoin en carbone. Par exemple, diminuer l'épaisseur du limbe en condition de faible lumière est un moyen de maintenir l'expansion en surface et l'interception de la lumière tout en maintenant un faible coût en carbone (PANTIN *et al.* 2011). Plusieurs indications suggèrent que ***l'hyponastie peut aussi améliorer le bilan en carbone***. Premièrement, l'hyponastie augmente le refroidissement de la feuille en conditions lumineuses (Figure 27e), améliorant ainsi le bilan en carbone (Figure 22). Deuxièmement, en augmentant la conductance de la couche limite (Figure 27b), l'hyponastie facilite la diffusion du CO_2 vers les sites de carboxylation, accélérant ainsi l'assimilation nette. Troisièmement, et non-intuitivement, l'hyponastie peut contribuer à la recherche d'interception de la lumière. ***L'hyponastie induite par le déficit de carbone peut être vue comme une mal-adaptation*** car une augmentation de l'angle d'insertion foliaire diminue la quantité de lumière interceptée par la face adaxiale des feuilles supérieures (Figure 23d), réduisant ensuite la photosynthèse. Cependant, le modèle 3D d'interception du rayonnement indique aussi que l'élévation du limbe augmente aussi l'interception de la lumière par la face abaxiale des feuilles hyponastiques. L'ensemble de ses réponses permettent de maintenir une assimilation nette de carbone par les feuilles hyponastiques tout en diminuant la température de leurs tissus (Figure 27). ***Un modèle spatialement explicite de la photosynthèse sera nécessaire pour étudier si le partitionnement du rayonnement entre la face abaxiale et adaxiale de la feuille augmente l'assimilation à haute température***. Plus généralement, comme abordé dans la revue bibliographique VAN ZANTEN *et al.* (2010a), l'hyponastie est perçue comme une réponse qui maximise l'acquisition de carbone au niveau de la plante entière. L'hyponastie réduit l'auto-ombrage, augmentant ainsi la quantité de rayonnement reçu par les feuilles inférieures. De plus, ***à l'échelle de la communauté végétale, l'hyponastie augmente la probabilité de passer au-dessus des feuilles des compétiteurs voisins***, améliorant ainsi la capacité des plantes à gagner la compétition pour la lumière (PIERIK *et al.* 2005, MULLEN *et al.* 2006, DE WIT *et al.* 2012). ***L'hyponastie peut donc être vue à la fois comme une stratégie à court- et à long-terme pour l'assimilation du carbone***.

7. Interactions plantes-sol-micro-organismes

Suite à des discussions sur l'intérêt d'étudier les interactions plantes-sol-microorganismes dans des colloques et avec des collègues de l'INRA de Clermont-Ferrand (J. BLOOR, UREP), de l'Université Aix-Marseille (R. GROS, IMEP), de l'Université de Lille (F. ROUX), et de l'Université Montpellier II (B. TOURAINE, F. VAROQUAUX, LSTM), j'ai pris l'initiative d'essayer de fédérer nos approches sur cette thématique à travers la soumission de projets et le co-encadrement de stages. A ce jour, seuls les travaux sur les bactéries du sol promotrices de croissance (PGPR) ont pu être développés avec succès dans le cadre d'encadrements d'étudiants en collaboration avec le LSTM (BRESSON 2010, BONTPART 2011, CHECK 2012, BRESSON 2013, LABADIE 2013).

La compréhension des interactions plantes-sol-microorganismes représente un enjeu majeur pour prévoir l'évolution de la biodiversité, les flux d'éléments minéraux, et la productivité dans les écosystèmes naturels et cultivés. En effet, la flore microscopique du sol joue un rôle essentiel dans le recyclage de la matière organique en libérant des éléments minéraux assimilables par les plantes. La capacité de certaines bactéries à fixer l'azote atmosphérique en fait des fertilisants naturels des sols agricoles qui ont un impact indirect sur le rendement des cultures. La flore bactérienne qui abonde au niveau de la rhizosphère des plantes augmente la surface d'échange entre les racines et le sol. Certaines bactéries du sol, appelées PGPR (« *plant growth promoting rhizobacteria* »), sont capables de coloniser la rhizosphère et de stimuler la croissance de la plante par divers mécanismes, et suscitent donc un intérêt croissant en agronomie. Ces bactéries du sol sont capables d'interagir avec le système racinaire des plantes et améliorer la productivité végétale. Il a été largement décrit que certaines PGPR ont notamment la capacité d'influencer la croissance de la plante en synthétisant des hormones végétales ou en modifiant l'équilibre hormonal de la plante. Dans certains cas, ces bactéries peuvent aussi augmenter la résistance des plantes à des stress biotiques et abiotiques, notamment le stress hydrique. Peu d'études écophysiologiques sur les interactions plantes-sol-microorganismes existent en conditions de stress hydriques et thermiques.

La rhizobactérie P. brassicacearum *STM196 améliore la résistance à la sècheresse d'*A. thaliana *par des modifications coordonnées de la physiologie et du développement*

Un premier travail, qui a fait l'objet d'un stage de Master 2 (BRESSON 2010) sous ma direction et celle de F. VAROQUAUX au LSTM, a permis d'établir un cadre d'analyse pour étudier le rôle d'une souche PGPR particulière, *Phyllobacterium brassicacearum* (STM196) dans les réponses d'*A. thaliana* à un déficit hydrique du sol et à une augmentation de la température de l'air isolément et en combinaison, selon le même protocole que [A24] VILE *et al.* (2012). *P. brassicacearum* a été isolée de la rhizosphère du colza dans des cultures françaises (BERTRAND *et al.* 2001). Parmi les différentes souches isolées, la souche STM196 est la plus efficace pour stimuler la croissance de cette espèce cultivée.

Comme précédemment (VILE *et al.* 2012), outre une réduction de la vigueur des plantes, ces deux stress ont entraîné des réponses spécifiques et parfois antagonistes. Alors que l'augmentation de température modifie l'investissement de biomasse dans les feuilles (diminution de l'épaisseur et de la densité des feuilles) et augmente la transpiration, le stress hydrique augmente la densité stomatique, et réduit la transpiration et la photosynthèse.

Nous avons mis en évidence qu'un ***retard du développement reproducteur chez les plantes inoculées par la souche STM196 induit une augmentation de la production de biomasse végétale***, indépendamment des conditions d'irrigation (BRESSON *et al.* 2013b). De plus, ***les plantes inoculées ont présenté une meilleure tolérance au stress hydrique édaphique, illustrée par un gain de biomasse de 50%*** (Figure 30). L'inoculation par STM196 a induit une modification coordonnée des mécanismes physiologiques allant tous dans le sens d'une optimisation du prélèvement de l'eau dans le sol et une réduction des pertes d'eau par les feuilles. En effet, la présence de la bactérie a été associée à une augmentation du système racinaire, permettant une exploration plus importante du sol. STM196 a aussi induit une réduction des pertes en eau par transpiration, probablement suite à la fermeture des stomates due à une augmentation de la teneur en acide abscissique (ABA) dans les feuilles. Des études menées en parallèles au LSTM ont permis d'identifier des mécanismes et des acteurs moléculaires originaux de l'interaction PGPR-plante *in vitro* (GALLAND *et al.* 2012, KECHID *et al.* 2013).

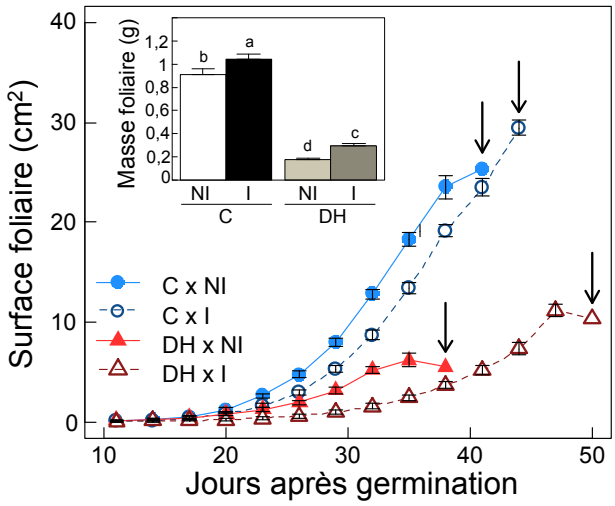


Figure 30. Dynamique de la surface foliaire de plantes d'*Arabidopsis thaliana* Col-0 inoculées par la PGPR *Phyllobacterium brassicacearum* souche STM196 (I) et non inoculées (NI) en condition bien irriguée (C) et lors d'un déficit hydrique (DH). Les flèches indiquent l'apparition des bourgeons floraux. L'insert représente la masse foliaire des plantes à l'apparition des bourgeons floraux ; les lettres différentes indiquent des différences significatives entre les moyennes.

Des résultats en cours de valorisation ([S5] BRESSON *et al.* soumis) montrent que ***lors d'un stress hydrique plus sévère induisant une forte mortalité des plantes (60% de mortalité), l'inoculation par la souche STM196 a permis une amélioration remarquable de la survie*** (seulement 30% de mortalité chez les

plantes inoculées) via une meilleure tolérance à la déshydratation. De plus, la reprise de croissance après irrigation était plus forte chez les plantes inoculées ; ce qui s'est traduit par une biomasse finale à floraison proche de celle des plantes non stressées (Figure 31).

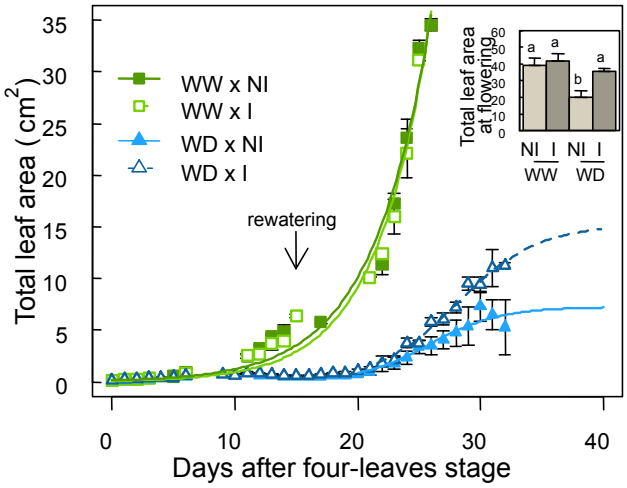


Figure 31. Dynamique de la surface foliaire de plantes d'*Arabidopsis thaliana* Col-0 inoculées par la PGPR *Phyllobacterium brassicacearum* souche STM196 (I) et non inoculées (NI) en condition bien irriguée (WW) et lors d'un déficit hydrique sévère (WD). Seules les plantes ayant survécu au déficit hydrique sont représentées. La flèche indique la date de réirrigation des plantes ayant atteint le niveau cible de déficit hydrique sévère. L'insert montre la surface totale au moment de la floraison. Les lettres différentes indiquent des différences significatives après un test de Kruskal-Wallis ($P < 0.05$; n = 11-27).

L'inoculation par STM196 représente ainsi une valeur ajoutée aux stratégies de résistance aux stress et de gestion des ressources intrinsèques aux plantes. Les résultats soulignent l'importance des interactions plantes-bactéries dans les réponses des plantes à la sécheresse et offrent de nouvelles voies de recherches pour améliorer la tolérance à la sécheresse dans les cultures.

Conclusions et perspectives du projet

Considérer les interactions entre stress dès le départ de mon projet de recherche sur les hautes températures pouvait apparaître comme un défit risqué. La première étude sur les interactions entre déficit hydrique et haute température a permis de dégager plusieurs perspectives qui ont été explorées pour partie et qui constituent la base de mon projet pour les années à venir.

Le cadre d'analyse des interactions génotype x environnement prenant explicitement en compte les relations entre les traits est en constante évolution (Tableau 3). J'ai l'ambition de pouvoir intégrer ce cadre d'analyse de l'espace phénotypique dans le « paradigme de l'écologie fonctionnelle étendu à l'agronomie » (Figure 2). Cela passera par l'analyse des déterminismes écophysiologiques et de leur capacité de changement d'échelle (Figure 32). L'approche comparative est appropriée pour évaluer la généralité au travers des différents niveaux de diversité biologique, incluant les espèces d'intérêt agronomique. L'approche expérimentale, que ce soit en microcosmes ou au champ, est aussi importante pour tester les hypothèses de capacité de changement d'échelle. Enfin, la modélisation est un outil puissant pour l'exploration et pour la prédiction qui continuera d'être utilisée dans mon projet.

L'utilisation de l'espèce modèle *A. thaliana* s'est avérée efficace dans de nombreuses études de biologie végétale. Les perspectives des travaux réalisés ces dernières années montrent bien que la communauté scientifique n'est pas arrivée au bout du potentiel qu'offre l'analyse de cette espèce pour la « biologie intégrative », *sensu lato*, c.à.d. depuis l'évolution des génomes au fonctionnement des systèmes écologiques et agronomiques. De toute évidence, il ne s'agit pas non plus de négliger l'intérêt des autres espèces végétales. Par exemple, le projet CROPTRAITS, que je construis avec C. VIOLLE (co-encadrement d'une thèse prévu dès que possible), a pour ambition de questionner dans quelles mesures la domestication a entrainé des changements des traits écophysiologiques et biophysiques liés l'économie des ressources, si les compromis associés ont contraint la domestication et s'ils peuvent limiter les améliorations futures dans des environnements changeants. Trois objectifs seront développés dans ce projet : *i)* révéler l'existence (ou l'absence) d'un syndrome de domestication pour l'économie des ressources chez les espèces cultivées, *ii)* élucider les compromis écophysiologiques et biophysiques chez les espèces cultivées, et délimiter l'enveloppe des contraintes pour la sélection artificielle (Figure 32), et *iii)* examiner la forme des compromis chez les espèces cultivées soumises à des stress. Le maïs, le riz, le tournesol, le colza, le blé, la vigne, la luzerne et le dactyle seront parmi les espèces étudiées. S'il est financé, ce projet de grande envergure combinera, avec les autres partenaires : des mesures au champ, le phénotypage haut-débit, des expériences en jardin expérimental et en serres, des analyses comparatives utilisant des bases de données, la modélisation et la génétique.

Tableau 3. Avancées réalisées et perspectives à développer dans les différents volets du projet de recherche. Voir Figures 3 et 32.

Volet de recherche	Avancées	Perspectives
Réponses des plantes aux stress environnementaux	Les facteurs environnementaux (p. ex. haute température et stress hydrique) ont des effets additifs et interactifs sur l'orientation et la position de espace phénotypique multivarié, en interaction avec des QTL pléiotropes.	Utiliser une variabilité génétique naturelle plus grande pour explorer les déterminismes génétiques des réponses aux stress en interaction avec d'autres facteurs environnementaux. Quelle est la valeur adaptative de ces effets ?
	A haute température, le carbone joue un rôle important dans le déterminisme de l'architecture végétale.	Analyser les conséquences de ces modifications pour les interactions entre plantes dans un environnement changeant par l'expérimentation et la modélisation.
Croissance, relations allométriques et économie des ressources	Les compromis liés à l'économie des ressources varient fortement dans une population de lignées recombinantes, sous influence d'un faible nombre de QTL liés au déterminisme de la floraison	Analyser la variabilité naturelle de ces compromis.
		Tester le rôle des contraintes écophysiologiques et biophysiques dans la sélection naturelle et la sélection artificielle.
Phénotypage et méthodes d'analyse	Méthodes à haut-débit et outils statistiques et de modélisation originaux pour explorer l'espace phénotypique.	Développer des méthodes non invasives (imagerie de fluorescence) pour augmenter la résolution temporelle et spatiale.
		Analyser les courbes de réponse à des facteurs environnementaux et développer des modèles de simulation.
		Transposer ces avancées à d'autres espèces, en particulier d'intérêt agronomique.
		Continuer la valorisation des bases de données par des méta-analyses.
Ecologie fonctionnelle	Certains traits ont un fort potentiel pour réaliser des changements d'échelle de l'individu à la population ou aux communautés (interactions biotiques).	Tester des hypothèses de changement d'échelle des traits dans des populations artificielles en conditions environnementales fluctuantes.

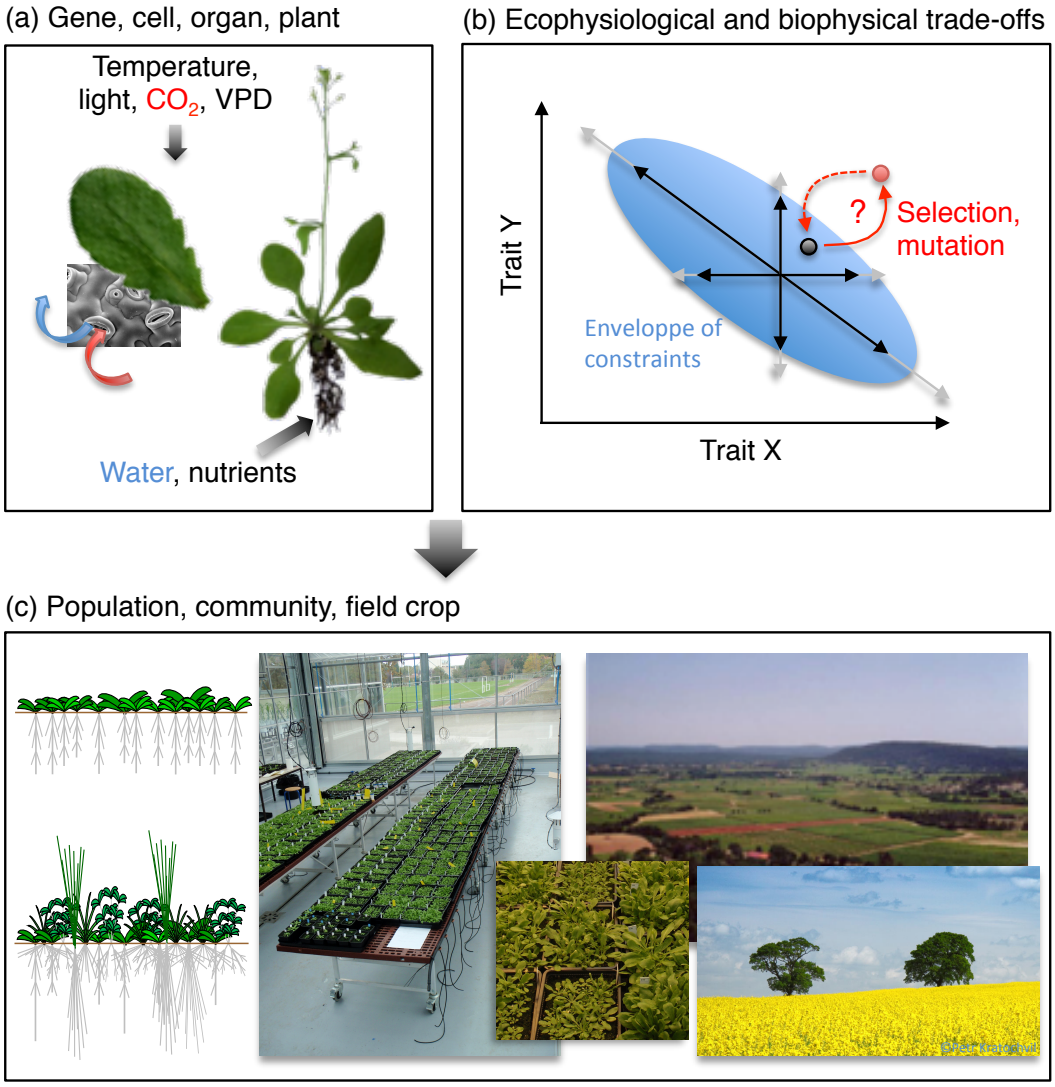


Figure 32. Changement d'échelle « génotype-phénotype-communauté » des contraintes écophysiologiques et biophysiques. (a) Le fonctionnement des végétaux est étudié en interaction avec l'environnement. (b) La variabilité de l'espace des contraintes écophysiologiques et biophysiques est examinée au travers des relations entre traits liés à l'économie des ressources. Une question importante concerne la généralité et le rôle de ces contraintes dans la réponse à la sélection (naturelle ou artificielle). Par exemple, un génotype peut-il se trouver à l'extérieur de l'enveloppe des contraintes ? Si oui, quelle est sa valeur sélective ? L'utilisation de matériel génétique divers (espèces, accessions naturelles, variétés, mutants, lignées transgéniques) permettra d'explorer cette question. Sur le graphique, les flèches représentent les déplacements bivariés ou univariés dans le nuage de points. (c) L'étude de la capacité de changement d'échelle (« scalabilité ») des traits aux échelles supérieures représente un challenge pour mon projet de recherche qui peut être abordé à différentes échelles expérimentales, du microcosme de communautés artificielles à la parcelle. De gauche à droite, communautés virtuelles de diversité génétique contrastée, populations artificielles de diversité génétique d'arabidopsis contrastée (vue d'ensemble de la culture en serre et photographie agrandie des microcosmes), paysage méditerranéen composé d'une mosaïque d'espaces naturels, cultivés et fortement anthropisés, champ de colza.

Bibliographie

Abdi H, Williams LJ, Valentin D. 2013. Multiple factor analysis: principal component analysis for multitable and multiblock data sets. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Computational Statistics* 5: 149-79

Aguirrezábal LAN, Bouchier-Combaud S, Radziejwoski A, Dauzat M, Cookson SJ, Granier C. 2006. Plasticity to soil water deficit in *Arabidopsis thaliana*: dissection of leaf development into underlying growth dynamic and cellular variables reveals invisible phenotypes. *Plant Cell and Environment* 29: 2215-27

Alonso-Blanco C, El-Assal SED, Coupland G, Koornneef M. 1998a. Analysis of natural allelic variation at flowering time loci in the Landsberg erecta and Cape Verde islands ecotypes of *Arabidopsis thaliana*. *Genetics* 149: 749-64

Alonso-Blanco C, Peeters AJM, Koornneef M, Lister C, Dean C, et al. 1998b. Development of an AFLP based linkage map of L*er*, Col and Cvi *Arabidopsis thaliana* ecotypes and construction of a L*er*/Cvi recombinant inbred line population. *Plant Journal* 14: 259-71

Andrade-Sanchez P, Gore MA, Heun JT, Thorp KR, Carmo-Silva AE, et al. 2014. Development and evaluation of a field-based high-throughput phenotyping platform. *Functional Plant Biology* 41: 68-79

Arvidsson S, Perez-Rodriguez P, Mueller-Roeber B. 2011. A growth phenotyping pipeline for *Arabidopsis thaliana* integrating image analysis and rosette area modeling for robust quantification of genotype effects. *New Phytologist* 191: 895-907

Aubert Y, Vile D, Pervent M, Aldon D, Ranty B, et al. 2010. RD20, a stress-inducible caleosin, participates in stomatal control, transpiration and drought tolerance in *Arabidopsis thaliana*. *Plant and Cell Physiology* 51: 1975-87

Barnabas B, Jäger K, Fehér A. 2008. The effects of drought and heat stress on reproductive processes in cereals. *Plant Cell and Environment* 31: 11-38

Battisti DS, Naylor RL. 2009. Historical Warnings of Future Food Insecurity with Unprecedented Seasonal Heat. *Science* 323: 240-44

Belluau M. 2009. *Effets du stress hydrique et des hautes températures sur la croissance, le développement et la physiologie d'Arabidopsis thaliana*. Université Montpellier 2, Montpellier, France. 17 pp.

Bertrand H, Nalin R, Bally R, Cleyet-Marel JC. 2001. Isolation and identification of the most efficient plant growth-promoting bacteria associated with canola (*Brassica napus*). *Biology and Fertility of Soils* 33: 152-56

Blum A. 2009. Effective use of water (EUW) and water-use efficiency (WUE) is the target of crop yield improvement under drought stress. *Field Crops Research* 112: 119-23

Boer MP, Wright D, Feng LZ, Podlich DW, Luo L, et al. 2007. A mixed-model quantitative trait loci (QTL) analysis for multiple-environment trial data using environmental covariables for QTL-by-environment interactions, with an example in maize. *Genetics* 177: 1801-13

Bontpart T. 2011. *Impact de la diversité des micro-organismes sur la croissance d'Arabidopsis thaliana en situation de stress hydrique : Analyse de 6 bactéries*. Université Montpellier II, Montpellier. 18 pp.

Bontpart T. 2012. *Compromis d'utilisation et d'acquisition des ressources chez Arabidopsis thaliana : déterminisme génétique et succès compétiteur*. Université Montpellier II, Montpellier. 20 pp.

Bouchabke O, Chang F, Simon M, Voisin R, Pelletier G, Durand-Tardif M. 2008. Natural variation in *Arabidopsis thaliana* as a tool for highlighting differential drought responses. *PLoS ONE* 3: e1705

Bourdenx B, Bernard A, Domergue F, Pascal S, Léger A, et al. 2011. Overexpression of Arabidopsis CER1 promotes wax VLC-alkane biosynthesis and influences plant response to biotic and abiotic stresses. *Plant Physiology* 156: 29-45

Bouteille M, Rolland G, Balsera C, Loudet O, Muller B. 2012. Disentangling the intertwined genetic bases of root and shoot growth in Arabidopsis. *PLoS ONE* 7

Bouteillé M, Vile D, Muller B. soumis. A trans-population analysis of growth and biomass partitioning responses to soil water deficit in Arabidopsis thaliana. Submitted.

Boyer J. 1982. Plant productivity and environment. *Science* 218: 443-48

Brachi B, Faure N, Bergelson J, Cuguen J, Roux F. 2013a. Genome-wide association mapping of flowering time in *Arabidopsis thaliana* in nature: genetics for underlying components and reaction norms across two successive years. *Acta Botanica Gallica* 160: 205-18

Brachi B, Villoutreix R, Faure N, Hautekeete N, Piquot Y, et al. 2013b. Investigation of the geographical scale of adaptive phenological variation and its underlying genetics in *Arabidopsis thaliana*. *Molecular Ecology* 22: 4222-40

Bresson J. 2010. *Rôle de la rhizobactérie Phyllobacterium brassicacearum dans la réponse d'Arabidopsis thaliana au déficit hydrique et à la température élevée*. Université Montpellier II, Montpellier. 26 pp.

Bresson J. 2013. *Interactions entre la bactérie promotrice de la croissance des plantes Phyllobacterium brassicacearum STM196 et la plante Arabidopsis thaliana en situation de stress thermiques et hydriques: implication du tréhalose. Co-directeurs : D. Vile, F. Varoquaux, B. Tourraine (HDR)*. Université Montpellier II, Montpellier

Bresson J, Lièvre M, Wuyts N, Cookson SJ, Dapp M, et al. 2013a. Phenotyping the kinematics of leaf development in flowering plants: recommendations and pitfalls. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Developmental Biology* 2: 809-21

Bresson J, Varoquaux F, Bontpart T, Touraine B, Vile D. 2013b. The PGPR strain Phyllobacterium brassicacearum STM196 induces a reproductive delay and physiological changes that result in improved drought tolerance in Arabidopsis. *New Phytologist* 200: 558-69

Bresson J, Vasseur F, Dauzat M, Labadie M, Varoquaux F, et al. soumis. Interact to survive: *Phyllobacterium brassicacearum* improves Arabidopsis tolerance to severe water deficit and growth recovery *Soumis à PLoS ONE*

Bridge LJ, Franklin KA, Homer ME. 2013. Impact of plant shoot architecture on leaf cooling: a coupled heat and mass transfer model. *Journal of the Royal Society Interface* 10

Caspar T, Huber SC, Somerville C. 1985. Alterations in growth, photosynthesis, and respiration in a starchless mutant of *Arabidopsis thaliana* (L.) deficient in chloroplast phosphoglucomutase activity. *Plant Physiology* 79: 11-17

Caspar T, Lin TP, Kakefuda G, Benbow L, Preiss J, Somerville C. 1991. Mutants of arabidopsis with altered regulation of starch degradation. *Plant Physiology* 95: 1181-88

Check C. 2012. *Etude de l'acquisition d'une tolérance à un stress hydrique sévère chez A. thaliana suite à l'inoculation par des rhizobactéries*. Université Montpellier II, Montpellier. 20 pp.

Ciais P, Reichstein M, Viovy N, Granier A, Ogee J, et al. 2005. Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. *Nature* 437: 529-33

Cole B, Kay SA, Chory J. 2011. Automated analysis of hypocotyl growth dynamics during shade avoidance in Arabidopsis. *Plant Journal* 65: 991-1000

Cookson SJ, Chenu K, Granier C. 2007. Day-length affects the dynamics of leaf expansion and cellular development in *Arabidopsis thaliana* partially through floral transition timing. *Annals of Botany* 99: 703-11

Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, Diaz S, Buchmann N, et al. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51: 335-80

Crawford AJ, McLachlan DH, Hetherington AM, Franklin KA. 2012. High temperature exposure increases plant cooling capacity. *Current Biology* 22: R396-R97

de Lucas M, Daviere JM, Rodriguez-Falcon M, Pontin M, Iglesias-Pedraz JM, et al. 2008. A molecular framework for light and gibberellin control of cell elongation. *Nature* 451: 480-U11

de Wit M, Kegge W, Evers JB, Eijk MHV, Gankema P, et al. 2012. Plant neighbor detection through touching leaf tips precedes phytochrome signals. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 109: 14705-10

Delatte T, Trevisan M, Parker ML, Zeeman SC. 2005. Arabidopsis mutants Atisa1 and Atisa2 have identical phenotypes and lack the same multimeric isoamylase, which influences the branch point distribution of amylopectin during starch synthesis. *Plant Journal* 41: 815-30

Des Marais DL, Auchincloss LC, Sukamtoh E, Mckay JK, Logan T, et al. 2014. Variation in MPK12 affects water use efficiency in Arabidopsis and reveals a pleiotropic link between guard cell size and ABA response. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 111: 2836-41

Des Marais DL, Hernandez KM, Juenger TE. 2013. Genotype-by-environment interaction and plasticity: exploring genomic responses of plants to the abiotic environment. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 44: 5-29

Donovan LA, Maherali H, Caruso CM, Huber H, de Kroon H. 2011. The evolution of the worldwide leaf economics spectrum. *Trends in Ecology and Evolution* 26: 88-95

Duarte CM, Sandjensen K, Nielsen SL, Enriquez S, Agusti S. 1995. Comparative Functional-Plant Ecology - Rationale and Potentials. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 418-21

Edwards CE, Ewers BE, McClung CR, Lou P, Weinig C. 2012. Quantitative Variation in Water-Use Efficiency across Water Regimes and Its Relationship with Circadian, Vegetative, Reproductive, and Leaf Gas-Exchange Traits. *Molecular Plant* 5: 653-68

El-Soda M, Boer MP, Bagheri H, Hanhart CJ, Koornneef M, Aarts MGM. 2014. Genotype-environment interactions affecting preflowering physiological and morphological traits of *Brassica rapa* grown in two watering regimes. *Journal of Experimental Botany* 65: 697-708

Enquist BJ, Bentley LP. 2012. Land plants: new theoretical directions and empirical prospects In *Metabolic ecology: a scaling approach*, ed. RM Sibly, JH Brown, A Kodric-Brown, pp. 164-87. Chichester: John Wiley & Sons

Fabre J, Dauzat M, Negre V, Wuyts N, Tireau A, et al. 2011. PHENOPSIS DB: an Information System for *Arabidopsis thaliana* phenotypic data in an environmental context. *Bmc Plant Biology* 11: 77

Falster DS, Westoby M. 2003. Leaf size and angle vary widely across species: what consequences for light interception? *New Phytologist* 158: 509-25

Fatichi S, Leuzinger S, Körner C. 2014. Moving beyond photosynthesis: from carbon source to sink-driven vegetation modeling. *New Phytologist* 201: 1086-95

Fink GR. 1998. Anatomy of a revolution. *Genetics* 149: 473-77

Fisher RA. 1930. *The genetical theory of natural selection*. Oxford, England: Clarendon Press.

Foreman J, Johansson H, Hornitschek P, Josse E-M, Fankhauser C, Halliday KJ. 2011. Light receptor action is critical for maintaining plant biomass at warm ambient temperatures. *The Plant Journal* 65: 441-52

Fournier-Level A, Korte A, Cooper MD, Nordborg M, Schmitt J, Wilczek AM. 2011. A map of local adaptation in *Arabidopsis thaliana*. *Science* 334: 86-9

Fournier-Level A, Wilczek AM, Cooper MD, Roe JL, Anderson J, et al. 2013. Paths to selection on life history loci in different natural environments across the native range of *Arabidopsis thaliana*. *Molecular Ecology* 22: 3552-66

Franklin KA. 2008. Shade avoidance. *New Phytologist* 179: 930-44

Franklin KA. 2009. Light and temperature signal crosstalk in plant development. *Current Opinion in Plant Biology* 12: 63-68

Franklin KA, Lee SH, Patel D, Kumar SV, Spartz AK, et al. 2011. Phytochrome-Interacting Factor 4 (Pif4) Regulates Auxin Biosynthesis at High Temperature. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 108: 20231-35

Fu J, Keurentjes JJ, Bouwmeester H, America T, Verstappen FW, et al. 2009. System-wide molecular evidence for phenotypic buffering in *Arabidopsis*. *Nat. Genet.* 41: 166-7

Fu QA, Ehleringer JR. 1989. Heliotropic leaf movements in common beans controlled by air temperature. *Plant Physiology* 91: 1162-67

Furbank RT, Tester M. 2011. Phenomics - technologies to relieve the phenotyping bottleneck. *Trends in Plant Science* 16: 635-44

Galland M, Gamet L, Varoquaux F, Touraine B, Touraine B, Desbrosses G. 2012. The ethylene pathway contributes to root hair elongation induced by the beneficial bacteria Phyllobacterium brassicacearum STM196. *Plant Science* 190: 74-81

Garcia RA, Cabeza M, Rahbek C, Araújo MB. 2014. Multiple dimensions of climate change and their implications for biodiversity. *Science* 344: 1247579

Gent MPN, Seginer I. 2012. A carbohydrate supply and demand model of vegetative growth: response to temperature and light. *Plant Cell and Environment* 35: 1274-86

Graf A, Schlereth A, Stitt M, Smith AM. 2010. Circadian control of carbohydrate availability for growth in Arabidopsis plants at night. *Procedings of the National Academy of Science, USA* 107: 9458-63

Granier C, Aguirrezabal L, Chenu K, Cookson SJ, Dauzat M, et al. 2006. PHENOPSIS, an automated platform for reproducible phenotyping of plant responses to soil water deficit in *Arabidopsis thaliana* permitted the identification of an accession with low sensitivity to soil water deficit. *New Phytologist* 169: 623-35

Granier C, Massonnet C, Turc O, Muller B, Chenu K, Tardieu F. 2002. Individual leaf development in *Arabidopsis thaliana*: a stable thermal-time-based programme. *Annals of Botany* 89: 595-604

Granier C, Vile D. 2014. Phenotyping and beyond: modelling the relationships between traits. *Current Opinion in Plant Biology* 18: 96-102

Grime JP, Hodgson JG, Hunt R. 1988. *Comparative plant ecology : a functional approach to common British species*. London, UK: Unwin Hyman Ltd.

Hancock AM, Brachi B, Faure N, Horton MW, Jarymowycz LB, et al. 2011. Adaptation to climate across the *Arabidopsis thaliana* genome. *Science* 334: 83-86

Haselhorst MSH, Edwards CE, Rubin MJ, Weinig C. 2011. Genetic architecture of life history traits and environment-specific trade-offs. *Molecular Ecology* 20: 4042-58

Hausmann NJ, Juenger TE, Sen S, Stowe KA, Dawson TE, Simms EL. 2005. Quantitative trait loci affecting delta C-13 and response to differential water availibility in Arabidopsis thaliana. *Evolution* 59: 81-96

He WM, Thelen GC, Ridenour WM, Callaway RM. 2010. Is there a risk to living large? Large size correlates with reduced growth when stressed for knapweed populations. *Biological Invasions* 12: 3591-98

Hedges LV, Gurevitch J, Curtis PS. 1999. The meta-analysis of response ratios in experimental ecology. *Ecology* 80: 1150-56

Hilson P. 2007. Arabidopsis GROwth Network integrating OMICS technologies (AGRON-OMICS). European Commission 6th Framework Programme

Hoffmann MH. 2002. Biogeography of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. (Brassicaceae). *Journal of Biogeography* 29: 125-34

Hummel I, Pantin F, Sulpice R, Piques M, Rolland G, et al. 2010. *Arabidopsis thaliana* plants acclimate to water deficit at low cost through changes of C usage; an integrated perspective using growth, metabolite, enzyme and gene expression analysis. *Plant Physiology* 154: 357-72

INRA LEPSE, Bayer Crop Science, Forschungzentrum Jülich. 2011. AgWaterBreed. European Institute of Technology (EIT) Climate knowledge and inovation community (KIC)

IPCC. 2007. *Climate Change 2007: The physical science basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge, UK and New York, NY: Cambridge University Press. 996 pp.

Jones HG. 1992. *Plants and microclimate: a quantitative approach to environmental plant physiology*. New York, USA: Cambridge University Press.

Jones HG, Rotenberg E. 2001. Energy, radiation and temperature regulation in plants In *Encyclopedia of Life Sciences*: John Wiley & Sons

Juenger TE. 2013. Natural variation and genetic constraints on drought tolerance. *Current Opinion in Plant Biology* 16: 274-81

Juenger TE, Mckay JK, Hausmann N, Keurentjes JJB, Sen S, et al. 2005. Identification and characterization of QTL underlying whole-plant physiology in *Arabidopsis thaliana*: delta C-13, stomatal conductance and transpiration efficiency. *Plant Cell and Environment* 28: 697-708

Kazakou E, Violle C, Roumet C, Navas ML, Vile D, et al. 2014. Are trait-based species rankings consistent across data sets and spatial scales? *Journal of Vegetation Science* 25: 235-47

Kechid M, Desbrosses G, Rokhsi W, Varoquaux F, Djekoun A, Touraine B. 2013. The NRT2.5 and NRT2.6 genes are involved in growth promotion of *Arabidopsis* by the plant growth-

promoting rhizobacterium (PGPR) strain *Phyllobacterium brassicacearum* STM196. *New Phytologist* 198: 514-24

Keurentjes JJ, Bentsink L, Alonso-Blanco C, Hanhart CJ, Blankestijn-De Vries H, et al. 2007. Development of a near-isogenic line population of *Arabidopsis thaliana* and comparison of mapping power with a recombinant inbred line population. *Genetics* 175: 891-905

Keurentjes JJB, Fu JY, de Vos CHR, Lommen A, Hall RD, et al. 2006. The genetics of plant metabolism. *Nature genetics* 38: 842-49

Klukas C, Chen D, Pape J-M. 2014. IAP: an open-source information system for high-throughput plant phenotyping. *Plant Physiology*

Koch G. 2013. *Effets de l'ontogénie et de l'architecture foliaire sur l'optimisation de l'économie des ressources chez A. thaliana. Poster.* Université Pierre et Marie Curie, Paris

Koini MA, Alvey L, Allen T, Tilley CA, Harberd NP, et al. 2009. High temperature-mediated adaptations in plant architecture require the bHLH transcription factor PIF4. *Current Biology* 19: 408-13

Kurek I, Chang TK, Bertain SM, Madrigal A, Liu L, et al. 2007. Enhanced thermostability of Arabidopsis Rubisco activase improves photosynthesis and growth rates under moderate heat stress. *Plant Cell* 19: 3230-41

Labadie M. 2013. *Etude de l'acquisition de la tolérance à un stress hydrique sévère chez Arabidopsis thaliana suite à l'inoculation par la rhizobactérie Phyllobacterium brassicacearum*. Université Montpellier II, Montpellier. 43 pp.

Laughlin DC. 2014. The intrinsic dimensionality of plant traits and its relevance to community assembly. *Journal of Ecology* 102: 186-93

Lefebvre V, North H, Frey A, Sotta B, Seo M, et al. 2006. Functional analysis of Arabidopsis *NCED6* and *NCED9* genes indicates that ABA synthesized in the endosperm is involved in the induction of seed dormancy. *Plant Journal* 45: 309-19

Li R, Tsaih SW, Shockley K, Stylianou IM, Wergedal J, et al. 2006. Structural model analysis of multiple quantitative traits. *PLoS Genetics* 2: e114

Lobell DB, Asner GP. 2003. Climate and management contributions to recent trends in US agricultural yields. *Science* 299: 1032

Loveys BR, Scheurwater I, Pons TL, Fitter AH, Atkin OK. 2002. Growth temperature influences the underlying components of relative growth rate: an investigation using inherently fast- and slow-growing plant species. *Plant Cell and Environment* 25: 975-87

Lu ZM, Percy RG, Qualset CO, Zeiger E. 1998. Stomatal conductance predicts yields in irrigated Pima cotton and bread wheat grown at high temperatures. *Journal of Experimental Botany* 49: 453-60

Ludwig-Muller J, Krishna P, Forreiter C. 2000. A glucosinolate mutant of *Arabidopsis* is thermosensitive and defective in cytosolic Hsp90 expression after heat stress. *Plant Physiology* 123: 949-58

Massonnet C, Tisne S, Radziejwoski A, Vile D, De Veylder L, et al. 2011. New insights into the control of endoreduplication: Endoreduplication could be driven by organ growth in *Arabidopsis* leaves. *Plant Physiology* 157: 2044-55

Massonnet C, Vile D, Fabre J, Hannah MA, Caldana C, et al. 2010. Probing the reproducibility of leaf growth and molecular phenotypes: a comparison of three Arabidopsis accessions cultivated in ten laboratories. *Plant Physiology* 152: 2142-57

McKay JK, Richards JH, Mitchell-Olds T. 2003. Genetics of drought adaptation in *Arabidopsis thaliana*: I. Pleiotropy contributes to genetic correlations among ecological traits. *Molecular Ecology* 12: 1137-51

Medina E, Sobrado M, Herrera R. 1978. Significance of leaf orientation for leaf temperature in an amazonian sclerophyll vegetation. *Radiation and Environmental Biophysics* 15: 131-40

Mendez-Vigo B, Andres M, Ramiro M, Martinez-Zapater JM, Alonso-Blanco C. 2010. Temporal analysis of natural variation for the rate of leaf production and its relationship with flowering initiation in *Arabidopsis thaliana*. *Journal of Experimental Botany*: 1611-23

Merlot S, Leonhardt N, Fenzi F, Valon C, Costa M, et al. 2007. Constitutive activation of a plasma membrane H+-ATPase prevents abscisic acid-mediated stomatal closure. *The EMBO Journal* 26: 3216-26

Michael TP, Salome PA, Yu HJ, Spencer TR, Sharp EL, et al. 2003. Enhanced fitness conferred by naturally occurring variation in the circadian clock. *Science* 302: 1049-53

Mittler R. 2006. Abiotic stress, the field environment and stress combination. *Trends in Plant Science* 11: 15-19

Montesinos-Navarro A, Tonsor SJ, Alonso-Blanco C, Pico FX. 2009. Demographic and genetic patterns of variation among populations of *Arabidopsis thaliana* from contrasting native environments. *PLoS ONE* 4

Montesinos-Navarro A, Wig J, Pico FX, Tonsor SJ. 2011. *Arabidopsis thaliana* populations show clinal variation in a climatic gradient associated with altitude. *New Phytologist* 189: 282-94

Morison JIL, Lawlor DW. 1999. Interactions between increasing CO_2 concentration and temperature on plant growth. *Plant Cell and Environment* 22: 659-82

Mullen JL, Weinig C, Hangarter RP. 2006. Shade avoidance and the regulation of leaf inclination in Arabidopsis. *Plant Cell and Environment* 29: 1099-106

Nagel KA, Kastenholz B, Jahnke S, Van Dusschoten D, Aach T, et al. 2009. Temperature responses of roots: impact on growth, root system architecture and implications for phenotyping. *Functional Plant Biology* 36: 947-59

Nguyen NNT, Ranwez V, Vile D, Soulie MC, Dellagi A, et al. 2014. Evolutionary tinkering of the expression of PDFls suggests their joint effect on zinc tolerance and the response to pathogen attack. *Frontiers in Plant Science* 5

Pantin F. 2011. *Ontogenèse des déterminismes hydrauliques et métaboliques de la croissance foliaire chez Arabidopsis thaliana.* Thèse de Doctorat thesis. Université Montpellier II, Montpellier, France. 279 p pp.

Pantin F, Simonneau T, Muller B. 2012. Coming of leaf age: control of growth by hydraulics and metabolics during leaf ontogeny. *New Phytologist* 196: 349-66

Pantin F, Simonneau T, Rolland G, Dauzat M, Muller B. 2011. Control of leaf expansion: A developmental switch from metabolics to hydraulics. *Plant Physiology* 156: 803-15

Pantin F, Vasseur F, Valluru R, Fournier C, Pradal C, et al. soumis. Leaf carbon status controls shoot architecture in *Arabidopsis* at high temperature.

Parent B, Suard B, Serraj R, Tardieu F. 2010a. Rice leaf growth and water potential are resilient to evaporative demand and soil water deficit once the effects of root system are neutralized. *Plant Cell and Environment* 33: 1256-67

Parent B, Tardieu F. 2012. Temperature responses of developmental processes have not been affected by breeding in different ecological areas for 17 crop species. *New Phytologist* 194: 760-74

Parent B, Turc O, Gibon Y, Stitt M, Tardieu F. 2010b. Modelling temperature-compensated physiological rates, based on the co-ordination of responses to temperature of developmental processes. *Journal of Experimental Botany* 61: 2057-69

Pascal S, Bernard A, Sorel M, Pervent M, Vile D, et al. 2013. The *Arabidopsis* cer26 mutant, like the cer2 mutant, is specifically affected in the very long chain fatty acid elongation process. *Plant Journal* 73: 733-46

Perez-Harguindeguy N, Diaz S, Garnier E, Lavorel S, Poorter H, et al. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61: 167-234

Pierik R, Millenaar FF, Peeters AJM, Voesenek LACJ. 2005. New perspectives in flooding research: The use of shade avoidance and Arabidopsis thaliana. *Annals of Botany* 96: 533-40

Platforms MPP. 2013. M3P, https://www6.montpellier.inra.fr/m3p/. France: INRA

Poorter H, Anten NPR, Marcelis LFM. 2013. Physiological mechanisms in plant growth models: do we need a supra-cellular systems biology approach? *Plant Cell and Environment* 36: 1673-90

Poorter H, Garnier E. 1996. Plant growth analysis - An evaluation of experimental design and computational methods. *Journal of Experimental Botany* 47: 1343-51

Poorter H, Lambers H, Evans JR. 2014. Trait correlation networks: a whole-plant perspective on the recently criticized leaf economic spectrum. *New Phytologist* 201: 378-82

Porter JR. 2005. Rising temperatures are likely to reduce crop yield. *Nature* 436: 174

Proveniers MCG, van Zanten M. 2013. High temperature acclimation through PIF4 signaling. *Trends in Plant Science* 18: 59-64

Richard O, Pineau C, Loubet S, Chalies C, Vile D, et al. 2011. Diversity analysis of the response to Zn within the *Arabidopsis thaliana* species revealed a low contribution of Zn translocation to Zn tolerance and a new role for Zn in lateral root development. *Plant Cell and Environment* 192: 140-50

Rizhsky L, Liang H, Shuman J, Shulaev V, Davletova S, Mittler R. 2004. When defense pathways collide. The response of *Arabidopsis* to a combination of drought and heat stress. *Plant Physiology* 134: 1683-96

Rowe HC, Kliebenstein DJ. 2008. Complex genetics control natural variation in *Arabidopsis thaliana* resistance to *Botrytis cinerea*. *Genetics* 180: 2237-50

Ruiz-Vera UM, Siebers M, Gray SB, Drag DW, Rosenthal DM, et al. 2013. Global warming can negate the expected CO2 stimulation in photosynthesis and productivity for soybean grown in the Midwestern United States. *Plant Physiology* 162: 410-23

Sadras VO, Richards RA. 2014. Improvement of crop yield in dry environments: benchmarks, levels of organisation and the role of nitrogen. *Journal of Experimental Botany* 65: 1981-95

Sairanen I, Novak O, Pencik A, Ikeda Y, Jones B, et al. 2012. Soluble carbohydrates regulate auxin biosynthesis via PIF proteins in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 24: 4907-16

Sakata T, Oshino T, Miura S, Tomabechi M, Tsunaga Y, et al. 2010. Auxins reverse plant male sterility caused by high temperatures. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107: 8569-74

Salvucci ME, Crafts-Brandner SJ. 2004. Relationship between the heat tolerance of photosynthesis and the thermal stability of rubisco activase in plants from contrasting thermal environments. *Plant Physiology* 134: 1460-70

Schluter D. 1996. Adaptive radiation along genetic lines of least resistance. *Evolution* 50: 1766-74

Shindo C, Bernasconi G, Hardtke CS. 2007. Natural genetic variation in *Arabidopsis*: tools, traits and prospects for evolutionary ecology. *Annals of Botany* 99: 1043-54

Shipley B. 2000. *Cause and correlation in biology: A user's guide to path analysis, structural equations, and causal inference*. Cambridge, UK: Cambridge University Press. 317 pp.

Simonneau T. 2006. ANR programme blanc - Towards improvement of water use efficiency in plants : integrated approaches to control stomatal aperture and transpirational water loss (STOMATE). ANR (France)

Skirycz A, Vandenbroucke K, Clauw P, Maleux K, Meyer BD, et al. 2011. Survival and growth of *Arabidopsis* plants given limited water are not equal. *Nature Biotechnology* 29: 212-14

Smith H, Whitelam GC. 1997. The shade avoidance syndrome: Multiple responses mediated by multiple phytochromes. *Plant Cell and Environment* 20: 840-44

Stinchcombe JR, Kirkpatrick M, Grp F-vTW. 2012. Genetics and evolution of function-valued traits: understanding environmentally responsive phenotypes. *Trends in Ecology and Evolution* 27: 637-47

Stitt M, Zeeman SC. 2012. Starch turnover: pathways, regulation and role in growth. *Current Opinion in Plant Biology* 15: 282-92

Sulpice R, Pyl E-T, Ishihara H, Trenkamp S, Steinfath M, et al. 2009. Starch as a major integrator in the regulation of plant growth. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 106: 10348-53

Sun JQ, Qi LL, Li YA, Zhai QZ, Li CY. 2013. PIF4 and PIF5 transcription factors link blue light and auxin to regulate the phototropic response in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 25: 2102-14

Suzuki N, Rivero RM, Shulaev V, Blumwald E, Mittler R. 2014. Abiotic and biotic stress combinations. *New Phytologist*: -

Tardieu F, Parent B, Caldeira CF, Welcker C. 2014. Genetic and physiological controls of growth under water deficit. *Plant Physiology* 164: 1628-35

The Arabidopsis Genome Initiative. 2000. Analysis of the genome sequence of the flowering plant *Arabidopsis thaliana*. *Nature* 408: 796-815

Thuiller W, Lavorel S, Araujo MB, Sykes MT, Prentice IC. 2005. Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 102: 8245-50

Tisné S. 2009. *Déterminismes génétiques de la plasticité du développement foliaire en réponse au déficit hydrique du sol chez Arabidopsis thaliana.* Thèse de Doctorat thesis. SupAgro, Montpellier, France

Tisné S, Reymond M, Vile D, Fabre J, Dauzat M, et al. 2008. Combined genetic and modeling approaches reveal that epidermal cell area and number in leaves are controlled by leaf and plant developmental processes in *Arabidopsis*. *Plant Physiology* 148: 1117-27

Tisné S, Schmalenbach I, Reymond M, Dauzat M, Pervent M, et al. 2010. Keep on growing under drought: genetic and developmental bases of the response of rosette area using a recombinant inbred line population. *Plant Cell and Environment* 33: 1875-87

Tisné S, Serrand Y, Bach L, Gilbault E, Ben Ameur R, et al. 2013. Phenoscope: an automated large-scale phenotyping platform offering high spatial homogeneity. *Plant Journal* 74: 534-44

Tonsor SJ, Alonso-Blanco C, Koornneef M. 2005. Gene function beyond the single trait: natural variation, gene effects, and evolutionary ecology in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Environ.* 28: 2-20

Tonsor SJ, Scott C, Boumaza I, Liss TR, Brodsky JL, Vierling E. 2008. Heat shock protein 101 effects in *A. thaliana*: genetic variation, fitness and pleiotropy in controlled temperature conditions. *Molecular Ecology* 17: 1614-26

Topp CN, Iyer-Pascuzzi AS, Anderson JT, Lee CR, Zurek PR, et al. 2013. 3D phenotyping and quantitative trait locus mapping identify core regions of the rice genome controlling root architecture. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 110: E1695-E704

Turgut R, Kadioglu A. 1998. The effect of drought, temperature and irradiation on leaf rolling in Ctenanthe setosa. *Biologia Plantarum* 41: 629-33

Vacher C, Vile D, Helion E, Piou D, Desprez-Loustau ML. 2008. Distribution of parasitic fungal species richness: influence of climate versus host species diversity. *Diversity and Distributions* 14: 786-98

van Eeuwijk FA, Bink MCAM, Chenu K, Chapman SC. 2010. Detection and use of QTL for complex traits in multiple environments. *Current Opinion in Plant Biology* 13: 193-205

Van Zanten M, Pons TL, Janssen JAM, Voesenek LACJ, Peeters AJM. 2010a. On the relevance and control of leaf angle. *Critical Reviews in Plant Sciences* 29: 300-16

Van Zanten M, Snoek LB, van Eck-Stouten E, Proveniers MCG, Torii KU, et al. 2010b. Ethylene-induced hypotnastic growth in *Arabidopsis thaliana* is controlled by *ERECTA*. *The Plant Journal* 61: 83-95

Vandenbussche F, Vriezen WH, Smalle J, Laarhoven LJJ, Harren FJM, Van Der Straeten D. 2003. Ethylene and auxin control decreased light intensity. *Plant Physiology* 133: 517-27

Vasseur F. 2012. *Réponses intégrées des plantes aux contraintes hydriques et thermiques : du gène au phénotype chez Arabidopsis thaliana*. Thèse de Doctorat thesis. SupAgro, Montpellier, France. 169 p pp.

Vasseur F, Dauzat M, Granier C, Vile D. Soumis. Multivariate analysis of A. thaliana plasticity to water deficit and high temperature reveals common and stress-specific genetic architectures. Submitted.

Vasseur F, Pantin F, Vile D. 2011. Changes in light intensity reveal a major role for carbon balance in *Arabidopsis* responses to high temperature. *Plant Cell and Environment* 34: 1563-79

Vasseur F, Violle C, Enquist BJ, Granier C, Vile D. 2012. A common genetic basis to the origin of the leaf economics spectrum and metabolic scaling allometry. *Ecology Letters* 15: 1149-57

Vile D, Garnier E, Shipley B, Laurent G, Navas ML, et al. 2005. Specific leaf area and dry matter content estimate thickness in laminar leaves. *Annals of Botany* 96: 1129-36

Vile D, Pervent M, Belluau M, Vasseur F, Bresson J, et al. 2012. Arabidopsis growth under prolonged high temperature and water deficit: independent or interactive effects? *Plant Cell and Environment* 35: 702-18

Vile D, Shipley B, Garnier E. 2006a. Ecosystem productivity can be predicted from potential relative growth rate and species abundance. *Ecology Letters* 9: 1061-67

Vile D, Shipley B, Garnier E. 2006b. A structural equation model to integrate changes in functional strategies during old-field succession. *Ecology* 87: 504-17

Violle C, Enquist BJ, McGill BJ, Jiang L, Albert CH, et al. 2012. The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 27: 244-52

Violle C, Navas ML, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, et al. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116: 882-92

von Caemmerer S. 2000. *Biochemical Models of Leaf Photosynthesis*. Collingwood, Australia: CSIRO PUBLISHING.

Wagner GP, Zhang JZ. 2011. The pleiotropic structure of the genotype-phenotype map: the evolvability of complex organisms. *Nature Reviews Genetics* 12: 204-13

Walker B, Ariza LS, Kaines S, Badger MR, Cousins AB. 2013. Temperature response of in vivo Rubisco kinetics and mesophyll conductance in *Arabidopsis thaliana*: comparisons to *Nicotiana tabacum*. *Plant Cell and Environment* 36: 2108-19

Walter A, Silk WK, Schurr U. 2009. Environmental effects on spatial and temporal patterns of leaf and root growth. *Annual Review of Plant Biology* 60: 279-304

Wang Z, Liao BY, Zhang JZ. 2010. Genomic patterns of pleiotropy and the evolution of complexity. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 107: 18034-39

West GB, Brown JH, Enquist BJ. 1997. A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science* 276: 122-26

West GB, Brown JH, Enquist BJ. 1999. A general model for the structure and allometry of plant vascular systems. *Nature* 400: 664-67

Westoby M, Falster DS, Moles AT, Vesk PA, Wright IJ. 2002. Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 33: 125-59

Wigge PA. 2013. Ambient temperature signalling in plants. *Current Opinion in Plant Biology* 16: 661-66

Wright IJ, Reich PB, Westoby M, Ackerly DD, Baruch Z, et al. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428: 821-27

Zinn KE, Tunc-Ozdemir M, Harper JF. 2010. Temperature stress and plant sexual reproduction: uncovering the weakest links. *Journal of Experimental Botany* 61: 1959-68

Annexes: cinq publications représentatives

Tisné S, Reymond M, Vile D, Fabre J, Dauzat M, et al. 2008. Combined genetic and modeling approaches reveal that epidermal cell area and number in leaves are controlled by leaf and plant developmental processes in *Arabidopsis*. *Plant Physiology* 148: 1117-27

Vile D, Pervent M, Belluau M, Vasseur F, Bresson J, et al. 2012. Arabidopsis growth under prolonged high temperature and water deficit: independent or interactive effects? *Plant Cell and Environment* 35: 702-18

Vasseur F, Violle C, Enquist BJ, Granier C, Vile D. 2012. A common genetic basis to the origin of the leaf economics spectrum and metabolic scaling allometry. *Ecology Letters* 15: 1149-57

Bresson J, Varoquaux F, Bontpart T, Touraine B, Vile D. 2013b. The PGPR strain Phyllobacterium brassicacearum STM196 induces a reproductive delay and physiological changes that result in improved drought tolerance in Arabidopsis. *New Phytologist* 200: 558-69

Granier C, Vile D. 2014. Phenotyping and beyond: modelling the relationships between traits. *Current Opinion in Plant Biology* 18: 96-102