



THÈSE

Pour obtenir le grade de
Docteur

Délivré par **Montpellier SupAgro**

Préparée au sein de l'école doctorale GAIA
Et des unités de recherche CEFE (CNRS) et LEPSE (INRA)

Spécialité : Biologie intégrative, diversité et amélioration des plantes

Présentée par **Agathe Roucou**

**Compromis écophysologiques
et contraintes biophysiques chez les céréales :
impacts de la sélection agronomique
et des conditions environnementales**

Soutenue le 09/11/2018 devant le jury composé de

Isabelle Litrico , DR, INRA - UR P ³ F	Rapporteur
Delphine Moreau , CR, INRA - UMR Agroécologie	Rapporteur
Paul Gepts , PR, UC Davis California	Examineur
Bertrand Muller , DR, INRA - UMR LEPSE	Examineur
Denis Vile , CR, INRA - UMR LEPSE	Directeur de thèse
Cyrille Violle , CR, CNRS - UMR CEFE	Co - encadrant



« Une thèse ça ne se termine pas, ça s'abandonne »

Remerciements

Le doctorat est un travail qui s'inscrit dans la durée, au cours de laquelle le doctorant grandit et s'affirme scientifiquement. L'exercice est loin d'être facile, et l'humeur peut varier de la joie au découragement, en passant par les pleurs. Au cours de ces trois années, de nombreuses personnes se sont retrouvées de manière fortuite ou non, pour le pire ou le meilleur, entre moi et mon doctorat. Ce sont certaines de ces personnes que j'aimerais mettre en avant dans ces remerciements, car sans elles, je ne pense pas que ce travail aurait été possible.

Je tiens dans un premier temps à remercier **Isabelle Litrico**, **Delphine Moreau**, **Paul Gepts** et **Bertrand Muller** d'avoir accepté d'évaluer mon travail en participant à mon jury de thèse, ainsi que **Evelyne Costes**, **Delphine Luquet**, **Catherine Roumet** et **Vincent Allard** pour les précieux conseils qu'ils ont pu me fournir lors de mes comités de thèse.

Je remercie chaleureusement toutes les personnes qui m'ont aidée pendant l'élaboration de ma thèse et notamment mon directeur **Denis Vile** et mon encadrant **Cyrille Violle**, pour leur intérêt et leur soutien, leur disponibilité et les conseils durant la rédaction.

Merci également à **Pierre Roumet** et **Martin Ecarnot**, pour leur aide précieuse lors de ma première expérimentation. Mais aussi pour m'avoir enseigné tout ce qu'il fallait savoir sur le blé dur.

Merci aussi à **Marianne Gérard** pour toute son aide et ses conseils.

Ce travail n'aurait pu être mené à bien sans la disponibilité et l'accueil chaleureux que m'ont témoignés les lepsiens. Je tiens à remercier particulièrement, **Alex**, **Thomas**, **Myriam** et **Gaëlle**, et mes deux stagiaires, **Maxime** et **Gabriel**, qui m'ont grandement aidée lors de mes expérimentations et qui ont activement participé à la récolte des données que je présente ici. Une spéciale dédicace à **Alex** pour avoir un rire d'une puissance égalant la mienne 😊. Un grand merci aussi à **Raph**, **Adel** et **Santi** pour leur aide précieuse et leurs conseils. Enfin, merci à **MC** et **MF** pour leur sourire, leur encouragement, et leur soutien.

Je remercie aussi tous les membres de l'équipe ECOPAR pour m'avoir gentiment accueillie tous les mercredis. Et plus particulièrement, **Jules** et **Kévin**, pour m'avoir montrée que j'avais des pieds bien trop grands pour ma taille. Je sors de cette rencontre sans complexe 😊.

Au terme de ce parcours, je remercie enfin celles et ceux qui ont été à mes côtés, de près ou de loin, pendant ces trois années et que j'ai quelque peu délaissés ces derniers mois pour achever cette thèse. Leurs attentions et encouragements m'ont toujours accompagnée. Et comme un seul paragraphe ne suffit pas, merci :

À mes copines de toujours, **Cam, Fan** et **Anneso**, avec qui j'ai fait les 400 coups tous les étés à Hardelot...

À mes copains de lycée, **Leuleu, Hélène** et **Fanny**, la distance géographique n'a toujours pas réussi à nous séparer...

À mes copains de l'agro, **Dogguy, Anne Laure, Dimou, Sarah, Bettina, Clemoumou, Samou, Manoush, Axellou, Marie, Couderc**, merci pour tous ces fous rires et ces chouilles depuis maintenant 7 ans...

À mes copains d'APIMET, **Coralie, Benjamin, Alizée** et **Jeannot**, vivement ce voyage au Sénégal...

À mes swingueurs préférés, **Coquinou, Fifi, Lolo** et **Erin**, qui m'ont fait danser tous les lundis soirs. Je me demande encore quelle bière je préfère entre celle d'avant et celle d'après cours...

À **Zubi**, parce que je sais que tu attends ton nom depuis le début des remerciements ! Merci pour toutes ces parties de tennis le dimanche matin, mais aussi pour être à mes côtés depuis quasiment 10 ans...

À **Cloclo**, je ne te remercierai jamais assez pour ton soutien pendant ces deux années de prépa. Il y aura toujours une place pour toi en Italie avec la famille Roucou ☺ ...

À mes trois folles de copines, **Sydou, Margot** et **Marine**, je ne peux pas m'empêcher de penser que vous étiez pourtant normales quand je vous ai rencontrées... À notre coup de foudre amical... À tous nos fous rires et nos bêtises et parce qu'on sait bien qu'on ne grandira jamais...

À **Margaux**, ma force tranquille, ma coach sportive... Merci d'avoir toujours pris le temps de m'écouter et de me conseiller... Ne change jamais... Et parce que tu sais maintenant que tu ne peux plus faire de sport sans moi ☺

Je tiens à remercier particulièrement 4 personnes, qui ont été à mes côtés tous les jours, dans les moments de joie et de pleurs, et parce que l'aquarium c'est bien plus qu'un bureau...merci à **Diane**, ma partenaire de don du sang (et pour l'affiche qu'on se tape à chaque fois) et parce que je sais que je vais te manquer...à **Sandy** pour avoir enrichi mon vocabulaire et avoir fait de moi Agathe 20.0 (désolée Ninou ce n'est pas encore légal d'enterrer quelqu'un vivant)...à mon **Rominou**, mon petit chou, un jour tu boiras de la bonne bière comme un grand...à **Maeva**, que vais-je devenir sans notre couple de travail ? Merci d'être aussi tête en l'air, tu m'as bien fait rire pendant ces trois années. Plus de trois ans de fous rires et de bêtises, et j'espère que cela continuera encore...

Avant de terminer, je souhaite parler des personnes qui sont à mes côtés depuis 27 ans, malgré les km et les océans que j'ai pu mettre entre nous ☺. Il me tient énormément à cœur de vous dire MERCI. Merci pour m'avoir supporté, appuyé, et réconforté pendant toutes ces années. Grâce à vous, j'ai pu m'épanouir et aller jusqu'au bout de mes rêves. Merci à mon **papa** et ma **maman**, de m'avoir aidée à trouver ma voie, de m'avoir soutenue à chaque moment, de m'avoir appris à avoir confiance en moi et de m'avoir fait tellement rire. Grâce à votre éducation, je suis aujourd'hui une personne beaucoup trop énergique et heureuse de vivre. Merci à mes deux grandes sœurs, **Lolotte** et **Lolo**, qui se sont toujours occupées du petit taz d'1m58 que je suis. Merci pour cette complicité et cette amitié grandissante. Même si un ROUCOU ne renonce jamais, votre soutien et vos encouragements constants m'ont été d'un grand réconfort et ont contribué à l'aboutissement de ce travail. Je vous dédie l'ensemble de cette thèse, qui est le résultat final de toutes ces études pendant lesquelles vous avez été derrière moi, sans jamais vraiment comprendre ce que je faisais ☺. Enfin ici s'achève ma vie d'étudiante...et commence un nouveau voyage. C'est avec confiance que je continue mon petit bonhomme de chemin en vous sachant tous les 4 à mes côtés.

Enfin, je remercie **Micka** pour avoir été mon pilier pendant ces deux dernières années. Merci d'avoir toujours cru en moi, de supporter ma folie tous les jours. Merci pour tout ton amour et ton soutien. J'ai hâte de commencer cette nouvelle aventure avec toi.

Compromis écophysiologicals et contraintes biophysiques chez les céréales : impacts de la sélection agronomique et des conditions environnementales

Face aux nouveaux défis environnementaux, économiques et sociétaux de l'agriculture, l'amélioration variétale doit s'appuyer sur de nouvelles stratégies de sélection pour maintenir sa production tout en limitant l'utilisation d'intrants. L'amélioration ciblée de caractéristiques agronomiques liées au rendement est rendue difficile en raison de covariations avec d'autres traits non désirés. Chez les espèces sauvages, une approche d'écophysologie comparative, fondée sur l'analyse de traits fonctionnels, i.e. des caractères liés aux fonctions biologiques et à la performance de la plante (croissance, survie et reproduction), a permis de mettre en évidence des contraintes et compromis écophysiologicals et biophysiques liés à l'utilisation des ressources. Identifier et quantifier ces contraintes chez les espèces cultivées, et leur variabilité face aux facteurs environnementaux, est essentiel pour adapter la sélection ciblée de caractères d'intérêt agronomique. Ce travail de thèse s'intéresse à la variabilité génétique de deux relations phénotypiques particulièrement étudiées en écologie fonctionnelle : le spectre d'économie foliaire et les relations allométriques. Des génotypes de cinq espèces céréalières plus ou moins domestiqués et/ou plus ou moins sélectionnés ont été étudiés dans cette perspective. L'analyse comparative de cette variabilité intra- et interspécifique s'est appuyée sur des données originales obtenues lors d'expérimentations en plateformes de phénotypage haut-débit et en plein champ. Ce travail a permis i) de mettre en évidence la sélection d'une stratégie qui favorise les fonctions d'acquisition des ressources au cours de la domestication du blé dur, ii) de quantifier l'impact de la disponibilité lumineuse sur la réponse allométrique de 337 hybrides de maïs au déficit hydrique édaphique, et iii) d'illustrer l'existence et la diversité génétique du spectre d'économie foliaire au sein de 30 lignées de maïs, 23 lignées de mil, 19 lignées de sorgho et 25 lignées de blé tendre en conditions optimales et de déficit hydrique édaphique. Au moyen d'analyses multi-espèces et multi-génotypes, notre approche comparative a permis d'évaluer et de discriminer la variabilité phénotypique de céréales, en réponse à la domestication et au stress hydrique. L'étude des contraintes et compromis a mis en évidence l'inexistence de certaines combinaisons phénotypiques, un résultat à prendre en compte lors de la sélection variétale mais aussi pour les pratiques culturales.

Mots clés : Écophysologie comparative – Céréale - Spectre d'économie foliaire – Allométrie - Phénotypage haut-débit – Domestication - Sélection agronomique - Stress environnemental – Trait fonctionnel

Ecophysiological tradeoffs and biophysical constraints within cereal crops: impacts of agronomic selection and environmental conditions

In the face of challenges for agriculture, plant breeding improvement must be based on new strategies to maintain production while limiting use of inputs. Selection for specific yield-related agronomic characteristics is made difficult by possible covariations with undesired traits. Across wild species, a comparative functional trait-based approach, related to biological functions and plant performance as growth, survival and reproduction, highlighted ecophysiological tradeoffs and biophysical constraints related to resources use. Within crops, better knowledge about those limits and their variability in response to environmental conditions would help to adapt the targeted selection. This thesis focuses on the genetic diversity of two well-known phenotypic combinations; the leaf economics spectrum and allometric relationships. Genotypes from four cereal crops, more or less domesticated and selected, were analyzed to compare intraspecific and interspecific variabilities. Original data were obtained through phenotyping, conducted into high-throughput platforms and open field experimentation. This work enabled i) the selection of a strategy for acquiring resources during wheat domestication, ii) the quantification of light availability impacts on allometric response of 337 maize hybrids to soil moisture deficit and iii) illustration of the existence and genetic diversity of the leaf economic spectrum within 30, 23, 19 and 25 inbred lines of maize, pearl millet, sorghum and wheat, respectively. Through multi-species and multi-genotypes analyses, our comparative approach enabled us to evaluate and discriminate the possible phenotypic variability of cereal crops in response to domestication or environmental stress. Study of both tradeoffs and constraints highlighted inexistence of phenotypic combinations. Take into account this result would help both plant breeding and cultural practices such as crop mixtures.

Keywords: Comparative ecophysiology – Cereal species – Leaf economics spectrum – Allometry – High-throughput phenotyping – Domestication – Agronomic selection – Environmental stress – Functional trait

**UMR – Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive
CNRS**

1919, route de Mende – 34293 Montpellier – France

**UMR - Laboratoire d'Écophysiologie des Plantes sous Stress Environnementaux
INRA/Montpellier SupAgro
2, place Pierre Viala – 34060 Montpellier - France**

Sommaire

INTRODUCTION	1
CONTEXTE GÉNÉRAL DE L'ÉTUDE	3
I. Apports mutuels de l'agronomie, de l'écophysiologie et de l'écologie	3
1. <i>Les limites de la sélection variétale ciblée</i>	3
2. <i>Une approche d'écophysiologie comparative pour étudier les espèces cultivées</i>	5
a. Les traits fonctionnels comme outil de l'écophysiologie comparative	5
b. L'apport du phénotypage haut-débit	6
II. Les compromis et contraintes écophysiologiques et biophysiques chez les espèces cultivées	8
1. <i>Notions de contraintes et de compromis</i>	8
2. <i>Un compromis écophysiologique</i>	10
a. Le spectre d'économie foliaire.....	10
b. De l'intérêt d'étudier le spectre d'économie foliaire des ressources au sein des espèces cultivées	11
3. <i>Une contrainte biophysique</i>	12
a. Les relations allométriques.....	12
b. De l'intérêt d'étudier les relations allométriques au sein des espèces cultivées.....	15
4. <i>Origine génétique des traits et de leurs combinaisons</i>	15
5. <i>Des traits fonctionnels à l'espace phénotypique</i>	18
III. Variabilité phénotypique des espèces cultivées et réponse à l'environnement	18
1. <i>La plasticité phénotypique</i>	18
2. <i>La plasticité des compromis et contraintes écophysiologiques et biophysiques</i>	21
IV. Les impacts de la sélection agronomique sur la variabilité phénotypique des espèces cultivées	22
1. <i>Le syndrome de domestication</i>	22
2. <i>Les impacts de la sélection agronomique sur les compromis écophysiologiques et biophysiques</i>	23
PRÉSENTATION DE LA THÈSE	25
I. Les objectifs du travail de thèse	25
II. L'étude de cinq céréales d'importance agronomique et économique	25
III. L'étude des compromis écophysiologiques et contraintes biophysiques	26
IV. Un travail collaboratif et transdisciplinaire	27

MATÉRIEL & MÉTHODES..... 30

I. Matériel végétal.....	32
1. <i>Une série de domestication du blé dur.....</i>	<i>32</i>
2. <i>Un panel d'hybrides de maïs.....</i>	<i>33</i>
3. <i>Un panel de lignées de plusieurs espèces céréalières.....</i>	<i>34</i>
II. Description et caractéristiques des expérimentations.....	35
1. <i>Une expérimentation en plein air.....</i>	<i>35</i>
2. <i>La plateforme à haut débit PhenoArch.....</i>	<i>36</i>
3. <i>La plateforme à haut débit PhenoDyn.....</i>	<i>37</i>
III. Méthodes générales.....	38
1. <i>Mesure des traits foliaires.....</i>	<i>39</i>
a. <i>Mesure au cours de la croissance végétative.....</i>	<i>39</i>
b. <i>Mesure à la récolte.....</i>	<i>40</i>
2. <i>Mesure des traits racinaires.....</i>	<i>41</i>
3. <i>Mesure des traits plante entière.....</i>	<i>42</i>
IV. Analyse statistique.....	45
1. <i>La variabilité et l'héritabilité des traits fonctionnels.....</i>	<i>45</i>
2. <i>Analyser les corrélations, covariations et contraintes.....</i>	<i>46</i>
3. <i>Intégrer les relations entre traits.....</i>	<i>47</i>

CHAPITRE 1 : LES IMPACTS DE LA SELECTION ARTIFICIELLE SUR L'ESPACE PHENOTYPIQUE DES ESPECES CULTIVEES 51

<i>PRÉSENTATION GÉNÉRALE.....</i>	<i>53</i>
<i>SHIFTS IN PLANT FUNCTIONAL STRATEGIES OVER THE COURSE OF WHEAT DOMESTICATION.....</i>	<i>54</i>
<i>Introduction.....</i>	<i>55</i>
<i>Materials and methods.....</i>	<i>58</i>
<i>Results.....</i>	<i>61</i>
<i>Discussion.....</i>	<i>69</i>
<i>Supporting Information.....</i>	<i>75</i>

CHAPITRE 2 : IDENTIFIER ET COMPARER LA REPONSE DE L'ALLOMETRIE A DIFFERENTS FACTEURS ENVIRONNEMENTAUX AU SEIN D'UNE ESPECE CULTIVEE..... 84

PRÉSENTATION GÉNÉRALE.....86
RESPONSE OF PLANT ALLOMETRIC RELATIONSHIPS TO WATER DEFICIT AND INFLUENCE OF LIGHT AVAILABILITY: A HIGH THROUGHPUT PHENOTYPIC EVALUATION USING 337 MAIZE GENOTYPES87
Introduction 88
Materials and methods..... 91
Results 94
Discussion 103
Supporting Information 106

CHAPITRE 3 : IMPACT DE CONDITIONS ENVIRONNEMENTALES SOUS-OPTIMALES SUR LE SPECTRE D'ECONOMIE FOLIAIRE AU SEIN D'ESPECES CEREALIERES 112

PRÉSENTATION GÉNÉRALE..... 114
DOES THE LEAF ECONOMICS SPECTRUM HOLD WITHIN AND BETWEEN CROP SPECIES UNDER BOTH OPTIMAL AND SUBOPTIMAL CONDITIONS?..... 115
Introduction 116
Materials and methods..... 118
Results 121
Discussion 131
Supporting Information 134

DISCUSSION GÉNÉRALE144

I. Un compromis écophysiological foliaire illustré chez les espèces cultivées144

1. *Étendu de la variabilité phénotypique des traits fonctionnels associés au spectre d'économie foliaire..... 145*

2. *Impacts de la sélection agronomique sur le spectre d'économie foliaire : d'une analyse interspécifique à une analyse intraspécifique..... 148*

3. *La plasticité phénotypique du spectre d'économie foliaire..... 151*

II. Une contrainte biophysique illustrée chez les espèces cultivées..... 153

1. *Étendu de la variabilité phénotypique des traits liés à la taille des plants de maïs 153*

2. *Impacts de la sélection agronomique sur l'allométrie 154*

3. *La plasticité phénotypique de l'allométrie..... 155*

III. Intégration des contraintes et compromis pour évaluer l'espace phénotypique des espèces cultivées.....156

1. *Intégration à l'échelle de la plante 156*

2. *Intégration d'une dimension liée aux racines..... 156*

3. *Intégration d'une dimension liée au rendement 157*

CONCLUSION & PERSPECTIVES160

BIBLIOGRAPHIE165

Liste des Figures et Tableaux

Introduction

Figure 1 | Baisse des rendements céréaliers, en pourcentage, prévus en 2050 avec le changement climatique si aucune mesure d'adaptation n'est prise : **p4**

Figure 2 | Les traits morpho-physio-phénologiques utilisés en écologie comparative comme proxys de la valeur sélective des plantes : **p6**

Figure 3 | Résumé des différentes étapes lors de la sélection de traits fonctionnels pour augmenter le rendement avec l'utilisation de plateformes de phénotypage à haut-débit : **p8**

Figure 4 | Représentation d'un écoinçon, contrainte architecturale, dans la basilique Saint Marc : **p9**

Figure 5 | Le spectre d'économie foliaire des ressources (ou 'leaf economics spectrum') mis en évidence par Wright et al. (2004) chez 2 548 espèces sauvages : **p11**

Figure 6 | Relations allométriques entre les logarithmes de la biomasse sèche et du taux de croissance mise en évidence chez des espèces sauvages par Niklas et Enquist (2001) et au sein d'*A.thaliana* par Vasseur et al. (2012) : **p14**

Figure 7 | Cadre conceptuel du travail de thèse : **p17**

Figure 8 | Représentations schématiques de la plasticité possible des traits fonctionnels et de leurs covariations : **p20**

Figure 9 | Représentation schématique d'un compromis écophysologique ou biophysique chez les espèces sauvages et cultivées : **p24**

Figure 10 | Représentation des trois expérimentations : **p26**

Tableau 1 | Tableau récapitulatif des différents chapitres avec les objectifs : **p28**

Matériel & Méthodes

Figure 1 | Frise chronologique de la série de domestication du blé dur : **p33**

Figure 2 | Constitution des grains de maïs corné vs denté : **p34**

Figure 3 | Dispositif expérimental du chapitre 1 : **p36**

Figure 4 | Dispositif expérimental du chapitre 2 : **p37**

Figure 5 | Dispositif expérimental du chapitre 3 : **p38**

Figure 6 | Mesures des trois traits foliaires au cours de la croissance végétative : **p40**

Figure 7 | Les différentes étapes d'analyse du système racinaire : **p42**

Figure 8 | Différentes mesures des traits fonctionnels à l'échelle de la plante entière : **p44**

Figure 9 | Différentes méthodes pour comparer les relations entre deux traits fonctionnels : **p47**

Figure 10 | Les deux représentations graphiques de l'analyse en composantes principales (ACP) : **p48**

Tableau 1 | Abréviations et unités des traits foliaires : **p39**

Tableau 2 | Abréviations et unités des traits racinaires : **p41**

Tableau 3 | Abréviations et unités des traits plante entière : **p43**

Tableau 4 | Récapitulatif des traits mesurés au cours des trois expérimentations : **p44**

Chapitre 1

Figure 1 | Results of the Principal Component Analysis (PCA) (first two axes represented) using leaf, root and whole-traits of the 39 studied wheat genotypes : **p62**

Figure 2 | Variation in leaf trait values between the studied sub-species of tetraploid wheat : **p64**

Figure 3 | Variation in root trait values between the studied sub-species of tetraploid wheat : **p65**

Figure 4 | Variation in whole-plant trait values between the studied sub-species of tetraploid wheat : **p66**

Figure 5 | Correlograms based on Spearman scores using leaf, root and whole plant traits per wheat sub-species : **p68**

Figure 6 | Historical timeline of the series of tetraploid wheat domestication and schematic representation of the ‘vegetative domestication syndrome’ identified in this study : **p69**

Supporting Fig. S1 | Variation in leaf traits among genotypes of tetraploid wheat : **p79**

Supporting Fig. S2 | Variation in root traits among genotypes of tetraploid wheat : **p80**

Supporting Fig. S3 | Variation in whole-plant traits among genotypes of tetraploid wheat : **p81**

Supporting Fig. S4 | Projection of the studied collection of tetraploid wheat domestication in the leaf longevity-net photosynthetic rate relationship : **p82**

Table 1 | List of morphological and physiological traits studied, their abbreviations, and units: **p58**

Table 2 | Changes in functional traits during the domestication of tetraploid wheat : **p63**

Supporting Table S1 | List of the 40 tetraploid wheat genotypes used in this study : **p76**

Supporting Table S2 | Standardized loadings of the PCA presented in the main text (first three axes), for each functional trait, based upon correlation matrix : **p78**

Chapitre 2

Figure 1 | Illustrations of the experimentation : **p92**

Figure 2 | Allometric relationships of aboveground mass (PM), total leaf area (PA) and plant growth rate (PG) in maize genotypes under well-watered (WW) and water deficit (WD) conditions : **p96**

Figure 3 | Relationship between aboveground mass (PM) response to water deficit (WD) and PM values under well-watered (WW) conditions with and without considering the shading index (SI) : **p98**

Figure 4 | Log response ratios (lnRR) to water deficit (WD) with and without taking the shading index (SI) into account in the calculation of genotypic trait means : **p99**

Figure 5 | Relationships of plant mass (PM), total leaf area (PA) and plant growth rate (PG) to specific leaf area (SLA) under well-watered (WW) and water deficit (WD) conditions : **p101**

Figure 6 | Linear relationships between the log response ratios (lnRR) of plant growth, size and total leaf area with specific leaf area under WW : **p102**

Supporting Fig. S1 | Variation of leaf and plant genotypic means in 337 maize genotypes grown under well-watered (WW) and water deficit (WD) environments : **p107**

Supporting Fig. S2 | Relationships of genotypic mean trait values under water deficit (WD) versus well-watered (WW) conditions : **p108**

Supporting Fig. S3 | Projection of the studied maize individual plants in the three studied traits with the shading index relationships by separating well-watered (WW) from water deficit (WD) conditions : **p109**

Supporting Fig. S4 | Impact of the shading index (SI) on specific leaf area response to water deficit (WD) : **p110**

Table 1 | List of leaf and plant traits studied, their abbreviations and units : **p94**

Table 2 | Estimation of broad-sense heritability of the studied leaf, plant and growth-relative traits by separating watering conditions : **p95**

Table 3 | Changes in the three plant traits of maize genotypes in response to water deficit : **p97**

Chapitre 3

Figure 1 | Relationship between leaf mass per area (LMA) and maximum net photosynthetic rate (A_{mass}) among and within four crop species cultivated under well-watered (WW) and water deficit (WD) conditions: **p122**

Figure 2 | Projection of the four studied crops in the growth related – leaf trait values under well-watered (WW) conditions relationships : **p124**

Figure 3 | Water deficit effect on the leaf elongation rate among genotypes within the four species : **p126**

Figure 4 | Projection of the four studied crops in the log response ratios (lnRR) of trait-trait values under well-watered (WW) conditions relationships : **p127**

Figure 5 | Projection of the four studied crops in the log response ratios (lnRR) of growth related – leaf trait values under well-watered (WW) conditions relationships : **p130**

Supporting Fig.S1 | Variation of leaf and plant traits in four crop species grown under two contrasted watering conditions : **p135**

Supporting Fig.S2 | Projection of the four species in the net photosynthetic rate-leaf mass per area trade-off from the Leaf Economics Spectrum (LES) with a zoom on cultivated genotypes : **p136**

Supporting Fig.S3 | Water deficit effect on the aboveground dry weight among genotypes within the four species : **p137**

Supporting Fig.S4 | Variations in the relative change of leaf expansion for studied genotypes within the four species : **p138**

Supporting Fig.S5 | Variations in the log response ratio (lnRR) of plant dry mass for studied genotypes within the four species : **p139**

Table 1 | List of morphological and physiological studied traits, their abbreviations and units: **p120**

Table 2 | Changes in leaf traits of the four studied species (maize, pearl millet, sorghum and wheat) in response to water deficit : **p121**

Table 3 | Spearman coefficients (r_{spearman}) and their *pvalue* (P) for the 6 correlations between leaf and size-related traits with log response ratios (lnRR) of the size-related traits within the four species (maize, pearl millet, sorghum and wheat) : **p128**

Discussion générale

Figure 1 | Variabilité interspécifique de traits foliaires au cours des expérimentations de la thèse : **p146**

Figure 2 | Projection de 5 espèces cultivées dans le spectre des ressources foliaires mis en évidence par Wright et al. (2004) chez 2 548 espèces sauvages : **p150**

Figure 3 | Projection des 5 espèces cultivées, en conditions bien irriguée et stress hydrique, dans le spectre d'économie foliaire des ressources mis en évidence par Wright et al. (2004) chez 2 548 espèces sauvages : **p152**

Figure 4 | Variabilité intraspécifique de la biomasse aérienne de la plante et de sa croissance chez 337 génotypes de maïs : **p154**

Tableau 1 | Récapitulatif des principaux résultats obtenus dans les trois chapitres : **p143**

Tableau 2 | Taille des échantillons étudiés et les statistiques descriptives de la capacité photosynthétique foliaire (A_{mass}) et la masse surfacique foliaire (MSF) étudiés pour le maïs (*Zea mays*), le blé tendre (*Triticum aestivum*), le sorgho (*Sorghum bicolor*), mil (*Pennisetum glaucum*) et le blé dur (*Triticum durum*) : **p147**

Introduction

Contexte général de l'étude

I. Apports mutuels de l'agronomie, de l'écophysiologie et de l'écologie

1. Les limites de la sélection variétale ciblée

L'agriculture fait face à plusieurs défis environnementaux, économiques et sociétaux. Le changement climatique et la nécessité de réduire notre dépendance vis-à-vis des intrants agricoles imposent de nouvelles contraintes aux différents acteurs du monde agricole : faire face à des événements climatiques de plus en plus imprévisibles et de forte intensité, et réduire l'apport de nutriments tels que le phosphore ou l'azote (Fischer et al., 2014; Vitousek et al., 2009). Face à des variations climatiques, telles que l'augmentation de la température ou le manque d'eau, la production mondiale est de moins en moins prédictible d'une année sur l'autre (Licker et al., 2010; Lobell and Field, 2007). Depuis la révolution verte, les variétés sont sélectionnées pour leurs rendements dans des conditions optimales de culture et pour une utilisation intensive d'intrants (Abberton et al., 2016; Cheng et al., 2007; Vaughan et al., 2007). Mais, depuis quelques années, une baisse des rendements a été observée chez plusieurs espèces céréalières dans les régions les plus productrices (Ray et al., 2012). Avec le changement climatique, cette diminution des rendements pourrait s'amplifier dans les décennies à venir (Fig. 1). L'amélioration variétale doit donc s'appuyer sur de nouvelles stratégies de sélection pour maintenir voire améliorer cette productivité dans des environnements changeants (Chenu et al., 2018; Denison et al., 2003), tout en limitant l'utilisation d'intrants.

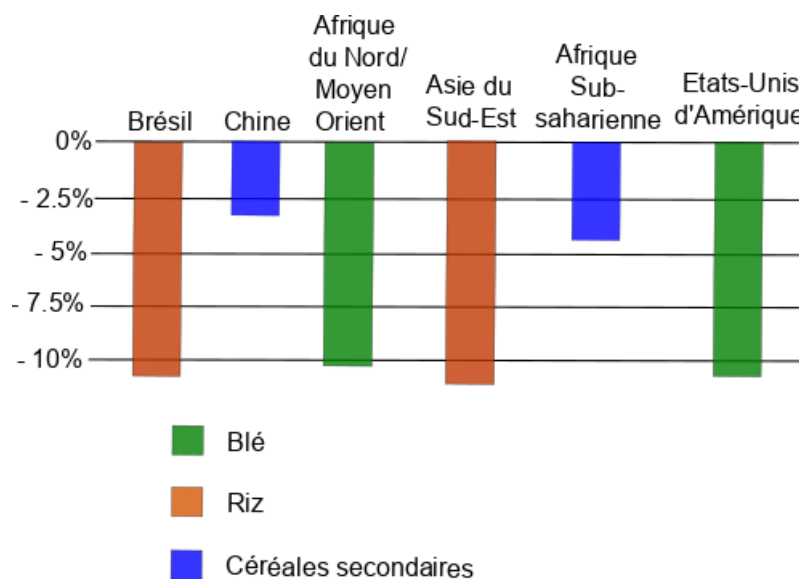


FIGURE 1 Baisse des rendements céréaliers, en pourcentage, prévus en 2050 avec le changement climatique si aucune mesure d'adaptation n'est prise. Cette baisse des rendements est donnée en pourcentage, par rapport aux valeurs de référence de 2050 en l'absence de changement climatique (Source : « Produire plus avec moins en pratique : le maïs, le riz, le blé », FAO, 2016).

Lors de la création de nouvelles variétés, les sélectionneurs ciblent des traits directement liés aux rendements, voire également des traits associés à la tolérance aux stress biotiques et abiotiques. Cependant, l'interdépendance entre les traits (c.-à-d., les covariations phénotypiques) complexifie un schéma de sélection trait par trait, en particulier si l'augmentation de la valeur d'un trait entraîne la diminution de la valeur d'un autre. On parle de compromis. Par exemple, à l'échelle d'une plante, augmenter l'approvisionnement en ressources d'un grain permet d'augmenter sa masse, mais cela implique une diminution du nombre de grains produits (Henery and Westoby, 2001; Sadras, 2007). Il semble donc difficile d'augmenter simultanément la masse et le nombre de grains. Cette contrainte est directement liée à l'utilisation des ressources par la plante, et peut limiter le rendement en qualité ou en quantité chez les espèces cultivées. Il est donc nécessaire d'adapter l'approche du sélectionneur pour prendre en compte ces covariations phénotypiques lors de la sélection ciblée de caractéristiques. Mais pour développer une telle approche, une compréhension approfondie des contraintes liées à l'utilisation des ressources chez les espèces cultivées, et leur variabilité possible en réponse des changements environnementaux, est essentielle (Milla et al., 2014, 2017).

2. Une approche d'écophysiologie comparative pour étudier les espèces cultivées
 - a. Les traits fonctionnels comme outil de l'écophysiologie comparative

Le monde végétal se caractérise par une vaste diversité de formes et de fonctions. Elle est le résultat des différentes stratégies mises en place par les végétaux pour maximiser leur croissance, leur survie, et/ou leur reproduction. Traditionnellement, la diversité biologique est décrite par une approche taxinomique, i.e. une liste et/ou un nombre d'espèces. Cette approche ne paraît cependant pas suffisante pour comprendre les mécanismes écologiques (Shugart and Woodward, 1997). Depuis plusieurs décennies, l'utilisation de l'approche fonctionnelle est utilisée en écologie (on parle d'*écologie comparative*). Elle a pour objectif de décrire les espèces par leurs propriétés fonctionnelles (acquisition du carbone, croissance, reproduction...) plutôt que par la taxinomie (Grime, 2006; Westoby et al., 2002). Cette approche a permis d'extraire des règles générales sur le fonctionnement des organismes, des communautés et des écosystèmes (Garnier et al., 2016; Lavorel et al., 1997).

Une meilleure compréhension des agroécosystèmes est nécessaire pour analyser les impacts du changement climatique et de la réduction des intrants agricoles sur le rendement des espèces cultivées. Par exemple, dans les agroécosystèmes, la densité de semis est souvent un levier important dans l'optique d'optimiser le rendement par m². Si les plantes sont proches les unes des autres, la présence de plantes voisines peut créer des zones d'ombrage pour la plante. Face à cette diminution de la lumière disponible, les modifications morphologiques des organes végétaux peuvent être interprétées comme des stratégies d'évitement (exemple: élongation rapide des entre-nœuds) ou de tolérance (exemple : optimisation de l'assimilation du carbone) de l'ombrage (Gommers et al., 2013; Weiner et al., 2010). Chez le blé tendre, l'arrêt du tallage intervient lorsque l'équilibre entre les longueurs d'onde rouge clair et rouge sombre est modifié par la densité de végétation (Evers et al., 2006). Cet arrêt de la production de tiges secondaires permet une mobilisation des ressources (azote, eau) dans les tiges les plus développées afin d'en améliorer l'interception lumineuse. L'étude comparative de la variabilité des traits de réponse aux différentes conditions environnementales permet de mieux comprendre les interactions entre plantes vis-à-vis du milieu, et aide à analyser le fonctionnement de l'écosystème (Garnier and Navas, 2012). Malgré les différences entre les écosystèmes naturels et agronomiques, plusieurs études ont suggéré d'utiliser les approches développées en écologie fonctionnelle pour étudier et adapter

les agroécosystèmes aux nouveaux enjeux de l'agriculture (Gaba et al., 2014; Milla et al., 2017). L'approche d'écologie comparative fondée sur l'analyse des traits fonctionnels, i.e. des caractères liés aux fonctions biologiques et à la performance de la plante telles que la croissance (Fig. 2, d'après Violle et al., 2007; Arnold 1983), est celle qui a reçu le plus d'intérêt (Barot et al., 2017; Martin and Isaac, 2015). Cette approche est facilitée par le développement des méthodes de phénotypage (quantification des traits) en conditions naturelles et contrôlées.

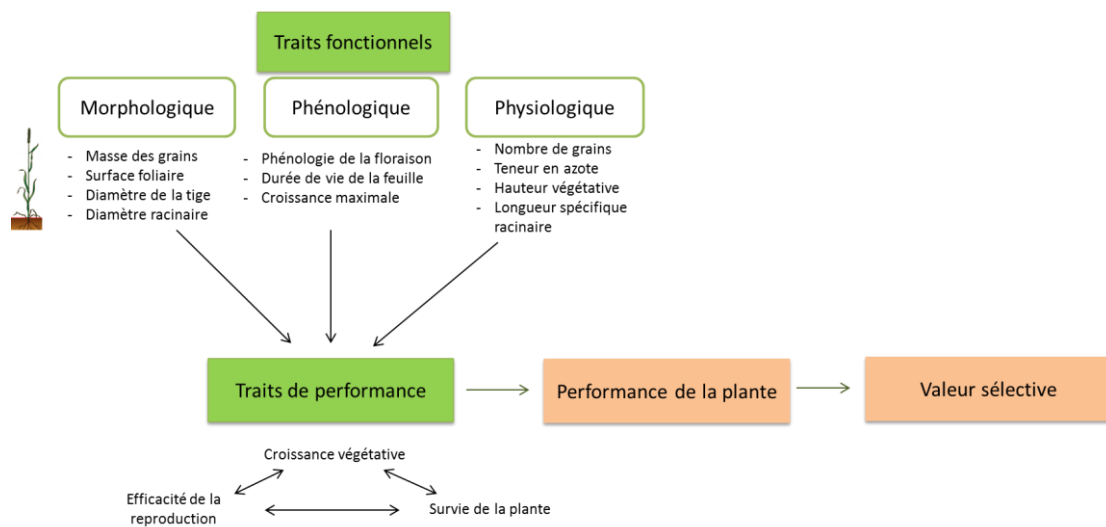


FIGURE 2 Les traits morpho-physio-phénologiques utilisés en écologie comparative comme proxys de la valeur sélective des plantes. Les (co-) variations entre les traits morphologiques, phénologiques et physiologiques modulent un ou plusieurs traits de performance (survie, croissance et reproduction), et *in fine* la valeur sélective de la plante. (D'après Violle et al., 2007; Arnold 1983).

b. L'apport du phénotypage haut-débit

Dans un schéma de sélection classique, le séquençage de l'ADN et la caractérisation du phénotype (ensemble de caractères anatomique, moléculaire et physiologique observables d'un individu) permet la sélection de gènes d'intérêt. De rapides avancées dans les techniques de séquençage d'ADN ont permis de développer le génotypage à haut-débit. De façon surprenante, ces avancées ont été beaucoup plus rapides que celles du phénotypage, créant une limite pour la sélection variétale (Furbank and Tester, 2011; McCouch et al., 2013). Pour combler ce manque, des plateformes de phénotypage à haut-débit se sont développées ces dernières années, permettant d'acquérir un grand nombre de données phénotypiques de manière non destructive, par exemple le suivi temporel de la croissance des plantes face à un stress hydrique (Fahlgren et al., 2015). Dans ce contexte, un réseau d'infrastructures de

phénotypage à haut-débit s'est développé en France, le réseau PHENOME, afin de développer des méthodes et techniques dans la perspective de réaliser une caractérisation fine de la croissance des plantes sous différents scénarios climatiques. À Montpellier, la plateforme de phénotypage à haut-débit PHENOARCH permet la caractérisation de l'architecture aérienne sous différents scénarios hydriques (Cabrera Bosquet et al., 2015).

Les espèces cultivées ont subi des modifications physiologiques, phénologiques et morphologiques importantes, résultats de leur domestication et de la sélection variétale (Gioia et al., 2015; Harlan et al., 1973; Vaughan et al., 2007). Afin d'améliorer notre compréhension des déterminismes du rendement des espèces cultivées, leurs réponses morpho-physiologiques à des fluctuations environnementales ont été très largement étudiées, notamment à l'aide de plateformes de phénotypage à haut-débit (Tardieu and Tuberosa, 2010). Pour cela, des panels de diversité génétique connue sont cultivés dans des environnements contrôlés ou fluctuants (Fig. 3). La caractérisation de l'environnement est réalisée par le suivi de variables climatiques, comme la température ou la disponibilité en lumière. Suite à l'établissement d'un stress, des traits liés à la croissance et à l'architecture de la plante sont mesurés afin d'analyser et de comparer les réponses des variétés (Cabrera Bosquet et al., 2015) (Fig. 3). Ce type de phénotypage haut-débit facilite la mesure d'un grand nombre de traits de façon standardisée, et par suite l'analyse des covariations entre ceux-ci pour de larges gammes de diversité génétique et dans différentes conditions environnementales (Granier and Vile, 2014). Idéalement, les résultats obtenus à partir d'un phénotypage haut-débit en conditions contrôlées sont à comparer à des résultats en plein champ, en lien avec le rendement des variétés étudiées (Fig. 3) (Araus and Cairns, 2014).

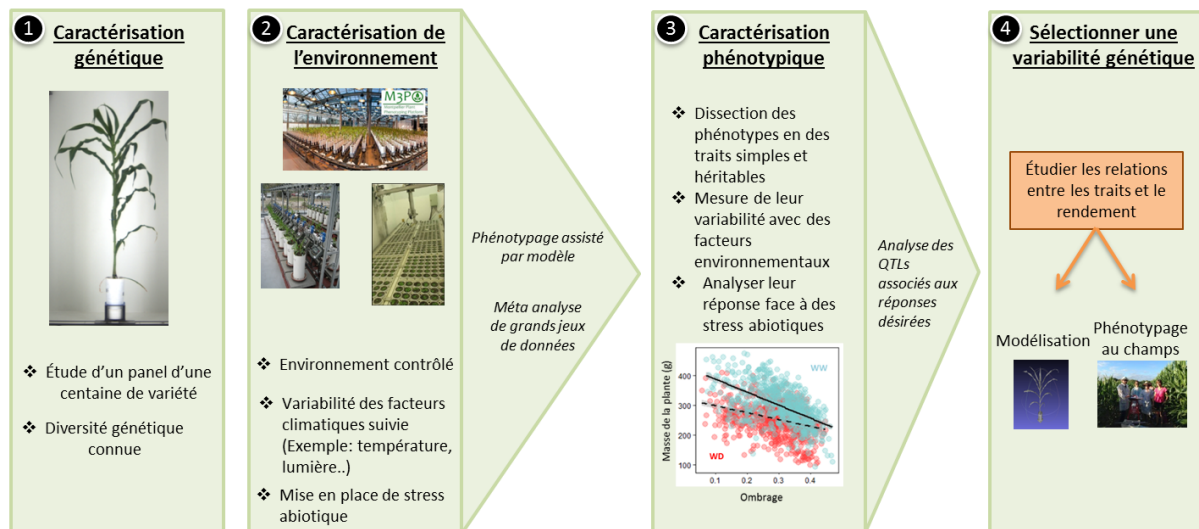


FIGURE 3 Résumé des différentes étapes lors de la sélection de traits fonctionnels pour augmenter le rendement avec l'utilisation de plateformes de phénotypage à haut-débit. (1) Un panel de diversité est choisi pour l'espèce à étudier. La diversité génétique de ce panel est connue. (2) Ce panel est cultivé dans des plateformes de phénotypage à haut-débit. L'environnement est contrôlé et des variables climatiques sont suivies afin de le caractériser. Un stress abiotique peut être mis en place pour analyser et comparer les réponses des variétés. (3) Des traits facilement mesurables et héritables sont alors mesurés au cours de la croissance de la plante (Tardieu and Tuberosa, 2010). Des modèles peuvent permettre le phénotypage de traits, comme par exemple la mesure de la croissance de la plante à partir de photos journalières (Brichet et al., 2017). La variabilité de ces traits et de leurs relations en fonction des variables climatiques est analysée et permet une caractérisation phénotypique des plantes en réponse à l'environnement. Ainsi, une variabilité phénotypique peut être sélectionnée. La possibilité d'avoir de nombreuses plantes en même temps (dans la plateforme de phénotypage à haut-débit PHENOARCH, 1 680 plantes peuvent être cultivées en même temps) permet de réaliser d'obtenir de grands jeux de données. Des analyses QTLs et/ou GWAS sont possibles pour associer une diversité génétique à la variabilité phénotypique désirée. (4) A partir de la valeur des traits, la modélisation permet de prédire le rendement. Il est nécessaire ensuite de tester la variabilité génétique sélectionnée au champs, afin d'étudier les phénotypes dans des conditions « réelles » de culture (Araus and Cairns, 2014).

II. Les compromis et contraintes écophysiologicals et biophysiques chez les espèces cultivées

1. Notions de contraintes et de compromis

La biologie comparative s'intéresse depuis toujours à la façon dont la diversité du vivant a émergé et est contrainte. Historiquement, le travail séminal de Raup et Michelson (1965) sur les contraintes à l'origine des formes des coquilles des crustacés a été la cause de théories majeures discutées en biologie évolutive par la suite. À l'aide de quatre variables structurales, les auteurs en ont déduit un espace théorique contenant la plupart des formes

géométriquement possibles. Pourtant, certaines de ces formes n'existent pas biologiquement. L'hypothèse a ainsi été faite qu'au cours de l'évolution des crustacés certaines combinaisons de ces quatre variables ont été favorisées. Ce résultat a longtemps été considéré comme le résultat d'une optimisation de la forme de l'organisme par la sélection naturelle. Mais Gould et Lewontin (1979) proposent une hypothèse alternative : l'existence de contraintes développementales qui limiteraient les formes et fonctions possibles des organismes. Pour illustrer leur propos, ils se sont appuyés sur l'existence de contraintes architecturales nécessaires dans la basilique Saint-Marc à Venise : la présence d'écoinçons à l'intérieur de la basilique ne serait pas le fruit dirigé d'une réflexion architecturale mais le simple sous-produit de la construction d'arches à l'origine du dôme, qui imposerait en retour des espaces triangulaires entre ces arches (Fig. 4). L'évolution du phénotype serait donc contrainte, ce qui expliquerait par exemple pourquoi un insecte ne peut pas avoir la taille d'un éléphant, ou un mollusque la capacité de voler (Gould and Lewontin, 1979). En résumé, ces contraintes peuvent être le résultat de la sélection naturelle, mais aussi de contraintes génétiques, comme la pléiotropie (un gène agit sur plusieurs caractères) ou l'épistasie (interaction entre deux ou plusieurs gènes), pouvant exister entre deux traits entraînant leur sélection simultanée (Pigliucci, 2007).

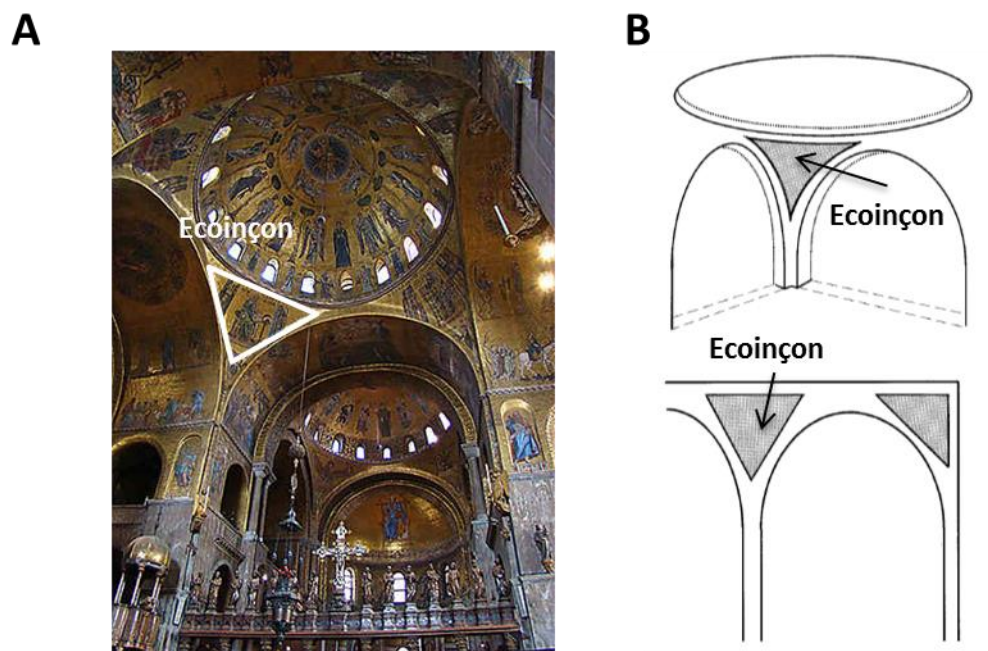


FIGURE 4 Représentation d'un écoinçon, contrainte architecturale, dans la basilique Saint Marc. (A) Photo de l'intérieur de la cathédrale avec l'écoinçon permettant de maintenir le dôme sur l'arche. (B) Représentation schématique de l'importance architecturale de l'écoinçon pour maintenir le dôme entre plusieurs arches (Gould and Lewontin, 1979).

L'étude des traits fonctionnels, et de leurs corrélations, ont permis de mettre en évidence des compromis liés aux facteurs qui limitent les phénotypes possibles des organismes (Agrawal et al., 2010). Ces compromis peuvent concerner un ou plusieurs traits et affectent la valeur sélective de la plante. Par exemple, la production de glucosinolates permet à *Arabidopsis thaliana* de se défendre face aux herbivores, et d'assurer sa survie, mais cette production a un coût énergétique pour la plante. La production de glucosinolates peut ainsi augmenter ou diminuer la valeur sélective de la plante selon son environnement (Agrawal et al., 2010). De façon plus générale, on dit qu'il existe un compromis entre deux (ou plus) traits, lorsque ils dépendent tout deux d'une ressource donnée (le carbone par exemple) (Agrawal et al., 2010). Dans ce travail de thèse, nous nous intéresserons aux compromis écophysiologicals liés à l'acquisition et la conservation des ressources, telles que le carbone ou l'azote, et aux contraintes biophysiques liées à l'allocation de la biomasse entre les différents organes de la plante.

2. Un compromis écophysiological

a. Le spectre d'économie foliaire

À l'échelle foliaire, le spectre d'économie foliaire des ressources est un compromis écophysiological lié à l'utilisation du carbone et des nutriments. Il est illustré par des corrélations entre traits foliaires, initialement chez plus de 2 500 espèces sauvages (Wright et al., 2004) (Fig. 5). Une représentation est la relation négative entre la vitesse photosynthétique maximale et la masse surfacique foliaire (Fig. 5). Une plus grande masse surfacique foliaire provient d'une plus grande densité et/ou d'une plus grande épaisseur de la feuille, et donc d'une accumulation de ressources dans les tissus foliaires par unité de masse (Witkowski and Lamont, 1991). Son augmentation limite la diffusion des gaz, à travers la feuille, nécessaires pour la photosynthèse (Tosens et al., 2016). La photosynthèse se retrouve donc limitée, ce qui réduit la vitesse d'assimilation du carbone par la feuille. La relation entre les deux traits fonctionnels, la masse surfacique foliaire et la capacité photosynthétique foliaire, illustre ainsi un compromis pour l'utilisation du carbone. Ce compromis permet de différencier deux stratégies distinctes, liées à l'utilisation des ressources par la feuille. En effet, si la masse surfacique foliaire est forte et la capacité photosynthétique faible, on parle de stratégie « de conservation des ressources », et à l'inverse, de stratégie d'« acquisition des ressources »

(Reich, 2014). Entre ces deux extrêmes, il existe plusieurs alternatives le long de ce compromis, formant un continuum de stratégies pour l'utilisation des ressources.

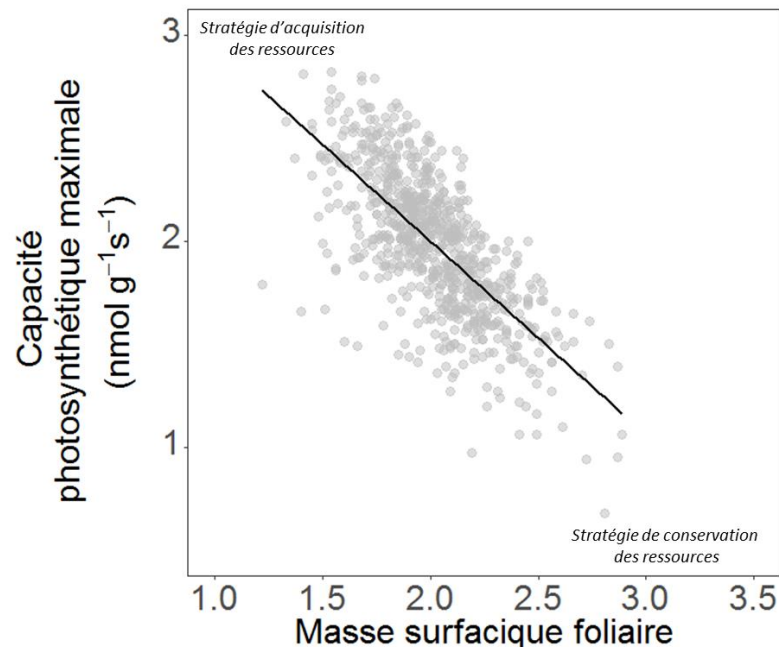


FIGURE 5 Le spectre d'économie foliaire des ressources (ou 'leaf economics spectrum') mis en évidence par Wright et al. (2004) chez 2 548 espèces sauvages. Une relation négative a été observée entre la capacité photosynthétique et la masse surfacique foliaire, aussi bien pour l'ensemble des espèces échantillonnées que pour les espèces herbacées uniquement. Chaque point est la valeur moyenne des traits pour une espèce donnée. La droite noire est la droite de régression par la méthode 'SMA' (Standardized Major Axes) ($R^2 = 0.5$, $P < 0.001$) (Warton et al., 2006). La covariation entre ces deux traits reflète un compromis écologique entre une stratégie d'acquisition (vitesse photosynthétique élevée et feuille peu dense) et une stratégie de conservation (vitesse photosynthétique faible et feuille dense). Données issues de Wright et al. (2004).

b. De l'intérêt d'étudier le spectre d'économie foliaire des ressources au sein des espèces cultivées

La plupart des recherches sur le spectre d'économie foliaire des ressources ont été menées à l'échelle interspécifique, en considérant que la variabilité intraspécifique était négligeable (Wright et al., 2004), tout au moins bien inférieure à celle de la variabilité interspécifique (Kazakou et al. 2014). Pourtant, la variabilité intraspécifique de certains traits foliaires du spectre d'économie des ressources, comme la masse surfacique foliaire ou la teneur en azote, semble souvent conséquente tant chez les espèces sauvages (Siefert et al.,

2015) que cultivées (Sinclair and Horie, 1989). Mais, jusqu'à présent, le maintien d'un spectre d'économie des ressources foliaires au sein d'une espèce est encore questionnée (Niinemets, 2015). Plusieurs études l'ont étudiée mais les résultats sont contrastés. Si certains travaux ont démontré l'existence de ces relations en intraspécifique à des échelles locales et régionales (Hu et al., 2015), d'autres ont suggéré que le spectre d'économie des ressources foliaires pourrait ne pas exister au sein d'une espèce (Messier et al., 2017). Il a ainsi été proposé que ces relations pourraient être universelles, mais seraient observables si et seulement si la variabilité génétique et phénotypique des traits sous-jacents étaient suffisamment grande (Fajardo and Siefert, 2018; Vasseur et al., 2012).

Depuis peu, la question se pose du maintien des covariations phénotypiques à l'origine du spectre d'économie foliaire des ressources chez les espèces cultivées (Milla et al., 2014). En comparaison avec leurs ancêtres sauvages, la sélection artificielle, au cours de la domestication des espèces cultivées, aurait entraîné des changements des valeurs des traits foliaires en faveur d'une stratégie « plus acquisitive » des ressources (Martin et al., 2017; Milla et al., 2014, 2015). De plus, des études ont montré que les relations étaient moins fortes et présentaient une certaine plasticité au sein des espèces cultivées (Donovan et al., 2014; Milla et al., 2014). En effet, une variabilité intraspécifique de la valeur des traits, liés à l'acquisition et à la conservation des ressources, a été mise en évidence en réponse à des variations environnementales (Donovan et al., 2014; Martin et al., 2018a). Une meilleure compréhension de la plasticité de ces traits chez les espèces cultivées permettrait de mieux comprendre leur fonctionnement (Martin et al., 2018). Cependant, ces résultats ont besoin d'être approfondis, en réalisant des approches multi-génotypes et multi-espèces, mais aussi en faisant varier les conditions environnementales. En effet, si ce compromis écophysologique est retrouvé au sein des espèces cultivées, même dans des conditions environnementales stressantes, il doit être pris en compte en amélioration variétale dans la mesure où la sélection ciblée de caractéristique peut entraîner celle d'autres traits « non désirés ».

3. Une contrainte biophysique

a. Les relations allométriques

D'autres contraintes, dites biophysiques, existent entre des traits fonctionnels associés à la forme, la taille ou la croissance d'un organe. Analyser ces contraintes revient à étudier les relations allométriques, relations non linéaires entre un caractère phénotypique (exemple : taux métabolique) et la taille d'un organe ou d'un organisme (Huxley, 1935). Depuis de

nombreuses années, les relations allométriques entre un trait biologique donné et la taille de l'organisme (Gould, 1966), d'abord illustrées chez les animaux, sont étudiées chez les plantes (Niklas, 1994, 2004). Elles permettent d'illustrer des barrières « physiques », considérées comme difficilement « cassables », et affectant la structure de l'organe ou de de la plante. Par exemple, la relation allométrique entre la croissance et la biomasse sèche de la plante a été illustrée chez plusieurs espèces sauvages (Niklas and Enquist, 2001; Vasseur et al., 2012, 2018; Weiner, 2004) et cultivées (Reddy, 1998) (Fig. 6). Largement étudiées en écologie, les relations allométriques sont considérées comme invariable entre espèces (Niklas, 1994; Price et al., 2007) (Fig. 6). Par exemple, Müller et al. (2000) a montré chez 27 espèces d'herbacées, que la relation allométrique entre les biomasses des différents organes (feuille, tige et racine) et la taille de la plante ne changeaient pas en fonction de la disponibilité des nutriments dans le milieu. Elles sont représentées par des relations non-linéaires de la forme, $Y = Y_0M^b$, où M est un trait lié à la taille de la plante ou d'un organe, et Y est une variable morphologique ou physiologique. L'exposant b est considéré comme constant lorsque l'on compare toutes les espèces vascularisées, et égal à $\frac{3}{4}$ (Enquist et al., 2007; Niklas and Enquist, 2001). L'exposant allométrique serait le résultat de contraintes communes pour la diffusion dans le système vascularisé (Price et al., 2010, 2012; West et al., 1997, 1999). Pourtant, de récentes études ont suggéré une variabilité de l'exposant b, en lien notamment avec les contraintes environnementales locales (Coomes et al., 2011; Russo et al., 2007; Vasseur et al., 2012). Pourtant, la plasticité de l'allométrie de la plante est encore peu étudiée que ce soit chez les espèces sauvages ou les espèces cultivées.

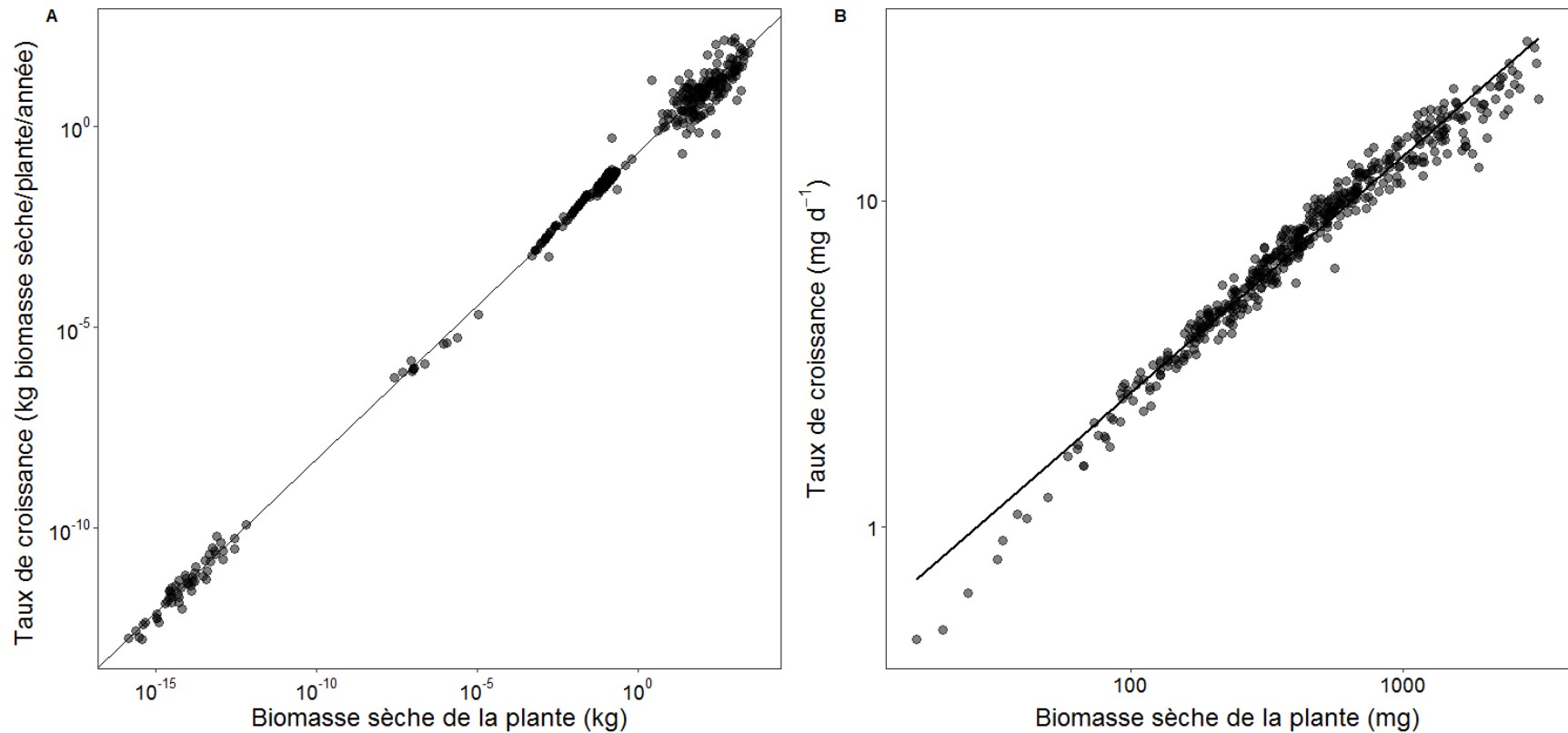


FIGURE 6 Relations allométrique entre les logarithmes de la biomasse sèche de la plante et du taux de croissance mise en évidence chez des espèces sauvages par Niklas et Enquist (2001) et au sein d'*A.thaliana* par Vasseur et al. (2012). (A) Chaque point représente la moyenne d'une espèce provenant des 21 espèces étudiées par Niklas (*L. minor*, *S. natans*, *A. caroliniana* et des algues unicellulaires) et de 32 arbres étudiées par Cannell. La droite représente la régression linéaire des axes majeurs réduits avec une pente globale de $\frac{3}{4}$ (Niklas and Enquist, 2001). (B) Chaque point représente un individu appartenant à quatre sous-populations d'*A.thaliana*, deux lignées parentales et deux lignées recombinantes pour les locus EDI et FLG (Vasseur et al., 2018). La droite représente la régression linéaire des axes majeurs standardisés avec une pente globale de $\frac{3}{4}$. Données issues de Niklas et Enquist (2001) et Vasseur et al. (2018).

b. De l'intérêt d'étudier les relations allométriques au sein des espèces cultivées

Différentes relations allométriques ont été illustrées entre des traits liés à la croissance et la forme des organes de la plante chez les espèces cultivées (Qin et al., 2013; Reddy, 1998; Sieling et al., 2016; Vega and Sadras, 2003; Vega et al., 2001). Mais, jusqu'à présent, l'étude de ces relations allométriques a surtout été réalisée entre espèces, notamment avec pour objectif de comparer les stratégies d'allocation de biomasse lors de la reproduction. Pourtant, des études ont montré l'importance d'étudier la variabilité intraspécifique des compromis et contraintes (Albert et al., 2011; Messier et al., 2017). Dans ce contexte, Qin et al. (2013) ont étudié et comparé les relations allométriques entre les biomasses végétatives et reproductives chez plusieurs variétés de blé. Les auteurs ont montré le maintien de cette relation chez les six variétés étudiées, ce qui suggère que l'allocation de biomasse pour la reproduction dépend de la taille de la plante. Mais, une variabilité de la pente entre variétés a également été mise en évidence, suggérant une possible plasticité de la relation.

Vasseur et al. (2018) ont montré une autre preuve du contrôle de l'environnement sur ces relations allométriques. En effet, avec des accessions naturelles d'*Arabidopsis thaliana*, les auteurs ont illustré une possible variabilité de l'exposant en fonction de gradients de température et de précipitation. La plasticité de ces relations allométriques selon les conditions environnementales, ainsi que leur possible variabilité intraspécifique, ont besoin d'être approfondies chez les espèces cultivées. En effet, leur étude permettrait de mieux comprendre la stratégie d'allocation de biomasse de la plante.

4. Origine génétique des traits et de leurs combinaisons

L'évolution de l'ensemble des formes et fonctions possibles pour une espèce est limitée, comme l'illustre l'impossibilité d'avoir certaines combinaisons phénotypiques (Pigliucci, 2007). Une explication peut être l'existence de contraintes génétiques (Donovan et al., 2011; Pigliucci, 2007). En effet, la présence de corrélations génétiques peut contraindre les combinaisons entre traits. Par exemple, la pléiotropie implique qu'un seul gène peut affecter plusieurs traits, la sélection d'un trait entraînant alors celle d'un autre (Donovan et al., 2011). Pour comprendre

l'évolution des contraintes et compromis, il est nécessaire de s'intéresser à la diversité génétique possible des combinaisons de traits (Fig. 7). En agronomie et en amélioration des plantes, examiner la diversité génétique de caractères donnés est l'étape préliminaire à toute étude. L'identification des bases génétiques des traits physiologiquement importants, pour la résistance à un stress biotique ou abiotique par exemple, facilite leur sélection. L'héritabilité des traits physiologiques mesure la part de variabilité expliquée par le déterminisme génétique. Si l'héritabilité est faible, une grande partie de sa variabilité est causée par l'environnement et son évolution en réponse à la sélection sera lente (Donovan et al., 2011). Pour étudier les relations entre les changements phénotypiques et les variables climatiques, il faut s'intéresser aux traits héréditaires (McKown et al., 2014). Pourtant, la diversité génétique des traits et de leurs corrélations reste peu étudiée en écologie fonctionnelle.

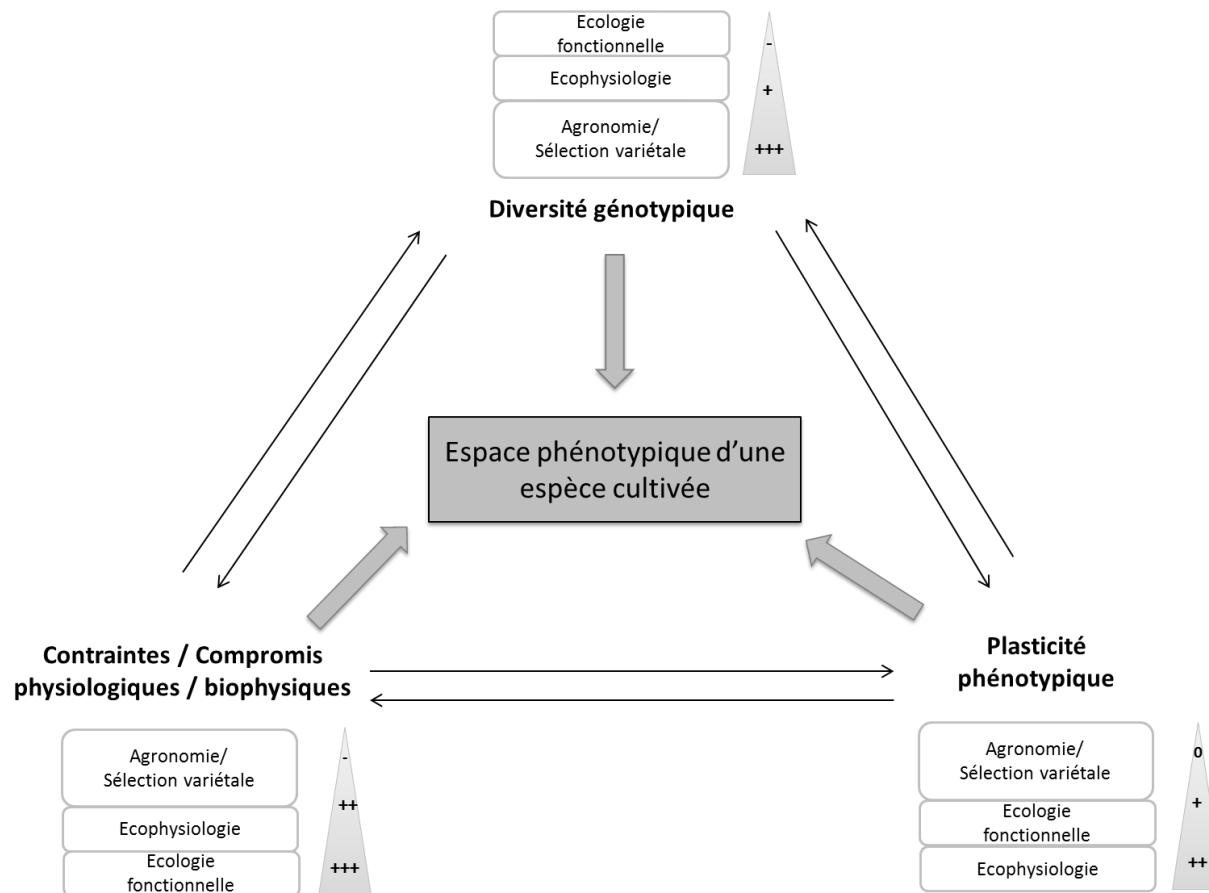


FIGURE 7 Cadre conceptuel du travail de thèse. L'espace phénotypique d'une espèce cultivée est contraint à la fois par la diversité génotypique de l'espèce, sa plasticité phénotypique mais aussi par les contraintes et compromis physiologiques et biophysiques existants. Mutuellement, chacune de ces composantes influencent les deux autres. Leur étude a été réalisée dans les trois domaines scientifiques, que sont l'agronomie/sélection variétale, l'écophysiologie, et l'écologie fonctionnelle. L'investissement de ces champs disciplinaires dans l'étude de ces trois sources de variabilité est indiqué par les symboles suivants : de très étudié (+++) à peu étudié (-).

5. Des traits fonctionnels à l'espace phénotypique

Les compromis et les contraintes, qui existent entre certains traits, limitent le nombre de combinaisons phénotypiques possibles (Agrawal et al., 2010). Une approche trait par trait ne suffit pas pour analyser la variabilité phénotypique possible. Il faut combiner l'ensemble de ces traits, ainsi que leurs relations, en prenant en compte les contraintes et les compromis (Fig. 7) (Messier et al., 2017). L'ensemble des combinaisons entre les n traits considérés forment un espace à n dimensions regroupant les formes et fonctions phénotypiques possibles (Díaz et al., 2016). L'étude de cet espace pour une espèce permet une description des phénotypes possibles (Milla et al., 2014). Les contraintes et compromis physiologiques et biophysiques, la diversité génétique des traits et de leurs relations, et la plasticité phénotypique sont tous des déterminants de l'espace phénotypique des espèces cultivées.

III. Variabilité phénotypique des espèces cultivées et réponse à l'environnement

1. La plasticité phénotypique

Dans un milieu, les conditions environnementales peuvent changer, comme la disponibilité lumineuse ou la température. En réponse à ces facteurs environnementaux, un génotype exprime une capacité plus ou moins forte à modifier son phénotype dans tel ou tel environnement. Par exemple, Schlichting et Pigliucci (1995) ont étudié la morphologie de plusieurs populations naturelles de *Phlox drummondii* dans sept environnements différents. Ils ont montré des modifications de la taille et de la forme des fleurs, dépendantes du milieu considéré. Ils ont suggéré que le phénotype pouvait être plastique en réponse à l'environnement. La plasticité phénotypique se définit comme la capacité d'un génotype donné à produire différents phénotypes en réponse à des variations de l'environnement (Pigliucci, 2001; Stearns, 1989). La plasticité phénotypique peut avoir différents impacts sur la valeur sélective de l'individu : on parlera respectivement de plasticité adaptative, mal-adaptative ou neutre pour des effets bénéfiques, non bénéfiques ou sans impact (Fig. 8B) (Grenier et al., 2016). Cette plasticité, même si elle peut être

bénéfique pour l'individu, peut avoir des coûts de maintenance ou de production pour la plante (DeWitt et al., 1998; Valladares et al., 2007).

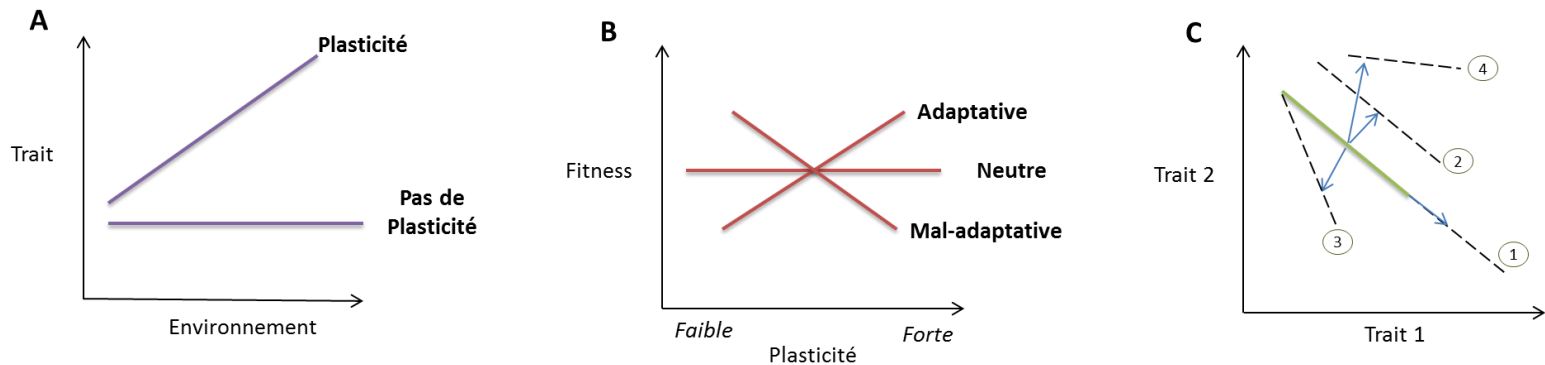


FIGURE 8 Représentations schématiques de la plasticité possible des traits fonctionnels et de leurs covariations. (A) Le trait peut varier ou pas avec l'environnement, présentant ou non une plasticité (Pigliucci, 2001). (B) La plasticité plus ou moins importante d'un trait peut augmenter (adaptative), réduire (mal adaptative) ou ne pas changer (neutre) la fitness individuelle (Nicotra et al., 2010). (C) Pour un compromis entre deux traits, la variabilité en réponse à un stress peut entraîner différents changements dans la relation : 1, la pente et l'ordonnée à l'origine ne changent pas, la relation reste identique; 2, la pente ne change pas à l'inverse de l'ordonnée, la relation ne change pas entre les deux traits, un changement dans le trait 1 a plus d'impact positif sur le trait 2; 3, la pente change mais pas l'ordonnée à l'origine, un changement dans le trait 2 a plus d'impact négatif sur le trait 1 ; 4 : la pente et l'ordonnée changent, la relation peut alors être moins forte entre les deux traits. Pour chacune des possibilités, seulement un cas a été considéré dans cette représentation dans un souci de clarté.

En écophysiologie, la plasticité des traits physiologiques a été étudiée dans des conditions contrôlées, pour comprendre la réponse des plantes aux fluctuations environnementales. En effet, son étude permet une meilleure compréhension de la relation entre le génotype et l'environnement, ce qui permet également d'alimenter les modèles agronomiques (Dingkuhn et al., 2005). Malgré son importance pour analyser la réponse des plantes au changement climatique (Nicotra et al., 2010), la plasticité phénotypique reste peu étudiée dans le cadre de la sélection variétale.

2. La plasticité des compromis et contraintes écophysiologiques et biophysiques

En réponse à des stress environnementaux, la réponse individuelle des traits écophysiologiques et biophysiques liés à l'acquisition, l'utilisation et l'allocation des ressources a souvent été bien étudiée chez les espèces sauvages mais aussi cultivées (Farooq et al., 2009; Gou et al., 2017; Poorter et al., 2009a; Rascio et al., 1990; Tardy et al., 2015). À l'échelle foliaire, en cas de stress hydrique, une taille de la feuille réduite est interprétée comme une façon pour la plante de limiter les pertes en eau (Xu et al., 2009). Peu d'études se sont intéressées à la variabilité ou l'invariance des compromis et contraintes écophysiologiques. Pourtant, ils peuvent révéler des changements dans le fonctionnement de la plante (Ackerly, 2004; Craine and Lee, 2003).

Un ou plusieurs stress combinés peuvent maintenir, réduire ou renforcer les relations entre deux traits (Fig. 8C). En effet, soit l'ajout d'un stress environnemental ne modifie pas la relation entre deux traits fonctionnels (Fig. 8C). Dans ce cas-là, le compromis et/ou la contrainte est invariable avec les fluctuations environnementales. Ils limitent la plasticité phénotypique possible de la plante. Soit les conditions stressantes augmentent ou diminuent l'impact d'un trait sur l'autre, ou diminue la relation entre les deux traits (Fig. 8C). Dans ce cas-là, le compromis et/ou la contrainte est variable avec les fluctuations environnementales. Leur étude permettra d'étudier la variabilité phénotypique possible de la plante. Dans les deux cas, l'étude de la variabilité ou non des combinaisons de traits est nécessaire pour évaluer la plasticité phénotypique de la plante. Les compromis et contraintes physiologiques et biophysiques permettent d'analyser les stratégies d'utilisation des ressources (Weiner, 2004; Westoby et al., 2002). Leur variabilité en fonction des conditions environnementales peut permettre d'étudier et de comparer les adaptations phénotypiques pour l'utilisation des ressources du milieu (Anderegg, 2015; Pang et al., 2011; Song et al., 2015; Wright et al., 2001)

IV. Les impacts de la sélection agronomique sur la variabilité phénotypique des espèces cultivées

1. Le syndrome de domestication

Au cours du Néolithique, l'espèce humaine est passée du chasseur-cueilleur aux prémices de l'agriculteur (Gepts, 2014). Cette transition s'est déroulée dans plusieurs régions du globe, comme par exemple le Croissant fertile ou la Mésoamérique, et a donné naissance aux espèces cultivées (Gepts, 2012). Lors de cette transition vers l'agriculture, un des moments clés est la domestication des espèces sauvages. Au cours de ce processus, les espèces cultivées ont subi des modifications phénotypiques importantes suite à leur sélection par l'homme (Diamond, 2002). L'ensemble de ces modifications morphologiques et physiologiques communes aux espèces cultivées forment le « syndrome de domestication » (Hammer, 1984; Harlan et al., 1973). Ce syndrome regroupe principalement des traits liés à l'augmentation des rendements, sélectionnés artificiellement par l'homme (Preece et al., 2017). Par exemple, l'augmentation de la taille du grain a été sélectionné pour augmenter le rendement, la diminution de la profondeur du système racinaire est lié à l'utilisation d'intrants agricoles (Doebley et al., 2006; Pérez-Jaramillo et al., 2016). Des approches archéologiques, ou encore génomiques (Gepts, 2014), ont permis d'étudier et de décrire le syndrome de domestication de ces espèces cultivées.

La plupart des traits utilisés pour décrire ce syndrome sont principalement des caractéristiques agronomiques liées au rendement (Doebley et al., 2006). Par exemple, la perte du rachis cassant chez les céréales permet une amélioration de la récolte (Peng et al., 2011). Au cours de la domestication des espèces cultivées, la disponibilité du milieu en ressources a été modifiée : l'apport d'intrants a augmenté la disponibilité en ressources, comme le phosphore ou l'azote, et la densité de peuplement a augmenté la compétition pour la lumière. Face à ces modifications, une évolution du phénotype vers une acquisition rapide des ressources et une meilleure compétition pour la lumière est attendue (Meyer et al., 2012; Milla et al., 2015). Pour tester cette hypothèse, il est nécessaire d'étudier la variabilité des traits liés à l'utilisation des ressources au cours de la domestication des espèces cultivées. Mais aussi, les variations possibles dans les combinaisons entre ces traits permettront une intégration des changements à l'échelle du phénotype (Meyer et al., 2012; Milla et al., 2014, 2015). Dans ce contexte, Milla et al. (2014) ont étudié la variabilité des traits liés à l'utilisation des ressources, ainsi que leurs combinaisons, au cours de la domestication des graminées. Les auteurs ont observé l'évolution des traits fonctionnels vers une acquisition

plus importante de la ressource lumineuse. Ils ont suggéré, qu'au cours de l'évolution des graminées, des phénotypes plus compétiteurs pour la lumière ont été sélectionnés. Cette étude a donc permis d'élargir la description du syndrome de domestication des graminées. L'étude des combinaisons entre les traits liés à l'utilisation des ressources, au cours de la domestication des espèces cultivées, permet à la fois de tester leur possible variabilité, mais aussi d'explorer les conséquences non voulues de la domestication. Leur analyse permet d'élargir la description du syndrome de domestication des espèces cultivées, et renseigne sur l'évolution de leur espace phénotypique.

2. Les impacts de la sélection agronomique sur les compromis écophysiologicals et biophysiques

L'existence de compromis écophysiologicals et biophysiques chez les espèces sauvages suggère une contrainte sur l'évolution des traits et l'inexistence de certaines combinaisons entre eux. Ce constat suggère une limitation de l'espace phénotypique des possibles (Díaz et al., 2016; Wright et al., 2004). Bien que l'évolution de ces contraintes chez les espèces sauvages ait été très étudiée, nous en savons peu sur leur existence et évolution chez les espèces cultivées. Il est possible que la sélection artificielle ait modifié les compromis écophysiologicals et biophysiques afin d'adapter l'allocation de la biomasse et de l'énergie dans la plante pour augmenter les rendements. Comme pour la diversité génétique (Zeder et al., 2006), on pourrait s'attendre à une diminution de la diversité phénotypique au cours de la domestication et donc à une enveloppe des contraintes plus restreinte pour les espèces cultivées (Fig. 9). De plus, une sélection similaire au sein des espèces cultivées pour une stratégie plus « acquisitive » des ressources est attendue en raison d'environnements « plus riches » associés à l'utilisation d'intrants par l'agriculture (Milla et al., 2014). L'espace phénotypique des espèces cultivées représenterait principalement des stratégies pour une utilisation rapide des ressources. De plus, suite à l'amélioration variétale, la question se pose sur l'existence de super domestiqués, sélectionnés artificiellement, qui « outrepasseraient » ces compromis et sortiraient de l'enveloppe des contraintes (Fig. 9).

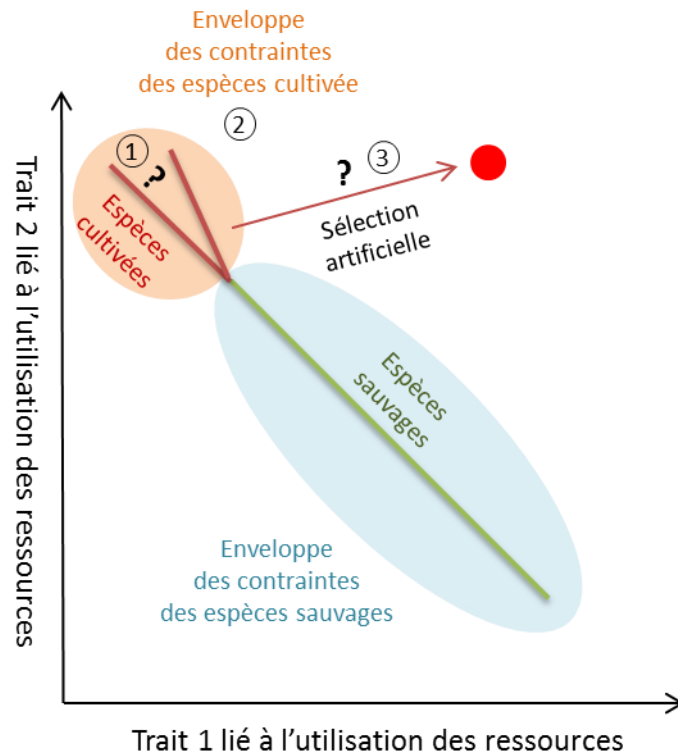


FIGURE 9 Représentation schématique d'un compromis écophysio-logique ou biophysique chez les espèces sauvages et cultivées. La répartition des espèces sauvages, le long du compromis entre les deux traits liés à l'utilisation des ressources, forme une enveloppe des contraintes des espèces sauvages. Chez les espèces cultivées, l'existence et la persistance de ces compromis, ainsi que la présence d'une enveloppe des contraintes, se posent : 1, un compromis existe-il chez les espèces cultivées, si oui est-il différent de celui illustré chez les espèces sauvages ? 2, Les espèces cultivées se trouvent-elles dans une enveloppe des contraintes différente de celle des espèces sauvages ; et si oui, à une extrémité ? 3, la sélection artificielle a-t-elle permis de créer des super domestiqués capables de sortir de cette enveloppe des contraintes ?

Présentation de la thèse

I. Les objectifs du travail de thèse

Dans ce travail de thèse, nous proposons une approche d'écophysiologie comparative afin d'étudier l'espace phénotypique des espèces cultivées. Pour cela, nous étudions l'existence et le maintien de compromis et contraintes écophysiologiques et biophysiques chez les espèces cultivées, aussi bien par des comparaisons d'espèces que de génotypes au sein d'une espèce (études intra- vs. interspécifiques), et leur sensibilité à des variations environnementales (stress hydrique en particulier). Cette étude a pour objectif de répondre à trois questions :

- Quel est l'impact de la domestication sur l'espace phénotypique des espèces cultivées ?
- La sélection artificielle a-t-elle modifié, ou franchi, les contraintes écophysiologiques et biophysiques chez les espèces cultivées ?
- Quel est le rôle de la plasticité phénotypique dans le maintien, la réduction ou l'augmentation de ces contraintes dans des conditions sous-optimales ?

Pour répondre à ces trois questions, ce travail de thèse est divisé en trois axes. Tout d'abord, le premier axe a pour objectif d'étudier l'évolution, au cours de la domestication des espèces cultivées, des compromis écophysiologiques pour différents compartiments de la plante. Ensuite, dans le deuxième axe, nous étudions, au sein d'une espèce cultivée, les variations des relations allométriques face à différentes conditions environnementales. Enfin, le troisième axe vise à comparer, entre et au sein d'espèces cultivées, les stratégies foliaires face à un stress hydrique.

II. L'étude de cinq céréales d'importance agronomique et économique

Pour répondre à ces trois objectifs, nous avons choisi cinq espèces céréalières (maïs, mil, sorgho, blé tendre et blé dur) d'importance agronomique et économique. Le maïs, le blé et le sorgho sont respectivement la première, troisième et cinquième espèce de céréales les plus produites dans le monde avec 817, 600 et 55 millions de tonnes en 2007-2009 (Source : FAOSTAT). Le maïs et le blé sont des denrées alimentaires de base dans de nombreux pays

du monde, tandis que le sorgho est surtout produit et consommé dans des zones arides d'Afrique, Amérique latine et Asie du sud (<http://www.fao.org>). Le mil est considéré comme une culture de subsistance pour l'alimentation et le fourrage des animaux. Il est principalement produit au Nigéria et en Inde avec 31 millions de tonne en 2007 (Source : FAOSTAT). Avec ces cinq céréales, trois expériences ont été mises en place afin de répondre aux trois objectifs. Tout d'abord, une série de domestication du blé dur a été étudiée en extérieur dans des pots, sans apports d'intrants (Fig. 10A). Ensuite, un panel d'hybrides de maïs a été cultivé dans la plateforme à haut débit PhenoArch (<https://www6.montpellier.inra.fr/lepse/M3P>) en condition de stress hydrique (Fig. 10B). Pour finir, une expérience avec plusieurs lignées de blé tendre, maïs, sorgho et mil a été réalisée dans la plateforme PhenoDyn (<https://www6.montpellier.inra.fr/lepse/M3P>) en conditions de stress hydrique (Fig. 10C). Au cours de ces expérimentations, des traits fonctionnels à l'échelle de la plante et de l'organe ont été mesurés, et les possibles corrélations entre eux quantifiées, au cours de la croissance végétative de la plante. L'ensemble des différentes expérimentations réalisées au cours de ce travail de thèse, et les analyses statistiques, seront développées dans la partie Matériels & Méthodes.

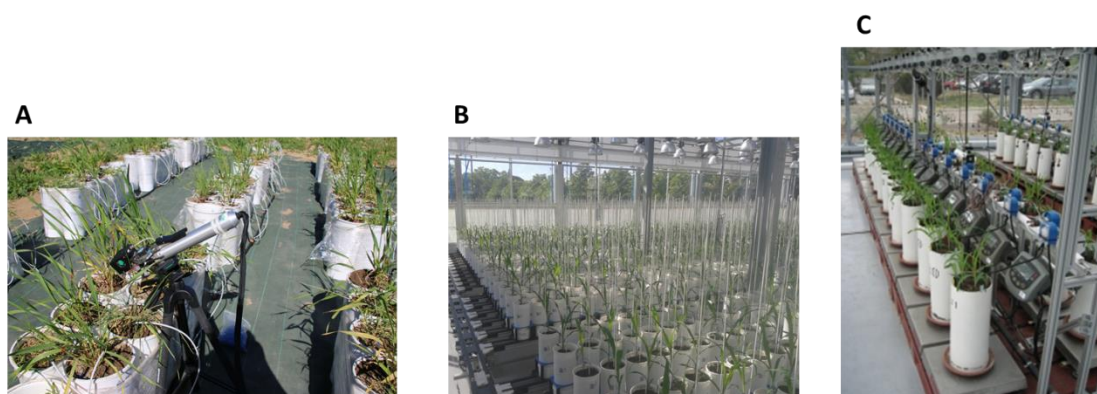


FIGURE 10 Représentation des trois expérimentations. (A) La série de domestication du blé dur cultivée dans des pots au champ. (B) Le panel d'hybrides de maïs cultivé dans la plateforme de phénotypage à haut-débit PhenoArch. (C) L'expérimentation multi-espèces mise en place dans la plateforme PhenoDyn.

III. L'étude des compromis écophysiologicals et contraintes biophysiques

L'ensemble des résultats obtenus au cours de ce travail de thèse ont été organisés en trois chapitres. Le premier chapitre s'intéresse à l'impact de la domestication sur les

compromis écophysiologicals à l'échelle foliaire, racinaire et plante entière chez le blé dur. Les résultats obtenus sur cette série de domestication du blé dur ont fait l'objet d'un article publié en janvier 2018. Le deuxième chapitre de cette thèse concerne la réponse allométrique de plusieurs génotypes de maïs au stress hydrique et l'influence de l'ombrage. Les principaux résultats de cette étude ont fait l'objet d'une deuxième publication en préparation. Le troisième chapitre s'intéresse à l'impact d'un stress hydrique sur les relations écophysiologicals qui peuvent exister chez les quatre espèces céréalières étudiées. Les principaux résultats de cette étude ont fait l'objet d'une troisième publication en préparation.

IV. Un travail collaboratif et transdisciplinaire

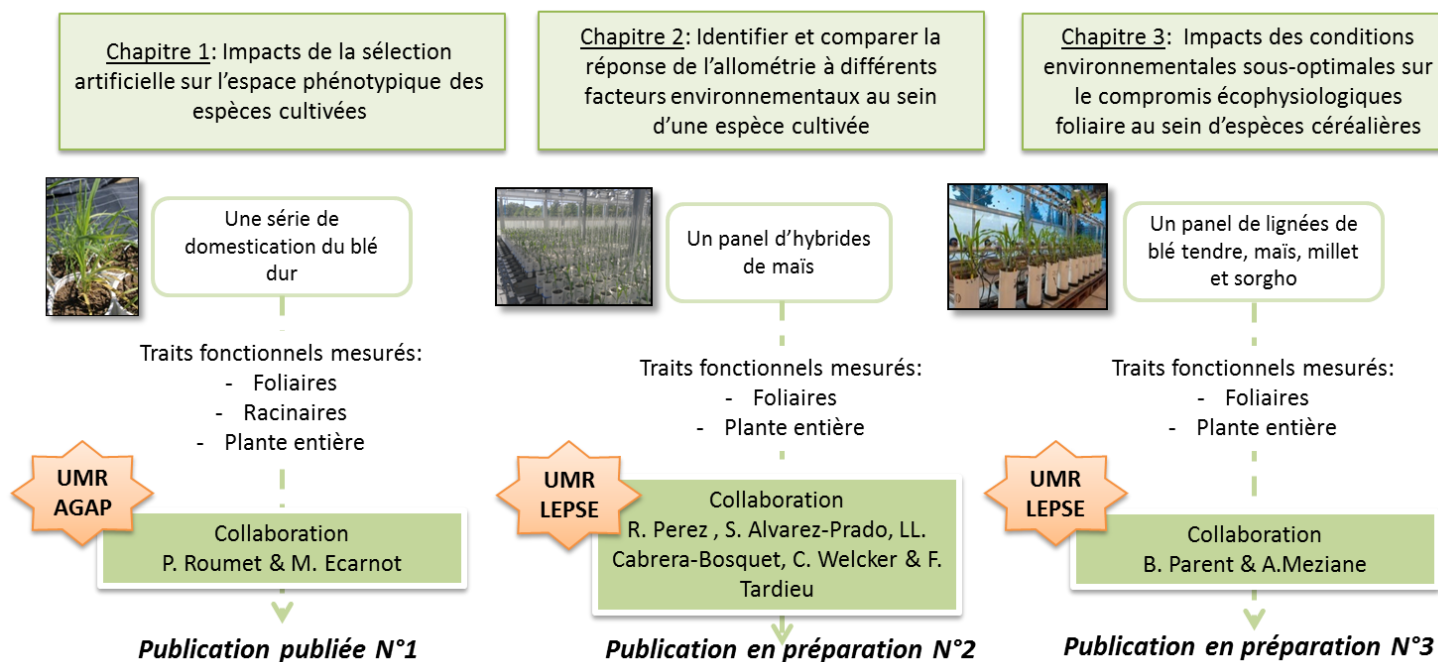
Pour répondre à notre problématique, nous avons mis en place un travail transdisciplinaire grâce aux nombreuses collaborations effectuées. Notre approche a permis d'appliquer des théories écologiques aux espèces cultivées, en dépassant à la fois chacune des disciplines étudiées que sont l'écologie fonctionnelle, l'écophysiological et l'agronomie. L'étude comparative de plusieurs espèces (5 espèces cultivées, 473 génotypes) réalisée grâce à différents outils (plateformes de phénotypage haut-débit, expérimentation en plein air) a apporté à chacune des disciplines. Tout d'abord, la collecte des données permet d'élargir l'étude des compromis écophysiologicals et contraintes biophysiques, réalisées sur les espèces sauvages en écologie fonctionnelle, sur les espèces cultivées. Ensuite, notre étude peut permettre de passer d'une approche trait par trait, utilisée en agronomie et sélection variétale, à une intégration des contraintes pouvant limiter leur sélection. Finalement, l'étude des traits et de leurs compromis et contraintes face à des stress environnementaux peut affiner la description de la réponse phénotypique des plantes. Dans ce travail, nous avons cherché à appliquer des concepts de l'écologie fonctionnelle à l'écophysiological et l'agronomie, afin de développer une approche qui s'appuie sur les compromis écophysiologicals et les contraintes biophysiques lors de l'étude phénotypique des espèces cultivées.

TABLEAU 1 Tableau récapitulatif des différents chapitres avec les objectifs. Les différentes collaborations, ainsi que les productions écrites, sont renseignées.

Compromis écophysiologicals et contraintes biophysiques chez les espèces cultivées

Objectifs :

- Impacts de la domestication sur l'espace phénotypique des espèces cultivées
- Rôle de la plasticité phénotypique dans le maintien, l'amenuisement ou le renforcement des contraintes et compromis dans des conditions sous-optimales
- Impacts de la sélection agronomique sur les compromis et contraintes écophysiologicals et biophysiques



Matériel & Méthodes

Matériel & Méthodes

I. Matériel végétal

1. Une série de domestication du blé dur

Pour répondre à l'objectif du premier chapitre, une série de domestication du blé tétraploïde *Triticum turgidum* a été étudiée. Trois sous-espèces de *T. triticum* furent sélectionnées comme représentantes des grandes étapes de la domestication du blé dur : la forme sauvage (*T. triticum* ssp. *dicocoides*), la première forme domestiquée (*T. triticum* ssp. *dicoccum*) et la forme moderne (*T. triticum* ssp. *durum*) (Fig. 1). *T. triticum* ssp. *durum* se distingue des autres par l'apparition de grains nus, c'est-à-dire la disparition des glumes protectrices (Fig. 1). Dans cette dernière sous-espèce, les variétés pré et post Révolution Verte sont différenciées (Fig. 1). Les populations représentent les variétés pré Révolution Verte (avant 1970) et les élites, les variétés post Révolution Verte (entre 1970 et 1990) (Fig. 1). Ces deux groupes se distinguent notamment par la taille plus petite des élites, résultat de l'introgession du gène de nanisme.

Pour chacun des quatre groupes étudiés, dix génotypes ont été sélectionnés afin de maximiser leur diversité génétique, grâce à 21 marqueurs microsatellites cartographiés sur les 14 chromosomes de *durum* (David et al., 2003; Röder et al., 1998). Les accessions proviennent de collections maintenues dans différents centres de stock dans le monde. Les graines utilisées ont été fournies par l'UMR AGAP de Montpellier.

Cette première expérimentation a été réalisée avec la collaboration de Pierre Roumet et Martin Ecartot (UMR AGAP).

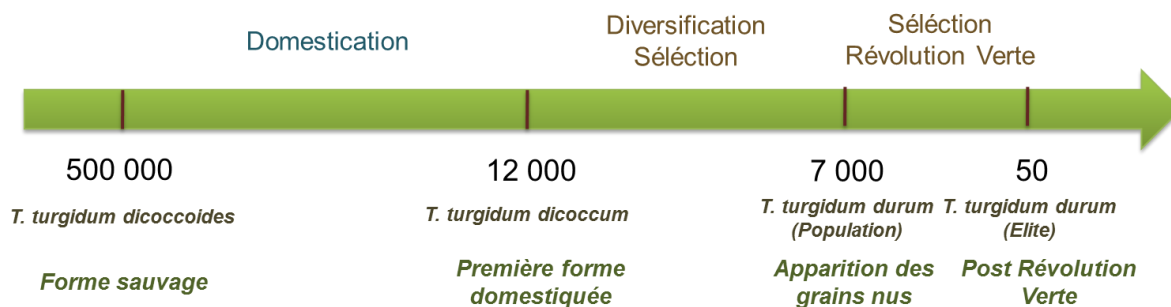


FIGURE 1 Frise chronologique de la série de domestication du blé dur. Chacune des trois sous-espèces étudiées est représentée selon sa date d'apparition au cours de la domestication du blé dur. La sous-espèce *T. turgidum durum* est séparée en deux groupes : les populations correspondant aux variétés apparues avant la Révolution verte et les élites correspondant aux variétés apparues après la Révolution Verte. Les évènements (domestication, diversification, sélection, Révolution Verte) qui ont amené leur apparition sont précisés.

2. Un panel d'hybrides de maïs

Pour répondre à l'objectif du deuxième chapitre, nous avons sélectionné 337 génotypes de maïs (*Zea mays*). Les génotypes sont des hybrides F1 provenant du croisement entre 337 lignées dentées et un testeur corné commun *UH007* (Prado et al., 2018). *UH007* est une lignée cornée développée par le programme d'amélioration variétale du maïs de l'université de Hohenheim, en Allemagne. Les 337 lignées dentées proviennent de différents panels européens et américains. Elles ont été sélectionnées pour leur fenêtre de floraison restreinte. Le panel d'hybrides issu de ce croisement a une fenêtre de floraison de 7 jours (Millet et al., 2016).

En Europe, les maïs sont classés en 4 catégories : les grains vitreux, les cornés, les cornés dentés et les dentés. Ces différences se font principalement sur les grains (Fig. 2). En effet, l'amidon présent dans les grains est à majorité vitreux chez les cornés et farineux chez les dentés (Fig. 2). De plus, les cycles végétatifs de ces deux variétés sont différents. Les cornés sont plus adaptés à des zones froides, leurs besoins en sommes de températures sont donc inférieurs à ceux des dentés. Il en résulte une précocité de floraison des cornés par rapport aux dentés.

Cette deuxième expérimentation a été réalisée en collaboration avec l'équipe MAGE de l'UMR LEPSE.

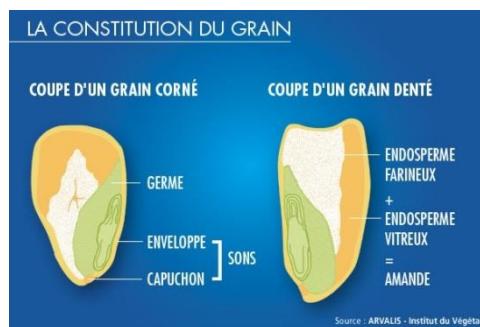


FIGURE 2 Constitution des grains de maïs corné vs denté. Le grain de maïs est constitué d'environ 70 % d'amidon contenu principalement dans l'amanche. La différence entre les grains cornés et dentés provient principalement de la consistance de cet amidon. Chez les cornés, l'endosperme est majoritairement vitreux à l'inverse de chez les dentés (SOURCE : Arvalis – Institut du Végétal).

3. Un panel de lignées de plusieurs espèces céréalières

Pour répondre à l'objectif du troisième chapitre, nous avons sélectionné plusieurs panels de lignées pour quatre espèces céréalières. Pour chacune des espèces, les génotypes ont été choisis pour maximiser la diversité génétique, mais aussi phénotypique.

Le matériel génétique a été sélectionné de la même manière pour le maïs (*Zea mays*), mil (*Pearl millet*) et sorgho (*Sorghum bicolor*). Le processus de sélection s'est déroulé en deux étapes. Tout d'abord, un large panel est sélectionné afin de maximiser la diversité génétique de chacune des espèces (89 pour le maïs, 152 pour le sorgho et 264 pour le mil). Ensuite, ce panel a été restreint à certaines lignées, maximisant la diversité phénotypique possible pour la réponse à la sécheresse.

Pour le maïs, les 89 lignées ont été testées pour la réponse de l'élongation foliaire au potentiel hydrique du sol. Un micro panel de 29 lignées de maïs, composées de 15 tempérées et 15 tropicales, a ainsi été sélectionné.

Pour le mil, les 264 lignées ont été testées, sous différentes conditions hydriques, pour l'efficacité d'utilisation de l'eau. Un micro panel de 23 lignées de mil a été sélectionné pour leur contraste de réponse à la demande évaporative.

Pour le sorgho, les 152 lignées ont été testées de la même manière que pour le mil. Un micro panel de 19 lignées de sorgho a donc été sélectionné. Les accessions sont issues majoritairement de deux institutions, l'ICRISAT (Institut international de recherche sur les cultures des zones tropicales semi-arides) et d'Agropolis-CIRAD (Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement) ; et proviennent d'Afrique, Inde et Amérique.

Pour le blé tendre (*Triticum turgidum aestivum*), un micro panel de 23 lignées a été sélectionné pour la diversité de leur localisation géographique et résistance à la sécheresse. Les géotypes choisis proviennent principalement d'Europe, États-Unis, Australie et Mexique. Leurs années de sortie sont comprises entre 1932 et 2015.

Cette troisième expérimentation a été réalisée en collaboration avec Boris Parent et Adel Meziane (équipe MAGE, UMR LEPSE).

II. Description et caractéristiques des expérimentations

1. Une expérimentation en plein air

La série de domestication du blé dur fut cultivée en extérieur sur le campus de l'INRA-SupAgro (France, 43° 37' 02''N, 3° 51' 18'' E) pour une durée de 90 jours (expérimentation 1). Les températures minimale et maximale étaient respectivement de 2°C et 19°C. Les plantes ont été mises dans des pots de 9 L (avec 17.5 cm de diamètre et 38.5 cm de profondeur) remplies d'une terre végétale tamisée à 2 mm provenant d'une prairie naturelle située dans les Cévennes (France, 44° 26' 25''N, 3° 55' 58''E ; 0.994 g N kg⁻¹ de sol, 4.17 g K kg⁻¹ de sol et 0.166 g P kg⁻¹ de sol). Les 40 accessions étudiées furent répétées cinq fois dans le dispositif expérimental. Chaque répétition représentant un bloc, les plantes furent disposées aléatoirement dans chacun des blocs (Fig. 3). Au cours de la croissance des plantes, aucun intrant ne fut apporté et les plantes furent arrosées une à deux fois par semaine avec 150 mL d'eau du robinet, en fonction de l'assèchement de la terre.



FIGURE 3 Dispositif expérimental du chapitre 1. La série de domestication du blé dur a été cultivée dans des pots de 9L en extérieur sur le campus de l'INRA-SupAgro. Chacun des 5 blocs représente une répétition des 40 accessions. À l'intérieur de chaque bloc, les génotypes sont disposés de manière aléatoire.

2. La plateforme à haut-débit PhenoArch

Le panel d'hybrides de maïs fut cultivé pendant 55 jours dans la plateforme à haut débit PhenoArch (<https://www6.montpellier.inra.fr/lepse/M3P>) (Cabrer-Bosquet et al., 2016) sur le campus de l'INRA-SupAgro (France, 43° 37' 02''N, 3° 51' 18'' E) sous des conditions contrôlées (expérimentation 2). Les températures minimale et maximale étaient respectivement de 15°C et 29°C. Les plantes ont été cultivées dans des pots de 9L (avec 17.5 cm de diamètre et 38.5 cm de profondeur) remplis d'un substrat composé d'un mélange de 30% d'argile et 70% de compost organique. Les plantes ont été disposées aléatoirement dans la plateforme organisée en 28 colonnes et 60 lignes (Fig. 4A).

Au cours de cette expérimentation, chaque lignée a été répétée deux fois en condition bien irriguée et trois fois en condition stressée. Afin de maintenir le niveau de stress, le statut hydrique de chaque pot fut maintenu à des valeurs cibles selon le traitement hydrique

souhaité : un potentiel hydrique du sol de -0.05 MPa pour les bien irriguées et -0.6 MPa pour les stressées. Les pots sont pesés trois fois par jour et des stations hydriques ajoutent de l'eau si nécessaire (520 U, Watson Marlow, Wilmington, MA, USA).

Après le semis, du septième au trente sixième jour, chaque plante était photographiée de manière journalière : 13 photos prises, avec 12 vues latérales espacées chacune d'une rotation de 30° et une vue au-dessus (Fig. 4B). Les cycles d'imagerie ont été réalisés entre 21h et 5h.

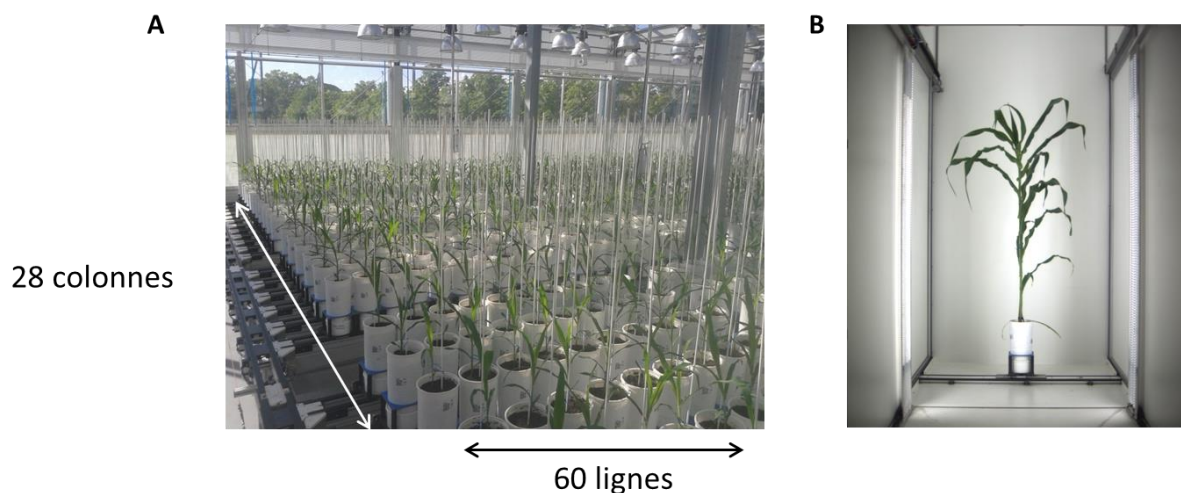


FIGURE 4 Dispositif expérimental du chapitre 2. (A) Chacune des plantes est disposée aléatoirement selon 28 colonnes et 60 lignes. (B) Chaque jour, les plantes sont photographiées 13 fois selon 12 vues latérales et 1 au-dessus.

3. La plateforme à haut débit PhenoDyn

Le panel de lignées multi-espèces fut cultivé pendant 35 jours dans la plateforme à haut-débit PhenoDyn (<https://www6.montpellier.inra.fr/lepse/M3P>) sur le campus de l'INRA-SupAgro (France, $43^\circ 37' 02''$ N, $3^\circ 18' 51''$ E) sous conditions contrôlées (expérimentation 3). Les températures minimales et maximales étaient respectivement de 19°C et 25°C . Les plantes ont été cultivées dans des pots de 9L (avec 17.5 cm de diamètre et 38.5 cm de profondeur) remplis d'un substrat composé d'un mélange de 30% d'argile et 70% de compost organique.

Chaque plante a été répétée 3 fois en condition bien irriguée et 3 fois en condition de stress hydrique. Dans la plateforme PhenoDyn, les plantes sont disposées sur des balances individuelles (Fig. 5A). Le potentiel hydrique est maintenu pour les stressées entre -0.3 et -0.4 MPa, entre -0.05 et -0.01 MPa pour les bien irriguées.

Pour chacune des plantes, une feuille (cinquième pour le blé et sixième pour les 3 autres espèces) est « pincée » (Fig. 5B). Cette pince est reliée à un poids par un fil (Fig. 5C). Lors de la croissance foliaire, le fil bouge le long d'un capteur de déplacement rotatif (RDTs 60-1045 Full Smart Position Sensor; Spectrol Electronics, Ltd, Wiltshire, England) (Fig. 5C). Ce dispositif permet de mesurer quotidiennement l'élongation foliaire de la feuille sélectionnée.

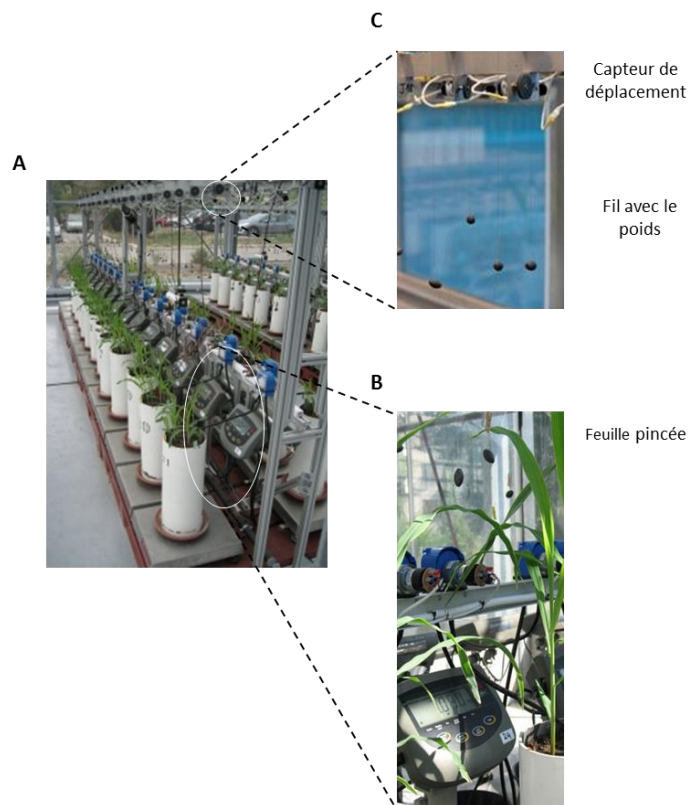


FIGURE 5 Dispositif expérimental du chapitre 3. Chacune des plantes est disposée sur une balance qui permet de calculer de manière journalière son poids. Le statut hydrique du sol est maintenu à une valeur cible par l'irrigation individuelle. (A) Une rangée de plantes disposées sur les balances. (B) Illustration d'une feuille « pincée ». (C) Capteurs de déplacement rotatif et les fils avec le poids qui permettent de mesurer l'élongation foliaire.

III. Méthodes générales

Au cours de ces trois expérimentations, des traits fonctionnels ont été mesurés aux différentes échelles de la plante : foliaire, racinaire et plante entière. Tous n'ont pas été mesurés dans chacune des expérimentations. Mais pour ceux qui le sont, les méthodes de

calcul sont identiques. Dans cette partie, chacune des mesures réalisées est expliquée, plus d'informations sont disponibles dans le matériel et méthodes de chaque chapitre.

1. Mesure des traits foliaires

À l'échelle foliaire, plusieurs traits fonctionnels ont été analysés lors des trois expérimentations. Les abréviations et unités utilisées dans les trois chapitres sont données ci-dessous (Tableau 1).

TABLEAU 1 Abréviations et unités des traits foliaires, telles qu'utilisées dans les chapitres.

Trait fonctionnel	Traduction anglaise	Abréviations	Unité
<i>Au cours de la croissance végétative</i>			
Taux d'élongation foliaire	Leaf elongation rate	LER	mm d ⁻¹
Durée de vie de la feuille	Leaf longevity	LL	°Cd
Taux photosynthétique maximal	Maximal photosynthetic rate	A _{max}	nmol m ⁻² s ⁻¹
Taux d'azote foliaire	Leaf nitrate content	LNC	%
<i>A la récolte</i>			
Masse surfacique foliaire	Leaf mass per area	LMA	g m ⁻²
Surface spécifique foliaire	Specific leaf area	SLA	m ² g ⁻¹
Surface foliaire	Leaf area	LA	cm ² ou m ²
Masse foliaire sèche	Leaf dry mass	LDM	g
Capacité photosynthétique maximale	Maximal photosynthetic capacity	A _{mass}	nmol g ⁻¹ s ⁻¹

a. Mesure au cours de la croissance végétative

Lors de la croissance végétative de la plante, la quatrième feuille est observée quotidiennement. De son apparition jusqu'à sa sénescence, la durée de vie de la feuille est calculée en degrés jours. Pour cela, les températures quotidiennes moyennes recueillies par la station météorologique INRA-SupAgro sont cumulées pour obtenir des degrés jours.

Dans la plateforme PhenoDyn, le taux d'élongation foliaire est mesuré quotidiennement sur une feuille (cinquième ou sixième) grâce à des capteurs de déplacement rotatif (RDTs 60-1045 Full Smart Position Sensor; Spectrol Electronics, Ltd, Wiltshire, England) (Fig. 6A). Après avoir enlevé les erreurs de mesure possibles, le taux d'élongation foliaire est calculé en moyennant les valeurs des trois premiers jours.

Sur la même feuille, pour mesurer le taux photosynthétique maximal, on utilise des appareils photosynthétiques portatifs, avec une chambre foliaire d'assimilation (CIRAS, PP systems and LI-6400XT, LI-COR) (Fig. 6B). Les mesures sont faites à humidité constante (80 %), à température ambiante (25°C), à une constante concentration de CO₂ atmosphérique (400 ppm) et à lumière saturante (PAR = 1500 $\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$).

Sur la même feuille, le taux d'azote foliaire est mesurée grâce à la spectroscopie infrarouge au moyen d'un spectromètre infrarouge (NIRS) (FieldSpec 2,500 ; Anatyca Spectral Devices (ASD) Inc., Boulder, CO, USA) (Fig. 6C). Deux spectres sont pris par feuille grâce à des clips foliaires et un fond blanc pour les mesures de réflectance. Le taux d'azote foliaire est alors estimé à partir de ces spectres, en utilisant une calibration définie au préalable avec une grande variété de blés (Ecarnot et al., 2013).



FIGURE 6 Mesures de trois traits foliaires au cours de la croissance végétative. (A) Poids attachés aux feuilles reliés aux transducteurs de déplacement rotatif dans PhenoDyn pour calculer l'élongation foliaire. (B) Mesure de la vitesse photosynthétique grâce à l'appareil portatif CIRAS. (C) Prélèvement des spectres sur les feuilles sélectionnées grâce au NIRS.

b. Mesure à la récolte

A la récolte, la feuille mûre, utilisée pour les mesures précédentes, est prélevée. Après une réhydratation à 4°C pendant 24 heures, la feuille est scannée (150 dpi). Sa surface foliaire est calculée grâce au logiciel ImageJ (ImageJ ; U.S. National Institutes of Health, Bethesda, MD, USA). Cette méthode est utilisée pour les feuilles de blé, mil et sorgho. Pour

les feuilles de maïs, la longueur et la largeur sont mesurées et utilisées pour calculer la surface foliaire (Sezer et al., 2009).

Ensuite, la même feuille est mise pendant 72 heures à 60°C pour déterminer sa masse sèche.

Pour les feuilles de blé, mil et sorgho, la masse surfacique foliaire est calculée comme le ratio de la masse sèche de la feuille par la surface foliaire. Pour le maïs, dix ponçons sont réalisés de part et d'autre de la veine principale le long de la feuille (aire du ponçon = 50.26 mm²). Ils sont ensuite déposés à 60 °C pendant 72h pour déterminer leur poids sec total. Ce résultat est alors divisé par la surface des ponçons pour obtenir la masse surfacique foliaire.

Avec la masse surfacique foliaire, la capacité photosynthétique maximale est calculée comme le ratio du taux photosynthétique maximal par la masse surfacique foliaire. L'inverse de la masse surfacique foliaire est la surface spécifique foliaire.

2. Mesure des traits racinaires

À l'échelle racinaire, des traits fonctionnels ont été analysés uniquement pour le premier chapitre. Dans ce chapitre, leurs mesures sont plus détaillées. Les abréviations et unités utilisées pour la première expérimentation sont données (Tableau 2).

TABLEAU 2 Abréviations et unités des traits racinaires, telles qu'utilisées dans le chapitre 1.

Trait fonctionnel	Traduction anglaise	Abréviation	Unité
<i>A la récolte</i>			
Angle racinaire	Crown root angle	RA	°
Diamètre racinaire moyen	Mean root diameter	RD	mm
Proportion de racines fines	Percent of fine roots	PFR	%
Longueur spécifique racinaire	Specific root length	SRL	m g ⁻¹
Poids sec du système racinaire	Root dry weight	RDW	g

À la récolte, l'angle racinaire est déterminé comme l'angle entre les racines et la surface du sol (Fig. 7A). Après nettoyage du système racinaire, deux racines séminales sont prélevées et scannées (600 dpi) (Fig. 7B). Le scan obtenu est analysé par le logiciel

WinRHIZO Pro afin de calculer la proportion de racines fines, le diamètre racinaire moyen et la longueur racinaire (version 2009 ; Regent Instrument, Quebec, Canada) (Fig. 7C). Le poids sec de ces deux racines séminales est obtenu après 72h à 60°C. Le quotient de leur longueur racinaire par leur poids permet d'obtenir la longueur racinaire spécifique.

L'ensemble du système racinaire est déposé à l'étuve à 60 °C pendant 72h pour obtenir le poids total sec du système racinaire.

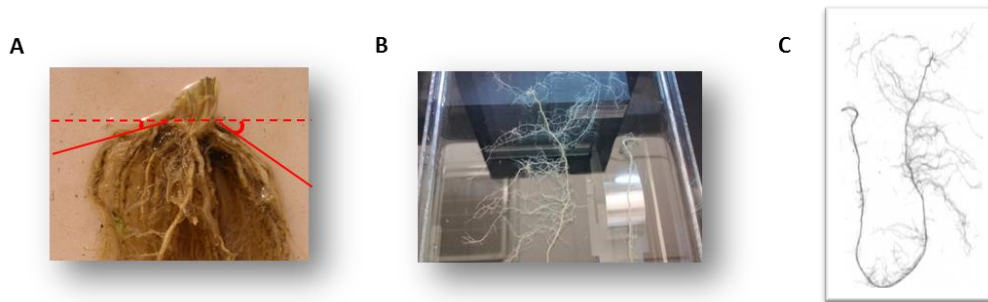


FIGURE 7 Les différentes étapes d'analyse du système racinaire. (A) L'angle racinaire est calculé entre le début du système racinaire et l'horizontal représentant le sol. (B) Les deux racines séminales choisies sont scannées (600 dpi). (C) Le scan obtenu est ensuite analysé par le logiciel WinRHIZO.

3. Mesure des traits plante entière

À l'échelle de la plante entière, plusieurs traits fonctionnels ont été analysés lors des trois expérimentations. Les abréviations et unités utilisées dans les trois chapitres sont données ci-dessous (Tableau 3).

TABLEAU 3 Abréviations et unités des traits plante entière, telles qu'utilisées dans les chapitres.

Trait fonctionnel	Traduction anglaise	Abréviation	Unité
<i>Au cours de la croissance végétative</i>			
Croissance absolue de la plante	Absolute plant growth	PG	g d ⁻¹
<i>A la récolte</i>			
Poids frais de la partie aérienne	Aboveground plant fresh biomass	PM	g
Poids sec de la partie aérienne	Aboveground plant dry mass	PDM	g
Ratio du poids sec de la partie racinaire par la partie aérienne	Root-to-shoot ratio	RSR	
Hauteur étirée	Plant height	H	cm
Diamètre de la plante	Plant diameter	PD	cm
Surface foliaire totale	Total leaf area	PA	m ²

A la récolte, pour l'expérimentation 1, la « hauteur étirée » est mesurée du sol jusqu'à la feuille la plus longue (Fig. 8A). Un autre trait architectural est mesuré, le diamètre de la plante, qui représente la distance entre les deux feuilles les plus éloignées (Fig. 8B).

Dans l'expérimentation 2, la surface totale de la plante est estimée à partir des photos réalisées.

Après ces mesures, la partie aérienne de la plante est récoltée. Son poids frais est calculé. Ensuite, son poids sec est obtenu après 72 heures à 60°C. Avec les poids secs des parties souterraines et aériennes de la plante, le ratio de l'un sur l'autre peut être calculé.

Pour l'expérimentation 2, à partir des estimations faites pour le poids frais au cours du temps à travers les photos réalisées, la croissance absolue de la plante a été estimée.

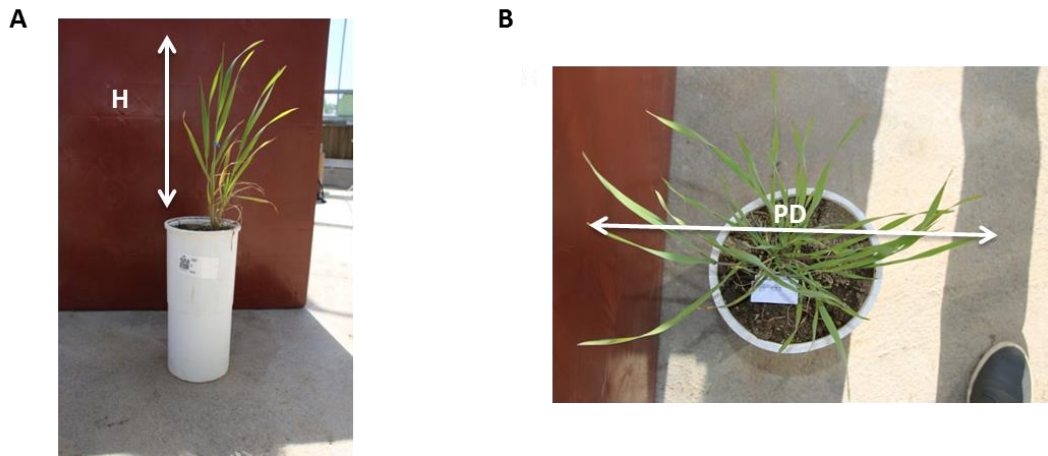





FIGURE 8 Différentes mesures des traits fonctionnels à l'échelle de la plante entière. (A) La hauteur étirée de la plante pour l'expérience 1 est mesurée comme la longueur entre le sol et la plus grande feuille. (B) Le diamètre de la plante est obtenu en mesurant la longueur entre les deux plus grandes feuilles opposées.

TABLEAU 4 Récapitulatif des traits mesurés au cours des trois expérimentations.

Expérimentations	Matériel végétal	Lieu	Traits foliaires	Traits racinaires	Traits plantes entière
Expérimentation 1	Série de domestication du blé dur	En extérieur sur le campus INRA-SupAgro 	A_{mass} LMA LA LL LNC	SRL PFR RA RD RDW	PDM RSR H PD
Expérimentation 2	Panel d'hybrides de maïs	Plateforme PhenoArch 	SLA	 	PM PG PA
Expérimentation 3	Plusieurs panels de lignées de maïs, blé tendre, sorgho et millet	Plateforme PhenoDyn 	A_{mass} LMA LA LER	 	PDM

IV. Analyse statistique

L'ensemble des données obtenues au cours de ce travail de thèse ont fait l'objet de différentes analyses statistiques à l'aide du **logiciel R 3.5.0**.

1. La variabilité et l'héritabilité des traits fonctionnels

Afin d'étudier la variabilité intraspécifique, on réalise des analyses univariées. Pour chacun des chapitres, on a réalisé une analyse de variance (ANOVA) sur chacun des traits fonctionnels étudiés. L'objectif est d'expliquer le trait en fonction de variables explicatives, par exemple le scénario hydrique. L'analyse consiste à tester si les différences de variation dans chaque groupe défini par les modalités des variables explicatives (exemple : bien irrigué vs déficit hydrique) s'écartent de manière significative ($P < 0.05$) de la valeur 0. Avec cette analyse statistique, nous pouvons étudier les impacts des conditions environnementales ou la variabilité entre génotypes sur la valeur du trait fonctionnel.

L'héritabilité au sens large a été calculée pour les traits fonctionnels étudiés au cours de chaque expérimentation. Au sein de chacune des espèces, elle a été calculée avec des modèles mixtes sur les génotypes, en séparant les conditions hydriques (selon l'expérimentation).

2. Analyser les corrélations, covariations et contraintes

Afin d'étudier les relations entre traits, et leurs réponses face aux conditions environnementales, des analyses bivariées sont effectuées. Selon l'objectif recherché, il y a différentes manières d'analyser les relations entre deux traits fonctionnels, X et Y :

- La *corrélation* est une mesure statistique qui détermine s'il y a présence ou absence d'une association entre X et Y. Il s'agit alors de représenter une relation linéaire entre ces deux variables.
- Pour étudier les *covariations*, *compromis* et *contraintes* entre X et Y, on utilise des régressions linéaires. Elles décrivent comment une variable indépendante est numériquement reliée à une autre variable. Il s'agit alors d'adapter la relation linéaire pour avoir la meilleure estimation possible de Y sur la base de X.

Dans cette partie, une description des différentes analyses statistiques pour étudier les corrélations, covariations et contraintes entre X et Y est donnée.

Le coefficient de *corrélation* (r^2) et sa significativité (P) entre X et Y permet de tester leur éventuelle combinaison. Une valeur positive et significative indique une variation

simultanée dans le même sens, et une valeur négative et significative une variation dans le sens inverse. Dans ce travail de thèse, on s'intéresse au coefficient de Spearman (package `cor.test`). Ce coefficient de corrélation est calculé sur les rangs d'échelles ordinales. Pour X et Y séparément, chacune des valeurs se fait attribuer un rang dans l'ordre décroissant; c'est-à-dire que la valeur la plus haute se fait attribuer le rang 1 et la suivante par ordre décroissant le rang 2 (Fig. 9A). On peut ainsi comparer les valeurs de X et Y rang par rang.

Pour étudier les *covariations* entre X et Y, deux types de régression linéaire sont utilisées. Les régressions linéaires de type I permettent de déterminer si les valeurs de Y peuvent être associées à celles de X (pente de la relation différente de 0) (Fig. 9B). De plus, l'étude de son coefficient de détermination (R^2) et sa *pvalue* (*P*) permet d'analyser la force et la significativité de cette relation, c'est-à-dire à quel point une variation de Y peut être expliquée par une régression linéaire sur X (Warton et al., 2006).

En écologie, pour étudier l'existence de *contraintes et de compromis* entre traits, Y n'est pas estimé en fonction de X, mais on cherche la meilleure relation possible entre les deux (Warton et al., 2012). De plus, les traits fonctionnels étudiés sont souvent biologiquement interdépendant, il ne semble donc pas raisonnable de donner le même poids aux variables X et Y. Il est nécessaire de faire une estimation de la meilleure relation décrivant au mieux la dispersion bivariée de X et Y, et de mettre en évidence les espaces non occupés (Warton et al., 2006). Pour cela, des régressions linéaires de type II sont utilisées (Kühner and Kleyer, 2008). En écologie, on utilise la méthode des moindres carrés où la droite de régression est estimée par rapport à une standardisation des deux axes principaux (SMA : « Standardized major axis ») (Warton et al., 2012) (Fig. 9C). Avec cette standardisation, les relations sont estimées avec une plus grande précision. L'erreur standard de la pente est réduite, permettant une meilleure comparaison des régressions. Les pentes, interceptes et significativités des droites de régression sont étudiées afin de tester des différences significatives selon des groupes préalablement définis (package `smatr`).

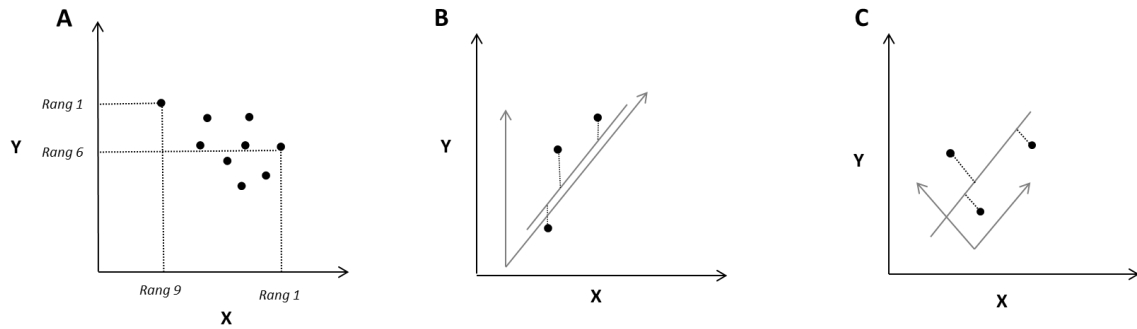


FIGURE 9 Différentes méthodes pour comparer les relations entre deux traits fonctionnels X et Y. (A) Le coefficient de corrélation sur les rangs (ou Spearman) permet de comparer si les valeurs les plus fortes sur X sont aussi les plus fortes sur Y. (B) La régression linéaire de type I permet de prédire Y à partir de X ; si la pente de cette relation est différente de 0, on pourra en déduire que Y est associé à X. (C) : la régression linéaire de type II permet une meilleure estimation de la dispersion bivariée de X et Y quand leurs échelles ne sont pas comparables. La standardisation des axes principaux (SMA) se fait en les rééchelonnant à partir de données standardisées par la méthode des moindres carrés (Warton et al., 2006).

3. Intégrer les relations entre traits

Afin d'étudier et de décrire l'ensemble des traits fonctionnels, des analyses descriptives multivariées sont utilisées. Ces études permettent de synthétiser et de visualiser rapidement une grande quantité d'information. Dans ce travail de thèse, on utilise des analyses factorielles qui permettent de représenter en 2 dimensions des données multidimensionnelles.

Avec des variables quantitatives, on réalise des analyses en composantes principales (ACP) (package FactoMineR). L'ACP repose sur l'étude de corrélation entre les variables prises globalement. Ici, on utilise les corrélations de Spearman, décrites préalablement. L'ACP définit 2 ou 3 nouvelles variables (composantes principales) qui seront utilisées pour représenter les données plus simplement. Les données projetées ont été au préalable standardisées, c'est-à-dire centrées-réduites avec une moyenne et un écart-type égaux respectivement à 0 et 1. Les composantes de l'ACP sont définies comme combinaisons linéaires des p variables initiales. Les données sont alors représentées (projetées) à l'aide des composantes (Fig. 10). Deux représentations graphiques sont alors utilisées pour analyser l'ACP : le cercle des corrélations entre les traits étudiés (Fig. 10A) et la représentation des individus selon les composantes (Fig. 10B). Le cercle des corrélations représente le poids de chacun de traits sur les composantes obtenues par l'ACP (Fig. 10A). Il illustre aussi les différentes corrélations entre les traits étudiés. Dans la représentation des individus, leurs

coordonnées sont obtenues sur les nouvelles composantes calculées par l'ACP (Fig. 10B). Cette représentation permet de discriminer les individus sur les composantes principales. L'analyse simultanée des deux représentations permet de discriminer des individus ou des groupes d'individus selon leurs valeurs pour les traits.

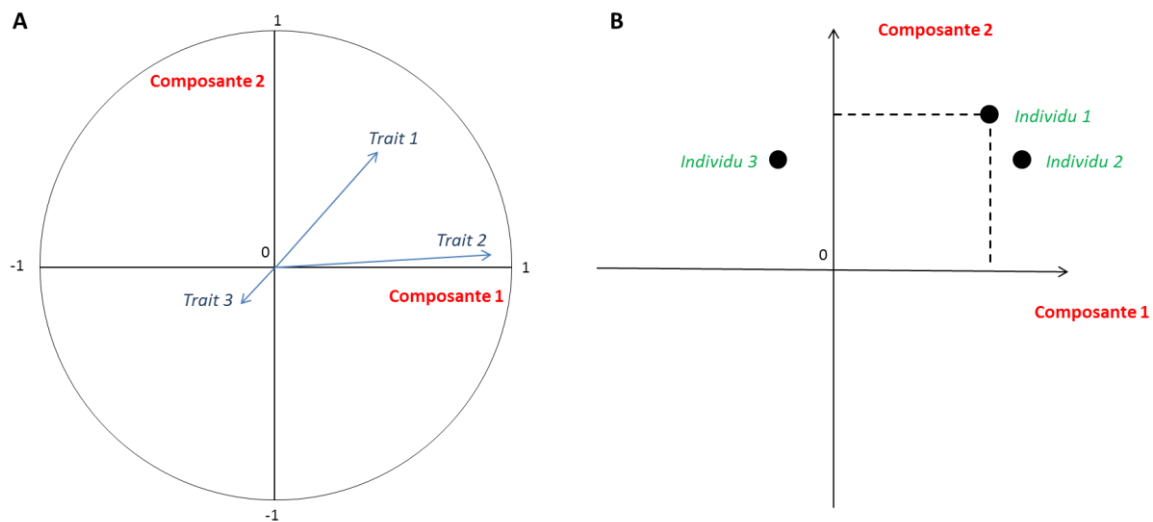


FIGURE 10 Les deux représentations graphiques de l'analyse en composantes principales (ACP). (A) Cercle des corrélations entre les traits étudiés. Le trait 2 est fortement représenté sur la composante 1 et peu sur la composante 2. Le trait 1 est représenté de la même manière sur les deux composantes. Le trait 3 n'est pas bien représenté dans ce plan formé par les deux composantes principales. Les positions opposées du trait 1 et 3 suggèrent une corrélation négative. (B) Représentation des individus selon leurs valeurs obtenues pour chacune des composantes. Les individus 1 et 2 sont proches dans la représentation avec les deux composantes principales. À l'inverse, l'individu 3 est éloigné. L'analyse des deux représentations suggère que le trait 2 discrimine les individus 1 et 2, de l'individu 3.

Lorsqu'il y a des variables qui peuvent être structurées en groupe, on réalise une analyse factorielle multiple (package FactoMineR). L'AFM est une synthèse de l'ACP, elle permet de la généraliser à des variables hétérogènes. Au cours de l'AFM, les variables du même groupe sont normalisées en utilisant la même valeur de pondération, qui peut varier d'un groupe à l'autre (Pagès, 2002). En écologie, ce genre d'analyse est utilisé lorsque l'individu peut être discriminé par une ou plusieurs variables. Par exemple, quand on étudie l'impact du stress hydrique sur les corrélations entre traits, chaque individu est caractérisé par deux valeurs de traits selon le traitement hydrique. Ce genre d'analyse permet une visualisation plus explicite de l'impact du stress hydrique sur les corrélations entre traits.

Afin d'intégrer toutes les corrélations entre traits étudiés, une analyse de réseaux peut être réalisée (package igraph). Les analyses de réseaux sont des approches quantitatives qui illustrent les connections et les distances entre les objets représentés dans le graphique (Messier et al., 2017). Ici, les objets sont les traits étudiés. Ils sont alors représentés comme des « nœuds » et leurs connections comme des « bords ». Seules les corrélations significatives sont représentées ($P < 0.05$), on s'intéressera aux corrélations de Spearman dans ce travail de thèse. Seules les corrélations avec des coefficient de corrélations plus haut que 0.25 sont gardées pour éviter les corrélations qui n'ont pas de base mécanique (Poorter et al., 2014). Des graphes de réseaux sont alors construits et analysés en deux dimensions. L'épaisseur du trait entre les nœuds augmente avec un coefficient de corrélation plus grand. Ce genre de représentation permet d'intégrer toutes les corrélations entre les traits étudiés sur un même graph.

Chapitre 1 :

Les impacts de la sélection artificielle sur
l'espace phénotypique des espèces cultivées

Présentation générale

Ce premier chapitre concerne l'ensemble des études réalisées sur le blé dur en conditions extérieures. À partir d'une **série de domestication du blé dur**, les principaux objectifs de ce premier chapitre sont : i) analyser les compromis écophysologiques chez une espèce cultivée, ii) élargir le syndrome de domestication du blé dur et iii) étudier les changements dans la stratégie d'utilisation des ressources au cours de la domestication.

Avec l'expérimentation 1, 13 **traits fonctionnels** ont été étudiés sur trois sous-espèces représentatives de la domestication du blé dur (voir la partie Matériel et Méthodes pour plus d'informations). Leur étude a illustré des différences dans la morphologie et l'architecture des **systèmes aériens et souterrains** entre les quatre groupes étudiés. De plus, une étude approfondie des réseaux possibles entre ces 13 traits a mis en évidence des changements dans leurs relations au cours de la domestication. Les différences physiologiques liées à ce résultat nous ont permis de conclure sur un changement dans la **stratégie fonctionnelle de la plante** pour l'utilisation des ressources : les formes modernes ont une **stratégie plus « acquisitive des ressources »** que les formes ancestrales. La caractérisation du phénotype des espèces cultivées, qui s'appuie sur l'étude de traits fonctionnels végétatifs, suggère un syndrome de domestication plus complet. Nos résultats illustrent l'intérêt d'une telle approche pour élargir le **syndrome de domestication des espèces cultivées**.

Les résultats obtenus avec cette étude sont présentés sous la forme d'un article scientifique.

Shifts in plant functional strategies over the course of wheat domestication

Agathe Roucou^{1,2}, Cyrille Violle^{1*}, Florian Fort¹, Pierre Roumet³, Martin Ecarnot³ and Denis Vile^{2*}

¹ Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive (UMR 5175), CNRS, Université de Montpellier, Université Paul Valéry Montpellier, EPHE, Montpellier, France.

² Laboratoire d'Ecophysiologie des Plantes sous Stress Environnementaux (LEPSE), UMR759, INRA-SupAgro, Montpellier, France.

³ Amélioration Génétique & Adaptation des Plantes (AGAP), UMR1334, INRA, Montpellier, France.

Keywords: agroecology, domestication syndrome, ecophysiological trade-off, functional coordination, human selection, phenotypic integration, phenotypic space, plant economics spectrum, plant functional strategies, plant functional trait.

Introduction

The domestication of plants has led to spectacular phenotypic modifications in the goal of yield improvement (Zeder et al., 2006; Meyer et al., 2012). Such domestication syndromes previously described (e.g., Fuller et al., 2014) are however incomplete given that the change in plant strategies has never been fully explored (Milla et al., 2015). Today, it is crucial to understand how cultivated plants are adapted to novel environments (Guarda et al., 2004; Denison, 2012) through the analysis of phenotypic traits not directly targeted by human selection (Denison et al., 2003; Martin and Isaac, 2015b; Milla et al., 2014, 2015). This should reveal hidden ecophysiological and biophysical constraints within the phenotype, help identify plant breeding limitations, and explore the unintended consequences of crop domestication (Meyer et al., 2012; Milla et al., 2015). In an agroecological context, identifying potential ecophysiological shifts over the course of domestication is particularly promising. First, this can help target ‘lost’ traits and trait combinations that allowed wild ancestors to be adapted to ‘low-input’ environments characterized by a lower amount of fertilization and/or pesticides (Wood et al., 2015). Second, this can emphasize within-crop potential phenotypic variability (Prieto et al., 2017), the raw material for the conception of crop mixtures that could be designed to maximize the diversity of traits related to resource-use complementarity (Litrice and Violle, 2015). Indeed, a key postulate of functional ecology is that plant functional traits are proxies for species’ niche axes and the ability of species (or genotypes) to capture and use resources (McGill et al., 2006; Violle et al., 2007; Violle and Jiang, 2009). As a consequence, natural ecosystems composed of species characterized by contrasting plant functional traits and strategies should maximize several functions including biomass production (Gross et al., 2017). If this is the case in cultivated systems too, it could be possible in those systems to favour yield production as well as other ecosystem services while limiting fertilization through the optimization of crop resource use by complementarity mechanisms among varieties displaying contrasted values for pivotal functional traits (Barot et al., 2017). This is one of the foundation stones of agroecology (Malézieux et al., 1999). In this article, analyzing a unique domestication historical series of tetraploid wheat (*Triticum turgidum* L.), we highlight how revisiting plant domestication through bridging concepts from both agronomy and ecology can be used to further advance the emerging field of agroecology.

During the process of plant domestication, selection pressure have impacted vegetative growth and reproductive organs of a large range of crop species in the same way (the so-called ‘domestication syndrome’: Hammer, 1984). This is reflected by typical phenotypical

responses (Donald and Hamblin, 1983) such as: loss of dormancy, increase in seed size, modification of seed dispersal mode and apical dominance among other responses (Meyer et al., 2012). Until recently, geneticists and plant breeders believed that only a few genes were involved in this domestication syndrome. However, recent papers on different species (Swanson-Wagner et al., 2012; Bellucci et al., 2014; Beleggia et al., 2016) suggested that this syndrome has significantly affected the whole-plant functioning as well as a larger part of the genome. Thus the traits targeted by artificial selection may be more strongly correlated with other plant traits than previously thought, and considering whole-plant phenotypic response to domestication becomes a critical avenue for both theoretical and applied questions.

In ecology, comparative approaches based on the screening of several plant functional traits measured on the phenotype (Keddy, 1992; Violle et al., 2007) have allowed the identification of some key fundamental biophysical and ecophysiological laws of phenotypic diversification that seem to hold for a wide range of wild species (Westoby et al., 2002; Westoby and Wright, 2006; Shipley, 2007; Reich 2014; Garnier et al., 2016; Shipley et al., 2016). In particular, ecological strategies of wild plant species appeared to fall into a global universal economics spectrum (Reich et al., 1992; Westoby et al., 2002) where the position of each species could be explained by their ability to cope with their environment in terms of resource availability, occurrence of perturbations and biotic interactions, as well as constraints related to inherent covariations among traits. The ‘Leaf Economics Spectrum’ (LES) (Reich et al., 1997; Wright et al., 2004) is a particularly well studied ecophysiological trade-off. It describes resource economics strategies and associated construction costs that appear at the leaf level (Tosens et al., 2016). A notable illustration of the LES is the negative relationship between photosynthesis rate and leaf lifespan highlighted across species worldwide (Reich et al., 1992; Wright et al., 2004). This suggests that a leaf cannot simultaneously exhibit high metabolic rate and high structural defense, the latter being exhibited by denser tissues and a longer lifespan. In short, there should be a slow-fast growth-related trade-off in plants occurring at the organ level too, notably at the leaf level (Reich, 2014). Beyond the leaf scale that has been well explored in functional ecology, the exploration of root physiological and morphological traits– even if still overlooked – tends to similarly highlight the existence of a ‘Root Economics Spectrum’ that constraints resource foraging by roots and plant functioning more broadly (e.g., Ho et al., 2005; Mommer and Weemstra, 2012; Roumet et al., 2016; Wang et al., 2016). Finally, plant functional ecology theory suggests a coordination of above- and below-ground functioning which should summarize optimization of resource economy at the whole-plant level (Liu et al., 2010; Freschet et al., 2010; Freschet et al., 2013; Messier et

al., 2017) but also trade-offs between key functions such as resource acquisition and plant defense (Reich et al., 2003; Maire et al., 2009; Grubb, 2016). Overall, if those tradeoffs reflect structural constraints for the plant phenotype, they may be minimally modifiable by artificial selection. In that case, they could represent a strong limitation for the diversification of crop species over the course of domestication and for the improvement of yield-related traits in plant breeding programs (Milla et al., 2015).

In this study, we analyse the domestication history of tetraploid wheat through the lens of the theoretical corpus of trait-based ecology. Martin and Isaac (2015) called for a systematic characterization of crop phenotypes through the analysis of four main dimensions of functional trait variation: leaf, root, whole-plant, and reproductive traits. Given that the reproductive syndrome of domestication is well known in tetraploid wheat (Nesbitt, 1996), we therefore focus on the vegetative phenotype by measuring a set of root, leaf, and whole-plant traits (Table 1) associated with resource-use strategies and by analyzing their coordination within the phenotype. The domestication of wild emmer (*Triticum turgidum* ssp. *dicoccoides*) began in the mountains of the Fertile Crescent between the 8th and the 10th millennium BC. Firstly it led to a non-brittle hulled sub-species (*T. t.* ssp. *dicoccum*) which was one of the first cereals domesticated (Nesbitt, 1996). Then human-driven mutations at multiple loci, in particular at Tg – tenacious glume – and Q loci (Simonetti et al., 1999; Simons et al., 2006; Peleg et al., 2011), gave rise to traits such as soft glumes, non-hulled grains improving threshing efficiency (Tzarfati et al., 2013) and facilitating its widespread cultivation. This phenotypic change combined with hybridization between different forms (Matsuoka, 2011) led to free-threshing sub-species (including *T. t.* ssp. *durum*). Hulled grains and free threshing forms (from 7th and 3rd millenium BP respectively) played a crucial role in the development of Mediterranean civilizations. They became widely spread with the early agricultural movements leading to agriculture systems centralized around tetraploid wheat. Nowadays, elite durum varieties and landraces grown in different environments are of major importance for grain production in the Mediterranean basin (Araus et al., 2007). In this study, we took advantage of a unique collection of genotypes belonging to three main sub-species representative of tetraploid wheat domestication to experimentally examine changes in plant functional strategies over the course of this domestication history. First, we examined whether there had been a shift towards resource acquisition strategies due to the cultivation of modern varieties in high-input (water and fertilization) conditions. Second, we examined whether functional coordination and trade-offs are sensitive to human selection. We hypothesised that those biophysical constraints should still hold in both ancient and modern varieties, while

above- and belowground plant functioning may be decoupled in modern varieties due to potential adaptation to agricultural intensification. Finally, we discuss our results in the context of agroecology where novel plant functional strategies need to be explored for the design of crop systems where resource-use complementary could be promoted.

TABLE 1 List of morphological and physiological traits studied, their abbreviations, and units. Following the organization proposed by Garnier et al. (2017), traits are grouped per organ (leaf or root) or whole-plant level.

Trait	Abbreviation	Units
Leaf traits		
Maximum net photosynthetic rate	A_{mass}	$\text{nmol g}^{-1} \text{s}^{-1}$
Leaf mass per area	LMA	g m^{-2}
Leaf area	LA	m^2
Leaf nitrogen content	LNC	%
Leaf longevity	LL	$^{\circ}\text{Cd}$
Root traits		
Crown root angle	RA	$^{\circ}$
Mean root diameter	RD	mm
Percent of fine roots	PFR	%
Specific root length	SRL	m g^{-1}
Whole-plant traits		
Plant height	H	cm
Plant diameter	PD	cm
Plant dry mass	PDM	g
Root-to-shoot ratio	RSR	

Materials and methods

Plant material

We selected 40 genotypes from the domestication history of tetraploid wheat *Triticum turgidum* (Table S1, Supporting information). The history was split into three domestication groups corresponding to wild, primitive, and free threshing sub-species of tetraploid wheat domestication. The latter was split into two sub-groups according to the pre and post green revolution periods. To select these genotypes, a “core collection” was constructed by maximizing the genetic diversity of each group based on 21 non-linked microsatellite markers mapped on 14 *durum* chromosomes (Röder et al., 1998). From this collection, we used: ten

wild emmer genotypes (*T. turgidum* ssp. *dicoccoides*, DD), ten emmer primitive domestic genotypes (*T. turgidum* ssp. *dicoccum*, DC), and 20 durum wheat genotypes (*T. turgidum* ssp. *durum*). The durum wheat genotypes were split into two groups: the first (landrace) consists of 10 lines issued from landraces (ten genotypes) (DL hereafter) and the second one consists of 10 elite varieties registered in Europe after the Green Revolution (from 1970's to 1990's) (DE hereafter). The genotypes came from seed collections maintained in different stock centers (Table S1). For each genotype, seeds came from successive self-fertilizations realized in common gardens to limit residual heterozygosis and to ensure that the material is genetically fixed. Seeds were provided by INRA UMR AGAP in Montpellier.

Experimental design

We set up the experiment at the INRA-SupAgro campus (France, 43° 37' 02''N, 3° 51' 18'' E) for a duration of 90 days in outdoor conditions (minimal temperature = 2 °C and maximal temperature = 19 °C). Plants were grown in 9-L pots (17.5 cm diameter and 38.5 cm depth) filled with 2 mm sieved topsoil taken from a natural grassland (France, 44° 26' 25'' N, 3° 55' 58'' E; 0.994 g N kg⁻¹ soil, 4.17 g K kg⁻¹ soil and 0.166 g P kg⁻¹ soil). To synchronize germination, we put seeds into Petri dishes for three days at 4 °C, and four days at ambient temperature. After germination, two seedlings were transplanted (at 2 cm depth) in each pot and thinned to one plant per pot at the first leaf stage. We performed a randomized complete block design using five blocks, where each genotype was represented by one plant in each block. To avoid water stress, plants were watered once or three times per week with 150 mL of tap water, according to climatic conditions.

One genotype from *T. turgidum* ssp. *dicoccoides* did not grow up during the experiment; we eliminated it from the next measurements (Table S1).

Plant trait measurements

Leaf longevity calculated using thermal time (LL, °Cd) was estimated during vegetative growth from daily observations of the fourth leaf produced on each plant, from its appearance until its complete senescence. The sum of degree-days (° Cd) was calculated using a 0 °C base temperature and from appearance to complete senescence based on cumulated daily mean temperatures from the meteorological station located near the common garden.

We determined maximal photosynthetic rate (A_{\max} , nmol CO₂ s⁻¹) at vegetative stage on a fully expanded leaf (the seventh or eighth leaf produced) by using a portable

photosynthesis system with a leaf assimilation chamber (CIRAS, PP systems). Measurements were performed at constant relative humidity (80%), ambient temperature (25 °C), constant $[\text{CO}_2]_{\text{atm}}$ (400 ppm), and at saturating light (PAR = 1500 $\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$). Leaf nitrogen content (LNC, %) was determined non-destructively on the same leaf using near infrared spectroscopy (NIRS) with a portable near-infrared spectrometer (Fieldspec 2500, Analytical Spectral Devices (ASD) Inc., Boulder, Colorado, USA) used with the Leaf Clip and a white background panel for the measurement of reflectance, and using a calibration previously performed on a large range of wheat varieties (Ecarnot et al., 2013). For each leaf, we recorded two spectra on the ad-axial leaf surface at one and two thirds of the leaf length. The mean of these two spectra was used to estimate LNC.

Just before harvest, 90 days after sowing, we measured plant height (H, cm). At the same time, maximum plant diameter (PD, cm) was estimated as the length between leaves diametrically opposed. The leaves used for gas exchange measurements were collected and rehydrated in tap water at 4 °C during 24 hours. Then, we scanned them (150 dpi) and leaf area (LA, m^2) was determined by image analysis (ImageJ, U.S. National Institutes of Health, Bethesda, MD, USA). Each leaf was then dried at 60 °C during 72 h to determine leaf dry weight. We calculated leaf mass per area (LMA, g m^{-2}) as the ratio of leaf dry weight to leaf area, and we used it to calculate the maximal photosynthetic rate per unit of leaf dry mass as A_{mass} ($\text{nmol CO}_2 \text{g}^{-1} \text{s}^{-1}$). Remaining aboveground material was oven-dried for 72 h at 60 °C to determine shoot dry weight (SDW, g).

At harvest, above- and belowground parts were separated. We determined root crown angle as the angle between roots and the soil surface; horizontal was considered as 0° and vertical as 90°. The root system of each plant was cleaned with tap water. We selected two seminal roots, i.e. roots coming directly from the embryo (Richard et al., 2015) from each plant. We focused on seminal roots because they are primarily involved in adaptation to environmental changes in wheat (Richard et al., 2015; Richards and Passioura, 1981). Another advantage for a comparative screening approach is that seminal roots are produced immediately after germination and have therefore the same age at harvest for all the genotypes. Roots were scanned (600 dpi) to measure mean root diameter (RD, mm), root length and mean percent of fine roots (diameter < 0.2 mm; PFR, %) using WinRHIZO Pro (version 2009; Regent Instrument, Quebec, Canada). Dry weight of these roots was determined after drying 60 °C during 72 h. We calculated specific root length (SRL, m g^{-1}) as the root length divided by the root dry weight. Total root dry weight was determined after drying at 60 °C during 72 h (RDW, g). We calculated total plant dry mass (PDM, g) by

cumulating above- and belowground dry biomass. The root-to-shoot ratio (RSR) was also calculated.

Statistical analyses

We performed a principal component analysis (PCA) on genotype-level mean trait values to explore relationships between traits and to represent genotypes of different sub-species groups in a reduced dimensional space. We used the *varimax* function to improve the interpretation of the resulted PC axes. Statistical significance of multivariate differences between sub-species was tested using the Monte-Carlo permutation test [*randtest.between* function in *R/ade4* package, $n = 999$ (Dray and Dufour, 2017)].

For each trait, we performed a linear mixed model to test the main effects of sub-species, genotypes and block, where sub-species and block were treated as fixed factors and genotype effect as a random factor nested within the *ith* sub-species. Statistically significant differences between sub-species were determined from pairwise comparisons based on Tukey-adjusted least-squares means at a probability level of $P \leq 0.05$.

To characterize trait-trait relationships, we calculated Spearman's correlation coefficients for each sub-species using individual data. Based on those correlations, a network of trait relationships was drawn for each sub-species using the *network* R package. We considered a probability level of $P \leq 0.05$.

All statistical analyses were performed with the R software (R Core development team, 2017) using appropriate packages.

Results

Investigating a multi-trait multi-organ domestication syndrome

A principal component analysis was performed to analyse the pattern of trait covariations among the 39 studied genotypes. The first three principal components (PC) explained 34%, 21%, and 11% of the total variance, respectively (Fig. 1; see also Table S2). Leaf, root and whole-plant traits contributed uniformly to PC axes. PC1 opposed genotypes with high leaf longevity (LL) and root-to-shoot ratio (RSR) to genotypes characterized by high leaf nitrogen content (LNC), leaf area (LA) and plant height (H) (Fig. 1a). Root morphological traits, *i.e.* root diameter (RD) opposed to both specific root length (SRL) and percent fine root (PFR), contributed to PC1. Leaf morpho-physiological traits, *i.e.* leaf mass

per area (LMA) negatively correlated to maximum net photosynthetic rate (A_{mass}), and total plant dry mass (PDM) had also a strong contribution to PC2. Plant diameter (PD) was at an intermediate position between the two first PCs.

The projection of the genotypes in the PCA (Fig. 1b) showed that genotypes from ancestral (*T. turgidum* ssp. *dicoccoides*), first domesticated (*T. turgidum* ssp. *dicoccum*) and more recent (*T. turgidum* ssp. *durum*) sub-species were significantly discriminated in the first factorial plane ($P < 0.001$; permutation tests of between-sub-species PCA). However, high variability between genotypes was still distinguishable as indicated by the distance of the genotypes from the centroid of each sub-species group. This variability was mainly organized along an orthogonal axis to that defined by the alignment of the sub-species' centroids.

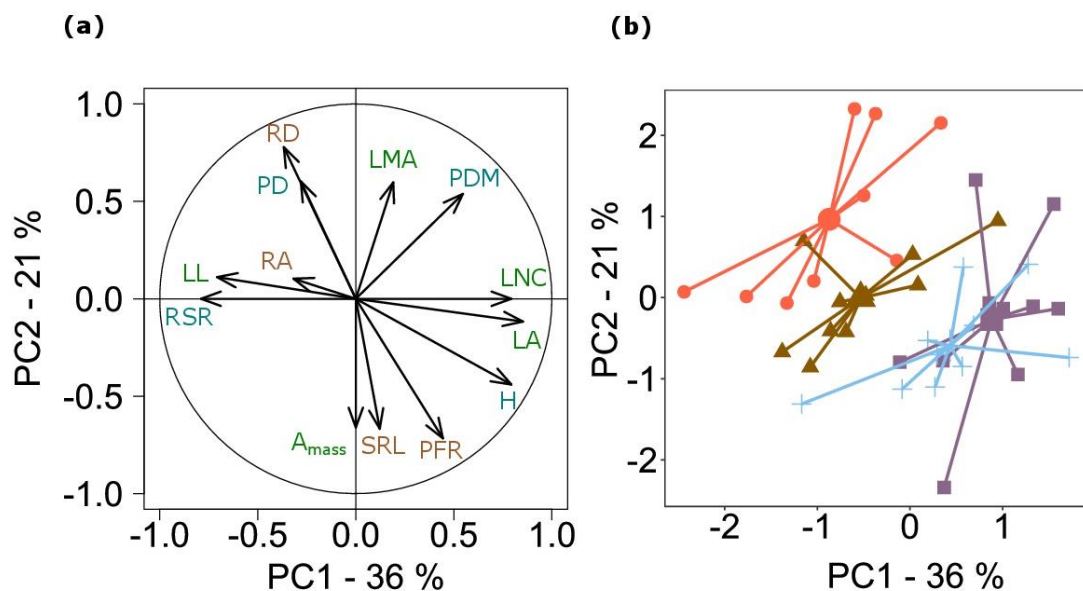


FIGURE 1 Results of the Principal Component Analysis (PCA) (first two axes represented) using leaf, root and whole-traits of the 39 studied wheat genotypes. (a) Representation of the leaf (green), root (brown) and whole-plant (blue) traits in the PC1-PC2 plan and (b) representation of the genotypes ($n = 39$) and the barycenters for each of the four sub-species, in the same factorial plan. *T. turgidum* ssp. *dicoccoides* genotypes are represented by red circles, *T. turgidum* ssp. *dicoccum* by brown triangles, *T. turgidum* ssp. *durum* (landrace) by purple squares and *T. turgidum* ssp. *durum* (elite) by blue crosses. A_{mass} : maximal photosynthetic capacity ($\text{nmol g}^{-1} \text{s}^{-1}$); LA: leaf area (m^2); LMA: leaf mass per area (g m^{-2}); LL: leaf longevity ($^{\circ}\text{Cd}$); LNC: leaf nitrogen content (%); RA: crown root angle ($^{\circ}$); D: mean root diameter (mm); SRL: specific root length (m g^{-1}); PFR: percent of fine roots (%); H: plant height (cm); PD: plant diameter (cm); PDM: plant dry mass (g); and RSR: root-to-shoot ratio.

Trait-by-trait variation over the course of domestication

Significant differences in A_{mass} , LA, LL and LNC were found across and within the four sub-species (Table 2; Fig. S1a-d). Specifically, A_{mass} was significantly higher in *T. turgidum* ssp. *durum* elites (DE) than in primitive sub-species (*T. turgidum* ssp. *dicoccoides*, DD, and *T. turgidum* ssp. *dicoccum*, DC) (Fig. 2a), whereas LL showed the reverse trend (Fig. 2c). LA was significantly higher in *T. turgidum* ssp. *durum* but with a significant decrease after the Green Revolution (Fig. 2b). LNC tended to be higher in *T. turgidum* ssp. *durum* sub-species compared to wild and primitive sub-species but the difference was only significant between *T. turgidum* ssp. *durum* landraces (DL) compared to *T. turgidum* ssp. *dicoccoides* (Fig. 2d). No significant differences between sub-species were found for LMA (Fig. 2e). As expected, the whole series of domestication was located in the “efficient resources acquisition” part of the worldwide Leaf Economics Spectrum identified for wild species (Fig. S4).

TABLE 2 Changes in functional traits during the domestication of tetraploid wheat. For each trait, P-values are provided for sub-species and genotypes nested within sub-species effects in linear mixed-effect models. The block effect was not significant for all traits except leaf area (LA; $P = 0.007$, and is not presented). For abbreviations, see Table 1.

Trait	Subspecies	Genotypes
Leaf		
A_{mass}	0.01	0.002
LA	<0.0001	<0.0001
LMA	0.4	<0.0001
LL	0.009	<0.0001
LNC	0.001	<0.0001
Root		
RA	0.03	0.2
RD	0.001	0.08
SRL	0.09	0.2
PFR	<0.0001	1
Whole-plant		
H	<0.0001	<0.0001
PD	<0.0001	<0.0001
PDM	0.63	<0.0001
RSR	0.005	<0.0001

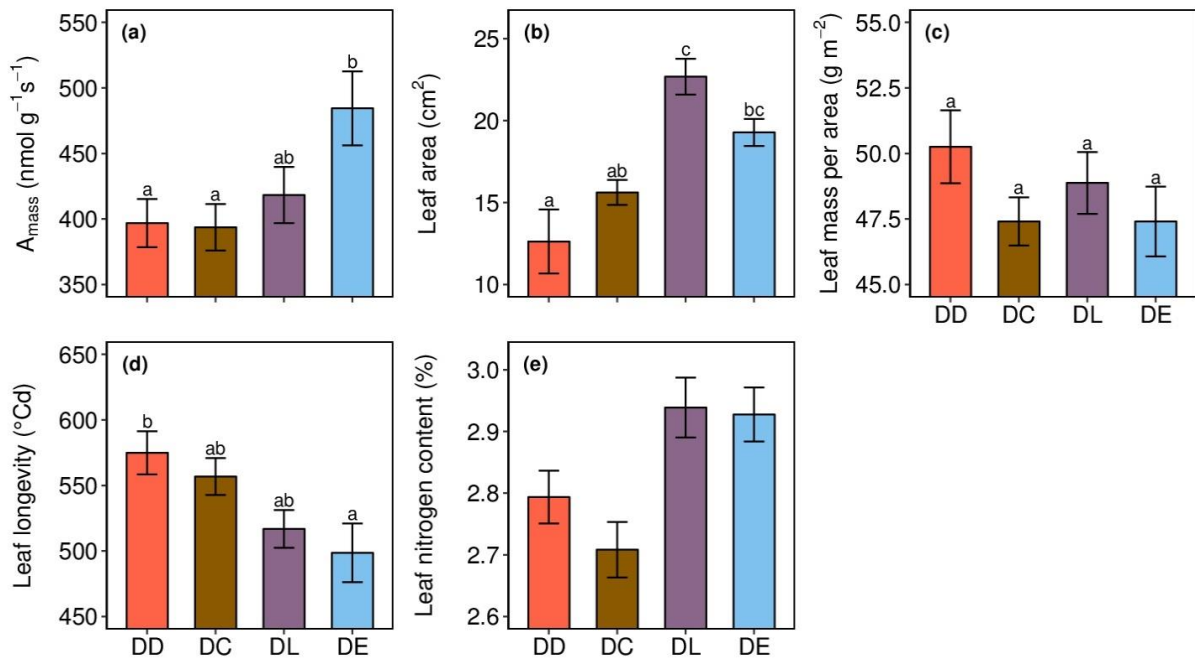


FIGURE 2 Variation in leaf trait values between the studied sub-species of tetraploid wheat. Five leaf traits were studied: (a) maximum net photosynthetic rate, (b) leaf area, (c) leaf longevity, (d) nitrogen content per unit of leaf dry mass and (e) leaf mass per area. Bars and error bars represent means \pm SEM ($n = 9-10$ genotypes) for each sub-species group coloured differently and ranked according to their dates of apparition during the domestication of durum wheat (DD: *T. turgidum* ssp. *dicoccoides* in red, DC: *T. turgidum* ssp. *dicoccum* in brown, DL: *T. turgidum* ssp. *durum* landrace in purple, DE: *T. turgidum* ssp. *durum* elite in blue). Different letters above bars indicate significant differences at $P < 0.05$ using Tukey's multiple comparison test.

Root crown angle (RA), RD and PFR differed significantly between sub-species (Fig. 3a-c) and between genotypes within sub-species for RA (Table 2; Fig. S2a). RA was lower in *T. turgidum* ssp. *durum* elites than in *T. turgidum* ssp. *dicoccoides* (Fig. 3a). *T. turgidum* ssp. *durum* landraces had lower mean diameter and higher percentage of fine root than *T. turgidum* ssp. *dicoccoides* and *T. turgidum* ssp. *dicoccum* genotypes, while *T. turgidum* ssp. *durum* elites had intermediate values between *T. turgidum* ssp. *dicoccum* and *T. turgidum* ssp. *durum* landraces but differed significantly from *T. turgidum* ssp. *dicoccoides* (Fig. 3b-c). SRL tended to increase during domestication but the differences between sub-species were not significant (Fig. 3d).

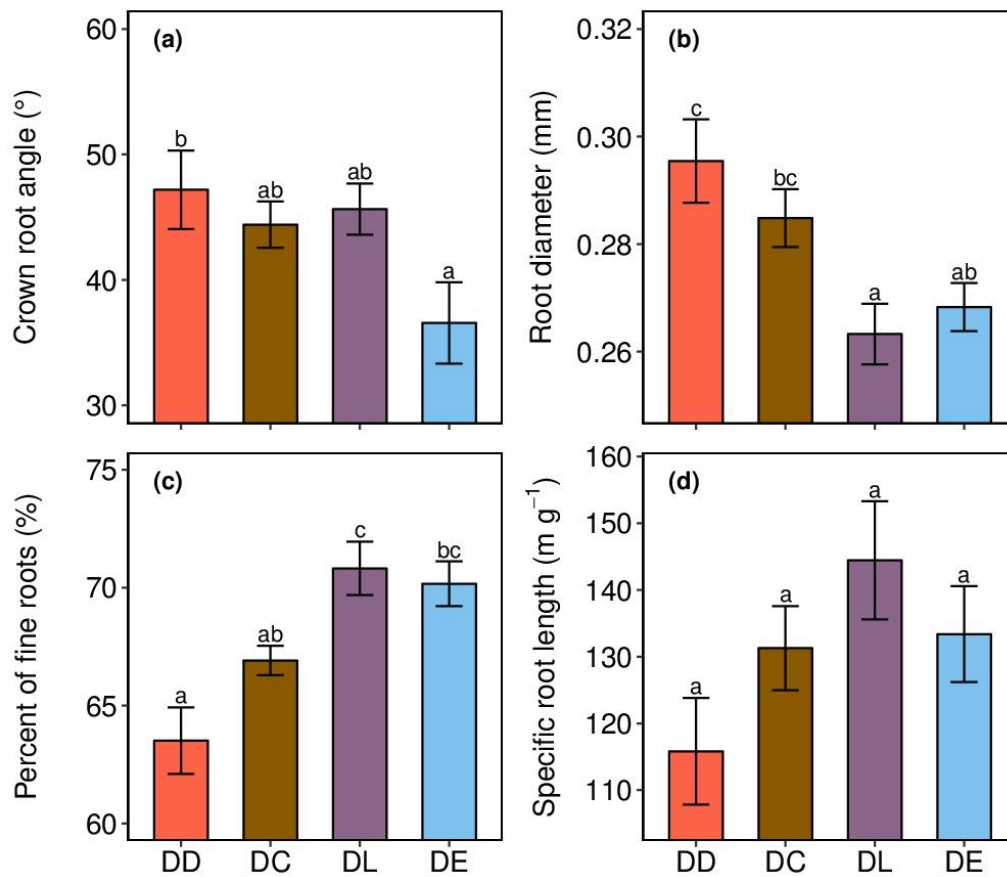


FIGURE 3 Variation in root trait values between the studied sub-species of tetraploid wheat. Four root traits were studied: (a) crown root angle, (b) root diameter, (c) percent of fine roots, (d) specific root length. Bars and error bars represent means \pm SEM ($n = 9-10$) for each sub-species group colored differently and ranked according to their dates of apparition during the domestication of wheat durum (DD: *T. turgidum* ssp. *dicoccoides* in red, DC: *T. turgidum* ssp. *dicoccum* in brown, DL: *T. turgidum* ssp. *durum* landrace in purple, DE: *T. turgidum* ssp. *durum* elite in blue). Different letters above bars indicate significant differences at $P < 0.05$, using Tukey's multiple comparison test.

Vegetative height (H) was significantly higher in *T. turgidum* ssp. *durum* landraces and elites compared to *T. turgidum* ssp. *dicoccoides* and *dicoccum* (Fig. 4a). In accordance with dwarf gene introgression, H decreased between *T. turgidum* ssp. *durum* landraces and elites (Fig. S3a). Similarly, PD strongly decreased between *T. turgidum* ssp. *dicoccoides* and other sub-species (Fig. 4b; Fig. S3b). PDM did not change significantly during domestication (Table 2; Fig. 4c). RSR was significantly lower for *T. turgidum* ssp. *durum* landraces than *T. turgidum* ssp. *dicoccoides* and *T. turgidum* ssp. *dicoccum* while *T. turgidum* ssp. *durum* elites had an intermediate mean value (Fig. 4d).

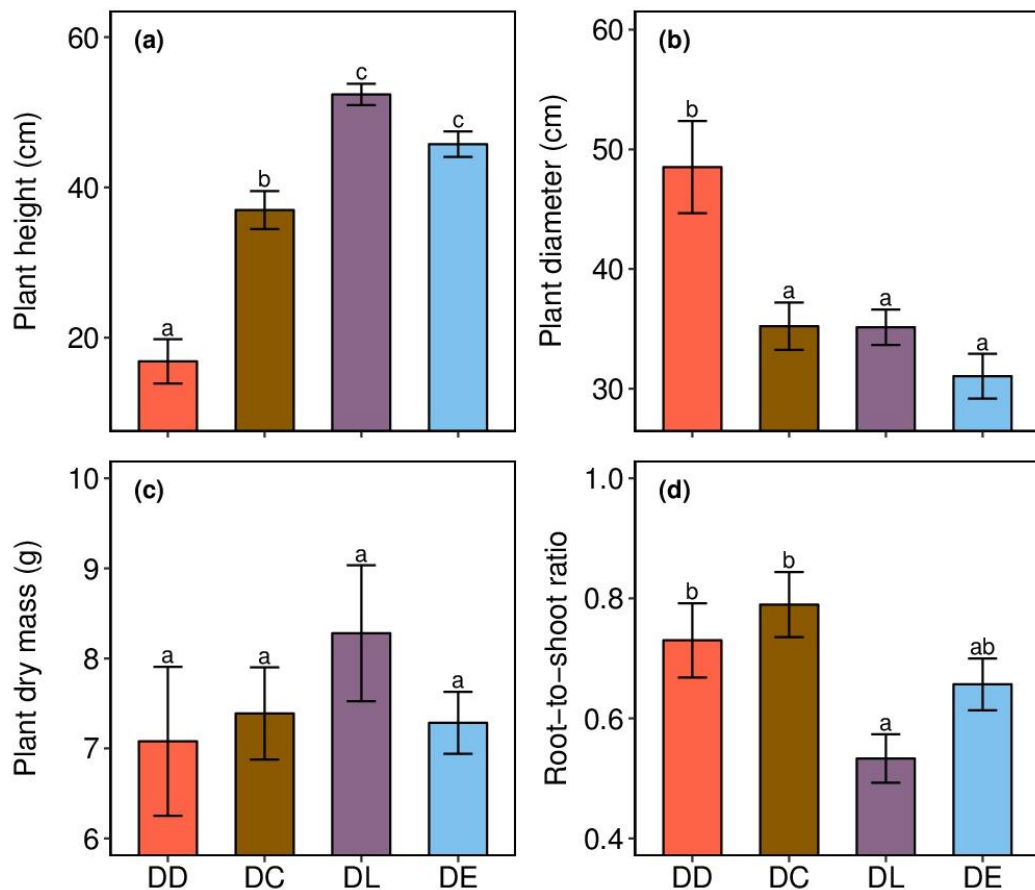


FIGURE 4 Variation in whole-plant trait values between the studied sub-species of tetraploid wheat. Four whole-plant traits were studied: (a) plant height, (b) plant diameter, (c) plant dry mass and (d) root-to-shoot ratio. Bars and error bars represent means \pm SEM ($n = 9-10$) for each sub-species group coloured differently and ranked according to their dates of apparition during the domestication of durum wheat (DD: *T. turgidum ssp. dicoccoides* in red, DC: *T. turgidum ssp. dicoccum* in brown, DL: *T. turgidum ssp. durum* landrace in purple, DE: *T. turgidum ssp. durum* elite in blue). Different letters above bars indicate significant differences at $P < 0.05$, using Tukey's multiple comparison test.

Shifts in trait-trait relationships during domestication

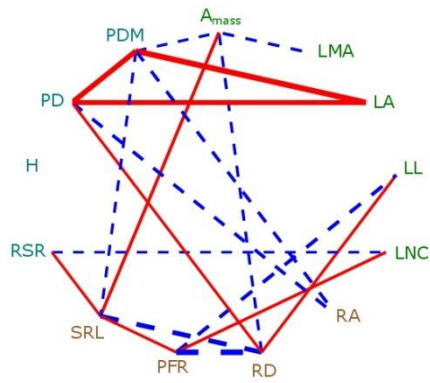
Contrasted patterns of within-subspecies trait-trait relationships were observed (Fig. 5). The wild *T. turgidum ssp. dicoccoides* had the highest degree of significant links between traits, with 2.92 significant links by trait on average. Genotypes from this sub-species displayed strong links between above- and below-ground traits (Fig. 5a), notably traits from the Root Economics Spectrum (RD, PFR and SRL). In addition, traits from the Leaf Economics Spectrum (LNC and LL) were significantly related with two root traits (PFR and RD). Both sets of traits were related with PFR but with opposite correlation signs. PDM was negatively correlated with SRL, RA and A_{mass} and positively with individual LA and plant diameter (PD). Surprisingly, H was not correlated to other traits.

With 12 significant correlations, the primitive domestic lines of *T. turgidum* ssp. *dicoccum* expressed the lowest number of links between traits (1.85 significant links by trait on average; Fig. 5b). This sub-species displayed only one relationship between above- and below-ground traits, LMA and SRL being negatively correlated. PDM was negatively correlated with LL and positively with LMA and H. Moreover, H was positively correlated with LA and negatively with RSR, respectively.

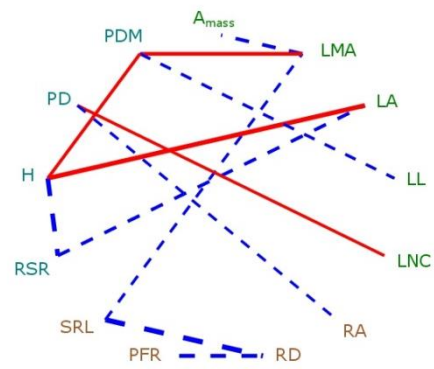
T. turgidum ssp. *durum* landraces displayed more significant correlations than its domesticated ancestor with 2.0 significant correlations by trait on average (Fig. 5c). Two links between above- and below-ground traits were observed with a significant positive correlation between A_{mass} and the PFR and a negative one between the PFR and PDM. H was correlated positively with PDM, LA, LNC and negatively with RA and RSR (Fig. 5c).

After the Green Revolution, *T. turgidum* ssp. *durum* elites showed a modification of the correlation pattern in comparison to the landrace ones (Fig. 5d). They displayed a similar mean number of significant correlations by trait as *T. turgidum* ssp. *dicoccum* lines (2.15). They did not show any relationship between Root Economics Spectrum traits and other traits except RA, and the correlation between LMA and RA was the only significant correlation between above- and below-ground traits. H was still correlated positively with PDM and LNC and negatively with PD and RSR. The latter was also negatively related to LA and positively to A_{mass} (Fig. 5d).

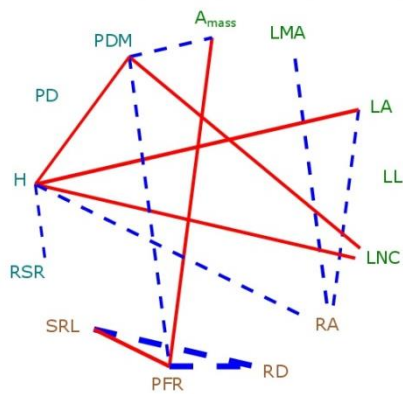
(a) *T. turgidum* ssp. *dicoccoides*



(b) *T. turgidum* ssp. *dicoccum*



(c) *T. turgidum* ssp. *durum* (Landrace)



(d) *T. turgidum* ssp. *durum* (Elite)

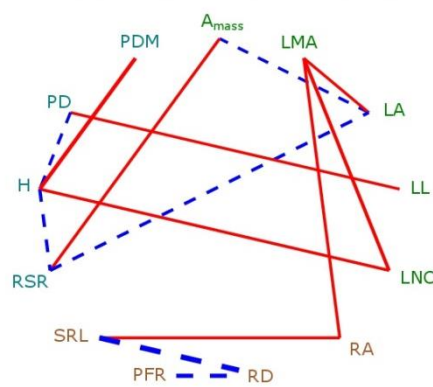


FIGURE 5 Correlograms based on Spearman scores using leaf, root and whole-plant traits per wheat sub-species: (a) *T. turgidum* ssp. *dicoccoides*; (b) *T. turgidum* ssp. *dicoccum*; (c) *T. turgidum* ssp. *durum* (landrace); (d) *T. turgidum* *durum* (elite). See Table 1 for abbreviations of leaf (green), root (brown) and whole-plant (blue) traits. Only significant ($P \leq 0.05$) positive (red lines) and negative (blue and dashed lines) correlations are presented. Thickness of a line relates to the strength of the correlation.

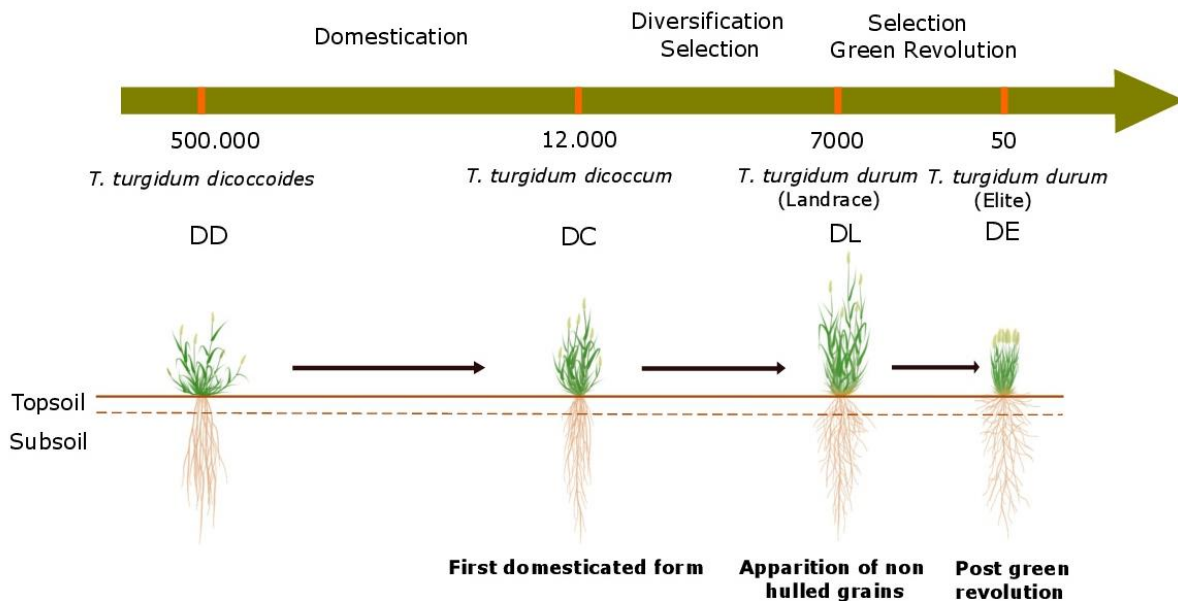


FIGURE 6 Historical timeline of the series of tetraploid wheat domestication and schematic representation of the ‘vegetative domestication syndrome’ identified in this study. Approximate dates as well as events of appearance for each sub-species are indicated. Wild form, *T. turgidum* ssp. *dicoccoides*, appeared ca. 500 000 years ago in the Fertile Crescent. The first domesticated form, *T. turgidum* ssp. *dicoccum*, appeared 12 000 years ago. During human migration towards the Mediterranean, wheat lost the “hulled grain” characteristic and a new sub-species appeared 7 000 years ago: *T. turgidum* ssp. *durum*. With the Green Revolution and associated phenotypic modifications such as plant size, *T. turgidum* ssp. *durum* genotypes can be distinguished between landrace group (before Green Revolution) and elite group (after Green Revolution). The latter regroups genotypes that have been selected for 50 years by breeders. Drawings are interpretations based on findings from this study as well as based on previous descriptions in the literature (for: number of inflorescences, rooting depth and reproductive plant height).

Discussion

Broadening the domestication syndrome

Here we used a unique series of domestication in tetraploid wheat to explore changes in resource-use strategies during the domestication process. We highlighted remarkable shifts in above- and below-ground traits towards a greater ability of modern varieties to acquire rapidly and efficiently soil resources (see Fig. 6 for a synthesis). Such changes have been poorly explored so far because crop syndrome of domestication was mostly described by modifications of reproductive organs (Charmet, 2011; Fuller et al., 2014).

Strikingly, without focusing on any of the reproductive traits previously highlighted as the cornerstone of the domestication syndrome in cereals, and in wheat in particular, the phenotypic spaces of the sub-species studied diverged strongly when considering a new set of traits that characterize the vegetative functioning. This result suggests that the domestication syndrome is certainly more complex than the ones previously discussed (Zeder et al., 2006; Meyer et al., 2012). One explanation is that selection targeted traits of agronomical interest but may have also generated indirect selection of a larger set of traits (Milla et al., 2015). Indirect selection may result from biophysical constraints linking traits together, from genes with pleiotropic effects, or from natural selection through effects of (uncontrolled) biotic and abiotic environmental changes associated with management practices. In addition, the abiotic environment (e.g., soil, climate) where crops developed may have changed over time due to human migration from the centres of crop origin (Diamond, 2002), which represents another complex form of selection pressures on a myriad of traits. Altogether, unknown and potentially undesirable traits or combinations of traits selected during domestication have to be added to the long list of factors that still limit yield improvement in cereals and other cultivated species (Ray et al., 2012).

Plant functional strategies and agricultural intensification

We examined the variation of individual vegetative traits at the leaf, root and whole-plant levels. We found major shifts in both above- and belowground traits over the course of domestication.

The significantly higher rate of photosynthesis of the most recent ('elite') genotypes contradicts previous findings that suggested a lack of impact of domestication on photosynthesis (Gifford and Evans, 1981). Interestingly, this trend paralleled an increase in leaf area and nitrogen content and a decrease in leaf longevity. This change echoes the leaf economics spectrum (LES) (Wright et al., 2004) that describes physiological tradeoffs at the leaf level across wild species using the same set of traits. Domestication may thus have increased metabolic rates and nutrient content in the leaves at the expense of structural defense and longer leaf lifespan (Kikuzawa and Lechowicz, 2011).

Plant height first increased during wheat domestication. This change, progressive from *T. turgidum* ssp. *dicoccoides* to *T. turgidum* ssp. *durum* (genotypes before the Green Revolution), is then interrupted for *T. turgidum* ssp. *durum* (elite), i.e. post-Green Revolution. This results from the introgression of dwarf genes into durum wheat genome (Russell, 2013).

This phenotypic trajectory reflects a shift in selection drivers during wheat domestication. Both artificial and natural selections have first promoted competitive strategies and thus taller plants (Violle et al., 2009). Then, crop density after the Green Revolution and the arm race towards taller plants that efficiently compete for light was less beneficial for crop assemblages as a whole, as compared to directional selection towards smaller individual plants (Donald and Hamblin, 1983). Meanwhile, we observed a decrease in biomass allocated to roots in favor of shoot parts over the course of domestication. We found no further evidence in the literature regarding the influence of the introgression of dwarf genes on the root-to-shoot ratio after the Green Revolution but our findings may stimulate other works on this aspect.

At the root level, the most recent genotypes were characterized by a smaller crown root angle and a decrease in root diameter corresponding to a more horizontal root system with finer roots. Domestication may have favoured an increase in horizontal fine roots to enhance an intensive exploration of the soil top layers by roots (Andresen et al., 2016; Olmo et al., 2016). This seems particularly adapted to enhance the capacity of genotypes to acquire efficiently the large amount of nutrients (in particular immobile resources such as phosphorus) that can be found in high-fertilized cropping systems since the Green Revolution (Zhu et al., 2005; Lynch, 2007; Lynch and Brown, 2012; Passot et al., 2016).

Overall, changes in plant strategy discovered here, are in agreement with an adaptation to resource-rich environments: over the course of domestication, all leaf, root and whole-plant traits reflect a global shift in plant strategy to become more resource acquiring.

Functional coordination and trade-offs in the context of domestication and plant breeding

While we qualitatively highlighted that phenotypic changes emerged along a principal axis related to the leaf economics spectrum (LES) (see above), we did not find the significant leaf trait-trait relationships (e.g. negative relationship between leaf lifespan and photosynthetic rate: Fig. S4) that define the LES (Donovan et al., 2014; Martin et al., 2017; Niinemets, 2015; Wright et al., 2004). The comparison between intra- vs. interspecific LES remains scarce in the literature (e.g., Vasseur et al., 2012; Blonder et al., 2013; Prieto et al., 2017). Two reasons may explain the lack of significant relationships in wheat. First, most traits might have reached a physiological optimum thanks to artificial selection such that no tradeoff emerges anymore. Second, the range of trait values (e.g., leaf lifespan) might be too restricted to generate significant trait-trait relationships (Funk and Cornwell, 2013). We

encourage future studies to deeply explore within-species LES using a large set of genotypes, notably crop genotypes.

We showed changes in patterns of trait-trait relationships during domestication. Wild ancestors displayed more correlations, particularly between root and leaf traits, than the domesticated forms. This result suggests that domestication and breeding may have consciously or unconsciously decoupled the different aspects of resource capture and use in modern varieties (Geng et al., 2014; Cheng et al., 2016). On the contrary, plant height which was not related to the global strategy of the wild ancestor, was related to traits from the leaf economics spectrum and biomass production, from the first step of the domestication (*T. turgidum* ssp. *dicoccum*) to recent 'elite' lines. This demonstrates the importance of this trait for the fitness of domesticated plants grown in productive monoculture fields where crop density is high and competition for light intense (Cousens, Barnett, and Barry 2003). For *T. turgidum* ssp. *durum* before Green Revolution, which is the tallest group within the tetraploid wheat domestication history (Motzo and Giunta, 2007), individual plants also displayed smaller root system angles, a possible way to improve their anchorage. Conversely, the other below-ground traits were not related to the whole-plant strategy. Altogether, we suspect that, at its early stages, domestication uncoupled above- and below-ground traits in response to changes in crop density and fertilization regimes, thus favouring (i) high stature, competitive ability and light-use efficiency, and (ii) shallow root systems that are efficient to quickly acquire a large amount of nutrients (Gioia et al., 2015). However, the inherent maintenance of some functional coordination and trade-offs between plant organs suggests that selection of traits could have provoked selection of parallel traits.

Implications for an agroecological rethinking of cereal cultures

Agriculture is facing three major interconnected economical, societal and environmental challenges: (i) increasing agricultural yields to feed the global population, (ii) reducing the amount of inputs (fertilization, water, pesticides) to meet agri-environmental recommendations, and (iii) improving the sustainability of cultivated systems (Dale et al., 2013; Schulte et al., 2014). Those challenges drove the emergence of long-standing and contemporary themes in agroecological science (Dalgaard et al., 2003; Wezel et al., 2009). As such, there is a growing consensus that a global reconsideration of agricultural systems is necessary to move from post Green Revolution 'simplified' agricultural systems to practices that optimize the use of genetic and phenotypic diversity (Malézieux et al., 1999; Garnier and

Navas, 2012; Litrico and Violle, 2015; Barot et al., 2017). Recently, Prieto et al. (2015) experimentally demonstrated the positive role of species and genotypic diversity for biomass production and yield stability in grassland systems. In cereals, intercropping systems where they are mixed with other species of agronomic interest (e.g., legumes) are a demonstration of the benefit of biodiversity for crop sustainability (Pretty and Bharucha, 2014; Brooker et al., 2015). Crop mixtures, i.e. field-level mixtures of several varieties of a given species, are under study, too (Litrico and Violle, 2015; Barot et al., 2017). In this context, our study can help target the traits and genotypes of interest. Indeed, the design of crop mixtures and intercropping systems largely lays on resource-use complementary mechanisms and the choice of species and varieties displaying contrasting functional strategies (Litrico and Violle, 2015; Bedoussac and Justes, 2011).

Introduction of diversity in fields, although appealing, is challenging (Chateil et al., 2013; Gaba et al., 2015; Malézieux et al., 2009; Thomas et al., 2015). This has stimulated a renewal of research on the optimization of crop mixtures in recent years thanks to the input of ecological mechanisms (in particular resource-use complementarity) that are expected to favour resource-use efficiency at the crop stand level. As a prerequisite, this approach requires the existence and understanding of variability in the traits of interest in crop collections (Litrico and Violle, 2015; Prieto et al., 2017). Interestingly, here we found within- and between-subspecies phenotypic diversity for traits related to resource capture and use. Even if phenotypes of modern wheat varieties have converged towards a unique resource-use strategy due to homogenization and artificiality (high levels of inputs and farmer's controls on plants) of the intensive cropping systems, phenotypic diversity still exists (see the dispersion around the centroid of each group in Figure 1). Therefore, it may be possible to mix elite varieties based on this diversity even if root trait variability (e.g., root angle or specific root length) is much smaller than size-related trait variability. The lack of variability of root strategies is an issue given their tight link with soil resource acquisition. A screening of root traits for a larger panel of elite genotypes seems necessary to pursue this question. The comparison of ancestral and elite varieties shows higher phenotypic diversity, notably for root traits. With shallower and thinner root systems, elites are efficient to quickly acquire a large amount of nutrients concentrated in topsoil provided by fertilization (Garnett et al., 2009). But, contrary to ancestors, their root system is not efficient to acquire deep stored water in case of water-limited conditions (Wasson et al., 2012). The phenotypic diversity of root systems illustrated the putatively contrasted nutrient and water acquisition strategies between ancestors and elites. Mixing ancestral and elite varieties is obviously too complicated for technical reasons

of field management. However, going back to ancestral forms to ‘pick up’ some ‘native’ traits and trait combinations fitted to more stressful conditions (e.g. nutrient starvation or water limitation) may be the key (e.g. Dawson et al., 2013; Allaby et al., 2015). In this context, a genetic approach – coupled to an experimental approach with e.g., varying nutrient or water availability – would help identify genes implicated behind those traits and highlight some future improvements of plant breeding (Golan et al., 2015) and the design of crop mixture and intercropping systems.

Authors' Contributions

All the authors designed the study; A.R. compiled and analysed the data collected by the co-authors; all the authors wrote the manuscript. All the authors gave their final approval for publication.

Acknowledgements

This study was supported by the European Research Council (ERC) Starting Grant Project “Ecophysiological and biophysical constraints on domestication in crop plants” (Grant ERC-StG-2014-639706-CONSTRAINTS). We are grateful to Myriam Dausat, Gaëlle Rolland, Alexis Bédiée, Maxime Steffen, Gabriel Fleury and Marianne Gérard for helping during the experiments and Lauren Gillepsie for english correction.

Supporting Information

The following Supporting Information is available for this article:

Supporting Table S1 List of the 40 tetraploid wheat genotypes used in this study.

Supporting Table S2 Standardized loadings of the PCA presented in the main text.

Supporting Fig. S1 Variation in leaf traits among genotypes of tetraploid wheat.

Supporting Fig. S2 Variation in root traits among genotypes of tetraploid wheat.

Supporting Fig. S3 Variation in whole-plant traits among genotypes of tetraploid wheat.

Supporting Fig. S4 Projection of the studied collection of tetraploid wheat domestication in the leaf longevity-net photosynthetic rate relationship.

SUPPORTING TABLE S1 List of the 40 tetraploid wheat genotypes used in this study. The genotype 46310 from *T. turgidum* ssp. *dicoccoides* did not grow.

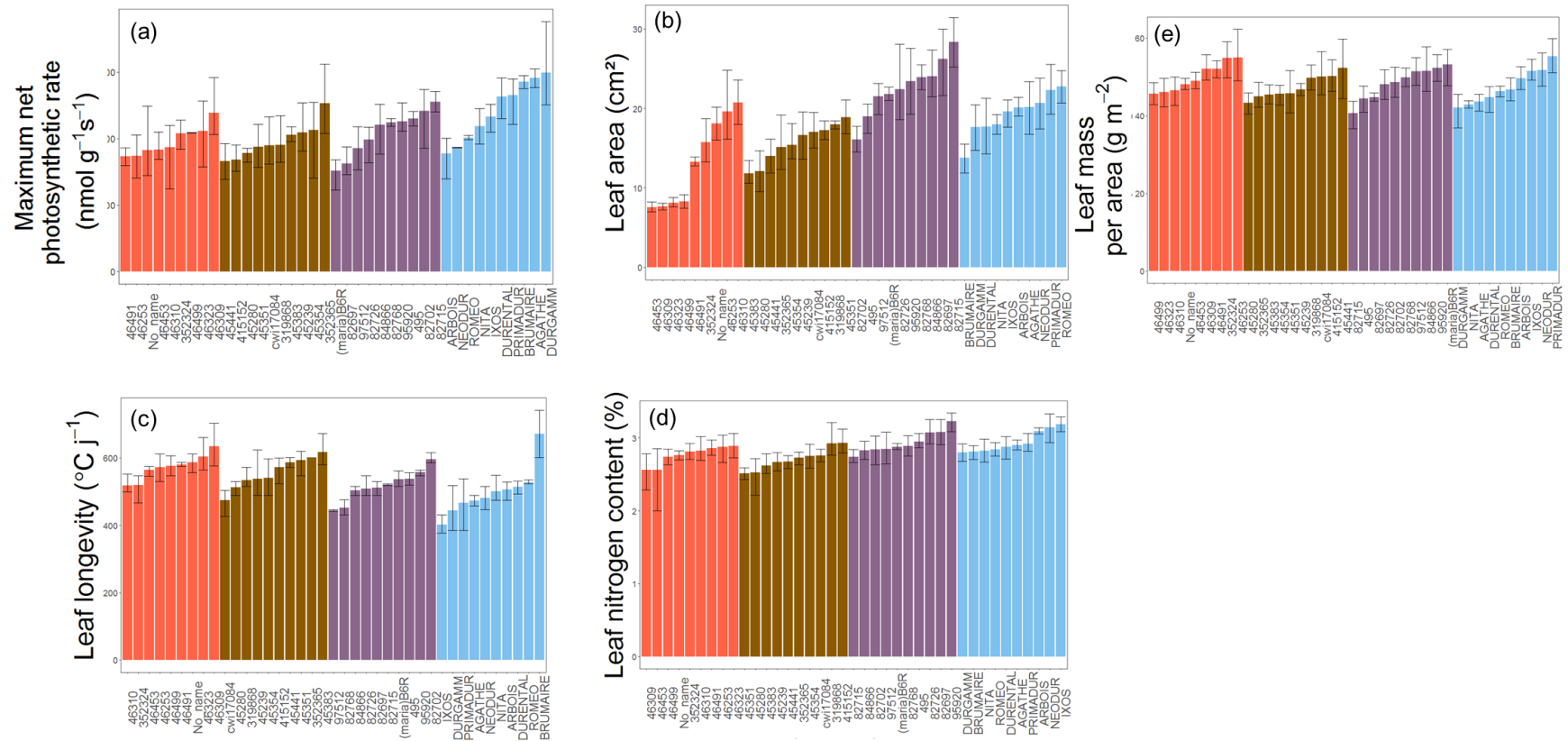
Subspecies	N	Collection
<i>T. turgidum</i> ssp. <i>dicoccoides</i>	46499	ICARDA
(ancestral form)	46491	ICARDA
	46323	ICARDA
	46309	ICARDA
	46310	ICARDA
	46501	ICARDA
	46453	ICARDA
	46253	ICARDA
	467014	USDA
	352324	USDA
<i>T. turgidum</i> ssp. <i>dicoccum</i>		
(first domesticated form)	45383	ICARDA
	45351	ICARDA
	45239	ICARDA
	45354	ICARDA
	45280	ICARDA
	45441	ICARDA
	352365	USDA
	319868	USDA
	cwi17084	CIMMYT
	415152	USDA
<i>T. turgidum</i> ssp. <i>durum</i> (Landrace)		
(durum wheat before GR)	495	Montpellier
	84866	ICARDA
	97512	ICARDA
	95920	ICARDA
	82697	ICARDA
	82702	ICARDA
	82768	ICARDA
	82715	ICARDA
	82726	ICARDA
	(maria)B6R	580
<i>T. turgidum</i> ssp. <i>durum</i> (Elite)		
(durum wheat after GR)	AGATHE	GEVES
	BRUMAIRE	GEVES
	DURGAMM	GEVES
	NITA	GEVES
	ROMEO	GEVES
	PRIMADUR	GEVES
	ARBOIS	GEVES

NEODUR	GEVES
IXOS	GEVES
DURENTAL	GEVES

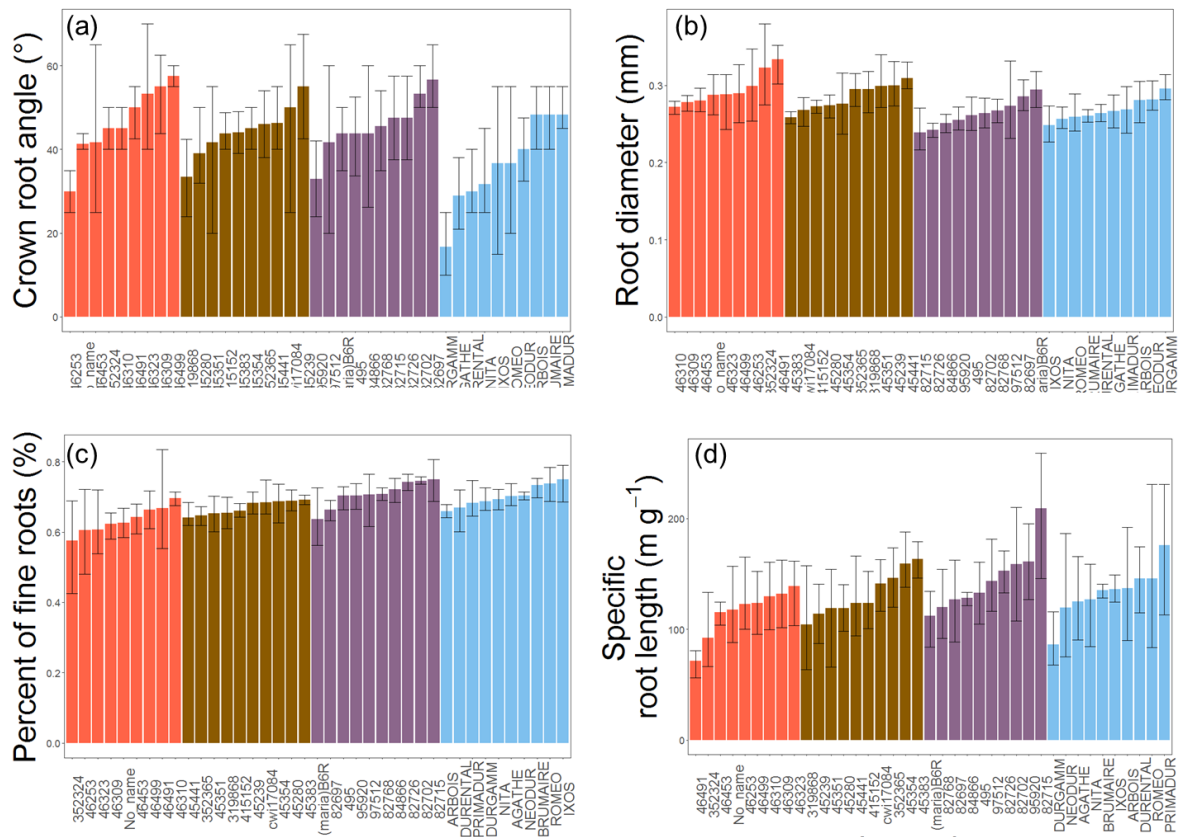
ICARDA (International Center for Agricultural Research in the Dry Areas) Beirut, Lebanon
USDA-ARS (US Department of Agriculture) National Small Grains, wheat collection, USA
CIMMYT (International Maize and Wheat Improvement Center), Mexico
GEVES (French Group for the Study and Control of Varieties and Seeds), France
INRA (French National Institute of Agricultural Research) wheat collection, Montpellier

SUPPORTING TABLE S2 Standardized loadings of the PCA presented in the main text (first three axes), for each functional trait, based upon correlation matrix. For abbreviations, see Table 1.

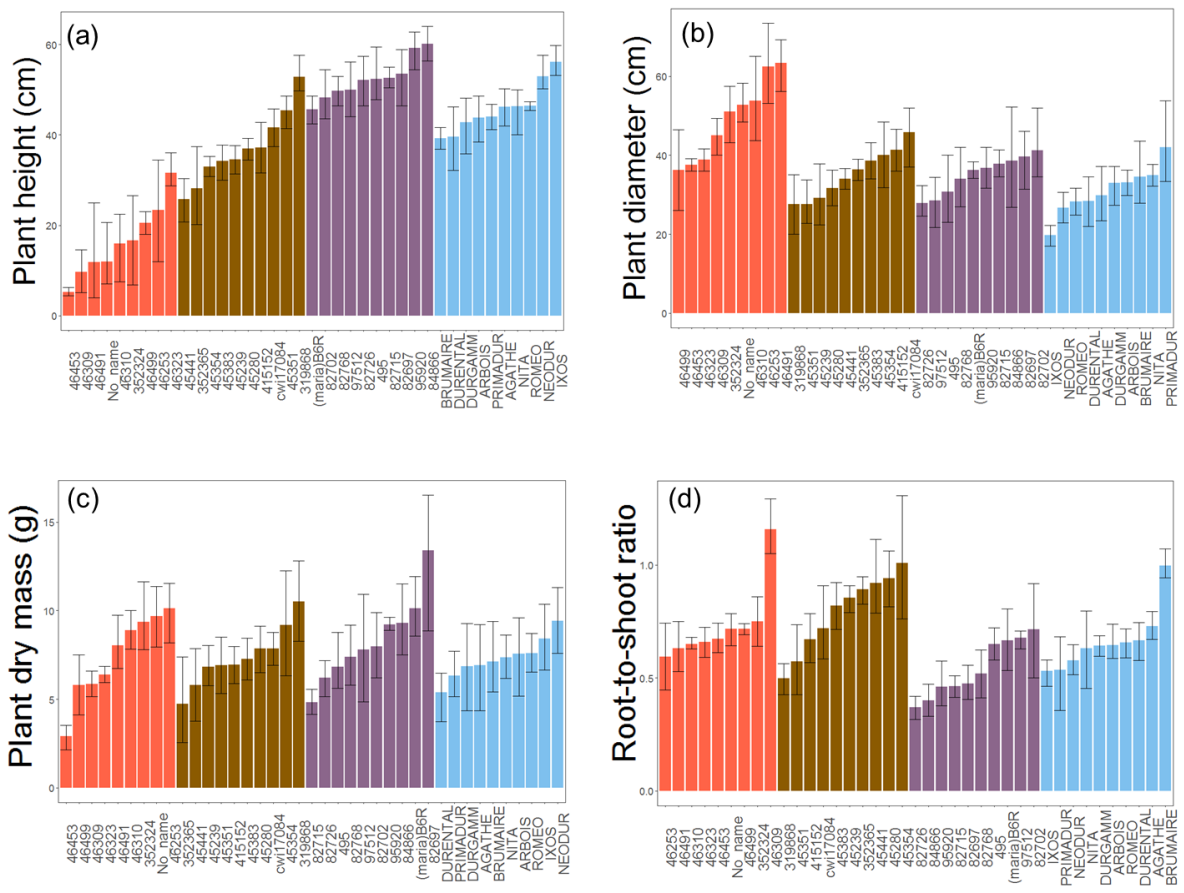
Traits	PC1	PC2	PC3
Leaf			
Amass	-0.22	0.51	-0.66
LA	0.85	0.28	-0.07
LNC	0.74	0.09	-0.03
LL	-0.59	0.03	0.36
LMA	0.20	-0.21	0.18
Root			
RA	-0.28	0.20	0.82
RD	-0.23	-0.83	0.10
PFR	0.31	0.66	-0.08
SRL	0.04	0.91	0.12
Whole-plant			
H	0.67	0.37	-0.04
PD	-0.05	-0.19	0.09
RSR	-0.77	0.13	0.06
PDM	0.72	-0.36	0.28



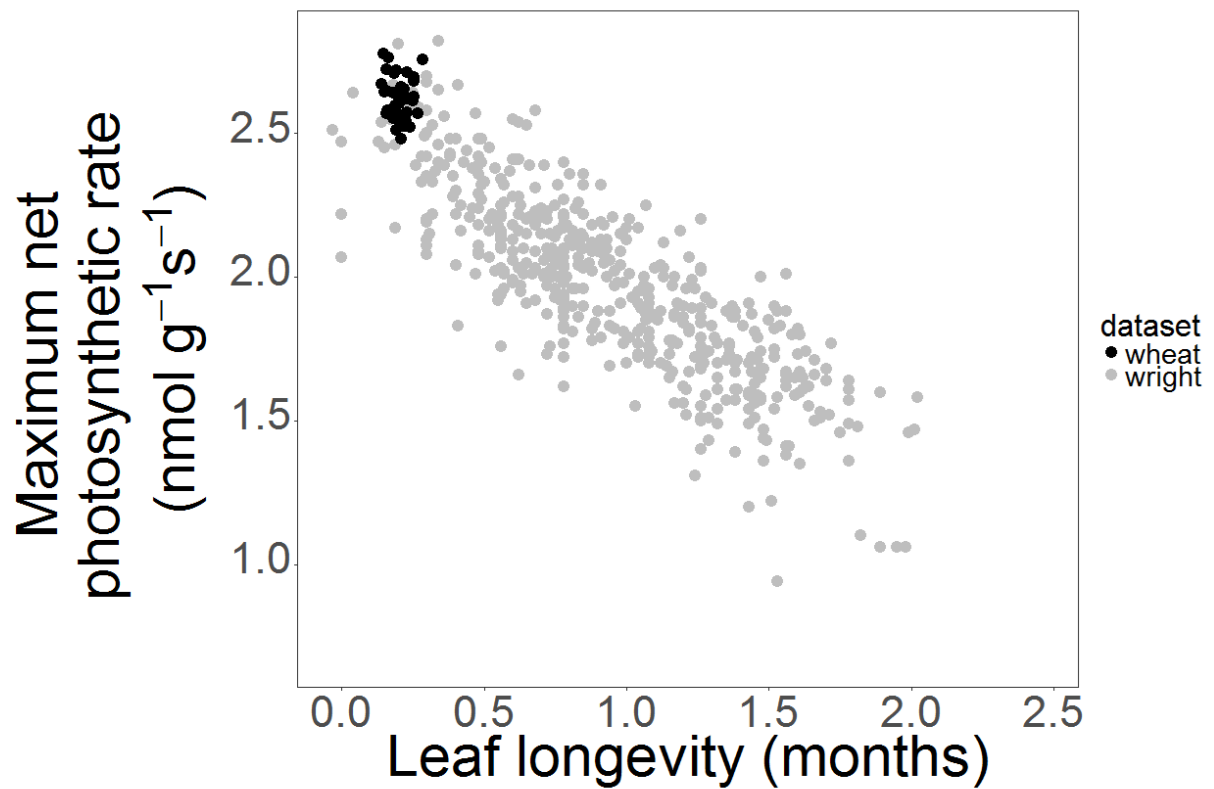
SUPPORTING FIG. S1 Variation in leaf traits among genotypes of tetraploid wheat. (a) Maximum net photosynthetic rate, (b) leaf area, (c) leaf longevity, (d) leaf nitrogen content, and (e) leaf mass per area. Genotypes are split into four groups corresponding to the three sub-species and distinction between *T. turgidum* ssp. *durum* (landrace) and (elite). Groups are ranked according to their dates of apparition during the domestication of tetraploid wheat and colored differently (*T. turgidum* ssp. *dicoccoides* in red, *T. turgidum* ssp. *dicoccum* in brown, *T. turgidum* ssp. *durum* landrace in purple and *T. turgidum* ssp. *durum* elite in blue). Within groups, genotypes are ranked according to their values for the functional trait under scrutiny. Bars and error bars represent means \pm SEM (n =3 or 5).



SUPPORTING FIG. S2 Variation in root traits among genotypes of tetraploid wheat. (a) Crown root angle, (b) root diameter, (c) percent of fine roots, and (d) specific root length. Genotypes are split into four groups corresponding to the three sub-species and distinction between *T. turgidum* ssp. *durum* (landrace) and (elite). Groups are ranked according to their dates of apparition during the domestication of tetraploid wheat and colored differently (*T. turgidum* ssp. *dicoccoides* in red, *T. turgidum* ssp. *dicoccum* in brown, *T. turgidum* ssp. *durum* landrace in purple and *T. turgidum* ssp. *durum* elite in blue). Within groups, genotypes are ranked according to their values for the functional trait under scrutiny. Bars and error bars represent means \pm SEM (n = 3 or 5).



SUPPORTING FIG. S3 Variation in whole-plant traits among genotypes of tetraploid wheat. (a) Plant height, (b) plant diameter, (c) plant dry biomass, (d) root-to-shoot ratio. Genotypes are split into four groups corresponding to the three sub-species and distinction between *T. turgidum* ssp. *durum* (landrace) and (elite). Groups are ranked according to their dates of apparition during the domestication of tetraploid wheat and colored differently (*T. turgidum* ssp. *dicoccoides* in red, *T. turgidum* ssp. *dicoccum* in brown, *T. turgidum* ssp. *durum* landrace in purple and *T. turgidum* ssp. *durum* elite in blue). Within groups, genotypes are ranked according to their values for the functional trait under scrutiny. Bars and error bars represent means \pm SEM (n = 5).



SUPPORTING FIG. S4 Projection of the studied collection of tetraploid wheat domestication in the leaf longevity-net photosynthetic rate relationship, a central trade-off of the Leaf Economics Spectrum (LES). Grey points represent mean trait values for individual wild species (data from Wright et al., 2004; $n = 2548$), and black points represent the mean trait values of each genotype of the tetraploid wheat domestication collection from this study ($n = 39$).

Chapitre 2 :

Identifier et comparer la réponse de l'allométrie
à différents facteurs environnementaux
au sein d'une espèce cultivée

Présentation générale

Ce deuxième chapitre concerne l'étude réalisée sur le **maïs**, cultivé dans la **plateforme de phénotypage haut-débit** PhenoArch. À partir des **hybrides** de maïs, les principaux objectifs de ce deuxième chapitre sont d': i) analyser les relations allométriques au sein d'une espèce cultivée, ii) explorer la plasticité de cette contrainte biophysique sous stress hydrique et l'influence de la disponibilité lumineuse et iii) examiner le rôle de la plasticité de la surface spécifique foliaire dans la régulation de la réponse allométrique au stress hydrique.

Avec l'expérimentation 2, quatre **traits fonctionnels**, dont trois associés à la taille de la plante et un trait lié à l'utilisation des ressources foliaires (la surface spécifique foliaire), ont été étudiés chez 337 géotypes de maïs dans des conditions contrôlées avec ou non application d'un stress hydrique (voir la partie Matériel et Méthodes pour plus d'informations). Au sein du maïs, nous avons mis en évidence des **relations allométriques** entre les traits liés à la taille de la plante en conditions bien irriguées et de stress hydrique, mais avec des pentes significativement différentes. Face à un stress hydrique, la trajectoire allométrique est globalement similaire parmi les géotypes, i.e. une réduction de la taille, de la surface foliaire totale et de la croissance de la plante. Dans la plateforme de phénotypage, la présence de plantes voisines créent de l'ombrage pour la plante. La réduction de la disponibilité lumineuse ne change pas la réponse allométrique au stress hydrique, mais diminue la gamme de variations entre géotypes. Cette diminution de la **diversité génétique** peut être le résultat d'une réponse commune face à l'ombrage. La réponse allométrique au stress hydrique est liée à la plasticité de la surface spécifique foliaire. Nos résultats suggèrent le rôle important de la surface spécifique foliaire sur l'allométrie. Ce résultat est intéressant pour la prédiction de la production de biomasse des espèces cultivées, et ainsi pour les programmes de sélection variétale. Nos résultats ont mis en évidence une diversité génétique à exploiter par l'amélioration variétale pour sélectionner des géotypes de maïs selon leur trajectoire allométrique face aux fluctuations environnementales.

Les résultats obtenus avec cette étude sont présentés sous la forme d'un article scientifique.

Response of plant allometric relationships to water deficit and influence of light availability: a high-throughput phenotypic evaluation using 337 Maize genotypes

Agathe Roucou^{1,2}, Cyrille Violle¹, Raphael Perez², Santiago Alvarez-Prado², Llorenç Cabrera-Bosquet², Claude Welcker², François Tardieu² and Denis Vile²

¹ Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive (UMR 5175), CNRS, Université Paul Valéry Montpellier, EPHE, Univ Montpellier, Montpellier, France.

² Laboratoire d'Ecophysiologie des Plantes sous Stress Environnementaux (LEPSE), UMR759, INRA, SupAgro, Univ Montpellier, Montpellier, France.

Keywords: Maize, plant allometry, high-throughput phenotyping, water deficit, light availability, specific leaf area.

Introduction

Plants alter their architecture and morphology to adapt their phenotypes to the availability of resources. Understanding plant phenotypic plasticity is pivotal in agronomy, ecology and evolution. In agriculture, understanding crop phenotypic responses to stressful conditions is crucial in the perspective of predicting and mitigating the impacts of resources scarcity on yield components (Nicotra et al., 2010). Several size-related traits, including plant biomass and plant height, are affected by abiotic stresses and resource scarcity, with direct implications for yield (Bodner et al., 2015; Osakabe et al., 2014; Prasad et al., 2008). The regulation of these phenotypic responses are however not fully resolved. One reason is the fact that the plant phenotype is an integrated network of trait covariations, which results in the dependency of size-related traits with several more-or-less integrated traits. In particular, plant allometry theories, widely discussed in ecology (Niklas, 1994; Price et al., 2007) claimed the existence of biological invariances due to the tight linkage between size-related traits M and metabolism or plant growth Y , often characterized by power laws of the form: $Y = Y_0M^b$, where b is the scaling exponent resulting from constraints of diffusion across the vascularized system and Y_0 is a normalization constant that may be characteristic of a given taxon (Price et al., 2010, 2012; West et al., 1997, 1999). Even if empirical observations considered scaling exponent as constant around $\frac{3}{4}$ across species (Enquist et al., 2007; Niklas and Enquist, 2001), recent studies have suggested variability in the scaling exponent along environmental gradients (Coomes et al., 2011; Russo et al., 2007; Vasseur et al., 2018). However the plasticity of plant allometry is still poorly explored in both cultivated and wild species.

Cross-species comparisons have been widely used in macroecology and functional ecology in the perspective of building universal laws at the origin of biological diversity (Eziz et al., 2017; Hawkins et al., 2007). Historically, this has been done at the detriment of a thorough exploration of the persistence of those laws at lower taxonomic level, notably at the species level (Albert et al., 2010; Bolnick et al., 2011). However, plant allometry results from biophysical constraints and selection pressures that act primarily within species. Cross-species studies, while meaningful due to their power of generalization, can mix different proximal and ultimate causes at the origin of plant allometry laws. This is one of the reasons for recent calls for a better recognition of intraspecific variability (and its underlying components, namely genetic diversity and phenotypic plasticity) in comparative ecology (Albert et al., 2011; Messier et al., 2017). At species level, the analysis of phenotypic diversity is necessary for the quantification of phenotypic plasticity. Analyzing the plastic response of allometric relationships to environmental factors, both in direction and amplitude, is a major step given that theoretical approaches to plant allometry have been almost exclusively

developed using resource optimality criteria (Price and Weitz, 2012). However, it is known that plant-plant interactions as well as other abiotic factors can modulate scaling relationships (Okami et al., 2012; Qin et al., 2013; Vega and Sadras, 2003), which questions the claimed invariance of those relationships. In a genetic analysis of allometric relationships across natural genotypes of *A. thaliana*, Vasseur et al. (2018) showed another evidence of a control of scaling laws by the environment. Specifically, the authors reported an effect of temperature and precipitation patterns on the variability of the scaling exponent of plant growth. Further studies are needed to deepen our knowledge about possible variability of scaling exponent. Using crops to test ecological theory is growing, as illustrated by recent progress in our understanding of the underlying mechanisms of the leaf economics spectrum (Isaac et al., 2018; Martin et al., 2018a), previously described using worldwide sets of wild species (Wright et al., 2004). In that context, using several crop genotypes is a unique opportunity to explore the intraspecific variability of plant allometry (Deng et al., 2012a).

In response to water stress, stomatal closure reduces water loss by leaves but in turn limits carbon assimilation (Chaves, 1991). As a consequence, plant growth in terms of biomass accumulation or organ expansion can be limited or even stopped (Alvino et al., 1999; Fernandez et al., 1991; Newman, 1963; Prasad et al., 2008). The plasticity of allometric relationships under water stress within wild or cultivated species has been hardly investigated. With a reduction of water availability, the rare results obtained showed a stability of the scaling allometric relationships, despite changes in biomass allocation patterns (Eziz et al., 2017; Song et al., 2015; Wu et al., 2013). For example, in response to drought, biomass investment to root system increases, at the expense of aerial part, as a way to tap water from deep soil (Eziz et al., 2017). Despite those changes, the scaling exponents of the allometric relationships between stem or leaf mass with root mass did not change with the watering treatment. On the contrary, Reddy et al. (1998) showed variability of the allometric relationships between stem height and mass, between crops of the same soybean cultivars grown in different environment. Thus, the question about stability or variability into allometric relationships under water stress needs to be pursued further. The study of the allometric trajectory would help to precise crop allometric response to water stress.

In crops, the high planting densities in the field are used to maximize crop productivity within space-limited growing areas (Frick et al., 1994), but also generate strong intraspecific competition for light (Weiner and Thomas, 1986). In response to light limitation, higher plant growth enables to avoid shade by being over neighboring plants (Gommers et al., 2013). This phenotypic modification is related to an increase in carbohydrate investment in support and acquisition structures (Tardy et al., 2015), increasing both aboveground biomass and total plant leaf area. However, plant response to low light availability is constrained by physical laws (Hammond and Niklas), restraining the way

biomass is allocated to aerial parts (Niklas and Hammond, 2013). In crops, the high planting density, and then light competition, limit crop growth, size and leaf area (Deng et al., 2012b, 2012a). To our knowledge, a few studies have analyzed shade impacts on plant growth and development response to an abiotic stress (Climent et al., 2006; Page et al., 2011). Under low light availability, plant allometric response to water deficit, i.e. reduction of crop size and growth, can be amplified (Climent et al., 2006), or reduced due to shade tolerance strategy (Page et al., 2011). Moreover, within crops, shade impacts can differ between genotypes, depending on their shade tolerance selected by plant breeding. In order to study and compare impacts of environmental fluctuations on plant allometry, environmental characterization through climatic factors is essential. In that context, a high-throughput phenotyping platform enables plants to grow under controlled conditions, as water deficit. Moreover, with a high number of pots, the presence of neighboring plants creates shade and light competition between plants (Cabrera-Bosquet et al., 2016). Thus, shade impacts on plant allometric response to water deficit, within maize, can be analyzed in a high throughput phenotyping platform.

One core assumption of allometry theories, including Metabolic Scaling Theory (West *et al.* 1997, 1999; Brown *et al.* 2004), is the invariance of the structure of the leaf organs, recapitulated in leaf functional traits (Reich 1993; Wright *et al.* 2004) notably specific leaf area (SLA), with plant size (Enquist *et al.* 2007; West *et al.* 2009). Sack et al. (2002) questioned the validity of this assumption since SLA is known to vary with ontogeny within species (Poorter *et al.* 2009). Beyond SLA change with ontogeny, other studies have reported a systematic variability in SLA with plant size within species (Burns & Strauss 2012), suggesting that current theories wrongly ignored plasticity of leaf functional traits and potentially missed an important scaling law. In the ecological and ecophysiological literatures, phenotypic adjustments in response to light or water limitation have been widely studied for resource-use traits, as SLA, that have direct or indirect impacts on traits involved in scaling relationships. Lower specific leaf area reduced the transpiring leaf surface, which will reduce the water requirements under dry conditions (Poorter et al., 2009). This reduction is further associated with higher biomass allocation to foliar tissue, resulting in higher leaf density and/or thickness (Witkowski and Lamont, 1991). Specific leaf area, is also affected by the availability of incident light (Rosati et al., 2001). If the leaf is shaded, area invested per unit of mass will decrease in order to optimize carbon gain (Evans and Poorter, 2001; Gommers et al., 2013; Valladares and Niinemets, 2008). Here, we specifically examine the response of specific leaf area to water and light limitation and the consequences of possible phenotypic adjustments on crop allometry.

Responses of plant allometry to environmental fluctuations have been little studied, especially within cultivated species. Then, this lack of knowledge raises several questions: (1) Do allometric relationships vary with environmental fluctuations? (2) Does the addition of shade modify allometric response to water stress? (3) Are SLA responses to environmental conditions independent from crop allometric response? Maize is a staple crop of high economical and societal importance. A large panel of 337 maize genotypes grew up in a high-throughput phenotyping platform under controlled conditions. Each genotype was cultivated under well-watered and water deficit conditions.

Materials and methods

Plant material and experimental design

We selected 337 maize genotypes (*Zea mays*) from different European and American panels in order to have a restricted flowering window of 7 days in the field. Genotypes are F1 hybrids from the crossing between 337 dent lines and one common flint parent (*UH007*) (Prado et al., 2018).

The experiment was carried out in the phenotyping platform PhenoArch (Cabrera-Bosquet et al., 2016) hosted at the M3P, Montpellier Plant Phenotyping platform (<https://www6.montpellier.inra.fr/lepse/M3P>). Sowing date was May 10, 2016 and the experiment lasted 55 days in greenhouse conditions (minimal temperature = 15°C and maximal temperature = 29°C). Plants were grown in 9-L pots (0.19 m diameter and 0.4 m high) filled with a 30:70 (v/v) mixture of a clay and organic compost. Three seeds per pot were sown at 0.0255 m depth and thinned to one per pot when leaf three emerged. In the platform, plants were randomly organized in 28 columns and 60 lines (Fig. 1). Pots were separated of 20 cm on the line and 40 cm between columns, which gave a density of 18 plants per m².

Two levels of soil water content were maintained: well-watered (WW) and water deficit (WD) with soil water potentials of -0.05 MPa -0.6 MPa, respectively. Soil water content in pots was maintained at target values by watering each pot three times per day, using watering stations (520 U, Watson Marlow, Wilmington, MA, USA) (Prado et al., 2018). Each genotype was repeated 5 times in the experimental design, with 2 replicates under well-watered (WW) and 3 under water deficit (WD) environments.

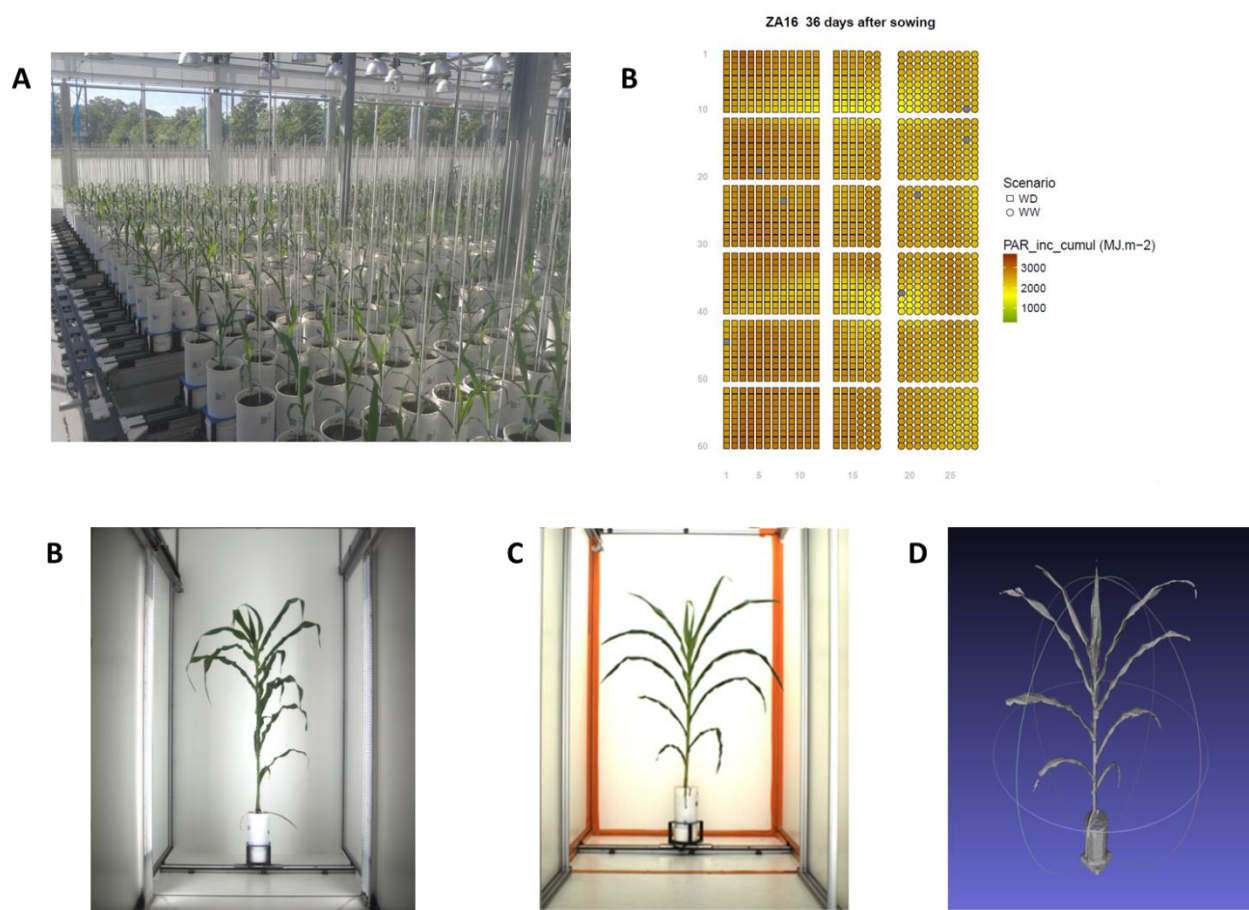


FIGURE 1 Illustrations of the experimentation. (A) Plants in the PhenoArch platform. (B) Map of incident photosynthetically active radiation (PAR) cumulated for each plant at 36 days after germination. (C) Picture of a plant in the cabin of the imaging unit with 3D image acquisition involving top and side RGB cameras that allow daily capture of RGB colour images (2056 x 2454) from 13 views (12 side views from 30° rotational difference and one top view). (D) One example of the 13 views. (E) Representation of the 3D reconstruction of one plant. See Cabrera-Bosquet et al. 2016 for details.

Plant and leaf trait measurements

From 7 to 36 days after sowing, pictures of the plants were daily acquired from 13 views (12 lateral views from 30° rotational difference and one top view). Cycles of plant imaging were daily made for each plant during the night. Images were converted into mm² by calibrating camera positions using reference objects and merged to reconstruct plant 3D-architecture. With those daily images, plant pixels were segmented from those of the background and used for estimating the daily aboveground fresh mass and whole plant leaf area (Brichet et al., 2017; Prado et al., 2018). Then, maximal fresh plant mass (PM, g) and total leaf area (PA, m²) were estimated. Calibration curves of plant fresh mass were constructed using multiple linear regression models based on processed images taken in 13 directions against measurements of aboveground aboveground fresh mass at

harvest (Brichet et al., 2017). Their time courses were expressed as a function of thermal time in equivalent days at 20°C. Aboveground fresh aboveground mass were therefore estimated at specific time by interpolation between nonsynchronous measurement points (Prado et al., 2018). With those data, maximal of absolute plant growth was calculated as an increase in aboveground plant mass during 15 days at 20°C (PG, g d⁻¹).

Before harvesting, between 36 and 42 days after sowing, 10 punches were made on both sides of the main leaf vein (area of one punch = 50.26 mm²) on a fully expanded leaf (the eighth, ninth or tenth leaf produced). Punches were dried at 60 °C during 72 h to determine dry weight; specific leaf area (SLA, m² g⁻¹) was calculated by the ratio of the area represented by all the punches to their dry weight.

Estimation of the shading index

At a given day, each 3D reconstructed plant was replaced in its specific position in the glasshouse to reproduce its light environment. Light interception was estimated using the CARIBU light propagation model (Chelle and Andrieu, 1998) combined with a sky radiance distribution model mixing SOC (Moon and Spencer, 1942) and clear sky (Perez et al., 2002) distributions according to the mixing ratio proposed by Mardaljevic (2000). In order to estimate light interception efficiency independently of global sky irradiance that may vary between days, normalized incident radiance was simulated on the virtual scene (1.m⁻² of ground). The daily quantity of photosynthetically active radiation (PAR) intercepted per plant *i* for a normalized incident irradiance (m⁻²_{ground}) in the platform was expressed as $PAR_{rel i}$, without considering the neighbors $PAR_{rel isol i}$.

To estimate competition for light, shading index (SI) was calculated using the following equation (*Unpublished data*: Perez et al., 2018):

$$SI_i = \int \frac{PAR_{rel isol i} - PAR_{rel i}}{PAR_{rel isol i}} \quad (\text{eq1})$$

This equation was integrated during the considered leaf growth for SLA, during plant life for PA and PM and from plant germination to the end of plant growth measurements for PG.

Statistical analyses

We performed analyses of variance (ANOVA) to test genotype, water treatment, shading index and their interactions effects on the three size related traits (PA, PM and PG). Watering conditions were considered separately in a linear model with genotype as a fixed factor in order to obtain genotypic means. We then added shading index as a fixed factor to this linear model in order

to analyze this specific factor. To test water stress impact on the allometric relationships, we realized standardized major axis (SMA) regressions with genotypic means. Test of common SMA slopes discriminated water deficit impact on allometric relationships. Trait responses to WD were calculated as logarithms of the response ratios as $\ln RR = \ln (\text{Trait}_{WD}/\text{Trait}_{WW})$. The relationships between traits and log response ratios were investigated using linear regression models. To analyse shading index influence on plant allometric response to WD, the logarithms of the response ratio of adjusted means were calculated and compared to the ones obtained with genotypic means.

All statistical analyses were performed in the R statistical environment (R Core development team, 2018) using appropriate packages. Adjusted genotypic means were extracted from the 'lsmeans' function from the *emmeans* package. We fit SMA regressions and tested for differences in slopes along main axis between watering conditions with *smatr* package. Spearman's correlation coefficients were calculated with 'cor.test' function from the *stats* package.

TABLE 1 List of leaf and plant traits studied, their abbreviations and units.

Trait	Abbreviation	Units
Leaf trait		
Specific leaf area	SLA	m ² g ⁻¹
Plant traits		
Total leaf area	PA	m ²
Aboveground fresh mass	PM	g
Maximal growth rate	PG	g d ⁻¹
Light variable		
Shading index	SI	

Results

Response of plant allometry to water deficit

Highly significant variation in plant size-related traits was found across the 337 maize genotypes. Under WW, aboveground fresh mass (PM) varied 3 times (151-445 g), whole-plant growth rate (PG) 5.7 times (from 9.4 to 53.3 g d⁻¹), and total leaf area (PA) 2 times (0.23-0.48 m²) across genotypes (Fig. 2). The soil WD applied resulted in a significant reduction of plant size in almost (286 out of 337) all maize genotypes (Table 2; Supporting Fig. S1 and S2). Under WD, the range of values was narrower for the three traits, especially for higher values (PM = [167; 331] g; PG

= [8.77; 20.12] g d⁻¹; PA = [0.21; 0.41] m²). This resulted from the significant negative relationship between plant size and plant size response to WD (see Fig. 3 for PM), i.e. bigger plants exhibited higher size reduction than smaller ones. However, weak correlations between values of plant size related traits under WW and WD ($r_{\text{spearman}} = 0.3, 0.32$ and 0.38 with $P < 0.001$, respectively for PM, PG and PA) indicated significant variability in plant response to WD across the 337 maize genotypes (Supporting Fig. S2). Across genotypes, broad-sense heritability (H^2) was similarly strong for PM (0.62), PG (0.61) and PA (0.56) under WW, whereas it was a bit weaker under WD where H^2 was equal to 0.54 for and 0.49 for PM, and 0.55 for PA (Table 2). Across genotypes, highly significant allometric relationships were found between PM, PG and PA both under WW and WD treatments (Fig. 2). The SMA slopes of the log-linear relationship between PM and PA significantly differed between WW and WD treatments ($P < 0.001$ with slope equal to 0.68 and 0.8 under WW and WD, respectively) (Fig. 2A). They also significantly differed between treatments for the relationships with PG (PG vs. PM, $P < 0.001$ with slope equal to 1.3 under WW; PG vs. PA, $P < 0.001$ with slope equal to 1.94) (Fig. 2B and C).

TABLE 2 Estimation of broad-sense heritability of the studied leaf, plant and growth-relative traits by separating watering conditions.

Scenario	Trait			
	SLA	PM	PG	PA
WW	0.56	0.62	0.61	0.56
WD	0.53	0.49	0.54	0.55

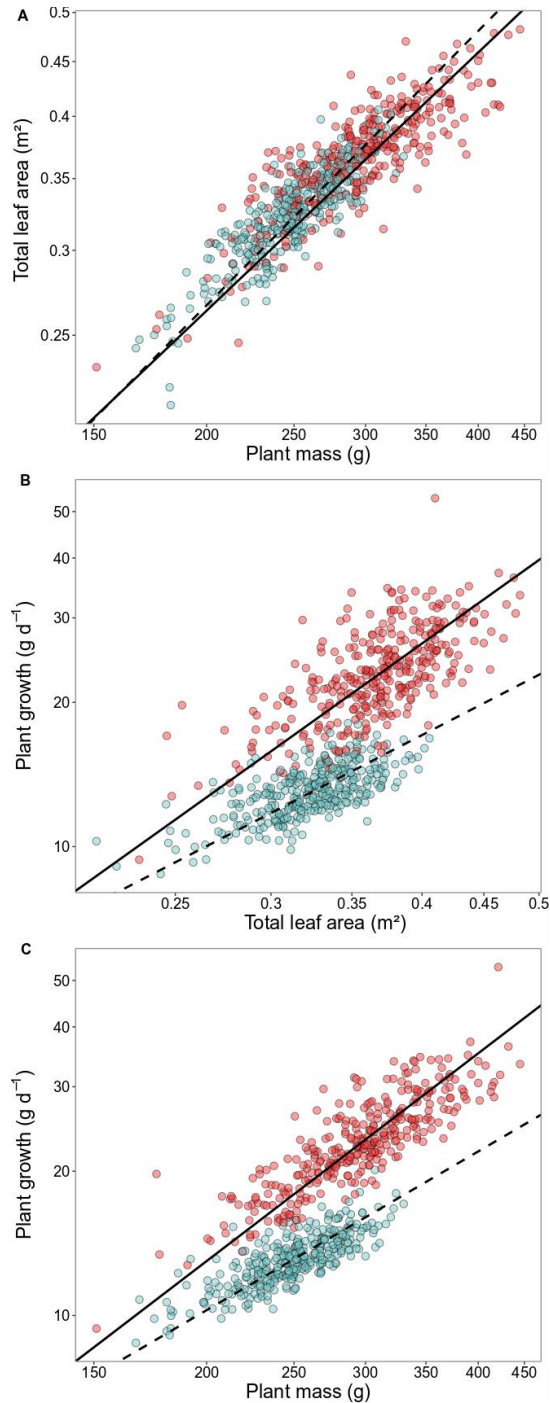


FIGURE 2 Allometric relationships of aboveground fresh mass (PM), total leaf area (PA) and plant growth rate (PG) in 337 maize genotypes under well-watered (WW) and water deficit (WD) conditions. Each point represents the genotypic mean value of each maize genotype under WW (blue) and WD (red). Solid and dashed lines represent the statistically significant SMA regressions under WW and WD, respectively. (A) For of PA to PM the relationships were $\log PA_{WW} = -4.88 + 0.68 (\log PM_{WW})$; $R^2 = 0.71$, $P < 0.001$ and $\log PA_{WD} = -5.51 + 0.8 (\log PM_{WD})$; $R^2 = 0.74$, $P < 0.001$; both $n = 337$, under WW and WD, respectively. (B) For of PG to PA the relationships were $\log PG_{WW} = -2.61 + 0.51 (\log PA_{WW})$; $R^2 = 0.46$, $P < 0.001$ and $\log PG_{WD} = -3.1 + 0.77 (\log PA_{WD})$; $R^2 = 0.45$, $P < 0.001$; both $n = 337$, under WW and WD, respectively. (C) For of PG to PM the relationships were $\log PG_{WW} = -4.37 + 1.32 (\log PM_{WW})$; $R^2 = 0.72$, $P < 0.001$ and $\log PG_{WD} = -3.12 + 1.03 (\log PM_{WD})$; $R^2 = 0.63$, $P < 0.001$; both $n = 337$, under WW and WD, respectively.

Influence of light availability on plant allometric response to WD

Under low light availability, i.e. increasing shading index values (SI), plant size (PM, PA) and plant growth rate (PG) significantly decreased under both watering treatments (Supporting Fig. S3, Table 3). Linear relationships of PM, PG and PA with higher SI values were stronger under WW ($R^2 = 0.38, 0.34$ and 0.23 ; all $P < 0.001$, for PM, PG and PA, respectively) than under WD ($R^2 = 0.15, 0.03$ and 0.09 ; all $P < 0.001$ for PM, PG and PA respectively) (Supporting Fig. S3, Table 3). Taking light availability into account by adding SI as a covariate did not significantly change the negative relationship between plant mass and its response to WD (Fig. 3). However, the range of values of PM response to WD was narrower with SI $[-0.7; 0.29]$ than without SI as a covariate $[-0.67; 0.41]$. Adding SI to the model changed the lnRR of PM, PG and PA (Fig. 4). The slopes of the relationships of lnRR with SI taken into account to lnRR without SI taken into account were slightly and significantly lower than 1 (slopes equal to 0.8, 0.88 and 0.87 respectively for PM, PG and PA), therefore lnRR was slightly but not significantly overestimated when SI was not taken into account (test of student to compare means of lnRR with $P > 0.05$ for the three traits) (Fig. 4).

TABLE 3 Changes in the three plant traits of maize genotypes in response to water deficit. Values are probabilities associated with genotype, scenario, shading index and their interaction effects model. 337 genotypes were studied. For abbreviations, see Table 1.

	Traits	Genotype	Scenario	SI	G*S	G*SI	S*SI	G*S*SI
Traits	PM	< 0.001	< 0.001	< 0.001	0.98	0.58	< 0.001	0.9
	PG	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001
	PA	< 0.001	< 0.001	< 0.001	0.9	0.64	< 0.001	0.74

Note. G: Genotype, S: Scenario and SI: Shading Index.

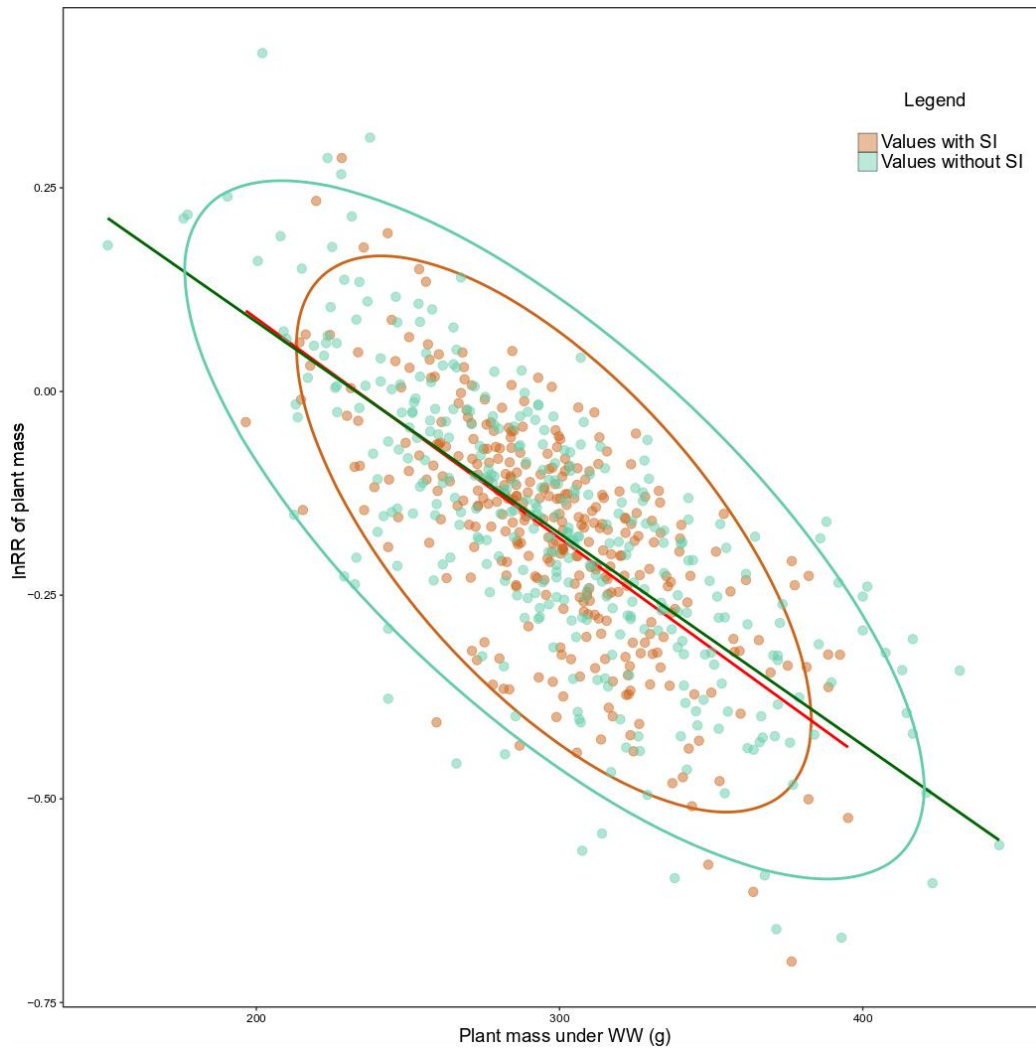


FIGURE 3 Relationship between plant mass (PM) response to water deficit (WD) and PM values under well-watered (WW) conditions with and without considering the shading index (SI). Points represent genotypic means (green) and adjusted means with the shading index as fixed effect (brown) ($n = 337$), respectively. Corresponding ellipses represent 95% confidence intervals. Lines are significant linear regression lines for genotypic means (green; $R^2 = 0.54$ with $P < 0.001$) and adjusted means for SI (brown; $R^2 = 0.45$ with $P < 0.001$). Slopes of the two regressions were not significantly different ($P = 0.6$).

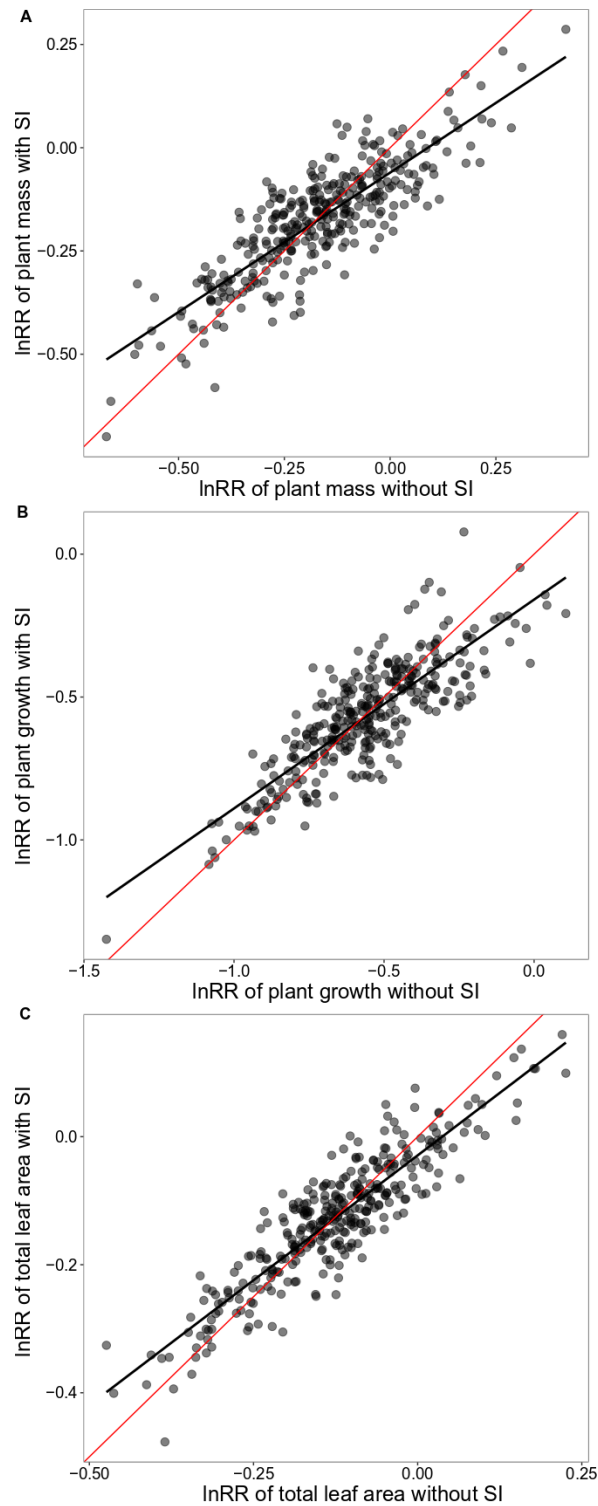


FIGURE 4 Log response ratios (LnRR) to water deficit (WD) with and without taking the shading index (SI) into account in the calculation of genotypic trait means. Red lines are $y = x$ lines. Black lines represent statistically significant linear regressions (all $n = 337$). (A) LnRR of plant mass ($R^2 = 0.80$; $P < 0.001$) with slope equal to 0.79 (Confidence interval = [0.75-0.84]). (B) LnRR of plant growth rate ($R^2 = 0.72$; $P < 0.001$) with slope equal to 0.88 (Confidence interval = [0.83 – 0.93]). (C) LnRR of total leaf area ($R^2 = 0.69$; $P < 0.001$) with slope equal to 0.87 (Confidence interval = [0.83 – 0.91]).

Plasticity in SLA modulates plant allometric response to WD

Significantly lower SLA values were observed under WW than under WD conditions (Supporting Fig. S1D; Table 3; Supporting Fig. S4). Broad sense heritability of SLA was similar under both conditions ($H^2 = 0.56$ and 0.53 , under WW and WD, respectively) (Table 2). SLA significantly increased in response to low light availability (high SI) under both watering treatments ($R^2 = 0.26$ and 0.12 ; both $P < 0.001$, under WW and WD, respectively; Supporting Fig. S4A). Across genotypes, the addition of SI in the model reduced the estimate of lnRR of SLA to WD (slope equal to 0.76) (Supporting Fig. S4B).

SLA was significantly negatively related to PM, PG and PA (Fig. 5). Significantly different slopes were detected between WW and WD for the relationships of PM and PG to SLA (both $P < 0.001$), but not for the relationship of PA to SLA ($P = 0.5$). The response of the three size-related traits to WD, i.e. reductions of PM, PG and PA, significantly increase with higher SLA values under optimal conditions (Fig. 6).

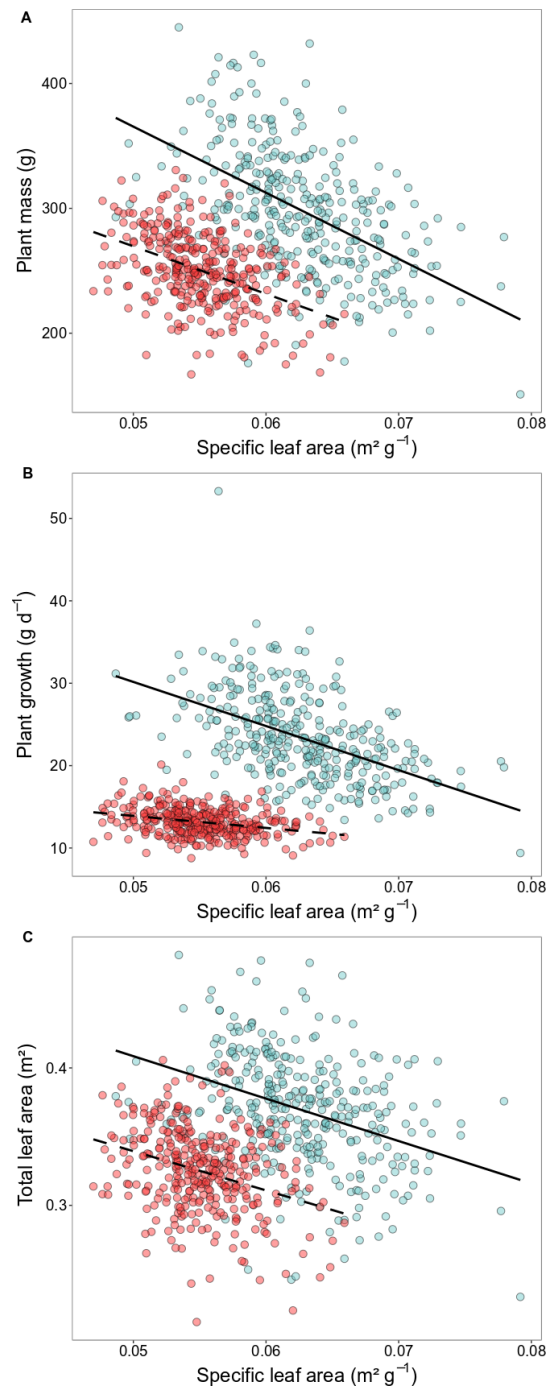


FIGURE 5 Relationships of aboveground fresh mass (PM), total leaf area (PA) and plant growth rate (PG) to specific leaf area (SLA) under well-watered (WW) and water deficit (WD) conditions. Each point represents the genotypic mean value without SI of each maize genotype under WW (blue) and WD (red). Solid and dashed lines represent the statistically significant SMA regressions under WW and WD, respectively. (A) For PM the relationships were $\log PM_{WW} = 2.5 - 1.13 * (\log SLA_{WW})$; $R^2 = 0.27$, $P < 0.001$ and $\log PM_{WD} = 3 - 0.86 * (\log SLA_{WD})$; $R^2 = 0.2$, $P < 0.001$; both $n = 337$, under WW and WD, respectively. (B) For PG the relationships were $\log PG_{WW} = -0.95 - 1.5 * (\log SLA_{WW})$; $R^2 = 0.28$, $P < 0.001$ and $\log PG_{WD} = 0.8 - 0.61 * (\log SLA_{WD})$; $R^2 = 0.09$, $P < 0.001$; both $n = 337$, under WW and WD, respectively. (C) For PA the relationships were $\log PA_{WW} = -2.5 - 0.53 * (\log SLA_{WW})$; $R^2 = 0.13$, $P < 0.001$ and $\log PA_{WD} = -2.6 - 0.5 * (\log SLA_{WD})$; $R^2 = 0.10$, $P < 0.001$; both $n = 337$, under WW and WD, respectively.

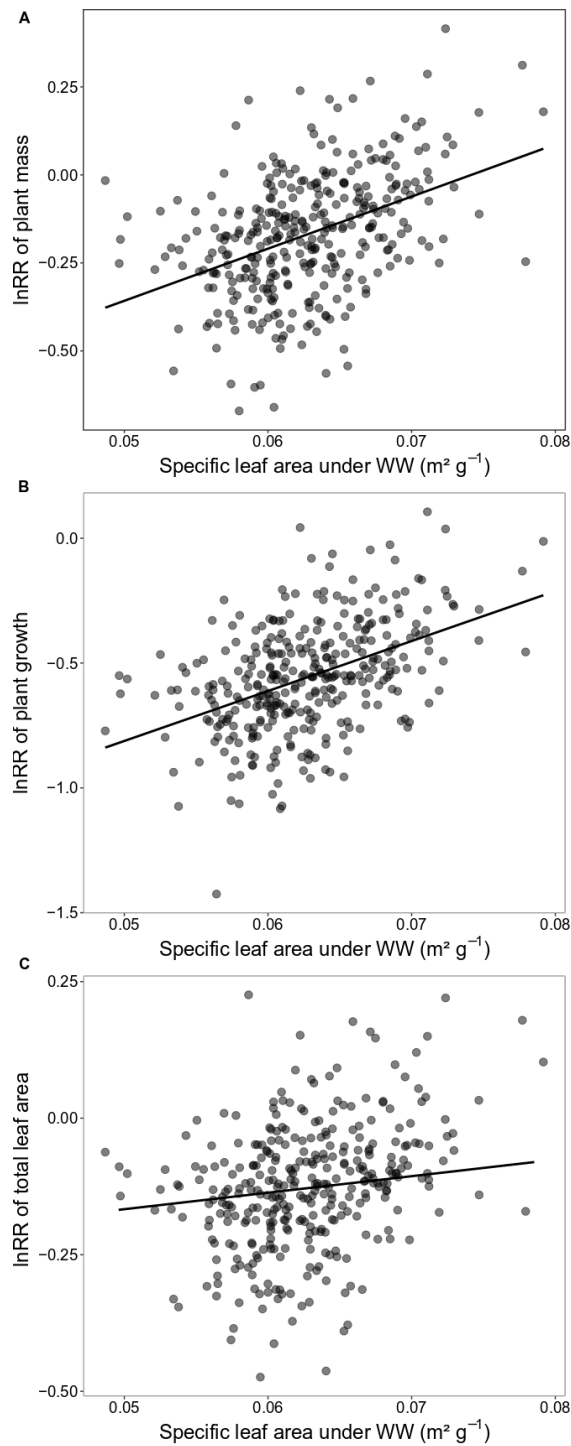


FIGURE 6 Linear relationships between the log response ratios (lnRR) of plant growth, size and total leaf area with specific leaf area under WW. The three relationships were between: A, lnRR of plant growth and specific leaf area under WW ($\text{m}^2 \text{g}^{-1}$); B, lnRR of plant mass and specific leaf area under WW ($\text{m}^2 \text{g}^{-1}$) and C, lnRR of total leaf area and specific leaf area under WW ($\text{m}^2 \text{g}^{-1}$). Black points represent genotypic means ($n = 337$). Black lines represent the statistically significant linear regressions between lnRR of plant mass, growth and total leaf area with specific leaf area under WW ($R^2 = 0.17, 0.20$ and 0.11 with $P < 0.001$, respectively).

Discussion

Here we used a unique panel of 337 maize genotypes to explore water deficit impacts on plant allometry. Not surprisingly, we highlighted highly significant plasticity of aboveground plant size and plant growth rate (PG) in response to WD. Aboveground fresh mass (PM) and total leaf area (PA) were indeed significantly reduced by WD and both traits were highly correlated both under WW and WD conditions with a slight but significant change in slopes. This is indicative of significant changes in biomass partitioning in response to WD. In addition to the global reduction of plant organ size, it has commonly been observed that the proportion of biomass allocated to the different plant organs change in response to WD (Poorter et al., 2015; Eziz et al. 2017). For instance, increased allocation to root biomass is a general response to WD in many species (Eziz et al., 2017; Vile et al., 2012). Here we specifically investigated the aboveground mass to total leaf area allometric relationship. Plant growth rate was also reduced by WD and this stress significantly affected the slopes of the allometric relationships of aboveground fresh mass and plant area to aboveground growth rate.

Within maize, allometric slopes were significantly different from the expected $\frac{3}{4}$ (Niklas and Enquist, 2001). Few studies get interested into possible variability around plant allometric slope (Vasseur et al., 2012), while several animal studies have questioned the valor of the slope between body size and metabolism (Bolstad et al., 2015; Bonduriansky and Day, 2003; Ray et al., 2016). Allometric exponent is often considered stable due to structural constraints related to body size (Voje and Hansen, 2013). But, hypothesis suggested that allometric exponent resulted from natural selection, and then could differ from the “expected valor” according to environmental conditions (Bonduriansky and Day, 2003; Gould, 1966). By restricting plant growth, experimental conditions could cause variability in allometric slopes. For example, maize plants were cultivated into pots, which can constrain plant size compared to natural conditions (Dambreville et al., 2017; Poorter et al., 2012). Then, within crops, plants grew up until planting density became critical for their size. In that context, Deng et al. (2012b) showed that there was a scaling relationship between plant mass (M) and critical planting density (N_{crit}), as $N_{crit} = M^{-3/4}$. According to Deng et al. (2012b), with the plant biomass mean obtained on 337 maize genotypes, critical density would be around 14 plants per m^2 , while we have 18 plants per m^2 in the phenotyping platform (Deng et al., 2012b). Plant size would be limited by a high planting density. As a consequence, allometric slope would differ from the expected valor as a way to adapt plant phenotype to the phenotyping platform conditions.

Our findings highlighted significant water stress effect on allometric relationships between total leaf area, aboveground mass and growth. To our knowledge, few studies have shown possible

variations of plant allometric relationships in response to environmental conditions. This result suggests possible variations in biomass allocation pattern to aerial part under abiotic stress (Poorter et al., 2015). Within *A. thaliana*, Vasseur et al. (2018) explained this variation as advantageous for stress resistance, despite their cost for seed production. Here, variability of crop allometry could result from phenotypic adaptations to water stress (Pan et al., 2013; Vasseur et al., 2018). Despite this variability in response to water deficit, the allometric relationships between plant growth, total leaf area and plant mass were conserved. This result confirms that allometric combinations are “hardly modifiable”, even under abiotic stresses (Voje et al., 2014). One hypothesis is the existence of developmental and structural constraints selection (Climent et al., 2006; Egset et al.; Voje et al., 2014). In that context, plasticity of plant allometry would be possible only if the phenotype obtained is viable under natural conditions (Bolstad et al., 2015). Even if more studies are needed, our results are interesting for Maize breeding. Better knowledge about plant allometric response to abiotic stresses enable to highlight changes in biomass allocation patterns (Poorter et al., 2015; Weiner, 2004), and then, inform about structures and functions reflecting plant strategy.

Lower biomass accumulation to aboveground compartment is an usual way for plants to reduce biomass production (Eziz et al., 2017; Poorter and Nagel, 2000). This phenotypic response often occurs as drought tolerance strategy (Erice et al., 2010; Villagra and Cavagnaro, 2006; Yin et al., 2005). Here, we observed a common reduction of plant size, total leaf area and growth under water deficit. In the high-throughput phenotyping platform, plants were surrounded by other plants. When shade created by neighboring plants increased, our study showed reduction in the development of aerial parts (total leaf area, aboveground mass and growth) necessary to develop light interception. Across maize genotypes, shade mitigates water deficit impact on plant size, total leaf area and growth. Those results confirmed shade influence on water stress tolerance within Maize (Page et al., 2011). In face to shade, genetic diversity of plant size response to water deficit was less important between genotypes. This result suggests similar phenotypic adaptations for limiting size-related trait reductions under shade. Increasing plant size and growth enable to be above neighboring plants to have more light, and then avoid shade (Gommers et al., 2013). Level of shade is not important enough, compare to water deficit, to observe stronger differences. But our results suggest that this mitigation of size-related trait reductions would result from a similar plant strategy for avoiding shade within maize. In an agricultural field, it is unless that only one stress occurs, better knowledge of size-related trait sensitivities to cumulative stresses would enable to better understand and select crop allometric trajectory.

In our study, we showed that plant size and growth reductions under water stress can be related to specific leaf area adjustments. In response to stress, plants may exhibit phenotypic

plasticity in key functional traits allowing short-term adjustment to environmental conditions (Hamann et al., 2018). With higher SLA, plants will capture more light per unit of leaf weight, and would be expected to exhibit stronger competitive ability (Funk et al., 2016). For example, in a light-limiting environment due to high planting density, shade-leaves have higher SLA and therefore are more efficient in capturing light on a unit per mass (Chen and Klinka, 1998). Under drought, specific leaf area decreases as a way to enhance water use efficiency (Wellstein et al., 2017). Those phenotypic adjustments are associated with changes in leaf structure and/or anatomy (Poorter et al., 2009; Wilson et al., 1999; Witkowski and Lamont, 1991). Thus, plasticity in SLA is advantageous as it allows plants to adjust light interception and stress tolerance to environmental conditions (Hamann et al., 2018; Scheepens et al., 2010; Wright et al., 2004). Our findings highlight the fundamental role of SLA in the maximization of total leaf area and growth rate. The strong within-maize relationship found between SLA and aboveground mass is of great interest for the predictions of biomass production of crop species and for the programs of plant breeding. Moreover, intraspecific plasticity of both biomass allocation patterns and specific leaf area response highlight genetic diversity. As heritability of the studied traits was high, this variability between genotypes could be used by plant breeding to select Maize strategy for both biomass allocation and drought tolerance.

Authors' Contributions

All the authors designed the study; A.R. compiled and analysed the data collected by the co-authors; all the authors wrote the manuscript. All the authors gave their final approval for publication.

Acknowledgements

This study was supported by the European Research Council (ERC) Starting Grant Project “Ecophysiological and biophysical constraints on domestication in crop plants” (Grant ERC-StG-2014-639706-CONSTRAINTS). We are grateful to Alexis Bédiée, Sandy Berges and Margot Leclerc for helping during the experiments.

Supporting Information:

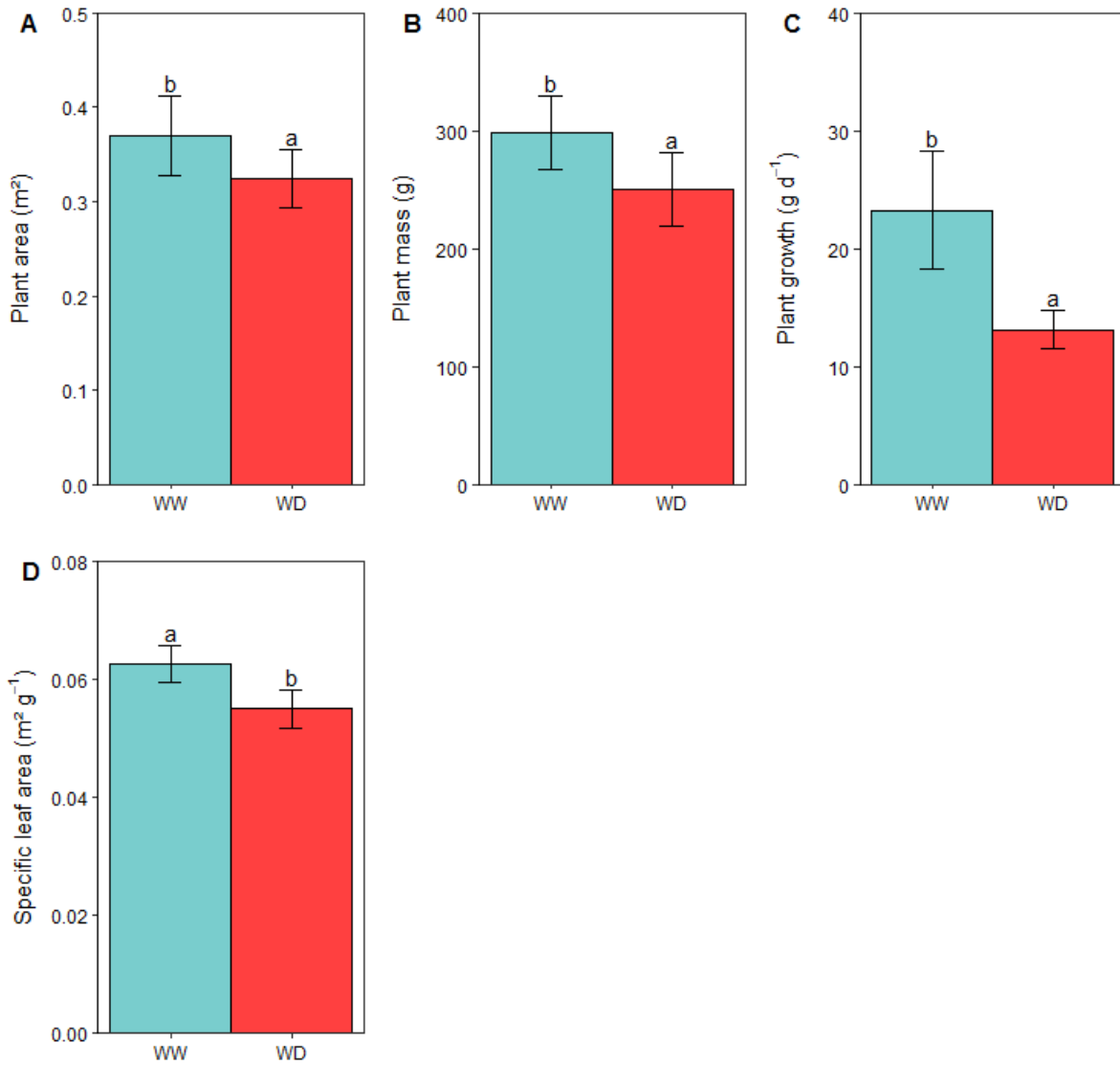
The following Supporting Information is available for this article:

Supporting Fig. S1 Variation of lead and plant genotypic means in 337 maize genotypes grown under well-watered (WW) and water deficit (WD) environments.

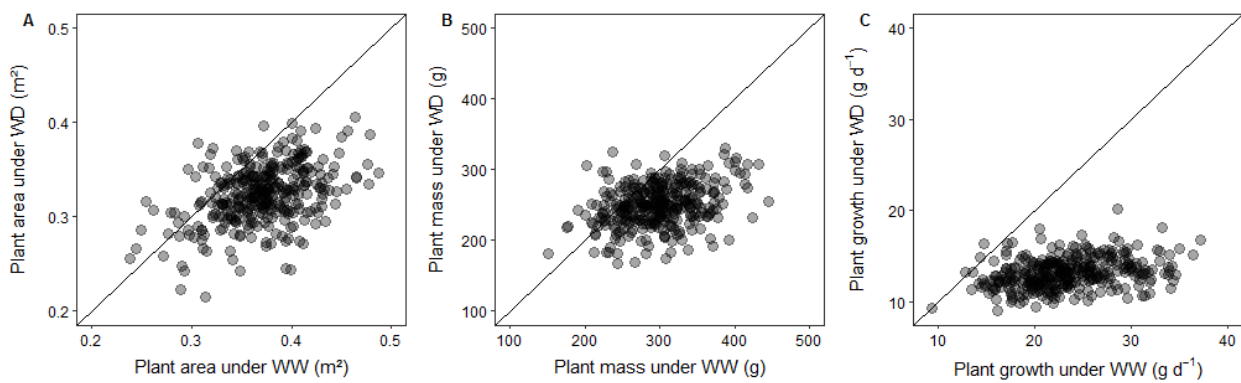
Supporting Fig. S2 Relationships of genotypic mean trait values under water deficit (WD) versus well-watered (WW) conditions.

Supporting Fig. S3 Projection of the studied maize individual plants in the three studied traits with the shading index relationships by separating well-watered (WW) from water deficit (WD) conditions.

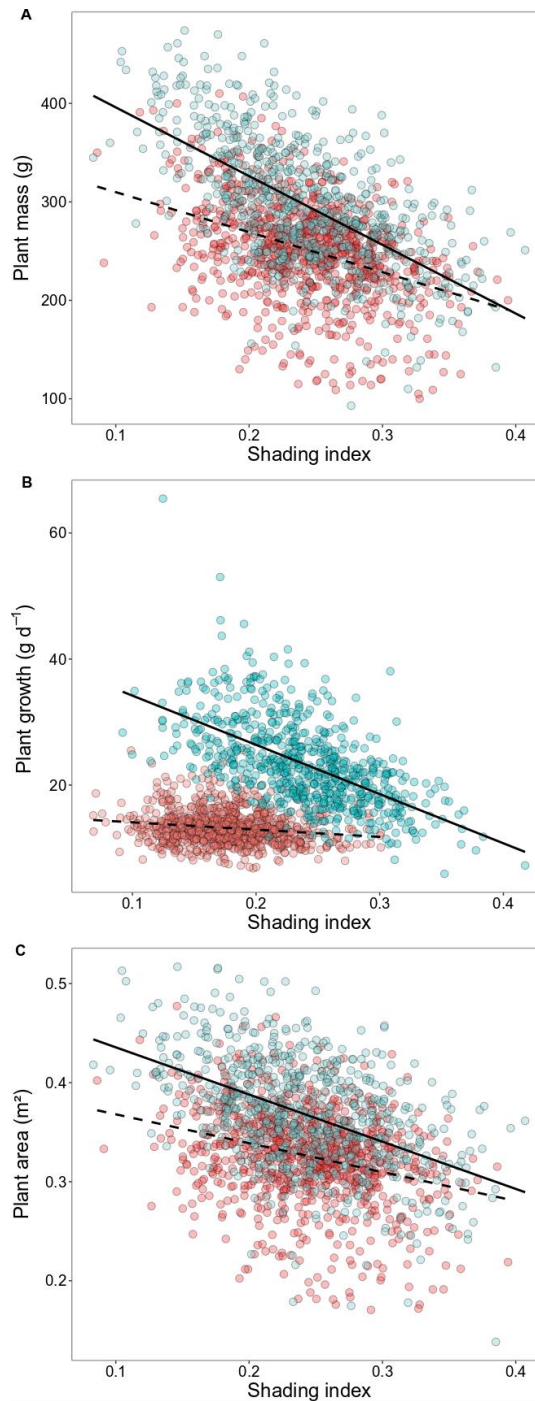
Supporting Fig. S4 Impact of the shading index (SI) on specific leaf area response to water deficit (WD).



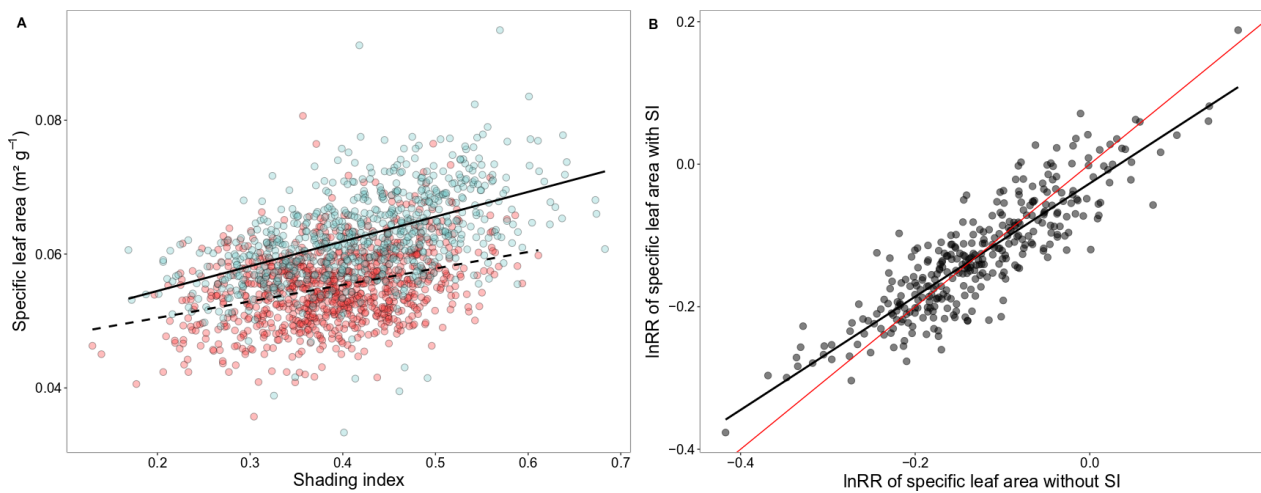
SUPPORTING FIG. S1 Variation of leaf and plant genotypic means in 337 maize hybrid genotypes grown under well-watered (WW) and water deficit (WD) environments. The five traits represented: (A) total leaf area (m²); (B) fresh aboveground mass (g); (C) plant growth (g d⁻¹) and (D) specific leaf area (m² g⁻¹) were determined on plants grown under well-watered (WW) and water deficit (WD) conditions. Bars and error bars represent means \pm SEM ($n = 337$). Different letters above bars indicate significant differences at $P < 0.05$ using Tukey's multiple comparison tests.



SUPPORTING FIG. S2 Relationships of genotypic mean trait values under water deficit (WD) versus well-watered (WW) conditions. The three figures represent the relationships between the size-related traits: (A) the relationship between values of total leaf area (m^2) under WW - under WD ($r_{\text{spearman}} = 0.38$ with $P < 0.001$); (B) the relationship between values of fresh aboveground plant mass (g) under WW - under WD ($r_{\text{spearman}} = 0.3$ with $P < 0.001$) and (C) the relationship between values of plant growth (g d^{-1}) under WW - under WD ($r_{\text{spearman}} = 0.32$ with $P < 0.001$). Black points represent genotypic means ($n = 337$). Solid lines represent the linear regressions with intercepts and slopes equal to 0 and 1, respectively.



SUPPORTING FIG. S3 Projection of the studied maize individual plants in the three studied traits with the shading index relationships by separating well-watered (WW) from water deficit (WD) conditions. Blue and red points represent values of individual maize plants within well-watered (WW) ($n = 705$) and water deficit (WD) ($n=930$) regimes. (A) : the fresh aboveground plant mass – shading index relationship with the solid and dashed lines represent the statistically significant linear regression under WW ($R^2 = 0.38$ with $P < 0.001$) and under WD ($R^2 = 0.15$ with $P < 0.001$); (B) : the plant growth – shading index relationship with the solid and dashed lines represent the statistically significant linear regression under WW ($R^2 = 0.34$ with $P < 0.001$) and under WD ($R^2 = 0.03$ with $P < 0.001$) and (C) : the total leaf area – shading index relationship with the solid and dashed lines represent the statistically significant linear regression under WW ($R^2 = 0.23$ with $P < 0.001$) and under WD ($R^2 = 0.09$ with $P < 0.001$).



SUPPORTING FIG. S4 Relationship between shading index (SI) and specific leaf area (SLA) under well-watered (WW) and water deficit (WD) conditions. (A) Projection of the studied maize individual plants in the SLA with SI by separating well-watered (WW) from WD conditions. Blue and red points represent values of individual maize plants within WW ($n = 705$) and WD ($n = 930$) regimes. The specific leaf area – shading index relationship with the solid and dashed lines represent the statistically significant linear regression under WW ($R^2 = 0.26$ with $P < 0.001$) and under WD ($R^2 = 0.12$ with $P < 0.001$). (B) The relationship between log response ratio (lnRR) of specific leaf area with and without SI. Black circles represent maize genotypes ($n = 337$). The black line represents significant linear regressions ($R^2 = 0.76$ with $P < 0.001$) and the red line the 0:1 line.

Chapitre 3 :

Impacts de conditions environnementales sous-optimales sur le spectre d'économie foliaire des ressources au sein d'espèces céréalières

Présentation générale

Ce troisième chapitre concerne l'ensemble des études réalisées sur le **maïs, le blé tendre, le mil et le sorgho**, cultivées dans la **plateforme de phénotypage haut-débit** PhenoDyn. À partir des **lignées** de ces quatre espèces cultivées, les principaux objectifs de ce troisième chapitre sont d' : i) analyser le spectre d'économie foliaire des ressources entre et au sein de quatre espèces cultivées, ii) explorer la plasticité de ce compromis écophysiological sous conditions sous-optimales chez les espèces cultivées et iii) examiner les relations entre le spectre d'économie foliaire et la tolérance au stress hydrique.

Avec l'expérimentation 3, quatre **traits fonctionnels**, dont deux associés au spectre d'économie foliaire et les deux autres à la tolérance au stress hydrique, ont été étudiés chez quatre espèces céréalières (maïs, mil, sorgho et blé tendre) dans des conditions optimales et de stress hydrique (voir la partie Matériels et Méthodes pour plus d'informations). À l'échelle interspécifique, il existe un compromis écophysiological entre les deux traits fonctionnels associés au spectre d'économie foliaire. Ce compromis est maintenu dans les deux traitements hydriques et illustre un **continuum 'rapide-lent'** au sein des espèces cultivées. À l'inverse, à l'échelle intraspécifique, la relation entre les deux traits est soit faible, soit non significative. Au sein des espèces, les gammes de variation des deux traits ne permettent pas d'observer de relations significatives entre eux. Pourtant, les géotypes sont toutes présentes à l'**extrémité « acquisition des ressources »** dans l'enveloppe des contraintes illustrées chez les espèces sauvages. Ce résultat suggère d'importants facteurs sous-jacents au spectre d'économie foliaire, tels que des mécanismes physiologiques et structuraux. Ces résultats suggèrent une limite à la diversité phénotypique foliaire possible chez les espèces céréalières. Au sein de la même espèce, l'impact du stress hydrique sur la croissance foliaire varie entre les géotypes. Cette variabilité est liée à la taille de la plante, et non aux traits associés au spectre d'économie foliaire en conditions optimales. Chez les quatre espèces céréalières étudiées, la **stratégie de tolérance à la sécheresse** ne peut pas être discriminée par le compromis écophysiological entre la conservation et l'acquisition des ressources. Nos résultats soulignent les bénéfices d'utiliser une approche à la fois écologique et agronomique pour caractériser la diversité des espèces cultivées face au stress hydrique.

Les résultats obtenus avec cette étude sont présentés sous la forme d'un article scientifique.

Does the leaf economics spectrum hold within and between crop species under both optimal and suboptimal conditions?

Agathe Roucou^{1,2}, Cyrille Violle^{1*}, Boris Parent², Adel Meziane², Alexis Bediee² and Denis Vile².

¹ Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive (UMR 5175), CNRS, Université Paul Valéry Montpellier, EPHE, Univ Montpellier, Montpellier, France.

² Laboratoire d'Ecophysiologie des Plantes sous Stress Environnementaux (LEPSE), UMR759, INRA, SupAgro, Univ Montpellier, Montpellier, France.

Keywords: Leaf economics spectrum, net photosynthetic rate, leaf mass per area, leaf elongation rate, 'fast-slow' continuum, water deficit, cereals, drought tolerance strategy, intraspecific variability

Introduction

Plant functional ecology has identified a set of biological laws that seem to hold for most plant species living on earth (Garnier et al., 2016). Notably, the leaf economics spectrum (LES hereafter) depicts leaf trait covariations that reflect physiological compromises at the leaf level (Wright et al., 2004). On one extreme of the spectrum, one can find species adapted to harsh environments and characterized by leaves with slow metabolism and dense tissues to cope with multiple abiotic and biotic stress (Reich, 2014). On the other end of the spectrum, species found in less stressful and more productive environments typically exhibit leaves with fast return on investment through high photosynthetic rate and thin leaves to maximize light capture (Reich, 2014). While interspecific comparisons have been very fruitful, they remain largely silent about the ecophysiological mechanisms underlying the trait-trait relationships described. First, the leaf economics spectrum is classically associated to the fast-slow continuum (Reich, 2014; Salguero-Gomez et al., 2016), but leaf growth dynamics has never been characterized in that context. Second, the response to abiotic stress is supposed to be a key driver of the LES, but the LES has been most often examined in natural conditions where environmental conditions are hardly characterized (Falcao et al., 2017; Mediavilla et al., 2018), or in experimental optimal conditions for plant growth (Baird et al., 2017; Claeys and Inze, 2013). Recently, Volaire (2018) built a bridge between ecophysiology and functional ecology in the specific context of plant response to water deficit: species/genotypes that display high return on investment should be less adapted to water deficit. Even if genotypes can buffer the negative impacts of environmental harshness on the phenotype's performance through phenotypic plasticity (Przybylo et al., 2000; Stearns, 1989; Sultan, 2000), the incorporation of this widespread and well-known mechanism in the theoretical corpus of the LES is lacking. Experimental tests are urgently needed to evaluate whether contrasting genotypes located in the LES are more or less impacted by environmental stress such as soil water deficit, or whether, on the contrary, they can modulate their response through phenotypic plasticity.

While the LES has been mostly described for wild species, recent evidence suggest its robustness in crop species, too (Donovan et al., 2014; Milla et al., 2014; Martin et al., 2017; Roucou et al., 2018). Such a test in crop species benefits to both functional ecology and crop science. On one hand, using crop species allows the use of well-known genetic material, and the subsequent intraspecific analysis of the LES. Intraspecific studies of trait-trait relationships permit to bypass the phylogenetic inertia inherent to interspecific comparisons and to go deeper into the physiological mechanisms (Albert et al., 2010; Fajardo and Siefert, 2018; Martin et al., 2017). There is indeed a living debate in functional ecology about the causes of the LES (Donovan et al., 2011), notably

regarding the respective role of natural selection and biophysical constraints (Donovan et al., 2011; Messier et al., 2017; Vasseur et al., 2012). If the LES still holds within species, and in cross-genotype comparisons under both optimal and sub-optimal conditions, this would suggest a strong canalization through physiological and/or biophysical constraints (Onoda et al., 2017). The maintenance of LES relationships in both wild and crop species would also suggest that both natural and artificial selection are regulated by the same constraints. On the opposite, if the plastic response of genotypes can lead to strong shifts in LES relationships (Anderegg et al., 2018), this would suggest that the LES cannot be seen as a universal envelope of constraints for both genotypes and species, but mainly as a by-product of physiological regulation. The theoretical corpus of functional ecology can benefit to crop science, too. If the trade-offs underpinning the LES hold in crop species, the associated trait covariations need to be accounted for in plant breeding programs since, for instance, enhancing plant performance and leaf-level metabolism could be at the detriment of plant defense (Milla et al., 2015; Prieto et al., 2017).

Empirical and modelling approaches have been used to analyze the responses of crops to water deficit (WD) from the soil to the atmosphere through the study of morphological, physiological and molecular features (Farooq et al., 2009). Studies on mechanisms of drought tolerance thus span many levels of biological organization (e.g., genes, cells, organs, individual, ecosystems) (Bengough et al., 2011; He et al., 2017; de Lima Pereira et al., 2016; McDowell et al., 2008), but aboveground, and especially leaf-level, studies are predominant. Indeed, carbon and water fluxes between the plant and the atmosphere are primarily mediated by the active leaf surface (Brodribb and McAdam, 2011). Responses of the active leaf area to water stress are observable through macroscopic changes in morphological and physiological traits (Pang et al., 2011; Wellstein et al., 2017). Nevertheless, linking leaf structure and functions, related to resource fluxes in particular, in the context of plant response to water stress has been hardly done. Analyzing such a linkage through the analysis of LES relationships can reveal shifts in leaf functioning when the plant is submitted to harsh environmental conditions (Ackerly, 2004; Craine and Lee, 2003). For example, an increase in leaf mass per area can be related to a reduction of leaf elongation rate (Arredondo and Schnyder, 2003), a potential phenotypic adaptation to dehydration under water stress (Grossiord et al., 2017). As such, studying simultaneously leaf architecture, metabolism and elongation should improve our understanding of leaf strategy in response to water deficit.

Taking advantage of both ecological and ecophysiological approaches, here we experimentally investigate the effect of soil water deficit on LES traits and their covariations, using four staple crops of high economic and societal importance: maize, pearl millet, sorghum and wheat. We focused on two pivotal LES traits: leaf mass per area, i.e. the ratio of leaf dry mass to surface,

and net photosynthetic rate. We also measured two size-related traits: leaf elongation rate and plant dry mass, as proxies for leaf and plant performance under both well-watered and water deficit conditions (Pang et al., 2011; Passioura and Munns, 2000; Wang et al., 2008). The change in (or robustness of) LES patterns when navigating across taxonomic scales, in particular within *versus* between species, represents a research front in functional ecology (Messier et al., 2017). To our knowledge, no study has investigated the connection between the LES and the ‘fast-slow’ continuum quantified at the leaf level. To develop further statements about crop response to water stress, interspecific and intraspecific comparisons are necessary. Indeed, studies with species originated from different ecological areas, with different breed histories and from temperate to tropical zones, enable to highlight the commonality and diversity of leaf response to environmental conditions (Parent and Tardieu, 2012). In that context, the normalization of leaf elongation rate by their absolute rates at 20°C help to discriminate growth response to environmental conditions among and within species (Parent et al., 2010). Benefiting from known genetic material, we used between 19 and 30 genotype lines of the four studied species in order to compare intraspecific structures of LES trait covariations, and connect them to dynamical traits for discriminating drought strategy.

Materials and methods

Plant material

We selected 30 genotypic lines from maize (*Zea mays*), 23 from pearl millet (*Pearl millet*), 19 from sorghum (*Sorghum bicolor*) and 25 from wheat (*Triticum turgidum*). First, those genotypes were chosen to maximize genetic diversity of species. Then, this panel was restricted to some genotypic lines, to maximize the phenotypic diversity of drought response.

For maize, drought response was studied through response of leaf elongation to soil water content. Fifteen temperate and fifteen tropical lines were selected. For pearl millet and sorghum, drought response was studied through water use efficiency. For wheat, 25 genotypic lines were chosen for their diversity of geographical localizations drought resistance.

Experimental design

We set up the experiment at the INRA-SupAgro campus (France, 43° 37' 02''N, 3° 18' 51' 18'' E) in the phenotyping PhenoDyn platform (<https://www6.montpellier.inra.fr/lepse/M3P>) for a duration of 35 days in controlled conditions (minimal temperature = 19°C and maximal temperature = 26°C). Plants were grown in 9-L pots (17.5 cm diameter and 38.5 cm depth) filled with a soil

30/70% (v/v) of clay and organic compost. Plants were maintained at a soil water potential higher than -0.05 MPa and lower than -0.1 MPa under well-watered conditions, and between -0.3 and -0.4 MPa under water deficit environment.

Leaf trait measurements

We determined maximal photosynthetic rate (A_{\max} , $\text{nmol CO}_2 \text{ s}^{-1}$) at vegetative stage on a fully expanded leaf (the fifth, sixth or seventh leaf produced) by using a portable photosynthesis system with a leaf assimilation chamber (CIRAS, PP systems and LI-6400XT, LI-COR). Measurements were performed at constant relative humidity (80%), ambient temperature (25°C), constant $[\text{CO}_2]_{\text{atm}}$ (400 ppm), and at saturating light ($\text{PAR} = 1500 \mu\text{mol s}^{-1} \text{ m}^{-2}$) on 30, 8, 10 and 25 genotypes from respectively maize, pearl millet, sorghum and wheat.

Just before harvest, the same leaves were collected and rehydrated at 4°C during 24 hours. Then, we scanned them (150 dpi) and leaf area was determined by image analysis using the ImageJ software (U.S. National Institutes of Health, Bethesda, MD, USA) on 23, 19 and 25 genotypes from pearl millet, sorghum and wheat. Then, each leaf was dried at 60°C during 72 h to determine leaf dry weight. For pearl millet, sorghum and wheat genotypes, we calculated leaf mass per area (LMA, g m^{-2}) as the ratio of leaf dry weight to leaf area. For maize genotypes, after leaf width and length measurements, 10 punches were made on both sides of the main leaf vein (area of one punch = 50.26 cm^2). Those punches were dried at 60°C during 72 h to determine their total dry weight; leaf mass per area (LMA, g m^{-2}) was calculated by the ratio of their dry weight to the area represented by all the punches. Then, for all species, we used LMA to calculate the maximal photosynthetic rate per unit of leaf dry mass as A_{mass} ($\text{nmol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ s}^{-1}$). Plant dry mass (PDM, g) was measured by aboveground dry weight at harvest.

For each sowing, leaf elongation (mm) was measured daily on the fifth leaf for wheat genotypes and the sixth for the others every 15 minutes with rotating displacement transducers (RDTs 60-1045 Full Smart Position Sensor; Spectrol Electronics, Ltd, Wiltshire, England) from 9 AM to 00 PM during 5-12 days - depending on leaf maturation - following the protocol detailed in Sadok *et al.* (2007). For each day, we calculated mean and standard deviation of leaf elongation. The means which were inferior to 1.5 of standard deviation were considered as measurement errors and were removed. The leaf elongation rate (LER, mm d^{-1}) was calculated by averaging the means of the first three days.

Statistical analyses

Within each species, we computed genotypic means of each trait under both watering conditions using a linear fixed-effect model with genotypes, watering conditions and their interaction as fixed factors. Variance partition between genotype, watering condition and their interaction was performed using ANOVA for each trait. Statistically significant differences were determined using pairwise comparisons based on Tukey-adjusted least-squares means.

Across and within species, for studying correlations between leaf (LMA and A_{mass}) and size-related traits (PDM and LER), we calculated bivariate Spearman's correlation coefficients between traits. Trait-trait relationships were characterized using standardized major axis (SMA) regressions on log-transformed trait values per watering condition. For size-related traits, we calculated the logarithm of the response ratios of plant aboveground dry biomass and leaf elongation rate as $\ln\text{RR} = \text{Trait}_{\text{WD}}/\text{Trait}_{\text{WW}}$ in order to compare plant responses to WD between genotypes.

All statistical analyses were performed in the R statistical environment (R Core development team, 2017) using appropriate packages. Genotypic means were extracted using the 'lsmeans' function from the *emmeans* package. We fit SMA regressions and tested for differences in slopes and shift along main axis between watering conditions with the *smatr* package.

TABLE 1 List of morphological and physiological studied traits, their abbreviations and units.

Trait	Abbreviation	Units
Leaf traits		
Maximum net photosynthetic rate	A_{mass}	$\text{nmol g}^{-1} \text{s}^{-1}$
Leaf mass per area	LMA	g m^{-2}
Leaf elongation rate	LER	mm d^{-1}
Plant dry mass	PDM	g

Results

At the interspecific level, A_{mass} and LMA covaried in a pattern that is consistent with the LES under both WW ($r_{\text{Spearman}} = -0.68$, $P < 0.001$) and WD ($r_{\text{Spearman}} = -0.70$, $P < 0.001$) conditions (Fig. 1). In our greenhouse conditions, A_{mass} and LMA mean values of the four species were located in the upper part of the negative A_{mass} -LMA relationship quantified for wild species worldwide (Supporting Fig. S2). Maize and sorghum had significantly higher A_{mass} and LMA values than pearl millet and wheat (Table 2).

LER values discriminated genotypes from maize to wheat along the LMA- A_{mass} relationship under WW but not under WD (Fig.1), which indicates that the LES reflects a fast-slow continuum at the leaf level in optimal conditions for plant growth. More precisely, under WW, LER values were significantly positively correlated to A_{mass} ($r = 0.51$ with $P < 0.001$) and negatively to LMA ($r = -0.48$ with $P < 0.001$) across species (Fig. 2B and D).

TABLE 2 Changes in leaf traits of the four studied species (maize, pearl millet, sorghum and wheat) in response to water deficit. Values are probabilities associated with genotype, watering treatment and their interaction effects in linear fixed-effect models. The number n of genotypes studied in each species is reported. For abbreviations, see Table 1.

Species		A_{mass}	LMA	LER	PDM
<i>Zea mays</i> (Maize, n = 30)	Genotype	0.03	< 0.0001	0.03	0.004
	Watering	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001
	Genotype * Watering	0.71	< 0.001	0.05	0.25
<i>Pearl millet</i> (Millet, n = 23)	Genotype	0.08	0.0002	0.04	0.0003
	Watering	0.32	< 0.001	< 0.001	< 0.001
	Genotype * Watering	0.48	0.16	0.81	0.01
<i>Sorghum bicolor</i> (Sorghum, n = 19)	Genotype	0.08	0.0002	0.04	0.0003
	Watering	0.32	< 0.001	< 0.001	< 0.001
	Genotype * Watering	0.48	0.16	0.81	0.01
<i>Triticum aestivum</i> (Wheat, n = 25)	Genotype	0.11	< 0.001	< 0.001	0.0003
	Watering	0.03	< 0.001	< 0.001	< 0.001
	Genotype * Watering	0.53	0.05	0.46	0.82

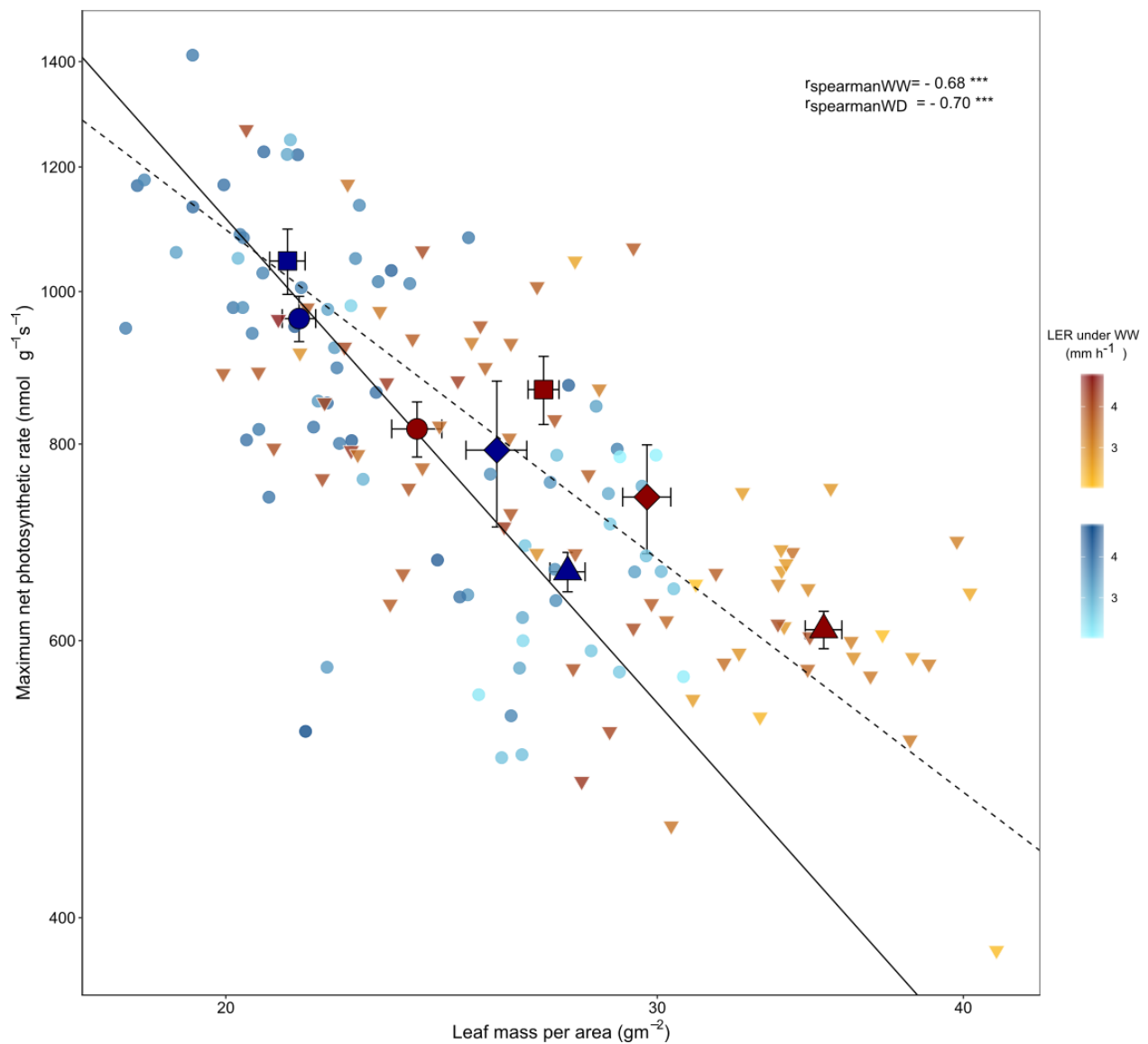


FIGURE 1 Relationship between leaf mass per area (LMA) and maximum net photosynthetic rate (A_{mass}) among and within four crop species cultivated under well-watered (WW) and water deficit (WD) conditions. Small symbols represent mean values of genotypes within species cultivated under well-watered (WW; blue symbols; $n = 73$) and water deficit (WD; red symbols; $n = 73$) regimes. Large symbols represent mean \pm s.d. values of maize (circles), pearl millet (diamonds), sorghum (squares) and wheat (triangles). Fill color gradient scales with leaf elongation rate (LER) under WW from lighter blue for low to darker blue for high LER values. Solid and dashed lines represent SMA regression lines under WW ($R^2 = 0.45$ with $P < 0.001$) and WD ($R^2 = 0.47$ with $P < 0.001$), respectively. Spearman's rank coefficients (r_{spearman}) are shown between species ($n = 4$) under both watering regimes, and within maize ($n = 30$) ($r_{\text{spearmanWW}} = -0.43$ * and $r_{\text{spearmanWD}} = -0.66$ ***), pearl millet ($n = 8$) ($r_{\text{spearmanWW}} = -0.38$ ns and $r_{\text{spearmanWD}} = -0.74$ *), sorghum ($n = 10$) ($r_{\text{spearmanWW}} = -0.4$ ns and $r_{\text{spearmanWD}} = -0.6$ ns) and wheat ($n = 25$) ($r_{\text{spearmanWW}} = 0.3$ ns and $r_{\text{spearmanWD}} = -0.06$ ns) (***: $P < 0.001$; **: $P < 0.01$; *: $P < 0.05$; ns : not significant).

Response of LES traits to water deficit

No significant species-by-watering condition interaction was found for A_{mass} which significantly decreased in response to WD in all species but pearl millet ($P = 0.67$; Table 2; Supporting Figure S1). Conversely, LMA significantly increased under WD in all species with different effect sizes between species (Supporting Figure S1). Across all genotypes, a significant negative log-linear relationship between the two leaf traits was observed both under WW ($R^2 = 0.45$ with $P < 0.001$) and WD ($R^2 = 0.49$ with $P < 0.001$) but the slopes differed significantly between watering conditions (test of common SMA slopes: $P = 0.0025$; Fig.1). Within species, A_{mass} was discriminated between genotypes only for maize, while there were significant LMA differences between genotypes in all species but sorghum (Table 2). A negative log-linear relationship between A_{mass} and LMA was only marginally significant for maize ($R^2 = 0.13$ with $P = 0.053$) under WW and for maize and sorghum under WD ($R^2 = 0.52$ and 0.45 with $P < 0.001$ and $P = 0.033$, respectively; Fig.1).

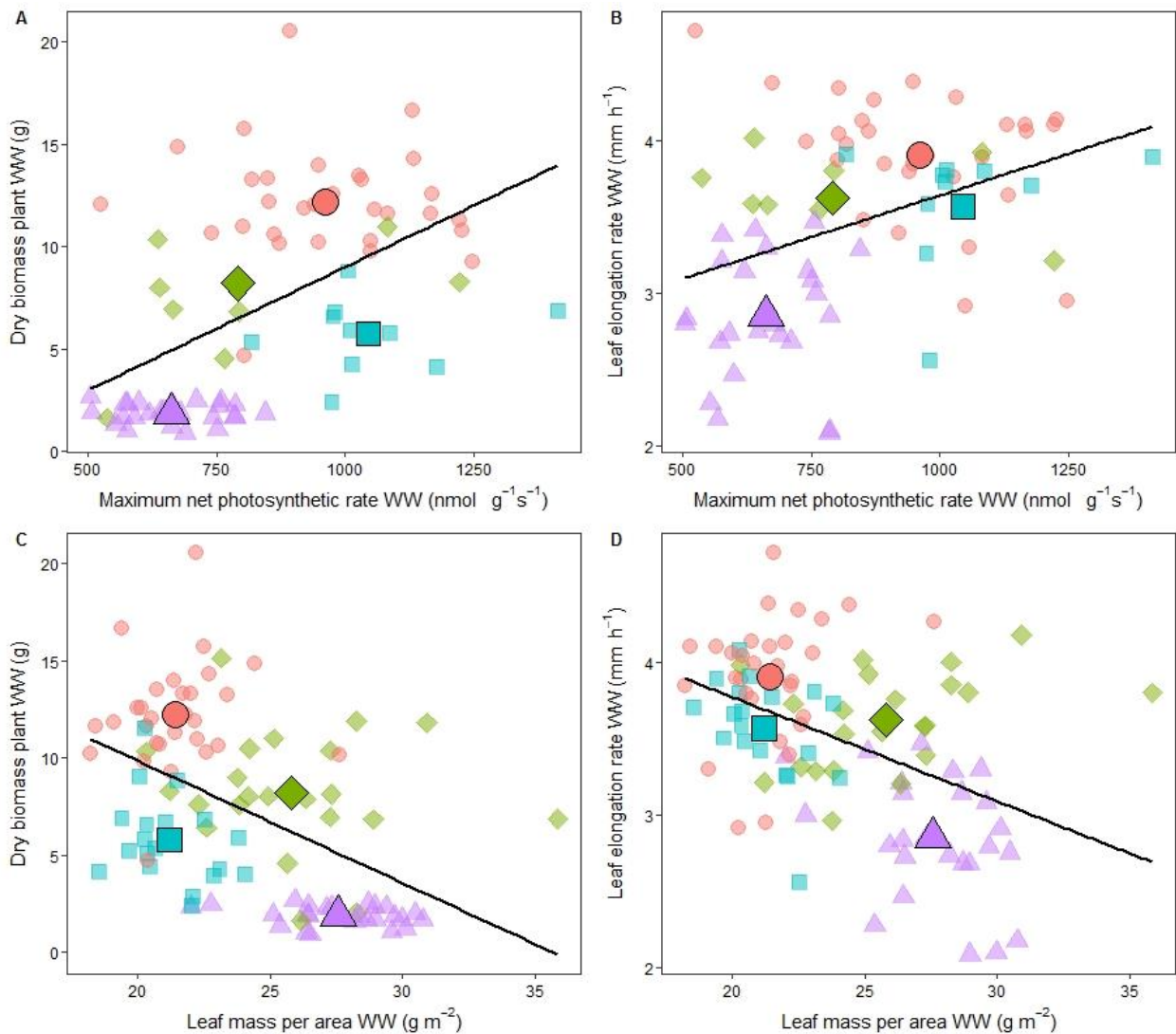


FIGURE 2 Projection of the four studied crops in the growth related– leaf trait values under well-watered (WW) conditions relationships. The two growth related traits were represented with two other leaf trait values under WW: (A) the plant dry mass (g) – maximum net photosynthetic rate ($\text{nmol g}^{-1} \text{s}^{-1}$) under WW relationship; (B) the leaf elongation rate (mm h^{-1}) – maximum net photosynthetic rate ($\text{nmol g}^{-1} \text{s}^{-1}$) under WW relationship; (C) the plant dry mass (g) – leaf mass per area under WW (g m^{-2}) relationship and (D) the leaf elongation rate (mm h^{-1}) – leaf mass per area under WW (g m^{-2}) relationship. For the four relationships, red circles, green diamonds, blue square, blue diamonds and purple triangles represent mean values of genotypes within maize, pearl millet, sorghum and wheat species measured within WW ($n = 73$ for A and B, and $n=97$ for C and D). The bigger circle, diamond, square and triangle represent the species mean under WW. Solid lines represent the statistically significant linear regression between the two traits for A ($R^2 = 0.14$ with $P < 0.001$), B ($R^2 = 0.26$ with $P < 0.001$), C ($R^2 = 0.2$ with $P < 0.001$) and D ($R^2 = 0.23$ with $P < 0.001$).

Response of plant and leaf growth to water deficit

Whole-plant as well as leaf-level growth decreased in response to the WD applied, as indicated by the significant decrease in PDM and LER across the four species (Table 2; Supporting Fig. S1). On average, pearl millet was the most tolerant species (Fig. 3B; Supporting Fig. S3B). Within species, significant differences between genotypes were identified for PDM and LER, except LER for sorghum (Table 2). Growth responses to WD were highly variable across genotypes within species (Fig.3 and Supporting Fig. S3). LER relative reduction due to WD ranged from -64.8% to -8.3% in maize, -52.6 to 2.8% in pearl millet, -48.9% to -0.9% in sorghum and -48.9% to -0.6% in wheat (Fig.3 and Supporting Fig.S4), whereas PDM reductions due to WD ranged from -80.6% to -46.5% in maize, -76.9 to 14.4% in pearl millet, -76.9% to 2.2% in sorghum and -68.6% to -29.6% in wheat for the less and most drought tolerant genotypes, respectively (Supporting Fig. S3).

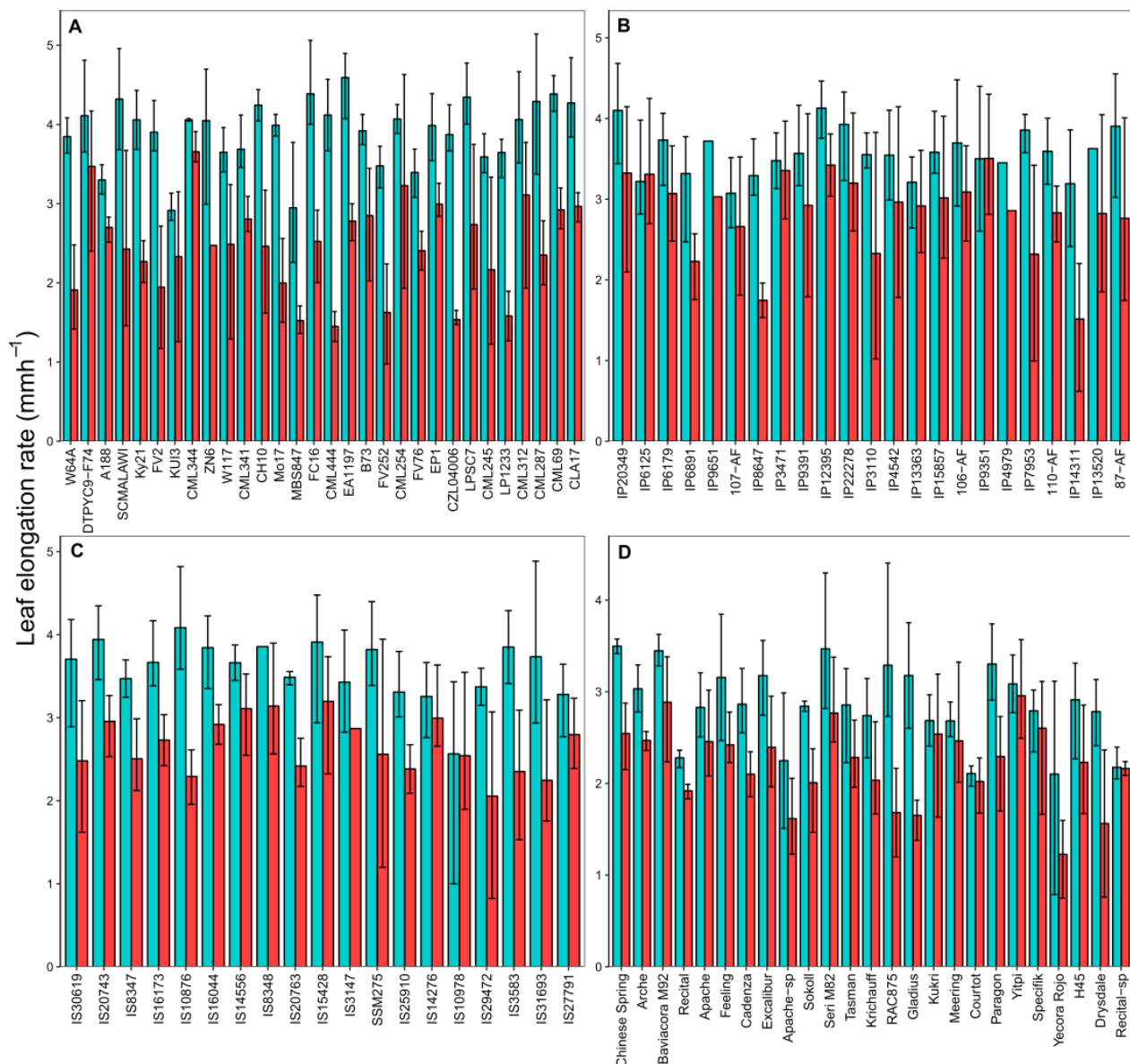


FIGURE 3 Water deficit effect on the leaf elongation rate among genotypes within the four species. Each species are represented separately: (A) maize genotypes (n = 30); (B) pearl millet genotypes (n = 23); (C) sorghum genotypes (n = 19) and (D) wheat genotypes (n = 25). For each histogram, blue and red colors represent respectively plant dry mass under well-watered and water deficit conditions. Genotypes are ordered by their ascending order for LMA values under well-watered. Error bars represent the confidence interval of 95 % for each genotype within the two treatments. They were measured with a nonparametric bootstrap which enables to obtain confidence limits for the population mean without assuming normality.

Across species, significant negative relationships between LER and PDM values under WW and their log response ratios were observed ($r = -0.56$ and $r = -0.35$ with both $P < 0.001$, respectively) (Fig.4). A similar trend was found within species but the negative correlations were not all significant (Table 3).

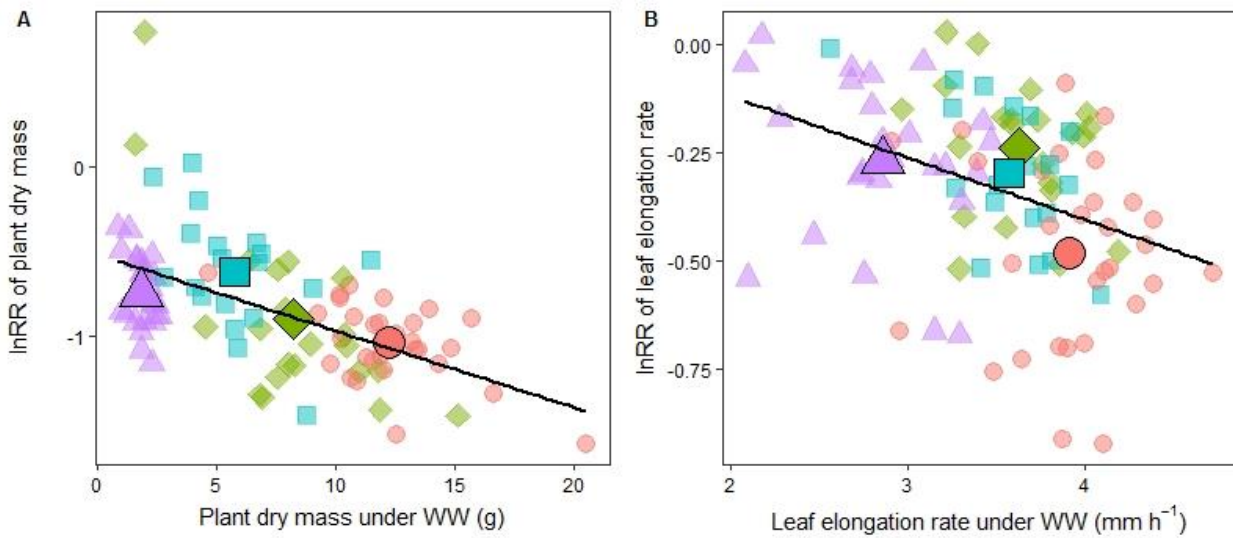


FIGURE 4 Projection of the four studied crops in the log response ratios (lnRR) of trait–trait values under well-watered (WW) conditions relationships. The two relationships were represented with growth related and leaf trait values: (A) the lnRR of plant dry mass – plant dry mass under WW (g) relationship; (B) the lnRR of leaf elongation rate - leaf elongation rate under WW (mm h⁻¹) relationship. For the two relationships, red circles, green diamonds, blue square and purple triangles represent mean values of genotypes within maize (n = 30), pearl millet (n = 23), sorghum (n = 19) and wheat (n = 25) species measured within WW. The bigger circle, diamond, square and triangle represent the species mean under WW. Solid lines represent the statistically significant linear regression between the two traits for A ($R^2 = 0.31$ with $P < 0.001$) and B ($R^2 = 0.12$ with $P < 0.001$). For the two relationships, the coefficients of spearman were calculated with all species and within each one, for results see Table 3.

TABLE 3 Spearman coefficients (r_{spearman}) and their *pvalue* (P) for the 6 correlations between leaf and size-related traits with log response ratios (lnRR) of the size-related traits within the four studied species (maize, pearl millet, sorghum and wheat). The leaf and size-related traits used for the correlation were values under well-watered regime. For each correlation, five r_{spearman} were calculated with the four species (interspecies), and within maize, pearl millet, sorghum and wheat. For abbreviations, see Table 1.

Variables		Interspecies		Maize		Pearl millet		Sorghum		Wheat	
Y	X	r_{spearman}	P	r_{spearman}	P	r_{spearman}	P	r_{spearman}	P	r_{spearman}	P
PDM	LMA	-0.61	< 0.001	0.18	0.33	-0.17	0.44	-0.38	0.1	-0.24	0.24
LER	LMA	-0.46	< 0.001	0.24	0.21	0.29	0.17	-0.43	0.07	-0.37	0.07
PDM	A_{mass}	0.57	< 0.001	-0.13	0.5	0.32	0.41	0.14	0.71	-0.03	0.9
LER	A_{mass}	0.44	< 0.001	-0.27	0.14	-0.2	0.6	0.27	0.45	0.13	0.5
lnRR_PDM	LMA	0.06	0.58	0.1	0.61	-0.13	0.56	0.25	0.29	-0.21	0.32
lnRR_LER	LMA	0.2	0.05	-0.11	0.56	-0.22	0.33	0.05	0.83	0.07	0.7
lnRR_PDM	A_{mass}	-0.36	0.002	-0.11	0.56	-0.57	0.15	0.006	1	-0.16	0.44
lnRR_LER	A_{mass}	-0.26	0.02	-0.01	0.96	0.12	0.8	-0.42	0.23	-0.14	0.49
lnRR_PDM	PDM	-0.58	< 0.001	-0.36	0.05	-0.53	0.01	-0.45	0.05	-0.35	0.08
lnRR_LER	LER	-0.4	< 0.001	-0.08	0.65	-0.35	0.11	-0.5	0.03	-0.25	0.22

Relationships between plant size responses to WD and LES traits

We found no significant relationship between leaf trait values under WW and responses of growth-related traits to WD at the interspecific level (all $P > 0.05$) (Fig.5). While A_{mass} was negatively correlated to the log response ratios of LER ($r_{\text{Spearman}} = -0.36$ with $P = 0.002$) and PDM ($r_{\text{Spearman}} = -0.26$ with $P = 0.02$), LMA was only positively significantly correlated with the log response ratio of LER ($r_{\text{Spearman}} = 0.20$ with $P = 0.05$) (Table 3). Within species, leaf traits were not significantly correlated to the responses of size-related trait to WD (all $P > 0.05$) (Table 3).

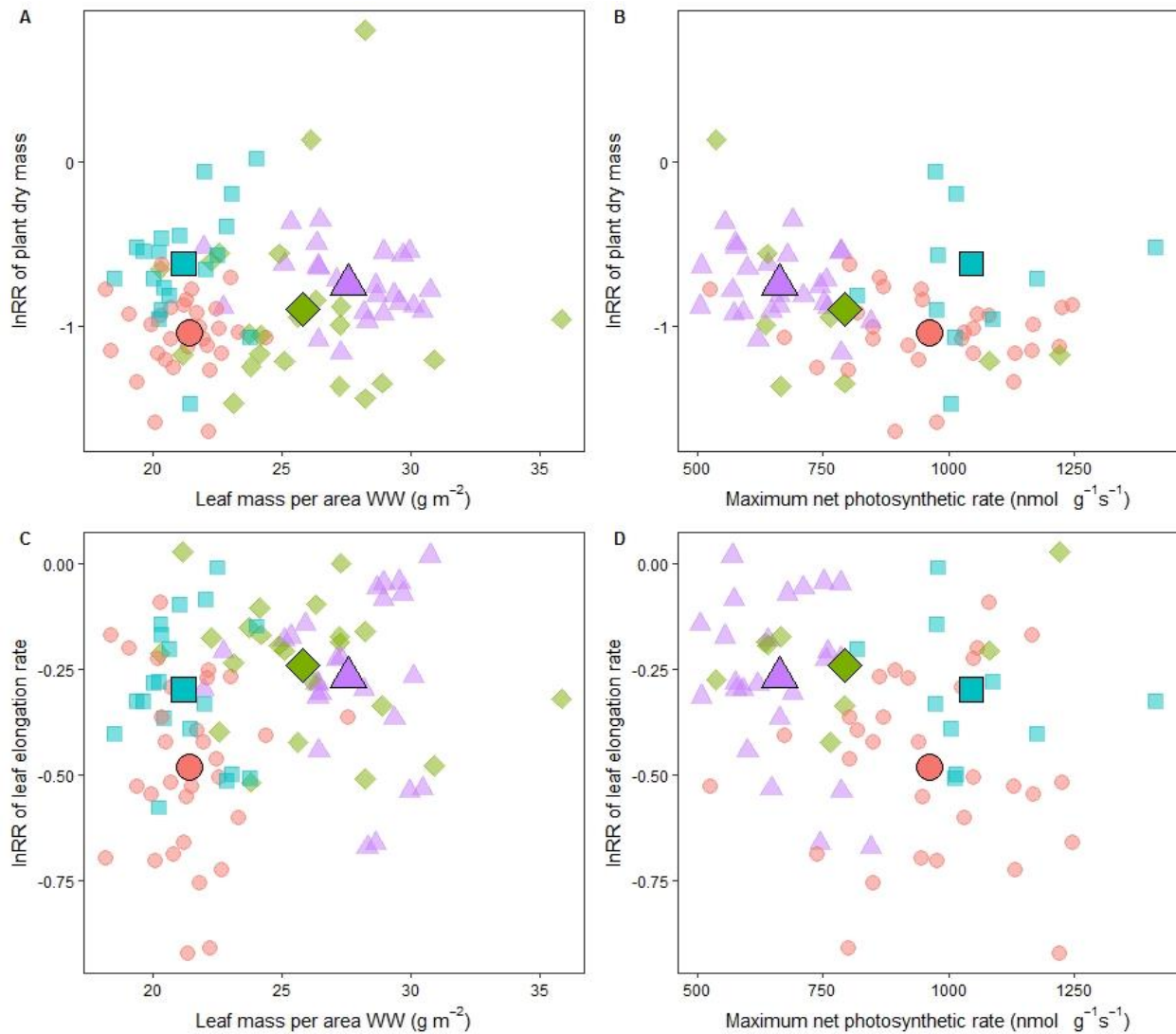


FIGURE 5 Projection of the four studied crops in the log response ratios (InRR) of growth related– leaf trait values under well-watered (WW) conditions relationships. The InRR of two growth related traits were represented with two other leaf trait values under WW: (A) the InRR of plant dry mass – leaf mass per area under WW (g m^{-2}) relationship; (B) the InRR of plant dry mass – maximum net photosynthetic rate ($\text{nmol g}^{-1} \text{s}^{-1}$) under WW relationship; (C) the InRR of leaf elongation rate (mm h^{-1}) – leaf mass per area under WW (g m^{-2}) relationship and (D) the InRR of leaf elongation rate (mm h^{-1}) – maximum net photosynthetic rate ($\text{nmol g}^{-1} \text{s}^{-1}$) under WW relationship. For the four relationships, red circles, green diamonds, blue square, and purple triangles represent mean values of genotypes within maize, pearl millet, sorghum and wheat species measured within WW ($n = 97$ for A and C, and $n = 73$ for B and D). The bigger circle, diamond, square and triangle represent the species mean under WW. For the four relationships, the coefficients of spearman were calculated with all species and within each one, for results see Table 3.

Discussion

The Leaf Economics Spectrum (LES) that recapitulates leaf-level physiological trade-offs at play for resource acquisition and use across plant species, has been the most described pattern in functional ecology for the last decade. Despite this success, several primary underlying hypotheses of the LES remain untested. First, the LES should reflect a fast-slow continuum at both organ and whole-plant levels (Reich, 2014), but the quantification of leaf elongation rate is absent from most studies in functional ecology. Second, ecological strategies at both ends of the LES are expected to be selected in different environmental conditions: acquisitive strategies in optimal conditions for plant growth vs. conservative strategies in stressful conditions. Even if this is what we can observe in interspecific comparisons (Wright et al., 2005), the lack of intraspecific studies testing this idea impedes a deeper exploration of this hypothesis (Vasseur et al., 2012). Indeed, one genotype at the acquisitive (resp. conservative) part of the spectrum should be more (resp. less) impacted by an experimental stress, if and only if genotype-by-environment interactions are negligible. The latter condition seems largely improbable; this is however an implicit postulate of several theories in functional ecology. Here, using a unique crop material, we applied both interspecific and intraspecific comparisons to investigate LES relationships under both optimal and suboptimal conditions, and how LES traits can be used as proxies for growth strategies and response to water deficit.

First demonstrated in a set of 2,500 wild species (Wright et al., 2004), recent studies reported some evidence that the LES of domesticated species stands within this spectrum. This is for instance the case for the bivariate relationship between leaf mass per area (LMA) and leaf nitrogen content for several panels of crop genotypes (Milla et al., 2014, 2015), as well as along domestication series (Roucou et al., 2018). Here, LMA and mass-based photosynthetic rate (A_{mass}) values of 73 genotypes from the four cereal species under study stand at the acquisitive extreme of the major axis of variation, and the relationship between them mirrors the negative relationship described by the interspecific worldwide LES. This suggests that similar ecophysiological tradeoffs shape leaf trait covariations in artificially selected cultivated lines, although both trait values were respectively lower and higher than the values of wild species. Martin et al. (2018) found a similar trend for maize and wheat at the interspecific level, but lack of paired LMA and photosynthetic rate values within species impaired inspection of intraspecific relationships. Importantly, we also highlighted that the LES line covaries with variation in leaf

elongation rate. To our knowledge, this is the first demonstration that the LES reflects a fast-slow continuum at the leaf level, as often suggested but never demonstrated at the organ level (Reich, 2014a). Next, when investigating the LES within species, we found a weak but significant covariation between LMA and A_{mass} across maize lines, whereas the relationship was not significant in wheat, pearl millet and sorghum. This contrasts with several recent studies who found consistent LES relationships within species (Blonder et al., 2013; Hu et al., 2015; Niinemets, 2015; Vasseur et al., 2012). A general explanation advanced that seems to apply here is that the range of trait values is not enough to let a significant relationship emerge (Funk and Cornwell, 2013). Beyond mathematical consideration, this can prevent selection for leaf traits in crop elites, even if further studies using larger panels could tone down this assertion.

The response of LES to environmental changes is largely unknown in both cultivated and crop species (Keenan and Niinemets, 2017; Wright and Sutton-Grier, 2012). Notably, to our knowledge, our study is the first to analyze the impact of water stress on LES within crop species. LMA is expected to increase (Baird et al., 2017; Poorter et al., 2009; Wellstein et al., 2017) and net photosynthetic rate to decrease (Chaves, 1991, 2002; Farooq et al., 2009), in response to drought. Here, accordingly, we found thicker and/or denser leaves and a reduction of net photosynthetic rate across the four cereals. Beside plasticity of both LMA and A_{mass} under water deficit, we highlighted that the general LMA- A_{mass} relationship was stable in response to WD across the four cereals. This result suggests existence of physiological and/or structural constraints limiting the independent evolution of these two traits (Onoda et al., 2017). Obviously, differences in the experimental conditions and treatment procedures may exert contrasted changes in LMA and/or A_{mass} that would challenge this result. Across species, plastic response of LES traits to stressful conditions would be thus constrained by physiological regulations. As a consequence, some leaf phenotypic combinations remain impossible, even under stressful conditions. Such limits need to be considered in plant breeding in the targeted selection of traits.

Volaire (2018) proposed a translational approach in which functional ecology theories could be used in ecophysiology to predict the response of species or genotypes to environmental changes. In particular, plant response to water deficit could be related to the tradeoff between resources acquisition and conservation (Volaire, 2018). In other words, soft traits associated to the LES measured in optimal conditions could be used as proxies for plant performance in suboptimal conditions. Genotypes with high return on investment (resources acquisition) are

expected to be less adapted to water deficit (Volaire, 2018). On the opposite, genotypes or species with a more conserved strategy is expected to be more drought tolerant (Volaire, 2018). Here, we highlighted that crop genotypes with faster growth (higher leaf elongation rate and plant biomass) under control condition tended to exhibit stronger reduction of growth in response to water deficit. But, neither leaf growth response to WD nor aboveground biomass accumulation under WD was related to the position of the crop genotype in LMA- A_{mass} values under WW conditions. Drought tolerance strategy between genotypes could not be discriminated by leaf functional traits related to LES under optimal conditions. Yet, drought strategy was reported to be related to resource-use strategy (Reich, 2014). But, across species, each genotype adjusts their phenotype to stressful conditions (Freschet et al., 2018). In that context, plasticity of both A_{mass} and LMA to water deficit depends on genotypic adaptations to stressful conditions. Using their values under optimal conditions does not predict genotypic response under other environmental conditions. This result suggests the important role of intraspecific variability when assessing plant response to water stress.

Face to the challenge of climate change, the number of water limited environments for crops will increase (Pereira, 2017). Understanding crop strategy in response to water stress enable to provide an appropriate framework for targeting selection of adapted pre-breeding material (Nakhforoosh et al., 2016). Indeed, highlighting attractive behaviors would help to target interesting traits and then their genetic determinisms. Recently, a translational ecological research emerged (Martin and Isaac, 2015): it advocates mutual benefits from ecological approaches and crop science in order to better characterize phenotypic diversity of plant species and further improve our understanding of natural and cultivated ecosystems under a changing environment (Milla et al., 2015). In that context, the comparative approach used in this study experimentally examined the response of four main crop species to soil water deficit (WD) through the lens of functional ecology theory. Our study highlighted an ecophysiological compromise not “easily modifiable” under stressful conditions. Plasticity of the leaf phenotypic *space of possibles* was determined in response to water deficit according to drought tolerance. Exploring and comparing this ‘leaf phenotypic space’ across species and under stressful conditions enable to better understand the existing leaf phenotypic plasticity, and then to target the appropriate trait combinations for improving drought tolerance.

Supporting Information

The following Supporting Information is available for this article:

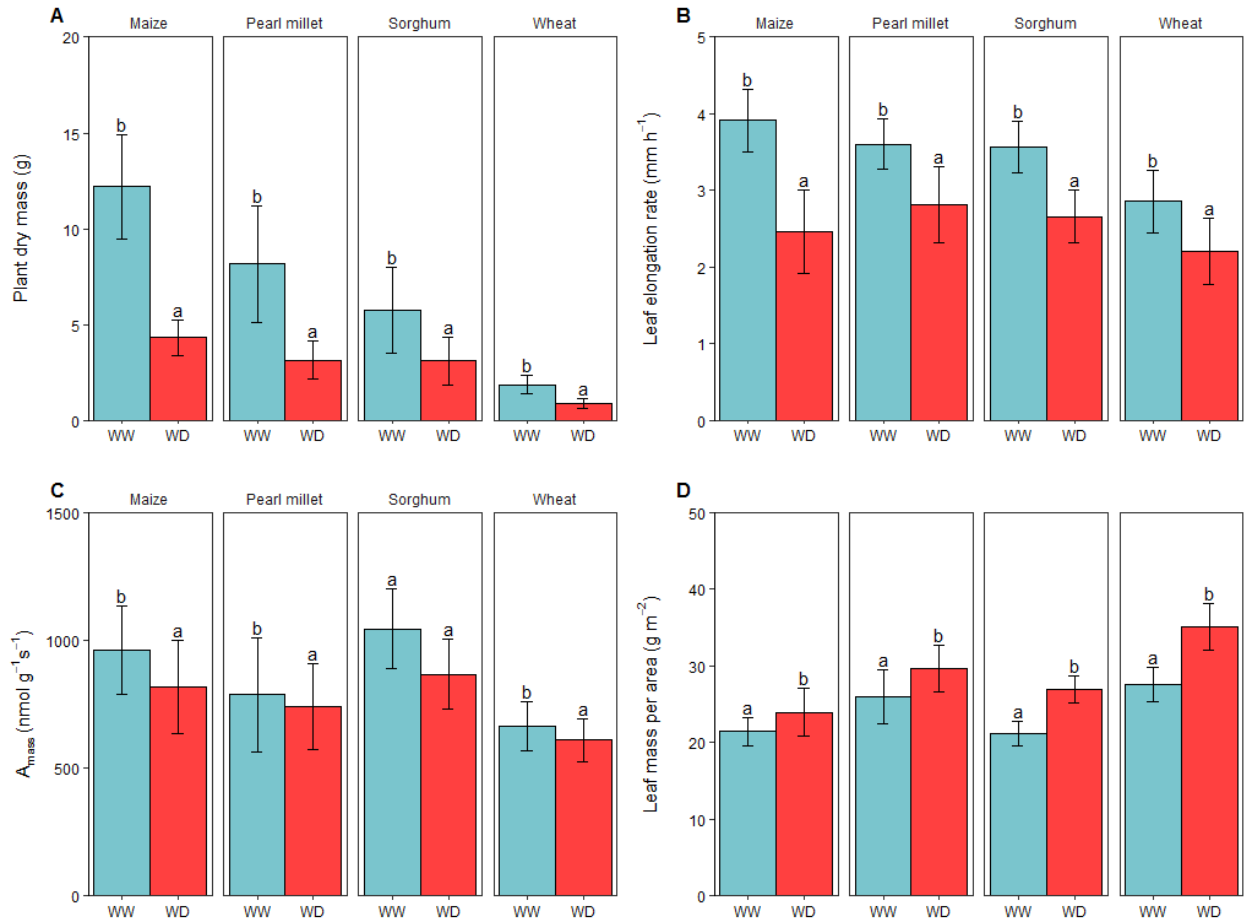
Supporting Fig. S1 Variation of leaf and plant traits in four crop species grown under two contrasted watering conditions.

Supporting Fig. S2 Projection of the four species in the net photosynthetic rate-leaf mass per area trade-off from the Leaf Economics Spectrum (LES) with a zoom on cultivated genotypes.

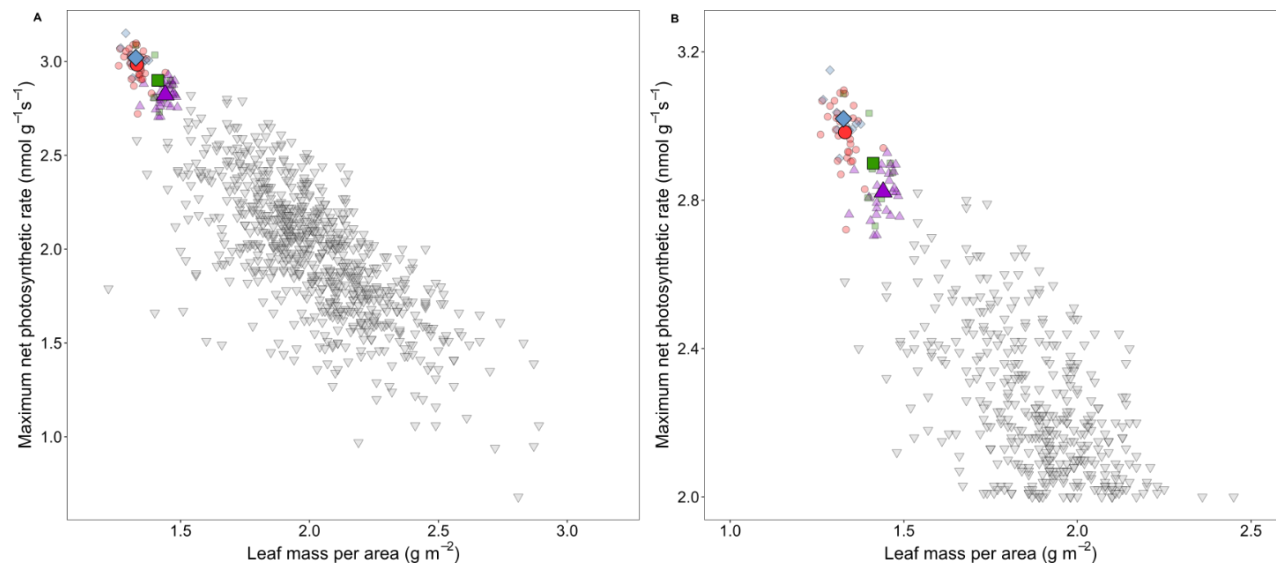
Supporting Fig. S3 Water deficit effect on the aboveground dry weight among genotypes within the four species.

Supporting Fig. S4 Variations in the relative change of leaf expansion for studied genotypes within the four species.

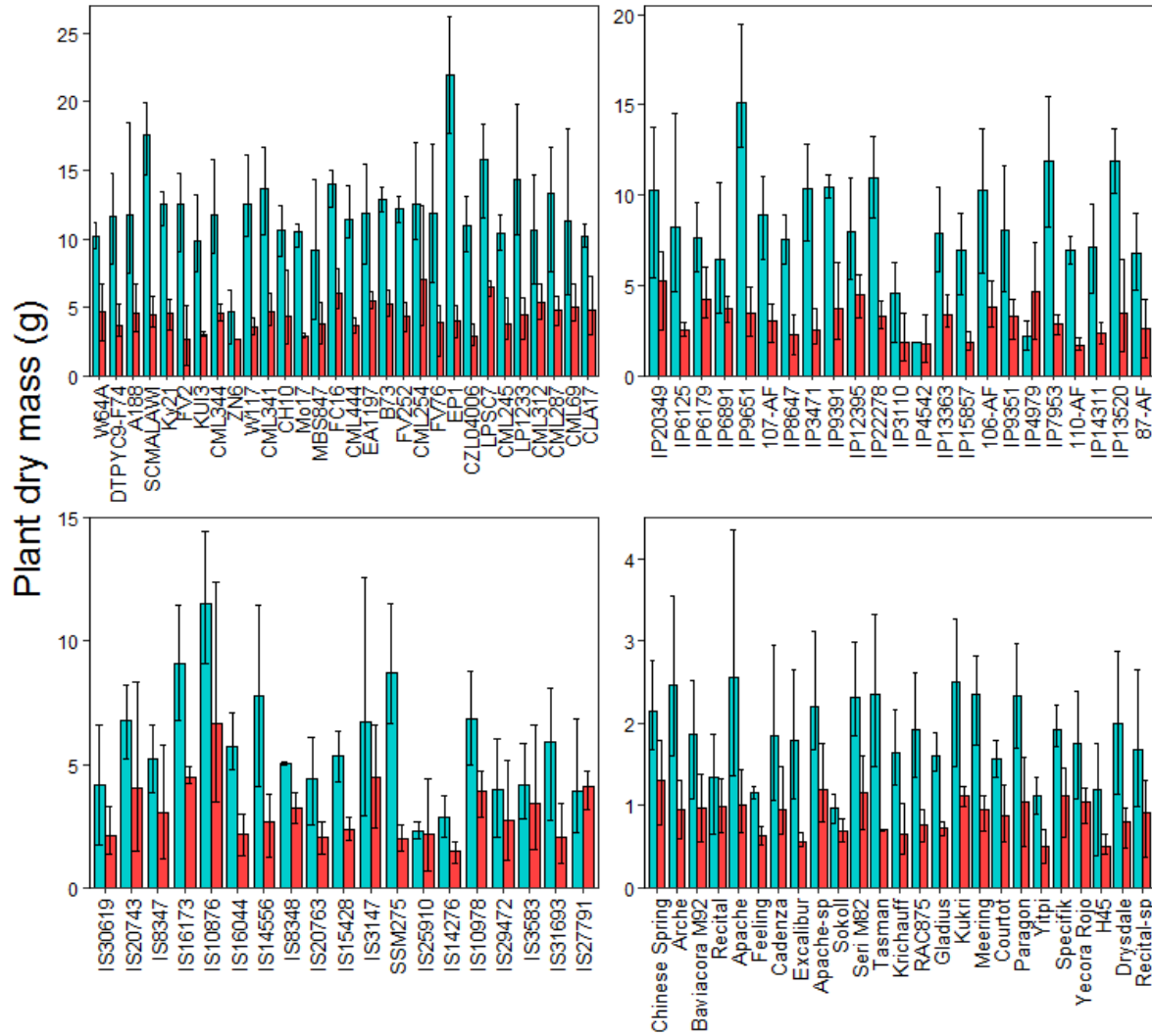
Supporting Fig. S5 Variations in the log response ratio (lnRR) of plant dry mass for studied genotypes within the four species.



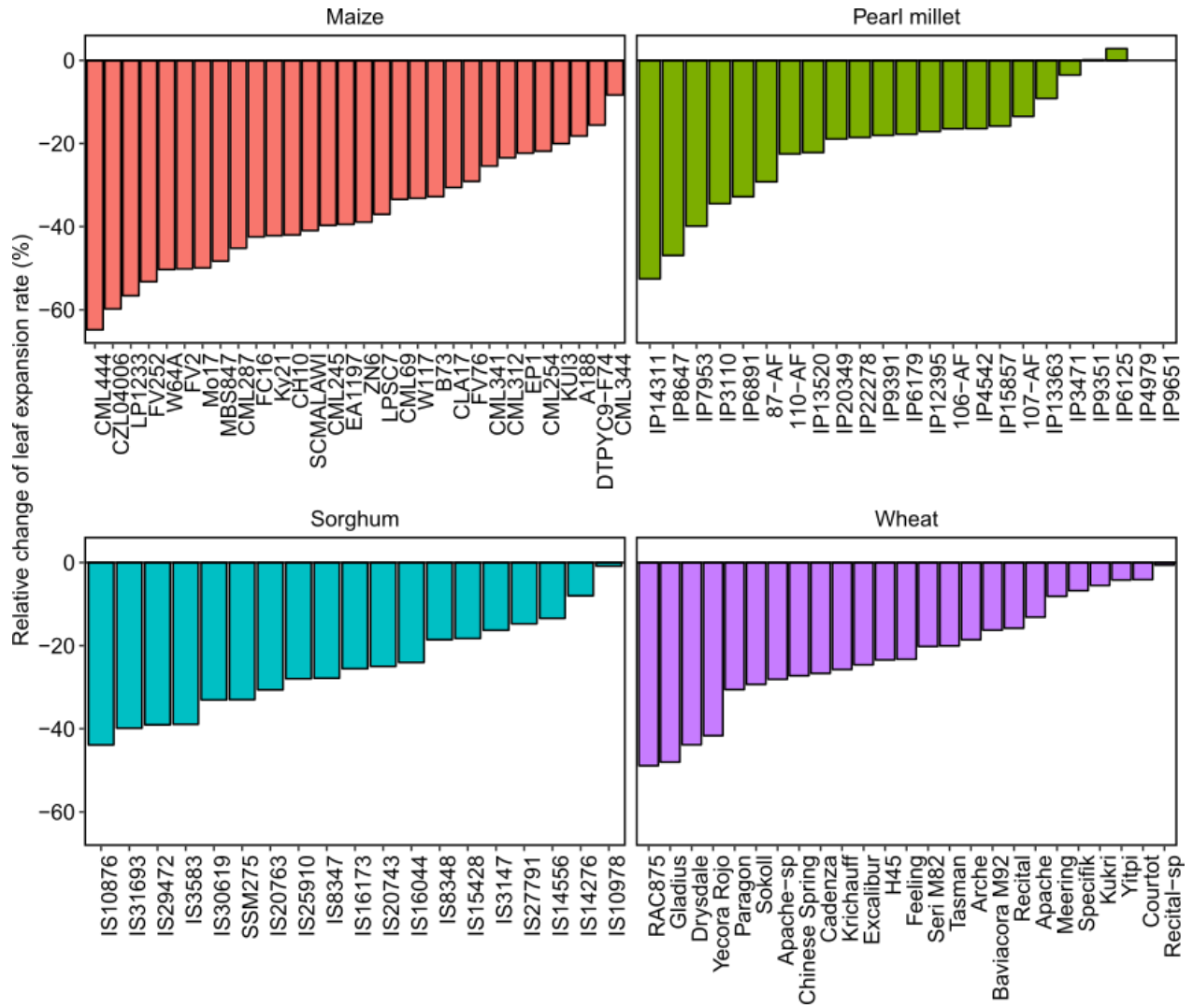
SUPPORTING FIG. S1 Variation of leaf and plant traits in four crop species grown under two contrasted watering conditions. (A) Plant dry mass; (B) leaf elongation rate; (C) maximal photosynthetic capacity and (D) leaf mass per area were determined on plants grown under well-watered (WW) and water deficit (WD) conditions. Bars and error bars represent means \pm SEM ($n = 30$ genotypes for maize, $n = 25$ genotypes for wheat, $n = 19$ genotypes for sorghum except for maximal photosynthetic capacity ($n=10$), $n = 23$ genotypes for pearl millet except maximal photosynthetic capacity ($n=8$)). Different letters above bars indicate significant differences at $P < 0.05$ using Tukey's multiple comparison tests.



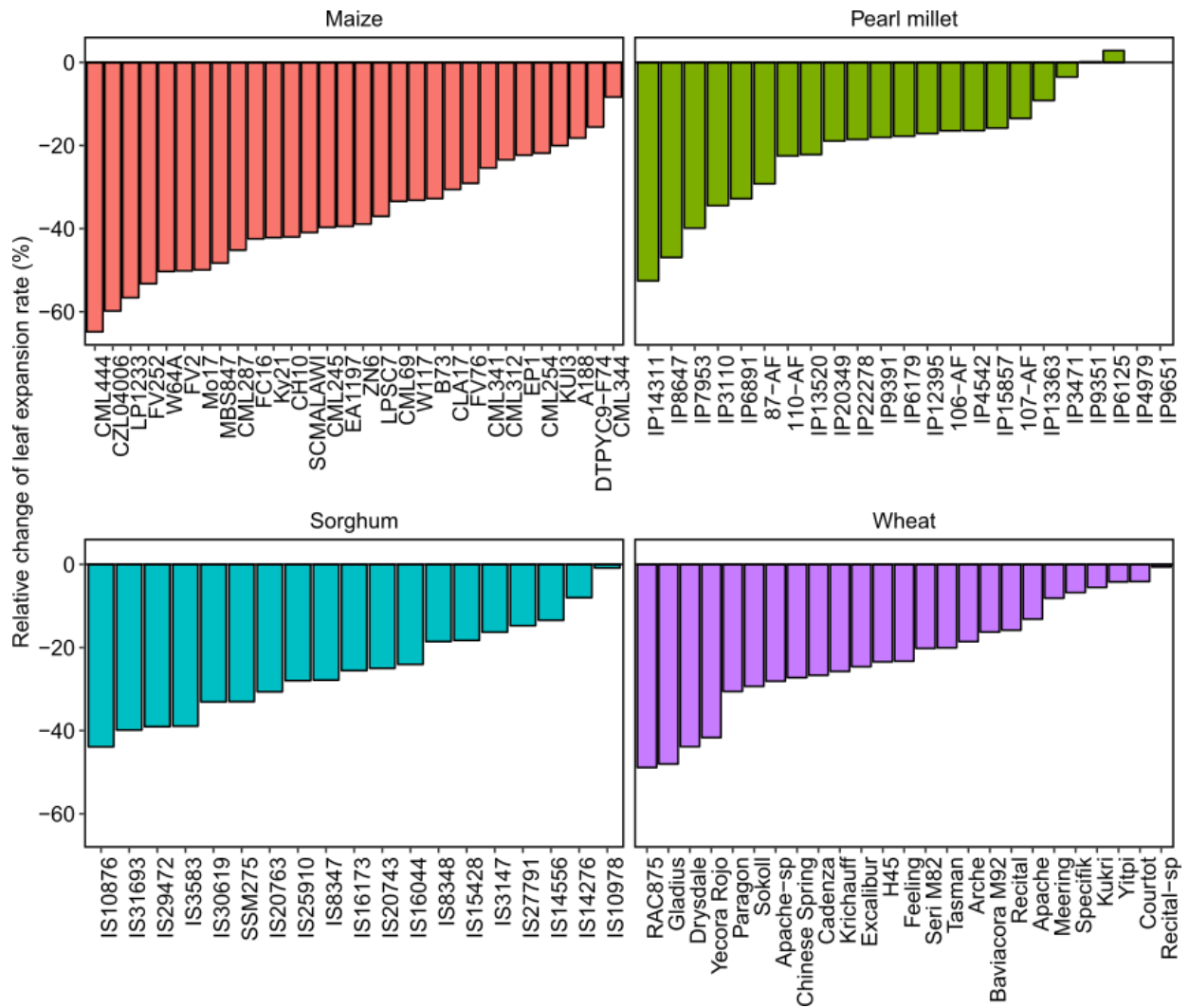
SUPPORTING FIG. S2 Projection of the four species in the net photosynthetic rate-leaf mass per area trade-off from the Leaf Economics Spectrum (LES) with a zoom on cultivated genotypes. Grey triangles represent mean trait values for individual wild species (data from Wright et al., 2004; n = 2548) and red circles, blue diamonds, green squares and purple triangles represent the mean trait values of the studied maize genotypes (n=30), pearl millet genotypes (n=8), sorghum genotypes (n=10) and wheat genotypes (n=25).



SUPPORTING FIG. S3 Water deficit effect on the aboveground dry weight among genotypes within the four species. Each species are represented separately: A, maize genotypes (n=30); B, pearl millet genotypes (n=23); C, sorghum genotypes (n=19) and D, wheat genotypes (n=25). For each histogram, blue and red colors represent respectively plant dry mass under well-watered and water deficit conditions. Genotypes are ordered by their ascending order for LMA values under well-watered conditions. Error bars represent the confidence interval of 95 % for each genotype within the two treatments. They were measured with a nonparametric bootstrap which enables to obtain confidence limits for the population mean without assuming normality.



SUPPORTING FIG. S4 Variations in the relative change of leaf expansion for studied genotypes. Each species are represented separately by different colours: maize genotypes (n=30) (red); pearl millet genotypes (n=23) (green); sorghum genotypes (n=19) (blue) and wheat genotypes (n=25) (purple). Genotypes are ordered in decreasing order of relative change of leaf expansion rate.



SUPPORTING FIG. S5 Variations in the log response ratio ($\ln R R$) of plant dry mass for studied genotypes. Each species are represented separately by different colours: maize genotypes ($n=30$) (red); pearl millet genotypes ($n=23$) (green); sorghum genotypes ($n=19$) (blue) and wheat genotypes ($n=25$) (purple). Genotypes are ordered in decreasing order of log response ratios of plant dry mass. Error bars represent the confidence interval of 95 % for leaf elongation rate values for each genotype within the two treatments. They were measured with a nonparametric bootstrap which enables to obtain confidence limits for the population mean without assuming normality.

Discussion générale

TABLEAU 1 Récapitulatif des principaux résultats obtenus dans les trois chapitres.

Compromis écophysiologicals et contraintes biophysiques chez les espèces cultivées

Objectifs :

- Impacts de la domestication sur l'espace phénotypique des espèces cultivées
- Rôle de la plasticité phénotypique dans le maintien, l'amenuisement ou le renforcement des contraintes et compromis dans des conditions sous-optimales
- Impacts de la sélection agronomique sur les compromis et contraintes écophysiologicals et biophysiques

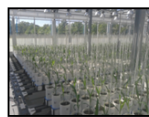
Chapitre 1: Impacts de la sélection artificielle sur l'espace phénotypique des espèces cultivées

Chapitre 2: Identifier et comparer la réponse de l'allométrie à différents facteurs environnementaux au sein d'une espèce cultivée

Chapitre 3: Impacts des conditions environnementales sous-optimales sur le compromis écophysiologicals foliaire au sein d'espèces céréalières



Une série de domestication du blé dur



Un panel d'hybrides de maïs



Un panel de lignées de blé tendre, maïs, millet et sorgho

Les résultats majeurs:

- ❖ Au cours de la domestication, la **stratégie fonctionnelle** du blé dur a changé
- ❖ Les élites ont une **stratégie plus acquisitive de ressources** que les ancêtres
- ❖ La caractérisation du phénotype à partir des traits fonctionnels foliaires, racinaires et plante entière ont permis d'étendre la description du **syndrome de domestication des espèces cultivées**

Les résultats majeurs:

- ❖ Face à un stress hydrique, une plasticité des **relations allométriques** est possible au sein du maïs
- ❖ L'**ombrage**, créé par les plantes voisines, atténue la réduction de la taille et de la croissance la plante sous stress hydrique
- ❖ La **surface spécifique foliaire** a un rôle important sur la taille et la croissance de la plante

Les résultats majeurs:

- ❖ Le spectre d'économie foliaire (SEF) représente un **continuum 'rapide-lent'** entre les espèces céréalières
- ❖ Au sein des 4 espèces, la **variabilité intraspécifique** des traits foliaire ne permet pas d'observer le SEF
- ❖ A l'échelle interspécifique, la relation associée au SEF est **stable sous stress hydrique**
- ❖ Le compromis foliaire entre 'acquisition' et 'conservation' ne permet pas d'expliquer la **réponse au stress hydrique** chez les céréales

Discussion générale

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

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

I. Un compromis écophysiologique foliaire illustré chez les espèces cultivées

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

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

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

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

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

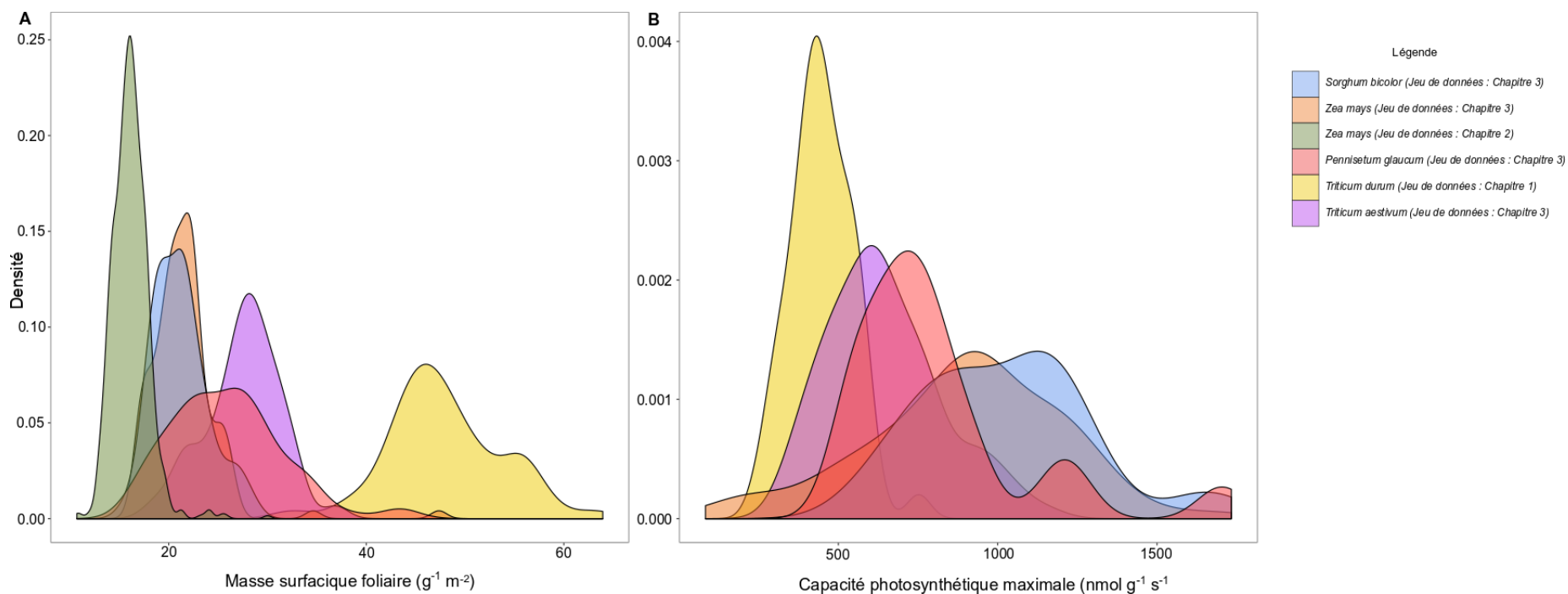


FIGURE 1 Variabilité interspécifique de traits foliaires au cours des expérimentations de la thèse. (A) : Gamme de variabilité de la masse surfacique foliaire (MSF) pour les 6 espèces étudiées. (B) : Gamme de variabilité de la capacité photosynthétique maximale (A_{mass}) pour 5 espèces étudiées. Chaque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

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

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

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

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

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

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

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

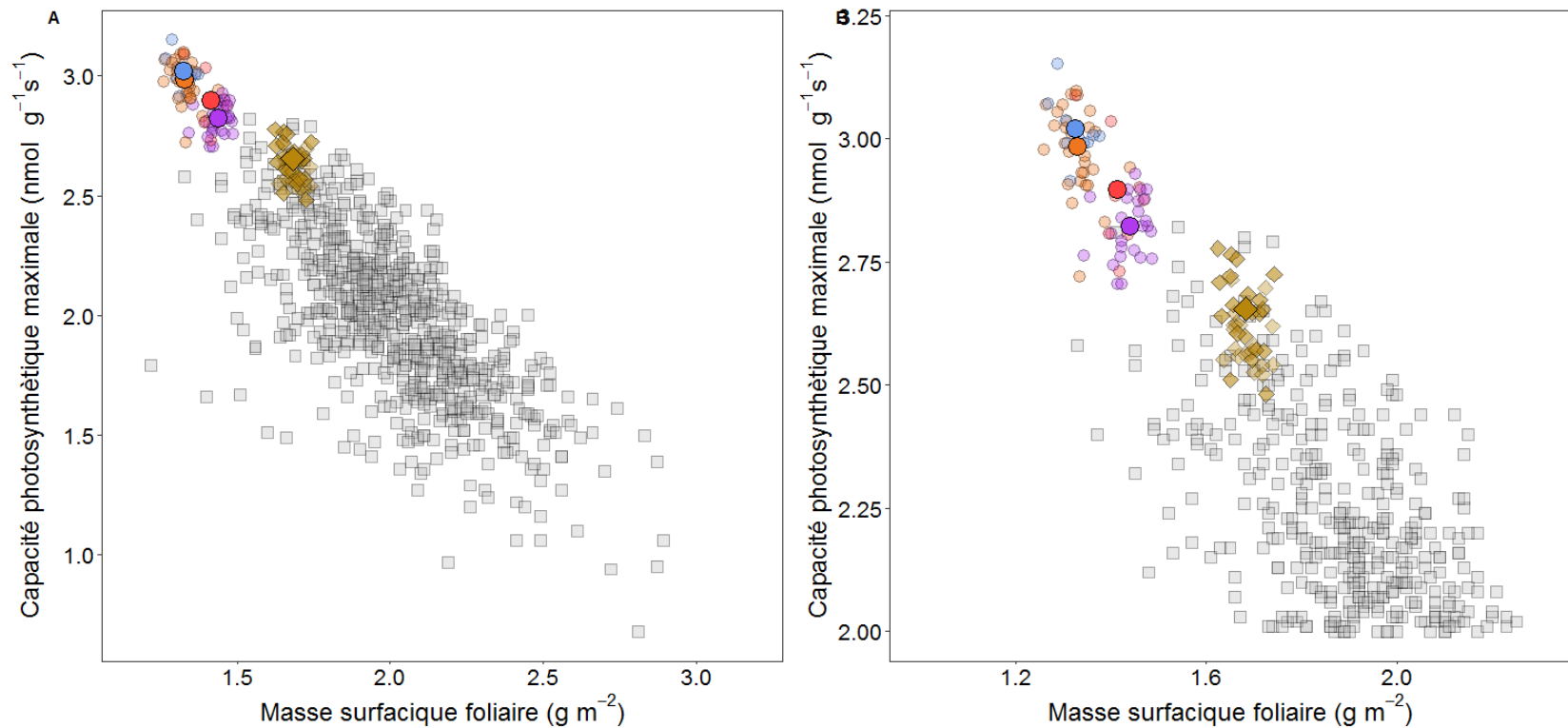


FIGURE 2 Projection de 5 espèces cultivées dans le spectre des ressources foliaires mis en évidence par Wright et al. (2004) chez 2548 espèces sauvages. (A)-(B) : Projection de toutes les espèces cultivées étudiées (blé tendre, blé dur, maïs, millet, sorgho) dans le spectre d'économie des ressources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

3. La plasticité phénotypique du spectre d'économie foliaire

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

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

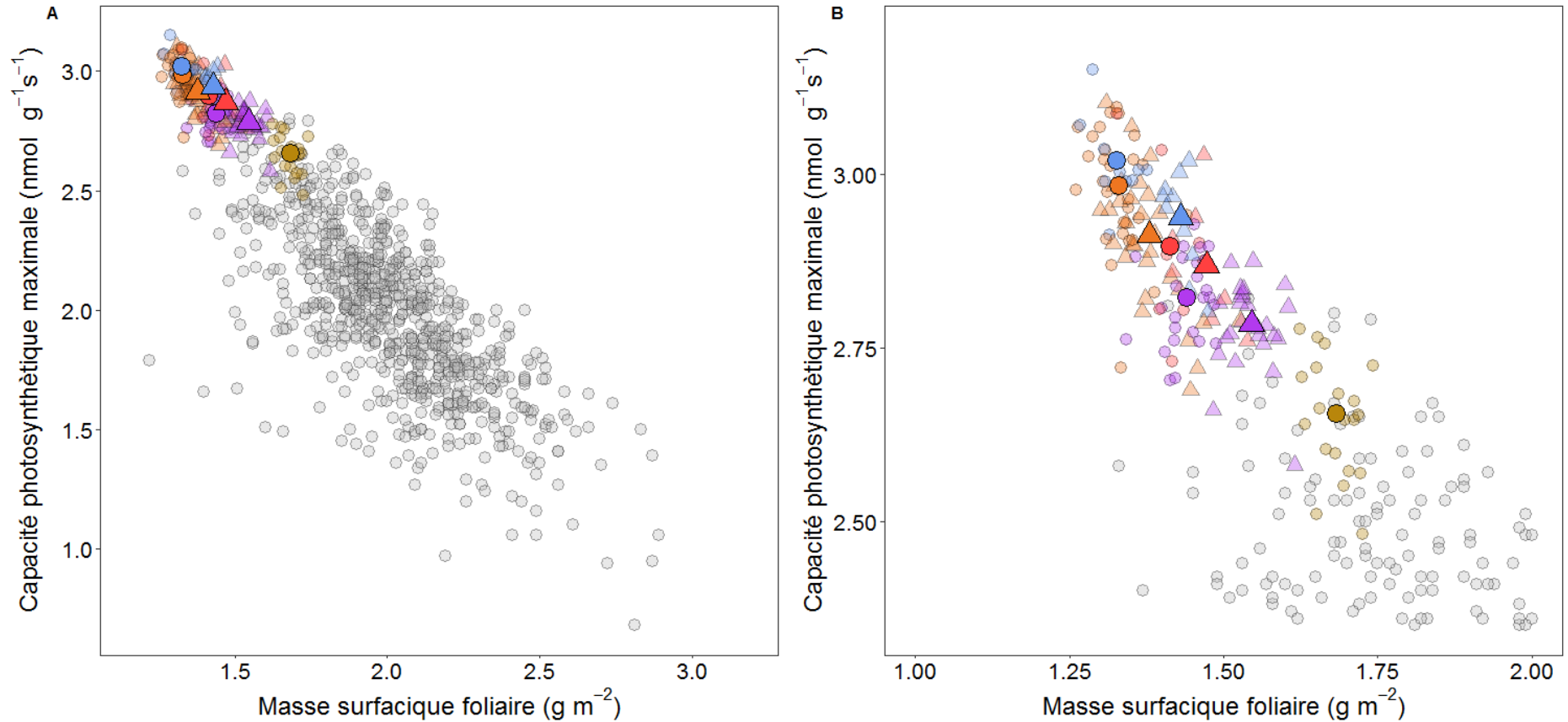


FIGURE 3 Projection des 5 espèces cultivées, en conditions bien irriguée et stress hydrique, dans le spectre d'économie foliaire des ressources mis en évidence par Wright et al. (2004) chez 2548 espèces sauvages. (A)–(B) : Projection de toutes les espèces cultivées étudiées (blé tendre, blé dur, maïs,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

II. Une contrainte biophysique illustrée chez les espèces cultivées

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

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

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

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

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

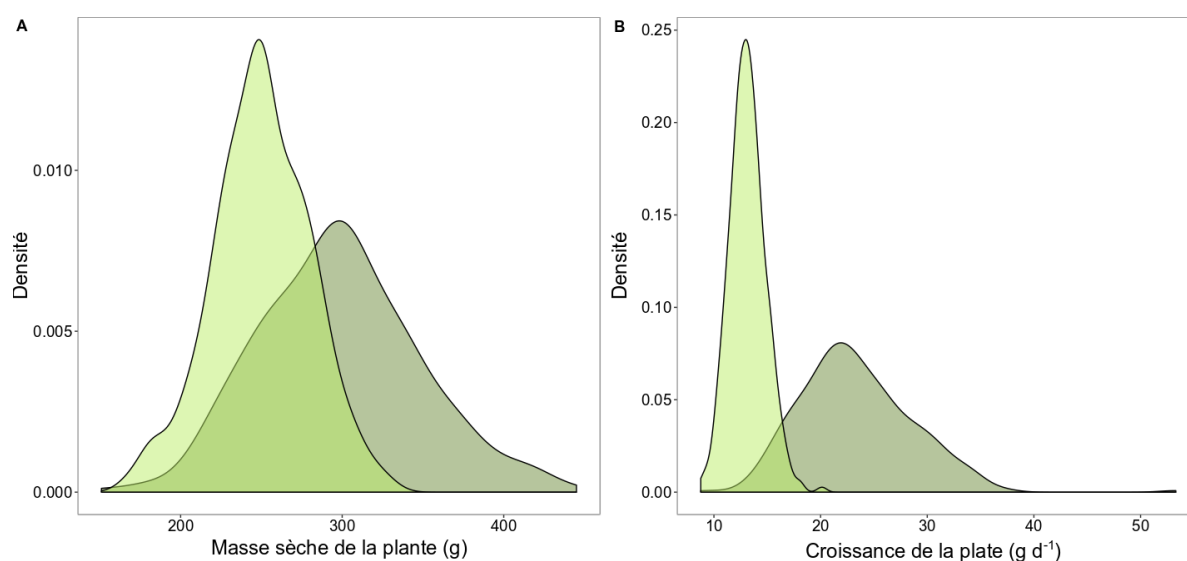


FIGURE 4 Variabilité intraspécifique de la biomasse aérienne de la plante et de sa croissance chez 337 génotypes de maïs. Les courbes de densité de fréquences pour : (A) la masse aérienne de la plante (PM), (B) la croissance de la plante (PG). Chaque couleur différencie une condition environnementale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

2. Impacts de la sélection agronomique sur l'allométrie

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

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

3. La plasticité phénotypique de l'allométrie

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

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

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

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

1. Intégration à l'échelle de la plante

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

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

2. Intégration d'une dimension liée aux racines

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

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

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

3. Intégration d'une dimension liée au rendement

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

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

Conclusion générale & Perspectives

Conclusion & Perspectives

Ce travail de thèse s'est intéressé à étudier les compromis écophysiologiques et biophysiques chez cinq espèces céréalières en faisant dialoguer deux communautés scientifiques. Une approche à la fois écologique et agronomique a apporté de nouvelles connaissances, permettant de mieux comprendre les stratégies des espèces cultivées pour l'utilisation des ressources. Au-delà de l'ensemble des données et résultats obtenus, ce travail de thèse constitue un exemple de l'intérêt d'utiliser des approches multidisciplinaires dans la compréhension d'une question biologique. Face aux nouveaux enjeux de l'agriculture, « produire plus et mieux », il est nécessaire de développer ce type d'approche. Dans ce contexte, ce travail de thèse propose quelques perspectives pour poursuivre ce travail et ses applications sur le long terme pour l'agriculture.

L'amélioration variétale a pour but de créer de nouvelles variétés à partir de la diversité existante. Un des principaux objectifs est la création de variétés productives et adaptées à des conditions données de sol et de climat. Dans ce contexte, la sélection d'idéotypes permet de créer des variétés capables d'optimiser les ressources dans un environnement donné (Donald, 1968). Les traits fonctionnels reflètent l'utilisation et l'allocation des ressources à différentes échelles de la plante. Ils permettent de discriminer des espèces ou génotypes selon leur stratégie fonctionnelle. Dans notre étude, nous avons montré l'utilité d'une approche s'appuyant sur les traits fonctionnels pour étudier la variabilité phénotypique au sein d'espèces céréalières. En écologie, la base de données mondiale TRY regroupe les valeurs de traits fonctionnels pour plus de 69 000 espèces sauvages (Kattge et al., 2011). Elle permet de caractériser les phénotypes des espèces sauvages. La création d'une base de données pour les espèces cultivées, à partir des valeurs de traits fonctionnels et de leurs combinaisons, permettrait de discriminer la diversité phénotypique entre et au sein des espèces. Mon travail de thèse est un premier pas engagé dans cette direction. Élargir cette base de données, en intégrant la plasticité des combinaisons de traits en lien avec les conditions environnementales et les pratiques culturales, aiderait à sélectionner le phénotype adapté à un milieu (Isaac et al., 2018). De plus, une approche basée sur les compromis et contraintes entre traits, telle que présentée ici, permettrait de mieux comprendre la sélection de traits non désirés lors de la création d'idéotypes.

Depuis plusieurs années, l'agroécologie propose d'étudier les systèmes agricoles en combinant les domaines scientifiques de l'écologie et de l'agronomie. L'idée est de concevoir de nouveaux systèmes de production agricoles qui s'appuient sur les fonctionnalités offertes par les écosystèmes. Dans ce contexte, de nouvelles pratiques agricoles ont été proposées : mélanges culturaux, agroforesterie, cultures intercalaires...Smithson et Lenné (1996) ont énoncé l'idée

d'utiliser des mélanges de variétés comme stratégie pour une production plus durable. Depuis, des questions se posent sur les variétés à utiliser dans ces mélanges (Litrico and Violle, 2015). Augmenter à la fois les diversités inter et intraspécifique permettraient d'augmenter la production de biomasse sur une plus grande échelle de temps (Prieto et al., 2015). Dans ce cas, il est nécessaire de favoriser les mélanges de variétés et d'espèces qui sont complémentaires pour les ressources, et non compétitrices (Isbell, 2015; Litrico and Violle, 2015). Il est alors nécessaire d'étudier les interactions, dans les compartiments aériens et souterrains, des différentes plantes (Montazeaud et al., 2018). Dans notre étude, les traits fonctionnels, ainsi que leurs combinaisons, ont permis de différencier les stratégies d'utilisation des ressources entre les espèces, mais aussi entre les variétés de la même espèce. Analyser et comparer ces stratégies permettrait de cibler des combinaisons de traits complémentaires pour l'utilisation des ressources. Leur sélection dans la création de variétés aiderait alors à obtenir des mélanges variétaux complémentaires (Barot et al., 2017).

Les modèles agronomiques permettent de prédire la valeur des traits et de caractériser les phénotypes dans un milieu donné (Chenu et al., 2017). Aujourd'hui, la combinaison de plusieurs de ces modèles donne des valeurs de croissance simulées plus proches des observations que les modèles seuls (Martre et al., 2015). Individuellement, ces modèles semblent donc limités dans la prédiction des valeurs de traits. Ce travail de thèse a mis en évidence l'existence de compromis écophysologiques et biophysiques qui contrôlent l'acquisition, la conservation et l'allocation des ressources par les différents compartiments de la plante. Ces mêmes contraintes peuvent limiter la variabilité phénotypique possible des espèces cultivées. L'atout d'une approche multidisciplinaire a déjà été mis en évidence pour la réalisation des modèles (DeJong et al., 2011). Intégrer ces compromis dans les modèles agronomiques permettrait de préciser les relations entre certaines variables du modèle et d'augmenter ainsi la précision et la cohérence des valeurs de traits simulées.

Bibliographie

Bibliographie

- Abberton, M., Batley, J., Bentley, A., Bryant, J., Cai, H., Cockram, J., Costa de Oliveira, A., Cseke, L.J., Dempewolf, H., De Pace, C., et al. (2016). Global agricultural intensification during climate change: a role for genomics. *Plant Biotechnology Journal*, **14**, 1095–1098.
- Ackerly, D. (2004). Functional strategies of chaparral shrubs in relation to seasonal water deficit and disturbance. *Ecological Monographs*, **74**, 25–44.
- Agrawal, A.A., Conner, J.K., and Rasmann, S. (2010). Tradeoffs and negative correlations in evolutionary ecology. *Sinaeur Associates*, 243-268.
- Albert, C.H., Thuiller, W., Yoccoz, N.G., Douzet, R., Aubert, S., and Lavorel, S. (2010). A multi-trait approach reveals the structure and the relative importance of intra- vs. interspecific variability in plant traits. *Functional Ecology*, **24**, 1192–1201.
- Albert, C.H., Grassein, F., Schurr, F.M., Vieilledent, G., and Violle, C. (2011). When and how should intraspecific variability be considered in trait-based plant ecology? Perspectives in *Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **13**, 217–225.
- Alvino, A., Delfine, S., and Mori, M. (1999). Foliar senescence in maize plants grown under different water regimes. *Agronomie*, **19**, 591–601.
- Anderegg, W.R.L. (2015). Spatial and temporal variation in plant hydraulic traits and their relevance for climate change impacts on vegetation. *New Phytologist*, **205**, 1008–1014.
- Anderegg, L.D.L., Berner, L.T., Badgley, G., Sethi, M.L., Law, B.E., and HilleRisLambers, J. (2018). Within-species patterns challenge our understanding of the leaf economics spectrum. *Ecology Letters*, **21**, 734–744.
- Andresen, M., Dresboll, D.B., Jensen, L.S., Magid, J., and Thorup-Kristensen, K. (2016). Cultivar differences in spatial root distribution during early growth in soil, and its relation to nutrient uptake - a study of wheat, onion and lettuce. *Plant Soil*, **408**, 255–270.
- Araus, J.L., and Cairns, J.E. (2014). Field high-throughput phenotyping: the new crop breeding frontier. *Trends in Plant Science*, **19**, 52–61.
- Araus, J.L., Ferrio, J.P., Buxo, R., and Voltas, J. (2007). The historical perspective of dryland agriculture: lessons learned from 10,000 years of wheat cultivation. *Journal of Experimental Botany*, **58**, 131–145.
- Arredondo, J.T., and Schnyder, H. (2003). Components of leaf elongation rate and their relationship to specific leaf area in contrasting grasses. *New Phytologist*, **158**, 305–314.
- Baird, A.S., Anderegg, L.D.L., Lacey, M.E., HilleRisLambers, J., and Van Volkenburgh, E. (2017). Comparative leaf growth strategies in response to low-water and low-light availability: variation in leaf physiology underlies variation in leaf mass per area in *Populus tremuloides*. *Tree Physiology*, **37**, 1140–1150.

- Barot, S., Allard, V., Cantarel, A., Enjalbert, J., Gauffreteau, A., Goldringer, I., Lata, J.-C., Roux, X.L., Niboyet, A., and Porcher, E. (2017). Designing mixtures of varieties for multifunctional agriculture with the help of ecology. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, **37**, 13.
- Bedoussac, L., and Justes, E. (2011). A comparison of commonly used indices for evaluating species interactions and intercrop efficiency: application to durum wheat–winter pea intercrops. *Field Crop Research*, **124**, 25–36.
- Beleggia, R., Rau, D., Laido, G., Platani, C., Nigro, F., Fragasso, M., De Vita, P., Scossa, F., Fernie, A.R., Nikoloski, Z., et al. (2016). Evolutionary metabolomics reveals domestication-associated changes in tetraploid wheat kernels. *Molecular Biology and Evolution*, **33**, 1740–1753.
- Bellucci, E., Bitocchi, E., Ferrarini, A., Benazzo, A., Biagetti, E., Klie, S., Minio, A., Rau, D., Rodriguez, M., Panziera, A., et al. (2014). Decreased nucleotide and expression diversity and modified coexpression patterns characterize domestication in the common bean. *Plant Cell*, **26**, 1901–1912.
- Bengough, A.G., McKenzie, B.M., Hallett, P.D., and Valentine, T.A. (2011). Root elongation, water stress, and mechanical impedance: a review of limiting stresses and beneficial root tip traits. *Journal of Experimental Botany*, **62**, 59–68.
- Biswal, A.K., and Kohli, A. (2013). Cereal flag leaf adaptations for grain yield under drought: knowledge status and gaps. *Molecular Breeding*, **31**, 749–766.
- Blonder, B., Violle, C., and Enquist, B.J. (2013). Assessing the causes and scales of the leaf economics spectrum using venation networks in *Populus tremuloides*. *Journal of Ecology*, **101**, 981–989.
- Bodner, G., Nakhforoosh, A., and Kaul, H.-P. (2015). Management of crop water under drought: a review. *Agronomy for Sustainable Development*, **35**, 401–442.
- Bolnick, D.I., Amarasekare, P., Araújo, M.S., Bürger, R., Levine, J.M., Novak, M., Rudolf, V.H.W., Schreiber, S.J., Urban, M.C., and Vasseur, D. (2011). Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, **26**, 183–192.
- Bolstad, G.H., Cassara, J.A., Márquez, E., Hansen, T.F., van der Linde, K., Houle, D., and Pélabon, C. (2015). Complex constraints on allometry revealed by artificial selection on the wing of *Drosophila melanogaster*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **112**, 13284–13289.
- Bonduriansky, R., and Day, T. (2003). The evolution of static allometry in sexually selected traits. *Evolution*, **57**, 2450–2458.
- Brichet, N., Fournier, C., Turc, O., Strauss, O., Artzet, S., Pradal, C., Welcker, C., Tardieu, F., and Cabrera-Bosquet, L. (2017). A robot-assisted imaging pipeline for tracking the growths of maize ear and silks in a high-throughput phenotyping platform. *Plant Methods*, **13**, 96.
- Brodribb, T.J., and McAdam, S.A.M. (2011). Passive origins of stomatal control in vascular plants. *Science*, **331**, 582–585.
- Brooker, R.W., Bennett, A.E., Cong, W.-F., Daniell, T.J., George, T.S., Hallett, P.D., Hawes, C., Iannetta, P.P.M., Jones, H.G., Karley, A.J., et al. (2015). Improving intercropping: a synthesis of research in agronomy, plant physiology and ecology. *New Phytologist*, **206**, 107–117.

- Cabrera Bosquet, L., Bricchet, N., Fournier, C., Grau, A., Mineau, J., Negre, V., Neveu, P., Suard, B., Tireau, A., Welcker, C., et al. (2015). PHENOARCH, a multiscale phenotyping platform for plant architecture, growth rate, water use efficiency and radiation use efficiency.
- Cabrera-Bosquet, L., Fournier, C., Bricchet, N., Welcker, C., Suard, B., and Tardieu, F. (2016). High-throughput estimation of incident light, light interception and radiation-use efficiency of thousands of plants in a phenotyping platform. *New Phytologist*, **212**, 269–281.
- Chapin, F.S., Autumn, K., and Pugnaire, F. (1993). Evolution of suites of traits in response to environmental stress. *The American Naturalist*, **142**, S78–S92.
- Charmet, G. (2011). Wheat domestication: lessons for the future. *Comptes Rendus Biologies*, **334**, 212–220.
- Chateil, C., Goldringer, I., Tarallo, L., Kerbiriou, C., Le Viol, I., Ponge, J.-F., Salmon, S., Gachet, S., and Porcher, E. (2013). Crop genetic diversity benefits farmland biodiversity in cultivated fields. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **171**, 25–32.
- Chaves, M.M. (1991). Effects of water deficits on carbon assimilation. *Journal of Experimental Botany*, **42**, 1–16.
- Chaves, M.M. (2002). How plants cope with water stress in the field? Photosynthesis and growth. *Annals of Botany*, **89**, 907–916.
- Chelle, M., and Andrieu, B. (1998). The nested radiosity model for the distribution of light within plant canopies. *Ecological Modelling*, **111**, 75–91.
- Chen, H.Y.H., and Klinka, K. (1998). Survival, growth, and allometry of planted *Larix occidentalis* seedlings in relation to light availability. *Forest Ecology and Management*, **106**, 169–179.
- Cheng, J., Chu, P., Chen, D., and Bai, Y. (2016). Functional correlations between specific leaf area and specific root length along a regional environmental gradient in Inner Mongolia grasslands. *Functional Ecology*, **30**, 985–997.
- Cheng, S.-H., Zhuang, J.-Y., Fan, Y.-Y., Du, J.-H., and Cao, L.-Y. (2007). Progress in research and development on hybrid rice: A super-domesticated in china. *Annals of Botany*, **100**, 959–966.
- Chenu, K., Porter, J.R., Martre, P., Basso, B., Chapman, S.C., Ewert, F., Bindi, M., and Asseng, S. (2017). Contribution of crop models to adaptation in wheat. *Trends in Plant Science*, **22**, 472–490.
- Chenu, K., Van Oosterom, E.J., McLean, G., Deifel, K.S., Fletcher, A., Geetika, G., Tirfessa, A., Mace, E.S., Jordan, D.R., Sulman, R., et al. (2018). Integrating modelling and phenotyping approaches to identify and screen complex traits: transpiration efficiency in cereals. *Journal of Experimental Botany*, **69**, 3181–3194.
- Claeys, H., and Inze, D. (2013). The agony of choice: how plants balance growth and survival under water-limiting conditions. *Plant Physiology*, **162**, 1768–1779.
- Climent, J.M., Aranda, I., Alonso, J., Pardos, J.A., and Gil, L. (2006). Developmental constraints limit the response of Canary Island pine seedlings to combined shade and drought. *Forest Ecology and Management*, **231**, 164–168.

- Coomes, D.A., Lines, E.R., and Allen, R.B. (2011). Moving on from Metabolic Scaling Theory: hierarchical models of tree growth and asymmetric competition for light. *Journal of Ecology*, **99**, 748–756.
- Cousens, R.D., Barnett, A.G., and Barry, G.C. (2003). Dynamics of competition between wheat and oat: I. Effects of changing the timing of phenological events. *Agronomy Journal*, **95**, 1295–1304.
- Craine, J.M., and Lee, W.G. (2003). Covariation in leaf and root traits for native and non-native grasses along an altitudinal gradient in New Zealand. *Oecologia*, **134**, 471–478.
- Dale, V.H., Kline, K.L., Kaffka, S.R., and Langeveld, J.W.A. (Hans) (2013). A landscape perspective on sustainability of agricultural systems. *Landscape Ecology*, **28**, 1111–1123.
- Dalgaard, T., Hutchings, N.J., and Porter, J.R. (2003). Agroecology, scaling and interdisciplinarity. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **100**, 39–51.
- Dambreville, A., Griolet, M., Rolland, G., Dauzat, M., Bediee, A., Balsera, C., Muller, B., Vile, D., and Granier, C. (2017). Phenotyping oilseed rape growth-related traits and their responses to water deficit: the disturbing pot size effect. *Functional Plant Biology*, **44**, 35–45.
- Dawson, J.C., Serpolay, E., Giuliano, S., Schermann, N., Galic, N., Berthelot, J.-F., Chesneau, V., Ferté, H., Mercier, F., Osman, A., et al. (2013). Phenotypic diversity and evolution of farmer varieties of bread wheat on organic farms in Europe. *Genetic Resources and Crop Evolution*, **60**, 145–163.
- DeJong, T.M., Da Silva, D., Vos, J., and Escobar-Gutiérrez, A.J. (2011). Using functional–structural plant models to study, understand and integrate plant development and ecophysiology. *Annals of Botany*, **108**, 987–989.
- Deng, J., Ran, J., Wang, Z., Fan, Z., Wang, G., Ji, M., Liu, J., Wang, Y., Liu, J., and Brown, J.H. (2012a). Models and tests of optimal density and maximal yield for crop plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **109**, 15823–15828.
- Deng, J., Zuo, W., Wang, Z., Fan, Z., Ji, M., Wang, G., Ran, J., Zhao, C., Liu, J., Niklas, K.J., et al. (2012b). Insights into plant size-density relationships from models and agricultural crops. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **109**, 8600–8605.
- Denison, R.F. (2012). Darwinian agriculture: How understanding evolution can improve agriculture. *Princeton University Press*.
- Denison, R.F., Kiers, E.T., and West, S.A. (2003). Darwinian agriculture: When can humans find solutions beyond the reach of natural selection? *The Quarterly Review of Biology*, **78**, 145–168.
- DeWitt, T.J., Sih, A., and Wilson, D.S. (1998). Costs and limits of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology & Evolution*, **13**, 77–81.
- Diamond, J. (2002). Evolution, consequences and future of plant and animal domestication. *Nature*, **418**, 700–707.
- Díaz, S., Kattge, J., Cornelissen, J.H.C., Wright, I.J., Lavorel, S., Dray, S., Reu, B., Kleyer, M., Wirth, C., Colin Prentice, I., et al. (2016). The global spectrum of plant form and function. *Nature*, **529**, 167–171.

- Dingkuhn, M., Luquet, D., Quilot, B., and Reffye, P. de (2005). Environmental and genetic control of morphogenesis in crops: towards models simulating phenotypic plasticity. *Australian Journal of Agricultural Research*, **56**, 1289–1302.
- Doebley, J.F., Gaut, B.S., and Smith, B.D. (2006). The molecular genetics of crop domestication. *Cell*, **127**, 1309–1321.
- Donald, C.M. (1968). The breeding of crop ideotypes. *Euphytica*, **17**, 385–403.
- Donald, C.M., and Hamblin, J. (1983). The convergent evolution of annual seed crops in agriculture. *Advances in Agronomy*, (eds N.C. Brady), pp. 97–143. Elsevier, Netherlands.
- Donovan, L.A., Maherali, H., Caruso, C.M., Huber, H., and de Kroon, H. (2011). The evolution of the worldwide leaf economics spectrum. *Trends in Ecology & Evolution*, **26**, 88–95.
- Donovan, L.A., Mason, C.M., Bowsher, A.W., Goolsby, E.W., and Ishibashi, C.D.A. (2014). Ecological and evolutionary lability of plant traits affecting carbon and nutrient cycling. *Journal of Ecology*, **102**, 302–314.
- Dray, S., and Dufour, A.-B. (2017). The ade4 Package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software*, **22**, 4.
- Ecartot, M., Compan, F., and Roumet, P. (2013). Assessing leaf nitrogen content and leaf mass per unit area of wheat in the field throughout plant cycle with a portable spectrometer. *Field Crops Research*, **140**, 44–50.
- Egset, C.K., Hansen, T.F., Rouzic, A.L., Bolstad, G.H., Rosenqvist, G., and Pélabon, C. Artificial selection on allometry: Change in elevation but not slope. *Journal of Evolutionary Biology*, **25**, 938–948.
- Enquist, B.J., Allen, A.P., Brown, J.H., Gillooly, J.F., Kerkhoff, A.J., Niklas, K.J., Price, C.A., and West, G.B. (2007). Biological scaling: does the exception prove the rule? *Nature*, **445**, E9–E10.
- Erice, G., Louahlia, S., Irigoyen, J.J., Sanchez-Diaz, M., and Avice, J.-C. (2010). Biomass partitioning, morphology and water status of four alfalfa genotypes submitted to progressive drought and subsequent recovery. *Journal of Plant Physiology*, **167**, 114–120.
- Evans, J.R., and Poorter, H. (2001). Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. *Plant, Cell & Environment*, **24**, 755–767.
- Evers, J.B., Vos, J., Andrieu, B., and Struik, P.C. (2006). Cessation of tillering in spring wheat in relation to light interception and red : far-red ratio. *Annals of Botany*, **97**, 649–658.
- Eziz, A., Yan, Z., Tian, D., Han, W., Tang, Z., and Fang, J. (2017). Drought effect on plant biomass allocation: a meta-analysis. *Ecology and Evolution*, **7**, 11002–11010.
- Fahlgren, N., Gehan, M.A., and Baxter, I. (2015). Lights, camera, action: high-throughput plant phenotyping is ready for a close-up. *Current Opinion in Plant Biology*, **24**, 93–99.
- Fajardo, A., and Siefert, A. (2018). Intraspecific trait variation and the leaf economics spectrum across resource gradients and levels of organization. *Ecology*, **99**, 1024–1030.

- Falcao, H.M., Medeiros, C.D., Almeida-Cortez, J., and Santos, M.G. (2017). Leaf construction cost is related to water availability in three species of different growth forms in a Brazilian tropical dry forest. *Theoretical and Experimental Plant Physiology*, **29**, 95–108.
- Farooq, M., Wahid, A., Kobayashi, N., Fujita, D., and Basra, S.M.A. (2009). Plant drought stress: effects, mechanisms and management. *Agronomy for Sustainable Development*, **29**, 185–212.
- Fernandez, C., Cothren, J., and McInnes, K. (1991). Partitioning of biomass in well-watered and water-stressed cotton plants treated with Mepiquat Chloride. *Crop Science*, **31**, 1224–1228.
- Fischer, R.A., Byerlee, D., and Edmeades, G. (2014). Crop yields and global food security: will yield increase continue to feed the world? *ACIAR Monograph series*, No. 158.
- Freschet, G.T., Bellingham, P.J., Lyver, P.O., Bonner, K.I., and Wardle, D.A. (2013). Plasticity in above- and belowground resource acquisition traits in response to single and multiple environmental factors in three tree species. *Ecology and Evolution*, **3**, 1065–1078.
- Freschet, G.T., Violle, C., Bourget, M.Y., Scherer-Lorenzen, M., and Fort, F. (2018). Allocation, morphology, physiology, architecture: the multiple facets of plant above- and below-ground responses to resource stress. *New Phytologist*, **219**, 1338–1352.
- Frick, J., Nielsen, S.S., and Mitchell, C.A. (1994). Yield and seed oil content response of dwarf, rapid-cycling Brassica to nitrogen treatments, planting density, and carbon dioxide enrichment. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, **119**, 1137–1143.
- Fuller, D.Q., Denham, T., Arroyo-Kalin, M., Lucas, L., Stevens, C.J., Qin, L., Allaby, R.G., and Purugganan, M.D. (2014). Convergent evolution and parallelism in plant domestication revealed by an expanding archaeological record. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **111**, 6147–6152.
- Funk, J.L., and Cornwell, W.K. (2013). Leaf traits within communities: Context may affect the mapping of traits to function. *Ecology*, **94**, 1893–1897.
- Furbank, R.T., and Tester, M. (2011). Phenomics – technologies to relieve the phenotyping bottleneck. *Trends in Plant Science*, **16**, 635–644.
- Gaba, S., Fried, G., Kazakou, E., Chauvel, B., and Navas, M.-L. (2014). Agroecological weed control using a functional approach: a review of cropping systems diversity. *Agronomy for Sustainable Development*, **34**, 103–119.
- Garnett, T., Conn, V., and Kaiser, B.N. (2009). Root based approaches to improving nitrogen use efficiency in plants. *Plant, Cell & Environment*, **32**, 1272–1283.
- Garnier, E., and Navas, M.-L. (2012). A trait-based approach to comparative functional plant ecology: concepts, methods and applications for agroecology. *Agronomy for Sustainable Development*, **32**, 365–399.
- Garnier, E., Navas, M.-L., and Grigulis, K. (2016). Plant functional diversity: Organism traits, community structure, and ecosystem properties. *Oxford University Press*.
- Geng, Y., Wang, L., Jin, D., Liu, H., and He, J.-S. (2014). Alpine climate alters the relationships between leaf and root morphological traits but not chemical traits. *Oecologia*, **175**, 445–455.

- Gepts, P. (2012). Biodiversity in agriculture: Domestication, evolution, and sustainability. *Cambridge University Press*.
- Gepts, P. (2014). The contribution of genetic and genomic approaches to plant domestication studies. *Current Opinion in Plant Biology*, **18**, 51–59.
- Gifford et Evans (1981). Photosynthesis, carbon partitioning, and yield. *Annual Review of Plant Biology*, **32**, 485–509.
- Gioia, T., Nagel, K.A., Beleggia, R., Fragasso, M., Ficco, D.B.M., Pieruschka, R., Vita, P.D., Fiorani, F., and Papa, R. (2015). Impact of domestication on the phenotypic architecture of durum wheat under contrasting nitrogen fertilization. *Journal of Experimental Botany*, **66**, 5519–5530.
- Golan, G., Oksenberg, A., and Peleg, Z. (2015). Genetic evidence for differential selection of grain and embryo weight during wheat evolution under domestication. *Journal of Experimental Botany*, **66**, 5703–5711.
- Gommers, C.M.M., Visser, E.J.W., Onge, K.R.S., Voeselek, L.A.C.J., and Pierik, R. (2013). Shade tolerance: when growing tall is not an option. *Trends in Plant Science*, **18**, 65–71.
- Gou, L., Xue, J., Qi, B., Ma, B., and Zhang, W. (2017). Morphological variation of maize cultivars in response to elevated plant densities. *Agronomy Journal*, **109**, 1443–1453.
- Gould, S.J. (1966). Allometry and size in ontogeny and phylogeny. *Biological Reviews*, **41**, 587–638.
- Gould, S.J., and Lewontin, R.C. (1979). The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. *Proceedings of the Royal Society of London*, **205**, 581–598.
- Granier, C., and Vile, D. (2014). Phenotyping and beyond: modelling the relationships between traits. *Current Opinion in Plant Biology*, **18**, 96–102.
- Grenier, S., Barre, P., and Litrico, I. (2016). Phenotypic plasticity and selection: nonexclusive mechanisms of adaptation. *Scientifica*.
- Grime, J.P. (2006). Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties. *John Wiley & Sons*.
- Grossiord, C., Sevanto, S., Adams, H.D., Collins, A.D., Dickman, L.T., McBranch, N., Michaletz, S.T., Stockton, E.A., Vigil, M., and McDowell, N.G. (2017). Precipitation, not air temperature, drives functional responses of trees in semi-arid ecosystems. *Journal of Ecology*, **105**, 163–175.
- Grubb, P.J. (2016). Trade-offs in interspecific comparisons in plant ecology and how plants overcome proposed constraints. *Plant Ecology & Diversity*, **9**, 3–33.
- Guarda, G., Padovan, S., and Delogu, G. (2004). Grain yield, nitrogen-use efficiency and baking quality of old and modern Italian bread-wheat cultivars grown at different nitrogen levels. *European Journal of Agronomy*, **21**, 181–192.
- Guerra-Garcia, A., and Pinero, D. (2017). Current approaches and methods in plant domestication studies. *Journal of Botanical Sciences*, **95**, 345–362.

- Hamann, E., Kesselring, H., and Stöcklin, J. (2018). Plant responses to simulated warming and drought: a comparative study of functional plasticity between congeneric mid and high elevation species. *Journal of Plant Ecology*, **11**, 364–374.
- Hammer, K. (1984). Das Domestikationssyndrom. *Kult*, **32**, 11–34.
- Hammond, S.T., and Niklas, K.J. Emergent properties of plants competing in silico for space and light: Seeing the tree from the forest. *American Journal of Botany*, **96**, 1430–1444.
- Harlan, J.R., Wet, J.M.J. de, and Price, E.G. (1973). Comparative evolution of cereals. *Evolution*, **27**, 311–325.
- Hawkins, B.A., Albuquerque, F.S., Araujo, M.B., Beck, J., Mauricio Bini, L., Cabrero-Sanudo, F.J., Castro-Parga, I., Alexandre Felizola Diniz-Filho, J., Ferrer-Castan, D., Field, R., et al. (2007). A global evaluation of metabolic theory as an explanation for terrestrial species richness gradients. *Ecology*, **88**, 1877–1888.
- He, Y.B., Lin, L.R., and Chen, J.Z. (2017). Maize root morphology responses to soil penetration resistance related to tillage and drought in a clayey soil. *The Journal of Agriculture Science*, **155**, 1137–1149.
- Henery, M.L., and Westoby, M. (2001). Seed mass and seed nutrient content as predictors of seed output variation between species. *Oikos*, **92**, 479–490.
- Ho, M.D., Rosas, J.C., Brown, K.M., and Lynch, J.P. (2005). Root architectural tradeoffs for water and phosphorus acquisition. *Functional Plant Biology*, **32**, 737.
- Hu, Y.-K., Pan, X., Liu, G.-F., Li, W.-B., Dai, W.-H., Tang, S.-L., Zhang, Y.-L., Xiao, T., Chen, L.-Y., Xiong, W., et al. (2015). Novel evidence for within-species leaf economics spectrum at multiple spatial scales. *Frontiers in Plant Science*, **6**, 901.
- Huxley, J.S. (1935). Problems of relative growth. *Methuen And Company Limited*.
- Isaac, M.E., Martin, A.R., de Melo Virginio Filho, E., Rapidel, B., Roupsard, O., and Van den Meersche, K. (2017). Intraspecific trait variation and coordination: root and leaf economics spectra in coffee across environmental gradients. *Frontiers in Plant Science*, **8**.
- Isaac, M.E., Cerda, R., Rapidel, B., Martin, A.R., Dickinson, A.K., and Sibelet, N. (2018). Farmer perception and utilization of leaf functional traits in managing agroecosystems. *Journal of Applied Ecology*, **55**, 69–80.
- Isbell, F. (2015). Agroecology: agroecosystem diversification. *Nature Plants*, **1**, 15041.
- Kattge, J., Díaz, S., Lavorel, S., Prentice, I.C., Leadley, P., Bönisch, G., Garnier, E., Westoby, M., Reich, P.B., Wright, I.J., et al. (2011). TRY – a global database of plant traits. *Global Change Biology*, **17**, 2905–2935.
- Kazakou, E., Violle, C., Roumet, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kattge, J., and Garnier, E. (2014). Are trait-based species rankings consistent across data sets and spatial scales? *Journal of Vegetation Science*, **25**, 235–247.

- Keddy, P. (1992). A pragmatic approach to functional ecology. *Functional Ecology*, **6**, 621–626.
- Keenan, T.F., and Niinemets, Ü. (2017). Global leaf trait estimates biased due to plasticity in the shade. *Nature Plants*, **3**.
- Kikuzawa, K., and Lechowicz, M.J. (2011). Ecology of leaf longevity. *Springer Science & Business Media*.
- Kühner, A., and Kleyer, M. (2008). A parsimonious combination of functional traits predicting plant response to disturbance and soil fertility. *Journal of Vegetation Science*, **19**, 681–692.
- Lavorel, S., McIntyre, S., Landsberg, J., and Forbes, T.D.A. (1997). Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology & Evolution*, **12**, 474–478.
- Lefcheck, J.S. (2016). piecewiseSEM: piecewise structural equation modelling in r for ecology, evolution, and systematics. *Methods in Ecology and Evolution*, **7**, 573–579.
- Lenser, T., and Theißen, G. (2013). Molecular mechanisms involved in convergent crop domestication. *Trends in Plant Science*, **18**, 704–714.
- Licker, R., Johnston, M., Foley, J.A., Barford, C., Kucharik, C.J., Monfreda, C., and Ramankutty, N. (2010). Mind the gap: how do climate and agricultural management explain the ‘yield gap’ of croplands around the world? *Global Ecology and Biogeography*, **19**, 769–782.
- de Lima Pereira, J.W., Albuquerque, M.B., Melo Filho, P.A., Mansur Custodio Nogueira, R.J., de Lima, L.M., and Santos, R.C. (2016). Assessment of drought tolerance of peanut cultivars based on physiological and yield traits in a semiarid environment. *Agricultural Water Management*, **166**, 70–76.
- Litrico, I., and Violle, C. (2015). Diversity in plant breeding a new conceptual framework. *Trends in Plant Science*, **20**, 604–613.
- Liu, G., Freschet, G.T., Pan, X., Cornelissen, J.H.C., Li, Y., and Dong, M. (2010). Coordinated variation in leaf and root traits across multiple spatial scales in Chinese semi-arid and arid ecosystems. *New Phytologist*, **188**, 543–553.
- Lobell, D.B., and Field, C.B. (2007). Global scale climate–crop yield relationships and the impacts of recent warming. *Environmental Research Letters*, **2**, 014002.
- Lynch, J.P. (2007). Roots of the second green revolution. *Australian Journal of Botany*, **55**, 493–512.
- Lynch, J.P., and Brown, K.M. (2012). New roots for agriculture: exploiting the root phenome. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **367**, 1598–1604.
- Maire, V., Gross, N., Da Silveira Pontes, L., Picon-Cochard, C., and Soussana, J.-F. (2009). Trade-off between root nitrogen acquisition and shoot nitrogen utilization across 13 co-occurring pasture grass species. *Functional Ecology*, **23**, 668–679.
- Mardaljevic, J. (2000). Simulation of annual daylighting profiles for internal illuminance. *Lighting Research & Technology*, **32**, 111–118.

- Martin, A.R., and Isaac, M.E. (2015). Plant functional traits in agroecosystems: a blueprint for research. *Journal of Applied Ecology*, **52**, 1425–1435.
- Martin, A.R., Rapidel, B., Roupsard, O., Van den Meersche, K., de Melo Virginio Filho, E., Barrios, M., and Isaac, M.E. (2017). Intraspecific trait variation across multiple scales: the leaf economics spectrum in coffee. *Functional Ecology*, **31**, 604–612.
- Martin, A.R., Hale, C.E., Cerabolini, B.E.L., Cornelissen, J.H.C., Craine, J., Gough, W.A., Kattge, J., and Tirona, C.K.F. (2018). Inter- and intraspecific variation in leaf economic traits in wheat and maize. *AoB Plants*, **10**.
- Martre, P., Wallach, D., Asseng, S., Ewert, F., Jones, J.W., Rötter, R.P., Boote, K.J., Ruane, A.C., Thorburn, P.J., Cammarano, D., et al. (2015). Multimodel ensembles of wheat growth: many models are better than one. *Global Change Biology*, **21**, 911–925.
- Matsuoka, Y. (2011). Evolution of polyploid triticum wheats under cultivation: the role of domestication, natural hybridization and allopolyploid speciation in their diversification. *Plant and Cell Physiology*, **52**, 750–764.
- McCouch, S., Baute, G.J., Bradeen, J., Bramel, P., Bretting, P.K., Buckler, E., Burke, J.M., Charest, D., Cloutier, S., Cole, G., et al. (2013). Agriculture: feeding the future. *Nature*, **499**, 23–24.
- McDowell, N., Pockman, W.T., Allen, C.D., Breshears, D.D., Cobb, N., Kolb, T., Plaut, J., Sperry, J., West, A., Williams, D.G., et al. (2008). Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologist*, **178**, 719–739.
- McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E., and Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, **21**, 178–185.
- McKown, A.D., Guy, R.D., Klapste, J., Geraldes, A., Friedmann, M., Cronk, Q.C.B., El-Kassaby, Y.A., Mansfield, S.D., and Douglas, C.J. (2014). Geographical and environmental gradients shape phenotypic trait variation and genetic structure in *Populus trichocarpa*. *New Phytologist*, **201**, 1263–1276.
- Mediavilla, S., García-Cunchillos, I., Andrés-Rivera, C., and Escudero, A. (2018). Losses of leaf area owing to abiotic stress along the leaf economics spectrum: implications for carbon gain at the branch level. *Trees*, **32**, 559–569.
- Messier, J., McGill, B.J., Enquist, B.J., and Lechowicz, M.J. (2017). Trait variation and integration across scales: is the leaf economic spectrum present at local scales? *Ecography*, **40**, 685–697.
- Meyer, R.S., DuVal, A.E., and Jensen, H.R. (2012). Patterns and processes in crop domestication: an historical review and quantitative analysis of 203 global food crops. *New Phytologist*, **196**, 29–48.
- Milla, R., Morente-Lopez, J., Alonso-Rodrigo, J.M., Martin-Robles, N., and Stuart Chapin, F. (2014). Shifts and disruptions in resource-use trait syndromes during the evolution of herbaceous crops. *Proceedings of the Royal Society B*, **281**.
- Milla, R., Osborne, C.P., Turcotte, M.M., and Violle, C. (2015). Plant domestication through an ecological lens. *Trends in Ecology & Evolution*, **30**, 463–469.

- Milla, R., García-Palacios, P., and Matesanz, S. (2017). Looking at past domestication to secure ecosystem services of future croplands. *Journal of Ecology*, **105**, 885–889.
- Millet, E., Welcker, C., Kruijer, W., Negro, S., Nicolas, S., Praud, S., Ranc, N., Presterl, T., Tuberosa, R., Bedo, Z., et al. (2016). Genome-wide analysis of yield in Europe: allelic effects as functions of drought and heat scenarios. *Plant Physiology*.
- Mommer, L., and Weemstra, M. (2012). The role of roots in the resource economics spectrum. *New Phytologist*, **195**, 725–727.
- Montazeaud, G., Violle, C., Fréville, H., Luquet, D., Ahmadi, N., Courtois, B., Bouhaba, I., and Fort, F. (2018). Crop mixtures: does niche complementarity hold for belowground resources? An experimental test using rice genotypic pairs. *Plant Soil*, **424**, 187–202.
- Motzo, R., and Giunta, F. (2007). The effect of breeding on the phenology of Italian durum wheats: From landraces to modern cultivars. *European Journal of Agronomy*, **26**, 462–470.
- Müller, I., Schmid, B., and Weiner, J. (2000). The effect of nutrient availability on biomass allocation patterns in 27 species of herbaceous plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **3**, 115–127.
- Nakhforoosh, A., Bodewein, T., Fiorani, F., and Bodner, G. (2016). Identification of water use strategies at early growth stages in durum wheat from shoot phenotyping and physiological measurements. *Frontiers in Plant Science*, **7**.
- Nesbitt, M. (1996). Wheat evolution: integrating archaeological and biological evidence.
- Newman, J.E. (1963). Symposium: responses of field crops to environmental factors. *Agronomy Journal*, **55**, 31.
- Nicotra, A.B., Atkin, O.K., Bonser, S.P., Davidson, A.M., Finnegan, E.J., Mathesius, U., Poot, P., Purugganan, M.D., Richards, C.L., Valladares, F., et al. (2010). Plant phenotypic plasticity in a changing climate. *Trends in Plant Science*, **15**, 684–692.
- Niinemets, U. (2015). Is there a species spectrum within the world-wide leaf economics spectrum? Major variations in leaf functional traits in the Mediterranean sclerophyll *Quercus ilex*. *New Phytologist*, **205**, 79–96.
- Niklas, K.J. (1994). Plant allometry: the scaling of form and process. *University of Chicago Press*.
- Niklas, K.J. (2004). Plant allometry: is there a grand unifying theory? *Biological Reviews*, **79**, 871–889.
- Niklas, K.J., and Enquist, B.J. (2001). Invariant scaling relationships for interspecific plant biomass production rates and body size. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **98**, 2922–2927.
- Niklas, K.J., and Hammond, S.T. (2013). Biophysical effects on plant competition and coexistence. *Functional Ecology*, **27**, 854–864.
- Okami, M., Kato, Y., and Yamagishi, J. (2012). Allometric relationship between the size and number of shoots as a determinant of adaptations in rice to water-saving aerobic culture. *Field Crops Research*, **131**, 17–25.

- Olmo, M., Villar, R., Salazar, P., and Albuquerque, J.A. (2016). Changes in soil nutrient availability explain biochar's impact on wheat root development. *Plant Soil*, **399**, 333–343.
- Onoda, Y., Wright, I.J., Evans, J.R., Hikosaka, K., Kitajima, K., Niinemets, Ü., Poorter, H., Tosens, T., and Westoby, M. (2017). Physiological and structural tradeoffs underlying the leaf economics spectrum. *New Phytologist*, **214**, 1447–1463.
- Osakabe, Y., Osakabe, K., Shinozaki, K., and Tran, L.-S.P. (2014). Response of plants to water stress. *Frontiers in Plant Science*, **5**, 86.
- Page, E.R., Liu, W., Cerrudo, D., Lee, E.A., and Swanton, C.J. (2011). Shade avoidance influences stress tolerance in Maize. *Weed Science Society of America*, **59**, 326–334.
- Pagès, J. (2002). Analyse factorielle de données mixtes. **20**.
- Pan, S., Liu, C., Zhang, W., Xu, S., Wang, N., Li, Y., Gao, J., Wang, Y., and Wang, G. (2013). The scaling relationships between leaf mass and leaf area of vascular plant species change with altitude. *PLOS ONE*, **8**.
- Pang, J., Yang, J., Ward, P., Siddique, K.H.M., Lambers, H., Tibbett, M., and Ryan, M. (2011). Contrasting responses to drought stress in herbaceous perennial legumes. *Plant Soil*, **348**, 299.
- Parent, B., and 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**, 760–774.
- Parent, B., Turc, O., Gibon, Y., Stitt, M., and Tardieu, F. (2010). Modelling temperature-compensated physiological rates, based on the co-ordination of responses to temperature of developmental processes. *Journal of Experimental Botany*, **61**, 2057–2069.
- Passioura, J.B., and Munns, R. (2000). Rapid environmental changes that affect leaf water status induce transient surges or pauses in leaf expansion rate. *Functional Plant Biology*, **27**, 941–948.
- Passot, S., Gnacko, F., Moukouanga, D., Lucas, M., Guyomarc'h, S., Ortega, B.M., Atkinson, J.A., Belko, M.N., Bennett, M.J., Gantet, P., et al. (2016). Characterization of Pearl Millet root architecture and anatomy reveals three types of lateral roots. *New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science*, **829**.
- Peleg, Z., Fahima, T., Korol, A.B., Abbo, S., and Saranga, Y. (2011). Genetic analysis of wheat domestication and evolution under domestication. *Journal of Experimental Botany*, **62**, 5051–5061.
- Peng, J., Sun, D., and Nevo, E. (2011). Wild emmer wheat, *Triticum dicoccoides*, occupies a pivotal position in wheat domestication process. *Australian Journal of Crop Science*, **5**, 1127–1143.
- Pereira, L.S. (2017). Water, agriculture and food: challenges and issues. *Water Resources Management*, **31**, 2985–2999.
- Perez, R., Ineichen, P., Moore, K., Kmiecik, M., Chain, C., George, R., and Vignola, F. (2002). A new operational model for satellite-derived irradiances: description and validation. *Solar Energy*, **73**, 307–317.

- Pérez-Jaramillo, J.E., Mendes, R., and Raaijmakers, J.M. (2016). Impact of plant domestication on rhizosphere microbiome assembly and functions. *Plant Molecular Biology*, **90**, 635–644.
- Philippot, L., Raaijmakers, J.M., Lemanceau, P., and van der Putten, W.H. (2013). Going back to the roots: the microbial ecology of the rhizosphere. *Nature Reviews Microbiology*, **11**, 789–799.
- Pigliucci, M. (2007). Finding the way in phenotypic space: the origin and maintenance of constraints on organismal. *Annals of Botany*, **100**, 433–438.
- Pigliucci, M., and Pigliucci, P. of E. and E.D. of B.M. (2001). Phenotypic plasticity: beyond nature and nurture. *Johns Hopkins University Press*.
- Poorter, H. (1993). Interspecific variation in the growth response of plants to an elevated ambient CO₂ concentration. *Plant Ecology*, **104**, 77–98.
- Poorter, H., and Nagel, O. (2000). The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂, nutrients and water: a quantitative review. *Functional Plant Biology*, **27**, 1191–1191.
- Poorter, H., Niinemets, Ü., Poorter, L., Wright, I.J., and Villar, R. (2009). Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytologist*, **182**, 565–588.
- Poorter, H., Buehler, J., van Dusschoten, D., Climent, J., and Postma, J.A. (2012). Pot size matters: a meta-analysis of the effects of rooting volume on plant growth. *Functional Plant Biology*, **39**, 839–850.
- Poorter, H., Lambers, H., and Evans, J.R. (2014). Trait correlation networks: a whole-plant perspective on the recently criticized leaf economic spectrum. *New Phytologist*, **201**, 378–382.
- Poorter, H., Jagodzinski, A.M., Ruiz-Peinado, R., Kuyah, S., Luo, Y., Oleksyn, J., Usoltsev, V.A., Buckley, T.N., Reich, P.B., and Sack, L. (2015). How does biomass distribution change with size and differ among species? An analysis for 1200 plant species from five continents. *New Phytologist*, **208**, 736–749.
- Prado, S.A., Cabrera-Bosquet, L., Grau, A., Coupel-Ledru, A., Millet, E.J., Welcker, C., and Tardieu, F. (2018). Phenomics allows identification of genomic regions affecting maize stomatal conductance with conditional effects of water deficit and evaporative demand. *Plant, Cell & Environment*, **41**, 314–326.
- Prasad, P.V.V., Staggenborg, S.A., and Ristic, Z. (2008). Impacts of drought and/or heat stress on physiological, developmental, growth, and yield processes of crop plants. *Advances in Agricultural Systems Modeling Series 1*, 301–355.
- Preece, C., Livarda, A., Christin, P.-A., Wallace, M., Martin, G., Charles, M., Jones, G., Rees, M., and Osborne, C.P. (2017). How did the domestication of Fertile Crescent grain crops increase their yields? *Functional Ecology*, **31**, 387–397.
- Price, C.A., and Weitz, J.S. (2012). Allometric covariation: a hallmark behavior of plants and leaves. *New Phytologist*, **193**, 882–889.
- Price, C.A., Enquist, B.J., and Savage, V.M. (2007). A general model for allometric covariation in botanical form and function. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **104**, 13204–13209.

- Price, C.A., Gilooly, J.F., Allen, A.P., Weitz, J.S., and Niklas, K.J. (2010). The metabolic theory of ecology: prospects and challenges for plant biology: Tansley review. *New Phytologist*, **188**, 696–710.
- Price, C.A., Weitz, J.S., Savage, V.M., Stegen, J., Clarke, A., Coomes, D.A., Dodds, P.S., Etienne, R.S., Kerkhoff, A.J., McCulloh, K., et al. (2012). Testing the metabolic theory of ecology. *Ecology Letters*, **15**, 1465–1474.
- Prieto, I., Violle, C., Barre, P., Durand, J.-L., Ghesquiere, M., and Litrico, I. (2015). Complementary effects of species and genetic diversity on productivity and stability of sown grasslands. *Nature Plants*, **1**, 15033.
- Prieto, I., Litrico, I., Violle, C., and Barre, P. (2017). Five species, many genotypes, broad phenotypic diversity: when agronomy meets functional ecology. *American Journal of Botany*.
- Przybylo, R., Sheldon, B.C., and Merilä, J. (2000). Climatic effects on breeding and morphology: evidence for phenotypic plasticity. *Journal of Animal Ecology*, **69**, 395–403.
- Qin, X., Weiner, J., Qi, L., Xiong, Y., and Li, F. (2013). Allometric analysis of the effects of density on reproductive allocation and Harvest Index in 6 varieties of wheat (Triticum). *Field Crops Research*, **144**, 162–166.
- Raup, D.M., and Michelson, A. (1965). Theoretical morphology of the coiled shell. *Science*, **147**, 1294–1295.
- Rascio, A., Cedola, M.C., Toponi, M., Flagella, Z., and Wittmer, G. (1990). Leaf morphology and water status changes in *Triticum durum* under water stress. *Physiologia Plantarum*, **78**, 462–467.
- Ray, D.K., Ramankutty, N., Mueller, N.D., West, P.C., and Foley, J.A. (2012). Recent patterns of crop yield growth and stagnation. *Nature Communications*, **3**, 1293.
- Ray, R.P., Nakata, T., Henningsson, P., and Bomphrey, R.J. (2016). Enhanced flight performance by genetic manipulation of wing shape in *Drosophila*. *Nature Communications*, **7**.
- Reddy, V. (1998). Allometric relationships in field-grown Soybean. *Annals of Botany*, **82**, 125–131.
- Reich, P.B. (2014a). The world-wide ‘fast–slow’ plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology*, **102**, 275–301.
- Reich, P.B., Walters, M.B., and Ellsworth, D.S. (1992). Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monographs*, **62**, 365.
- Reich, P.B., Walters, M.B., and Ellsworth, D.S. (1997). From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **94**, 13730–13734.
- Reich, P.B., Ellsworth, D.S., Walters, M.B., Vose, J.M., Gresham, C., Volin, J.C., and Bowman, W.D. (1999). Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. *Ecology*, **80**, 1955–1969.
- Reich, P.B., Wright, I.J., Cavender-Bares, J., Craine, J.M., Oleksyn, J., Westoby, M., and Walters, M.B. (2003). The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Sciences*, **164**, S143–S164.

- Richard, C.A., Hickey, L.T., Fletcher, S., Jennings, R., Chenu, K., and Christopher, J.T. (2015). High-throughput phenotyping of seminal root traits in wheat. *Plant Method*, **11**, 13.
- Richards, R.A., and Passioura, J.B. (1981). Seminal root morphology and water use of wheat II. Genetic variation. *Crop Science*, **21**, 253–255.
- Röder, M.S., Korzun, V., Wendehake, K., Plaschke, J., Tixier, M.-H., Leroy, P., and Ganal, M.W. (1998). A microsatellite map of wheat. *Genetics*, **149**, 2007–2023.
- Rosati, A., Badeck, F.W., and Dejong, T.M. (2001). Estimating canopy light interception and absorption using leaf mass per unit leaf area in *Solanum melongena*. *Annals of Botany*, **88**, 101–109.
- Roucou, A., Violle, C., Fort, F., Roumet, P., Ecarnot, M., and Vile, D. (2018). Shifts in plant functional strategies over the course of wheat domestication. *Journal of Applied Ecology*, **55**, 25–37.
- Roumet, C., Birouste, M., Picon-Cochard, C., Ghestem, M., Osman, N., Vrignon-Brenas, S., Cao, K., and Stokes, A. (2016). Root structure–function relationships in 74 species: evidence of a root economics spectrum related to carbon economy. *New Phytologist*, **210**, 815–826.
- Russell, G.E. (2013). *Progress in Plant Breeding*.
- Russo, S.E., Wisser, S.K., and Coomes, D.A. (2007). Growth–size scaling relationships of woody plant species differ from predictions of the Metabolic Ecology Model. *Ecology Letters*, **10**, 889–901.
- Sack, L., and Grubb, P.J. (2002). The combined impacts of deep shade and drought on the growth and biomass allocation of shade-tolerant woody seedlings. *Oecologia*, **131**, 175–185.
- Sadras, V.O. (2007). Evolutionary aspects of the trade-off between seed size and number in crops. *Field Crops Research*, **100**, 125–138.
- Salguero-Gomez, R., Jones, O.R., Jongejans, E., Blomberg, S.P., Hodgson, D.J., Mbeau-Ache, C., Zuidema, P.A., de Kroon, H., and Buckley, Y.M. (2016). Fast-slow continuum and reproductive strategies structure plant life-history variation worldwide. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **113**, 230–235.
- Scheepens, J.F., Frei, E.S., and Stöcklin, J. (2010). Genotypic and environmental variation in specific leaf area in a widespread Alpine plant after transplantation to different altitudes. *Oecologia*, **164**, 141–150.
- Schlichting, C.D., and Pigliucci, M. (1995). Lost in phenotypic space: environment-dependent morphology in *Phlox drummondii* (Polemoniaceae). *International Journal of Plant Sciences*, **156**, 542–546.
- Schulte, R.P.O., Creamer, R.E., Donnellan, T., Farrelly, N., Fealy, R., O’Donoghue, C., and O’Uallachain, D. (2014). Functional land management: a framework for managing soil-based ecosystem services for the sustainable intensification of agriculture. *Environmental Science & Policy*, **38**, 45–58.
- Sezer, I., Oner, F., and Mut, Z. (2009). Non-destructive leaf area measurement in maize (*Zea mays* L.). *Journal of Environmental Biology*, **30**, 785–790.

- Shipley, B., Vile, D., and Garnier, E. (2007). From plant traits to plant communities: a statistical mechanistic approach to biodiversity. *Science*, **316**, 201–201.
- Shugart, H.H., and Woodward, F.I. (1997). Plant functional types: their relevance to ecosystem properties and global change. *Cambridge University Press*.
- Siefert, A., Violle, C., Chalmandrier, L., Albert, C.H., Taudiere, A., Fajardo, A., Aarssen, L.W., Baraloto, C., Carlucci, M.B., Cianciaruso, M.V., et al. (2015). A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities. *Ecology Letters*, **18**, 1406–1419.
- Sieling, K., Böttcher, U., and Kage, H. (2016). Dry matter partitioning and canopy traits in wheat and barley under varying N supply. *European Journal of Agronomy*, **74**, 1–8.
- Simmonds, N.W. (1995). The relation between yield and protein in cereal grain. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, **67**, 309–315.
- Simonetti, M.C., Bellomo, M.P., Laghetti, G., Perrino, P., Simeone, R., and Blanco, A. (1999). Quantitative trait loci influencing free-threshing habit in tetraploid wheats (vol 46, pg 267, 1999). *Genetic Resources and Crop Evolution*, **46**, 629–629.
- Simons, K.J., Fellers, J.P., Trick, H.N., Zhang, Z., Tai, Y.-S., Gill, B.S., and Faris, J.D. (2006). Molecular characterization of the major wheat domestication gene Q. *Genetics*, **172**, 547–555.
- Sinclair, T.R., and Horie, T. (1989). Leaf nitrogen, photosynthesis, and crop radiation use efficiency: a review. *Crop Science*, **29**, 90–98.
- Song, Y., Birch, C., Rui, Y., and Hanan, J. (2015). Allometric relationships of maize organ development under different water regimes and plant densities. *Plant Production Science*, **18**, 1–10.
- Stearns, S.C. (1989). The evolutionary significance of phenotypic plasticity. *BioScience*, **39**, 436–445.
- Sultan, S.E. (2000). Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends in Plant Science*, **5**, 537–542.
- Swanson-Wagner, R., Briskine, R., Schaefer, R., Hufford, M.B., Ross-Ibarra, J., Myers, C.L., Tiffin, P., and Springer, N.M. (2012). Reshaping of the maize transcriptome by domestication. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **109**, 11878–11883.
- Tardieu, F., and Tuberosa, R. (2010). Dissection and modelling of abiotic stress tolerance in plants. *Current Opinion in Plant Biology*, **13**, 206–212.
- Tardy, F., Moreau, D., Dorel, M., and Damour, G. (2015). Trait-based characterisation of cover plants' light competition strategies for weed control in banana cropping systems in the French West Indies. *European Journal of Agronomy*, **71**, 10–18.
- Thomas, M., Thépot, S., Galic, N., Jouanne-Pin, S., Remoué, C., and Goldringer, I. (2015). Diversifying mechanisms in the on-farm evolution of crop mixtures. *Molecular Ecology*, **24**, 2937–2954.

- Tosens, T., Nishida, K., Gago, J., Eduardo Coopman, R., Marino Cabrera, H., Carriqui, M., Laanisto, L., Morales, L., Nadal, M., Rojas, R., et al. (2016). The photosynthetic capacity in 35 ferns and fern allies: mesophyll CO₂ diffusion as a key trait. *New Phytologist*, **209**, 1576–1590.
- Turner, T.R., James, E.K., and Poole, P.S. (2013). The plant microbiome. *Genome Biology*, **14**, 209.
- Tzarfati, R., Saranga, Y., Barak, V., Gopher, A., Korol, A.B., and Abbo, S. (2013). Threshing efficiency as an incentive for rapid domestication of emmer wheat. *Annals of Botany*, **112**, 829–837.
- Valladares, F., and Niinemets, Ü. (2008). Shade Tolerance, a Key Plant Feature of Complex Nature and Consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, **39**, 237–257.
- Valladares, F., Gianoli, E., and Gómez, J.M. (2007). Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *New Phytologist*, **176**, 749–763.
- Vasseur, F., Violle, C., Enquist, B.J., Granier, C., and Vile, D. (2012). A common genetic basis to the origin of the leaf economics spectrum and metabolic scaling allometry. *Ecology Letters*, **15**, 1149–1157.
- Vasseur, F., Exposito-Alonso, M., Ayala-Garay, O.J., Wang, G., Enquist, B.J., Vile, D., Violle, C., and Weigel, D. (2018). Adaptive diversification of growth allometry in the plant *Arabidopsis thaliana*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **115**, 3416–3421.
- Vaughan, D.A., Balázs, E., and Heslop-Harrison, J.S. (2007). From Crop Domestication to Super-domestication. *Annals of Botany*, **100**, 893–901.
- Vega, C.R.C., and Sadras, V.O. (2003). Size-Dependent Growth and the Development Of Inequality in Maize, Sunflower and Soybean. *Annals of Botany*, **91**, 795–805.
- Vega, C.R., Andrade, F.H., Sadras, V.O., Uhart, S.A., and Valentinuz, O.R. (2001). Seed number as a function of growth. A comparative study in soybean, sunflower, and maize. *Crop Science*, **41**, 748–754.
- Vega, C.R.C., Sadras, V.O., Andrade, F.H., and Uhart, S.A. (2000). Reproductive allometry in soybean, maize and sunflower. *Ann. Bot.* **85**, 461–468.
- Vile, D., Pervent, M., Belluau, M., Vasseur, F., Bresson, J., Muller, B., Granier, C., and Simonneau, T. (2012). *Arabidopsis* growth under prolonged high temperature and water deficit: independent or interactive effects? *Plant, Cell & Environment*, **35**, 702–718.
- Villagra, P.E., and Cavagnaro, J.B. (2006). Water stress effects on the seedling growth of *Prosopis argentina* and *Prosopis alpataco*. *Journal of Arid Environments*, **64**, 390–400.
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., and Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, **116**, 882–892.
- Violle, C., and Jiang, L. (2009). Towards a trait-based quantification of species niche. *Journal of Plant Ecology*, **2**, 87–93.
- Vitousek, P.M., Naylor, R., Crews, T., David, M.B., Drinkwater, L.E., Holland, E., Johnes, P.J., Katzenberger, J., Martinelli, L.A., Matson, P.A., et al. (2009). Nutrient Imbalances in Agricultural Development. *Science*, **324**, 1519–1520.

- Voje, K.L., and Hansen, T.F. (2013). Evolution of static allometries: adaptive change in allometric slopes of eye span in stalk-eyed flies. *Evolution*, **67**, 453–467.
- Voje, K.L., Hansen, T.F., Egset, C.K., Bolstad, G.H., and Pelabon, C. (2014). Allometric constraints and the evolution of allometry. *Evolution*, **68**, 866–885.
- Volaire, F. (2018). A unified framework of plant adaptive strategies to drought: Crossing scales and disciplines. *Global Change Biology*, **24**, 2929–2938.
- Wang, J.P., Bughrara, S.S., and Nelson, C.J. (2008). Morpho-physiological responses of several fescue grasses to drought stress. *HortScience*, **43**, 776–783.
- Wang, P., Diao, F., Yin, L., and Huo, C. (2016). Absorptive roots trait plasticity explains the variation of root foraging strategies in *Cunninghamia lanceolata*. *Environmental and Experimental Botany*, **129**, 127–135.
- Warton, D.I., Wright, I.J., Falster, D.S., and Westoby, M. (2006). Bivariate line-fitting methods for allometry. *Biological Reviews*, **81**, 259–291.
- Warton, D.I., Duursma, R.A., Falster, D.S., and Taskinen, S. (2012). smatr 3– an R package for estimation and inference about allometric lines. *Methods in Ecology and Evolution*, **3**, 257–259.
- Wasson, A.P., Richards, R.A., Chatrath, R., Misra, S.C., Prasad, S.V.S., Rebetzke, G.J., Kirkegaard, J.A., Christopher, J., and Watt, M. (2012). Traits and selection strategies to improve root systems and water uptake in water-limited wheat crops. *Journal of Experimental Botany*, **63**, 3485–3498.
- Weiner, J. (2004). Allocation, plasticity and allometry in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **6**, 207–215.
- Weiner, J., and Thomas, S.C. (1986). Size variability and competition in plant monocultures. *Oikos*, **47**, 211–222.
- Weiner, J., Andersen, S.B., Wille, W.K.-M., Griepentrog, H.W., and Olsen, J.M. (2010). Evolutionary Agroecology: the potential for cooperative, high density, weed-suppressing cereals. *Evolutionary Applications*, **3**, 473–479.
- Wellstein, C., Poschlod, P., Gohlke, A., Chelli, S., Campetella, G., Rosbakh, S., Canullo, R., Kreyling, J., Jentsch, A., and Beierkuhnlein, C. (2017). Effects of extreme drought on specific leaf area of grassland species: A meta-analysis of experimental studies in temperate and sub-Mediterranean systems. *Global Change Biology*, **23**, 2473–2481.
- West, G.B., Brown, J.H., and Enquist, B.J. (1997). A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science*, **276**, 122–126.
- West, G.B., Brown, J.H., and Enquist, B.J. (1999). A general model for the structure and allometry of plant vascular systems. *Nature*, **400**, 664–667.
- Westoby, M. (1998). A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant Soil*, **199**, 213–227.
- Westoby, M., and Wright, I.J. (2006). Land-plant ecology on the basis of functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, **21**, 261–268.

- Westoby, M., Falster, D.S., Moles, A.T., Vesk, P.A., and Wright, I.J. (2002). Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, **33**, 125–159.
- Wezel, A., Bellon, S., Doré, T., Francis, C., Vallod, D., and David, C. (2009). Agroecology as a science, a movement and a practice. *Agronomy for Sustainable Development*, **29**, 503–515.
- Wilson, P.J., Thompson, K., and Hodgson, J.G. (1999). Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist*, **143**, 155–162.
- Witkowski, E.T.F., and Lamont, B.B. (1991). Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. *Oecologia*, **88**, 486–493.
- Wood, S.A., Karp, D.S., DeClerck, F., Kremen, C., Naeem, S., and Palm, C.A. (2015). Functional traits in agriculture: agrobiodiversity and ecosystem services. *Trends in Ecology & Evolution*, **30**, 531–539.
- Wright, J.P., and Sutton-Grier, A. (2012). Does the leaf economic spectrum hold within local species pools across varying environmental conditions? *Functional Ecology*, **26**, 1390–1398.
- Wright, I.J., Reich, P.B., and Westoby, M. (2001). Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high- and low-rainfall and high- and low-nutrient habitats. *Functional Ecology*, **15**, 423–434.
- Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J.H.C., Diemer, M., et al. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, **428**, 821–827.
- Wright, I.J., Reich, P.B., Cornelissen, J.H.C., Falster, D.S., Garnier, E., Hikosaka, K., Lamont, B.B., Lee, W., Oleksyn, J., Osada, N., et al. (2005). Assessing the generality of global leaf trait relationships. *New Phytologist*, **166**, 485–496.
- Wu, J., Shen, Z., Zhang, X., and Shi, P. (2013). Biomass allocation patterns of alpine grassland species and functional groups along a precipitation gradient on the Northern Tibetan Plateau. *Journal of Mountain Science*, **10**, 1097–1108.
- Xu, F., Guo, W., Xu, W., Wei, Y., and Wang, R. (2009). Leaf morphology correlates with water and light availability: what consequences for simple and compound leaves? *Progress in Natural Science: Materials International*, **19**, 1789–1798.
- Yin, C., Wang, X., Duan, B., Luo, J., and Li, C. (2005). Early growth, dry matter allocation and water use efficiency of two sympatric *Populus* species as affected by water stress. *Environmental and Experimental Botany*, **53**, 315–322.
- Zeder, M.A., Emswiller, E., Smith, B.D., and Bradley, D.G. (2006). Documenting domestication: the intersection of genetics and archaeology. *Trends in Genetics*, **22**, 139–155.
- Zhu, J., Kaeppler, S.M., and Lynch, J.P. (2005). Topsoil foraging and phosphorus acquisition efficiency in maize (*Zea mays*). *Functional Plant Biology*, **32**, 749.

Compromis écophysiologicals et contraintes biophysiques chez les céréales : impacts de la sélection agronomique et des conditions environnementales

Face aux nouveaux défis de l'agriculture, l'amélioration variétale doit s'appuyer sur de nouvelles stratégies de sélection pour maintenir une production en limitant les intrants. L'amélioration ciblée de caractéristiques agronomiques est rendue difficile en raison de covariations avec des traits non désirés. Chez les espèces sauvages, une approche d'écophysologie comparative, fondée sur l'analyse de traits fonctionnels, i.e. des caractères liés aux fonctions biologiques et à la performance de la plante, a illustré des contraintes et compromis écophysiologicals et biophysiques liés à l'utilisation des ressources. Ce travail de thèse s'intéresse à la variabilité génétique de deux de ces relations: le spectre d'économie foliaire et les relations allométriques. Des génotypes de cinq espèces céréalières plus ou moins domestiqués et/ou plus ou moins sélectionnés ont été étudiés en plein champ et ou dans des plateformes de phénotypage haut-débit. Ce travail a permis i) de souligner la sélection d'une stratégie favorisant les fonctions d'acquisition des ressources au cours de la domestication du blé dur, ii) de quantifier l'impact de l'ombrage sur la réponse allométrique de 337 hybrides de maïs au déficit hydrique, et iii) d'illustrer l'existence et la diversité génétique du spectre d'économie foliaire au sein de 30, 23, 19 et 25 lignées de maïs, mil, sorgho et blé tendre sous différents traitements hydriques. Notre approche a permis d'évaluer la variabilité phénotypique de céréales et d'illustrer l'inexistence de certaines combinaisons phénotypiques, un résultat à considérer en sélection variétale et dans les pratiques culturales.

Mots clés : Écophysologie comparative – Céréale - Spectre d'économie foliaire – Allométrie - Phénotypage haut-débit – Domestication - Stress environnemental – Trait fonctionnel

Ecophysiological tradeoffs and biophysical constraints within cereal crops: impacts of agronomic selection and environmental conditions

For new agricultural challenges, crop breeding improvement must be based on new strategies to keep production while limiting use of inputs. Selection for specific yield-related agronomic characteristics is made difficult by possible covariations with undesired traits. Across wild species, a comparative functional trait-based approach, related to biological functions and plant performance, highlighted ecophysiological tradeoffs and biophysical constraints related to resources use. This thesis focuses on the genetic diversity of two well-known phenotypic combinations: leaf economics spectrum and allometric relationships. Genotypes from five crops, more or less domesticated and selected, were analyzed through phenotyping conducted into high-throughput platforms and open field. This work illustrated i) selection of a strategy for acquiring resources during wheat domestication, ii) shade impact on allometric response of 337 maize hybrids to drought and iii) existence and genetic diversity of the leaf economics spectrum within 30, 23, 19 and 25 inbred lines of maize, pearl millet, sorghum and wheat. Multi-genotypes and multi-species approach highlighted inexistence of some phenotypic combinations to consider for both plant breeding and cultural practices.

Keywords: Comparative ecophysiology – Cereal species – Leaf economics spectrum – Allometry – High-throughput phenotyping – Domestication – Environmental stress – Functional trait

**UMR - Laboratoire d'Écophysologie des Plantes sous Stress Environnementaux
2, place Pierre Viala – 34060 Montpellier - France**