



HAL
open science

Variabilité intraspécifique des stratégies adaptatives à la sécheresse d'une graminée pérenne (*Dactylis glomerata* L.) : les compromis fonctionnels des traits aériens et souterrains peuvent-ils expliciter le compromis entre potentiel de croissance et survie au stress ?

Pauline Bristiel

► To cite this version:

Pauline Bristiel. Variabilité intraspécifique des stratégies adaptatives à la sécheresse d'une graminée pérenne (*Dactylis glomerata* L.) : les compromis fonctionnels des traits aériens et souterrains peuvent-ils expliciter le compromis entre potentiel de croissance et survie au stress ?. Biologie végétale. Université Montpellier, 2017. Français. NNT : 2017MONTT108 . tel-01705462

HAL Id: tel-01705462

<https://theses.hal.science/tel-01705462>

Submitted on 9 Feb 2018

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

**THÈSE POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR
DE L'UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER**

En Écologie Fonctionnelle

École doctorale GAIA

Unité de recherche CEFÉ-CNRS (UMR 5175)

**Variabilité intraspécifique des stratégies
adaptatives à la sécheresse d'une graminée
pérenne (*Dactylis glomerata* L.): les compromis
fonctionnels des traits aériens et souterrains
peuvent-ils expliciter le compromis entre
potentiel de croissance et survie au stress ?**

Présentée par Pauline BRISTIEL

Le 28 novembre 2017

Sous la direction de Florence VOLAIRE

Et Cyrille VIOLLE

Devant le jury composé de

Mme Catherine PICON-COCHARD, Directrice de recherche, INRA

Mme Isabelle LITRICO, Chargée de recherche, INRA

M. Sylvain DELZON, Directeur de recherche, INRA

M. Stephan HATTENSCHWILER, Directeur de recherche, CNRS

Mme Florence VOLAIRE, Chargée de recherche, INRA-CNRS

M. Cyrille VIOLLE, Chargé de recherche, CNRS

Rapporteur

Rapporteur

Examineur

Président du jury

Directrice de thèse

Co-encadrant de thèse



**UNIVERSITÉ
DE MONTPELLIER**

Remerciements

Voilà une page qui se tourne après pratiquement quatre années de thèse...pleines de surprises !

Je tiens tout d'abord à remercier Florence et Cyrille qui m'ont guidé tout au long de ce chemin semé d'embûches. Merci surtout d'avoir accepté mes choix : ce n'était pas des décisions faciles et pourtant vous m'avez fait confiance. Florence, merci pour ta disponibilité et ton engagement dans cette thèse ! Cyrille, merci pour ta présence (mais arrête de regarder tes mails à 4h du matin !), tes conseils toujours précieux et ton humour !

Merci à toute l'équipe d'Ecopar de m'avoir accueilli si gentiment, pour tous les bons moments passés ensemble, les coups de gueules en réunions, les potins... Une pensée aux stagiaires, sérieuses et appliquées, qui m'ont permis d'arriver au bout de ce travail de thèse : Claire, Clara et Olivia.

Au bureau rebaptisé Tricopar, Iris, Jules, solidaires du tricot face à l'adversité de la thèse, pour les pauses thé-potins-débats d'après manger (et toutes les autres), pour avoir été le centre névralgique de ces quatre longues années -avec ses moments de détente et ses coups de stress-, pour avoir été une source inépuisable de discussions sur la thèse, et même le reste, Merci !

Merci aussi à Florian, Pierre et Kevin pour leur sincérité, leur spontanéité, et leur bonne humeur, ça fait du bien !

Merci à Jessy et Hannah pour leur partage et leur aide dans les derniers moments, j'espère que vos projets se réaliseront.

À mes parents, pour avoir toujours été là pour moi,

À Roman, pour avoir supporté toute cette thèse de tout son Amour,

À Anatole, ma merveille-Soleil,

Merci !

Cette thèse a été financée par le département Environnement et Agronomie de l'INRA. Les expérimentations ont également bénéficié du soutien de l'ERC Starting grant CONSTRAINTS.

Sommaire

Chapitre 1 – Introduction générale	11
A. Changement climatique et sécheresses extrêmes	11
B. Réponses des plantes au stress hydrique : les stratégies adaptives.....	15
C. L’approche trait pour étudier les stratégies adaptives à la sécheresse.....	27
D. La variabilité intraspécifique : une composante souvent négligée de la diversité fonctionnelle.	37
E. Le cas des espèces domestiquées	39
F. Objectifs et hypothèses.....	45
Chapitre 2 – Matériel et méthodes.....	55
A. Justification de la démarche	55
B. Expérimentations.....	61
C. Plan de la thèse.....	75
Chapitre 3 – Variabilité intraspécifique du potentiel de croissance et stabilité des relations entre traits fonctionnels au cours des saisons.....	77
Chapitre 4 – Relation(s) entre potentiel de croissance et survie au stress hydrique.....	129
Chapitre 5 – Relation entre les traits fonctionnels racinaires et l’utilisation de l’eau : un compromis entre évitement et tolérance à la déshydratation ?.....	171
Chapitre 6 – Discussion générale	223
A. Importance de la variabilité intraspécifique	223
B. La relation entre potentiel de croissance et survie au stress	227
C. Différents syndromes de traits fonctionnels	233
D. Les compromis fonctionnels peuvent-ils expliciter le compromis entre croissance et survie au stress ?.....	239
E. Traits fonctionnels et stratégies adaptives à la sécheresse	245
F. Effet de la domestication : passé et futur.....	255
Conclusion générale.....	263
Bibliographie	265
Annexe	285

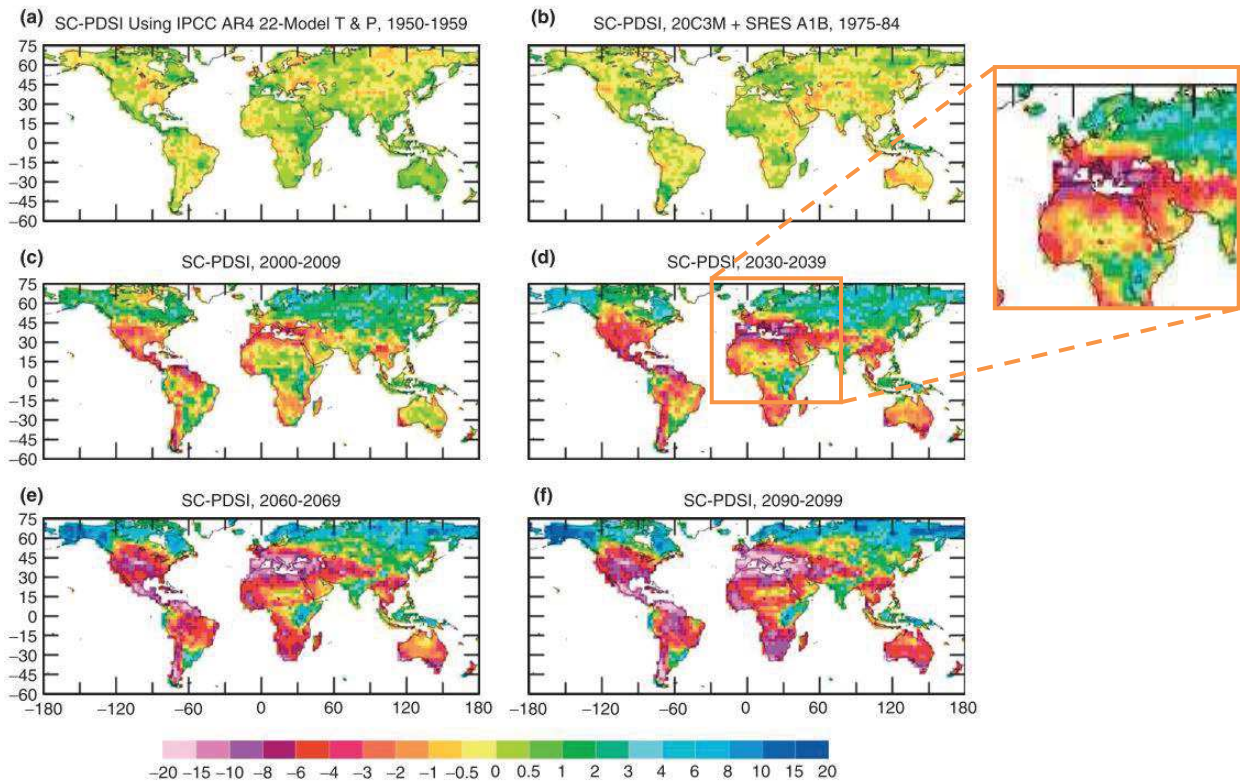


Figure A.1. Prévisions de l'évolution des sécheresses dans le monde. Cette simulation a été calculée à partir d'un ensemble de 22 modèles climatiques utilisant les données moyennes de température, précipitation, humidité, radiations solaires et vitesse du vent disponibles pour le 20^{ème} et 21^{ème} siècle. Les couleurs représentent un indice de sévérité de la sécheresse, estimé pour les périodes (a) 1950-1959, (b) 1975-1984, (c) 2000-2009, (d) 2030-2039, (e) 2060-2069, et (f) 2090-2099. Les surfaces rouges à rose sont les environnements les plus secs (sécheresse sévère) tandis que les surfaces bleues représentent les environnements plus humides que la moyenne des années 1950-1979. Comme souligné par l'encart, la région méditerranéenne risque d'être soumise à des sécheresses de plus en plus intenses. (Adapté de Dai, 2011)

Chapitre 1 – Introduction générale

A. Changement climatique et sécheresses extrêmes

Généralités et prédictions

Le climat est caractérisé par les données atmosphériques locales, mesurées sur une longue période de temps. Les températures, les précipitations, l'ensoleillement, l'humidité, la vitesse du vent, et la pression atmosphérique sont moyennés à l'échelle mensuelle et annuelle. Les phénomènes exceptionnels (par exemple la mousson) sont également pris en compte (Lamb, 2011). Les variations du climat font partie inhérente de l'histoire climatique de notre planète. Aux échelles régionales et locales, la quantité de radiations solaires reçues, le déplacement des masses aériennes transportant air chaud et masses d'humidité, ainsi que la nature de la surface terrestre (désert, forêt, etc.), conditionnent le climat sur des périodes de temps relativement courtes, allant de quelques heures à plusieurs mois (comme pour le phénomène El Niño). D'autres mécanismes viennent s'ajouter à ceux-là et peuvent provoquer des fluctuations climatiques sur plusieurs millénaires. Ainsi la succession régulière de périodes glaciaires et interglaciaires a été associée aux changements périodiques d'excentricité, d'obliquité et de précession terrestre.

A ces variations naturelles s'est ajouté, depuis la fin du XXème siècle, un réchauffement climatique global : l'anomalie de température observée s'élève, pour l'année 2016, à +1°C par rapport à la moyenne des températures de 1951 à 1980 (NASA). Cette augmentation, attribuée aux émissions anthropiques de gaz à effet de serre (IPCC, 2014), pourrait affecter le climat non seulement à travers des variations de températures mais aussi de précipitations. La plupart des modèles climatiques s'accordent à prédire une augmentation du nombre de sécheresses sévères (Dai, 2011; Sherwood & Fu, 2014), et des vagues de chaleur extrêmes en Europe comme la canicule de 2003 (Schär *et al.*, 2004), dont la probabilité d'occurrence est doublée par les activités anthropiques (Stott *et al.*, 2004). La figure A.1 illustre l'évolution prédite des sécheresses dans le monde au cours du 21ème siècle. Selon les projections, la sécheresse sera principalement causée par la diminution des précipitations et l'augmentation de l'évaporation due aux températures élevées (Sheffield & Wood, 2008), diminuant par conséquent la réserve en eau du sol disponible pour les plantes, y

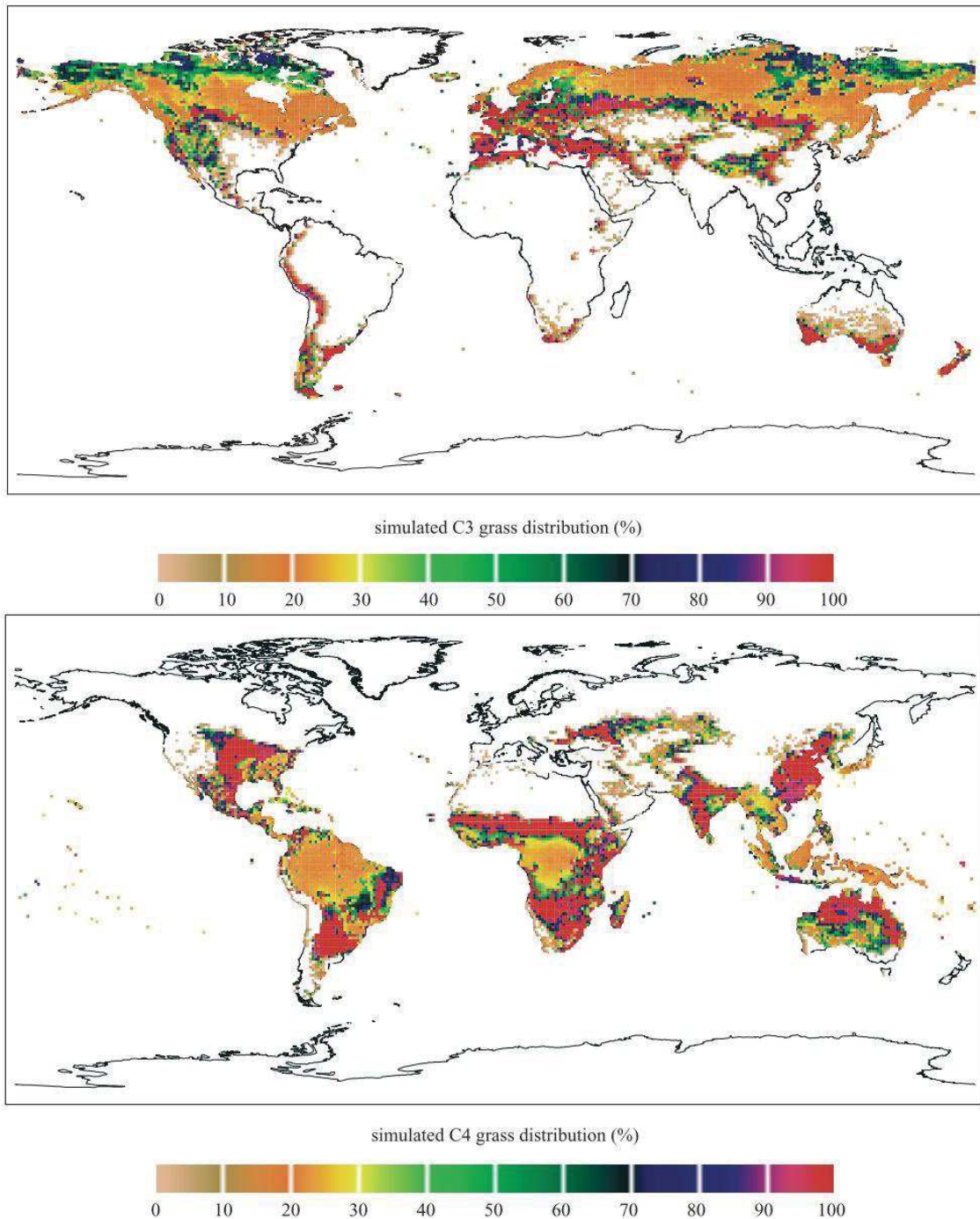


Figure A.2. Distribution simulée des herbacées C3 et C4 entre les années 1990 et 2000. Remarque : les herbacées C3 (qualifiées ainsi à cause du nombre de carbones de la 1^{ère} molécule formée lors de la photosynthèse) ont généralement un optimum de température pour le pic de croissance plus faible que les herbacées C4, elles sont plus adaptées aux faibles intensités de radiations des saisons froides et poussent davantage lorsque les températures et le déficit de pression vapeur bas optimisent l'efficacité d'utilisation de l'eau (Norton et al. 2016). Le dactyle aggloméré (*Dactylis glomerata*) étudié dans cette thèse est une graminée C3. (Reproduit d'après Woodward et al. 2004)

compris pour les espèces cultivées (Wang, 2005). Dans la région méditerranéenne en particulier, on assistera probablement à une diminution annuelle des précipitations en termes de quantité et de fréquence, ainsi qu'à une augmentation des risques de sécheresse estivale extrêmes (Christensen *et al.*, 2007). Ces changements peuvent affecter fortement les écosystèmes en impactant leur diversité et leurs fonctions (Zavaleta *et al.*, 2003; Hoepfner & Dukes, 2012). Dans ce contexte, il est urgent d'améliorer notre compréhension des mécanismes régissant l'adaptation des espèces face aux événements climatiques extrêmes, afin d'anticiper la réponse des écosystèmes aux changements climatiques, et de proposer des solutions agronomiques durables.

Importance du changement climatique pour les prairies

Les prairies –y compris les pâturages et les parcours semés- font partie des plus vastes écosystèmes au monde, représentant 70% de la surface agricole totale et 40% de la surface émergée du globe (FAO, European communities 2008). En Europe, les prairies permanentes et temporaires recouvrent 67 millions d'hectares. Cependant, ce chiffre tend à diminuer en raison de la croissance des espaces péri-urbains et de l'augmentation des surfaces boisées (Peyraud *et al.*, 2012). Le terme « prairies » correspond à des surfaces herbacées comportant moins de 10% d'arbres et arbustes et composées majoritairement de graminées (White *et al.*, 1983). Ces écosystèmes particuliers sont maintenus grâce à un régime de perturbations (Woodward *et al.*, 2004) : la fauche, le pâturage et les feux de végétation favorisent les espèces herbacées qui protègent leurs organes de survie (les méristèmes) dans des gaines proches du sol, tandis que ces perturbations impactent fortement la survie des arbres et arbustes. Comme illustré dans la figure A.2, les prairies peuvent se développer sous des gammes de températures et de précipitations plus larges que n'importe quel type d'arbre (feuillus ou conifère), la majorité poussant sous des moyennes annuelles de températures et de précipitations comprises entre respectivement -5 et 20°C, et 600 à 1500mm (Woodward & Lomas, 2004).

Les prairies, et en particulier les prairies permanentes dont les espèces pérennes restent en place plusieurs années, offrent un large éventail de services écosystémiques. Piliers de l'alimentation animale, elles sont à la base de l'alimentation de plus de 800 millions de personnes dans le monde (FAO). De plus, alors que les terres arables déstockent du carbone

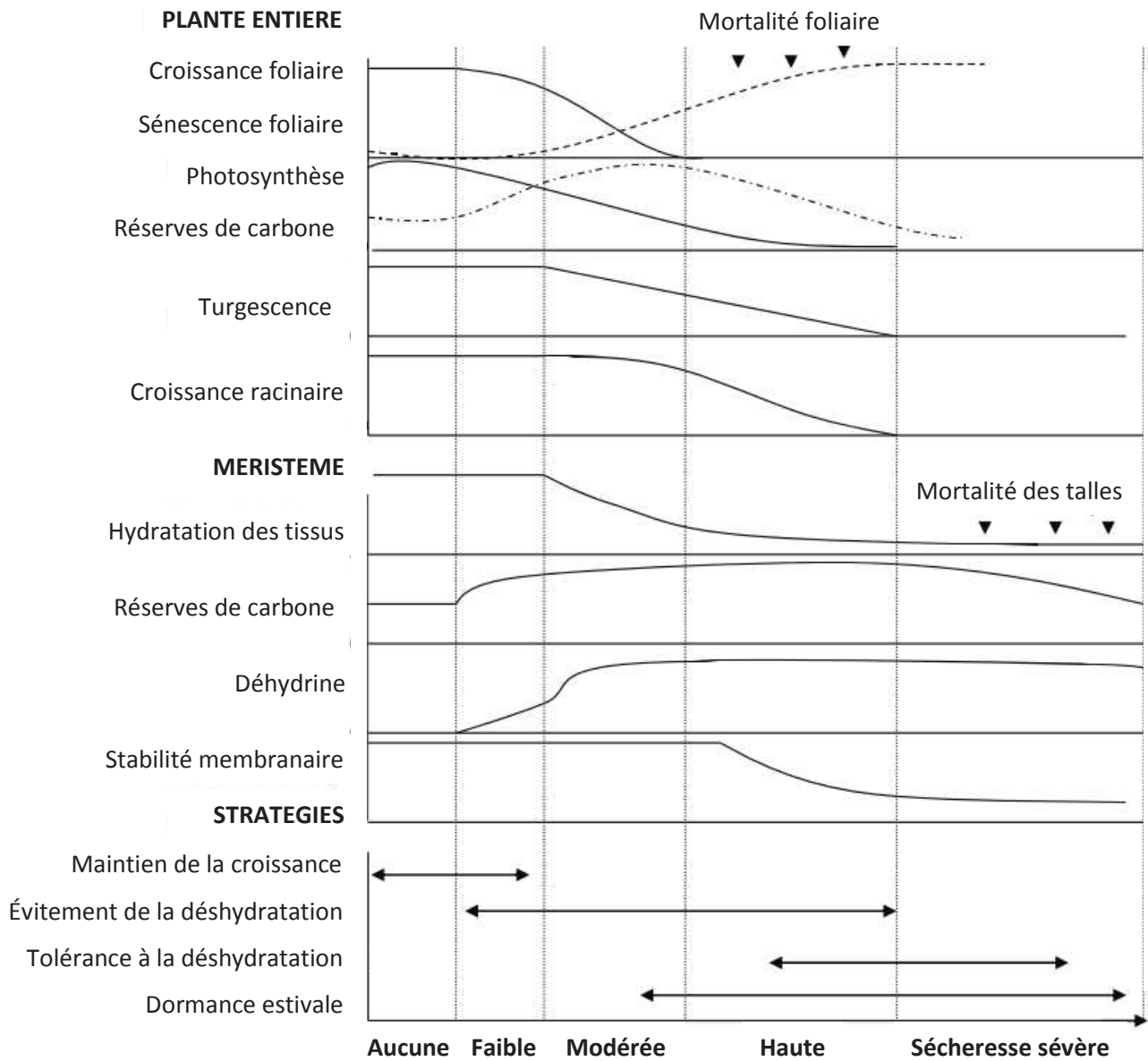


Figure B.1. Réponse des herbacées pérennes face à un stress d'intensité croissante. (D'après Volaire et al. 2009)

au rythme de 0.84 t C/ha/an, les prairies sont capables de stocker 0.5 t C/ha/an (Vleeshouwers & Verhagen, 2002), un atout majeur face au changement climatique. En plus de la production de fourrage et du stockage du carbone (Peeters & Hopkins, 2010), les prairies contribuent à la protection des sols et à la préservation de la biodiversité (Gaujour *et al.*, 2012). Autant de services qui pourraient être largement impactés par les changements climatiques, et notamment des sécheresses plus intenses et plus fréquentes (Tubiello *et al.*, 2007).

B. Réponses des plantes au stress hydrique : les stratégies adaptives

La sécheresse, provoquée par un déficit prolongé des précipitations, se traduit au niveau de la végétation par un stress hydrique induit par la baisse des réserves utiles en eau du sol. Ce stress impacte fortement la croissance, la reproduction, et la survie des plantes (Chaves *et al.*, 2002) et est considéré comme le principal facteur climatique associé à la mortalité des plantes (Allen *et al.*, 2010). La réponse des plantes à la déshydratation diffère en fonction des mécanismes adaptatifs exprimés par les plantes, mais également de l'intensité du stress hydrique (Figure B.1)

Lorsqu'elles ont évolué dans des milieux soumis à une contrainte hydrique, les plantes se sont adaptées par la mise en place de stratégies adaptatives au stress favorisant la tolérance et/ou la survie à la sécheresse (Levitt, 1980; Ludlow, 1989; Grubb, 1998; Craine, 2009). Une stratégie se définit, à l'échelle de la plante, comme un ensemble interconnecté d'adaptations, soumis à la sélection naturelle, favorisant la croissance et la reproduction dans un environnement particulier (Craine, 2009). Ces adaptations peuvent s'exprimer dépendamment ou indépendamment des facteurs environnementaux (Kooyers, 2015).

Les espèces herbacées ont développé différentes stratégies adaptatives face à la sécheresse, favorisant la résistance et/ou la survie, selon l'intensité et la durée du stress (Ludlow, 1989). La résistance à la sécheresse, sous sécheresse modérée, se définit comme le maintien de croissance aérienne et donc la production sous stress. La survie à la sécheresse, sous forte contrainte hydrique, permet aux plantes de reprendre une croissance après le stress mais implique que les plantes doivent « savoir ne pas pousser » (Bielenberg, 2011) pendant la période de sécheresse. Les différentes adaptations retrouvées chez les plantes herbacées

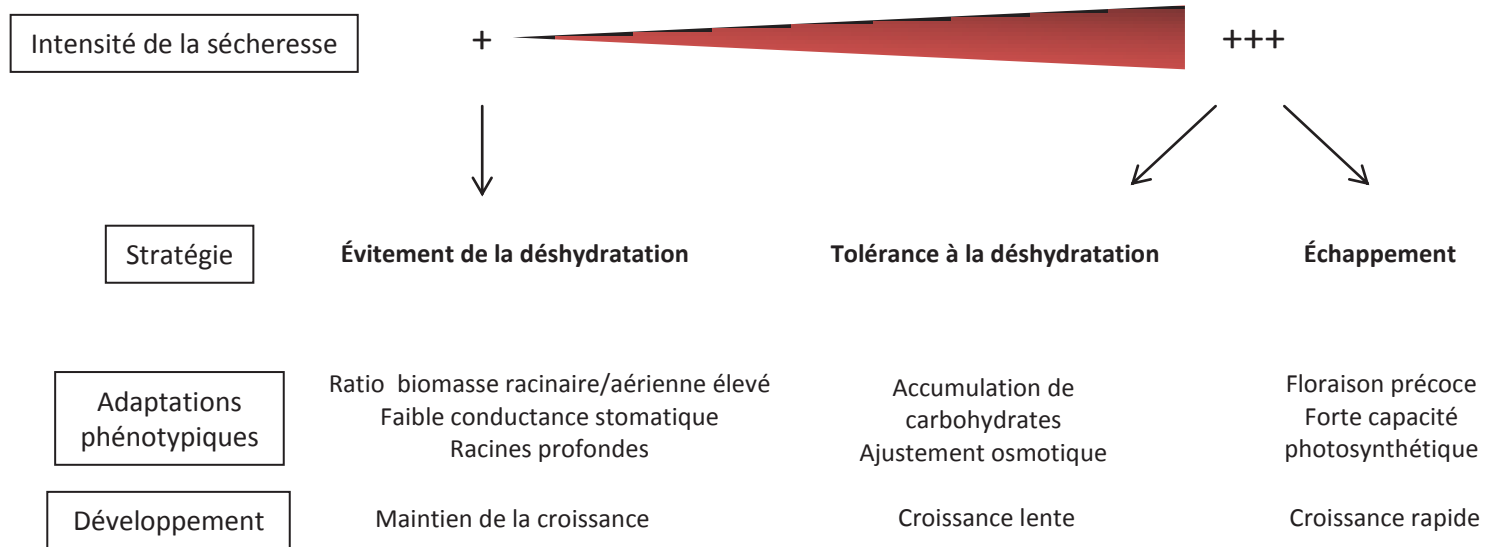


Figure B.2. Schéma représentant les différentes réponses adaptives des plantes herbacées face au déficit hydrique. Les traits associés à chaque stratégie sont listés en tant qu'exemples et ne représentent pas une liste exhaustive.

qui favorisent la résistance et/ou la survie à la sécheresse ont été classées en trois grandes stratégies (Levitt, 1980; Ludlow, 1989) : (i) l'échappement, (ii) l'évitement, et (iii) la tolérance à la déshydratation (Figure B.2). En outre, certaines herbacées pérennes de la région méditerranéenne présentent une stratégie particulière : la dormance estivale (iv), qui favorise la survie des plantes sous des déficits hydriques sévères (Volaire & Norton, 2006).

Les différentes stratégies des plantes herbacées

i. Échapper à la sécheresse

L'échappement (« *drought escape* ») permet à la plante d'échapper à la sécheresse en réalisant son cycle en dehors des périodes de contrainte hydrique (Bazzaz, 1979; Heschel & Riginos, 2005; Wu *et al.*, 2010). Cette stratégie se retrouve, en particulier, chez les espèces annuelles (May & Milthorpe, 1962). Deux mécanismes peuvent permettre à la plante de synchroniser son cycle de vie avec la disponibilité en eau : soit une phénologie accélérée, soit un développement plastique. Dans le premier cas, la plante optimise le déroulement complet de son cycle, jusqu'à la production de graines, avant le début de la sécheresse. De nombreuses plantes présentent ainsi une floraison plus précoce dans les milieux arides que dans les milieux humides (ex., Eckhart *et al.* 2004; Franke *et al.* 2006; Hall and Willis 2006; Petru *et al.* 2006). Achever sa floraison avant le début de la sécheresse présente certainement un avantage évolutif : préserver la période de production des graines du stress provoqué par la déshydratation contribue probablement à augmenter la fitness de la plante, c'est-à-dire son succès reproducteur, dans les environnements où la saison de croissance se termine à cause de la sécheresse (Franks *et al.*, 2007). Ce trait peut aussi apparaître dans la descendance de plantes soumises à une période de stress hydrique, ce qui démontre son caractère adaptatif dans les milieux où la contrainte hydrique est saisonnière (Sherrard & Maherali, 2006; Franks, 2011). La floraison précoce est ainsi le trait le plus souvent associé à la stratégie d'échappement (Kooyers, 2015). D'autre part, les plantes peuvent aussi échapper à la sécheresse par un développement plastique. Elles réduisent leur croissance pendant les périodes de déficit hydrique, mais exploitent la ressource en eau dès qu'elle redevient disponible (Jones *et al.*, 1981). Les cycles phénologiques courts sont généralement favorisés par une activité métabolique importante et une croissance rapide (Bazzaz, 1979; McKay *et al.*, 2003). On retrouve notamment chez ces plantes une conductivité stomatique élevée et une forte capacité photosynthétique (Mooney *et al.*, 1976). Ces traits, à large échelle, sont corrélés à des durées de vie plus courtes, et sont souvent caractéristiques des espèces se développant

dans des milieux riches en ressources (Reich *et al.*, 1999; Wright *et al.*, 2004). C'est pourquoi le caractère adaptif de cet ensemble de traits dans un environnement soumis à la contrainte hydrique reste discuté (Sherrard & Maherali, 2006).

ii. Éviter la déshydratation

L'évitement de la déshydratation (« *dehydration avoidance* ») est une stratégie permettant à la plante d'éviter ou de retarder la déshydratation de ses tissus et de conserver sa croissance. Elle est principalement caractérisée par le maintien d'un potentiel hydrique élevé sous sécheresse modérée (Mitra, 2001; Luo, 2010). Cette réponse peut être engendrée par deux phénomènes : l'amélioration des prélèvements hydriques, et/ou la diminution des pertes en eau (Ludlow, 1989; Volaire *et al.*, 2009; Zwicke *et al.*, 2015). D'un côté, les parties aériennes de la plante contrôlent le prélèvement hydrique à travers l'évapotranspiration, de l'autre, le système racinaire détermine l'accès à la réserve en eau. Les adaptations qui favorisent l'évitement de la déshydratation peuvent donc s'exprimer sur les organes aériens ou racinaires de la plante.

Au niveau aérien, la diminution des pertes peut s'organiser via la régulation de l'ouverture stomatique, ou de la surface foliaire (Ludlow, 1989; Volaire *et al.*, 2009). Ainsi, la modification du nombre de stomates (Mishra *et al.*, 2012; He *et al.*, 2012), et/ou la diminution de la conductance stomatique (Chaves & Pereira, 1992; Taheri *et al.*, 2011; Boureima *et al.*, 2012), permettent de contrôler les flux hydriques. D'autre part, la diminution de la taille des feuilles réduit la surface foliaire de la plante soumise à l'évaporation (Quiroga *et al.*, 2013). Certaines espèces, ou populations, développent des adaptations foliaires permettant de protéger la surface des feuilles des radiations solaires trop intenses, et contribuent à créer autour des stomates un environnement plus humide ralentissant les pertes en eau. Parmi ces adaptations, on peut citer l'accumulation de cire sur la cuticule foliaire (par ex., *Medicago truncatula*, Zhang *et al.* 2005), la présence de trichomes denses (par ex., *Olea europaea*, Bacelar *et al.* 2004), ou l'enroulement des feuilles (par ex., *Oryza sativa*, O 'toole and Cruz 1980).

Au niveau racinaire, le maintien des prélèvements hydriques en période de sécheresse peut être entretenu par un système racinaire profond (Canadell *et al.*, 1996; Collins & Bras, 2007; Comas *et al.*, 2013), grâce auquel la plante peut accéder aux couches de sol contenant encore de l'eau (Engelbrecht *et al.*, 2005) et ainsi assurer sa croissance en évitant la déshydratation (Ho *et al.*, 2005; Nardini *et al.*, 2016; Yang *et al.*, 2017). Des racines fines constituées de tissus peu denses (et donc une longueur spécifique racinaire, SRL, élevée)

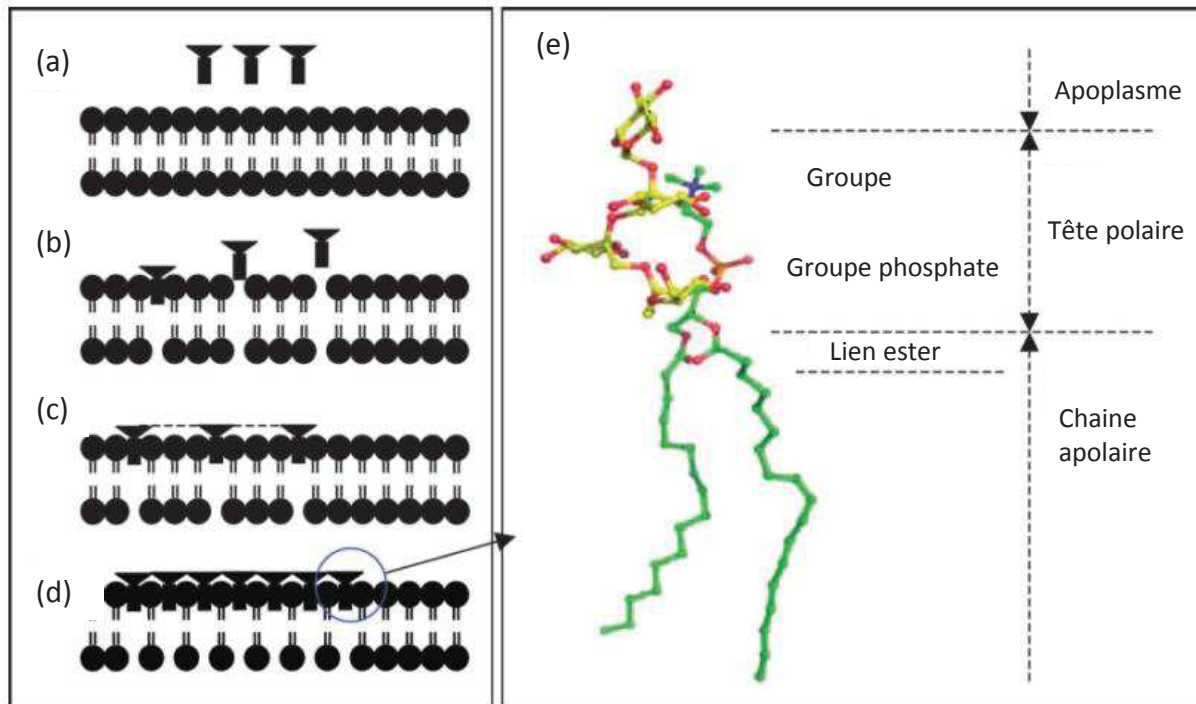


Figure B.3. Rôle des fructanes dans la stabilisation des membranes cellulaires. Dans la phase initiale d'un stress hydrique, les fructanes présents dans l'apoplasme approchent la membrane cellulaire (a), et insèrent une partie de leur chaîne dans la membrane lipidique (b, c). Les fructanes forment ainsi une structure supplémentaire prévenant la rupture de la membrane cellulaire et préservant la stabilisation des membranes (d). L'insertion d'une partie de la molécule de fructane dans la membrane lipidique est représentée (e). (D'après Valluru & Van Den Ende, 2008)

permettent une exploration du sol extensive, peu coûteuse en biomasse, qui maximise la surface de contact entre les racines et le sol (Comas *et al.*, 2013). Ces traits ont été associés à une conductivité hydraulique racinaire performante (Huang & Eissenstat, 2000; Hernández *et al.*, 2010; Comas *et al.*, 2012). Enfin, le maintien de la croissance racinaire sous stress, aboutissant à un système racinaire plus développé, est une réponse au déficit hydrique favorisant l'acquisition de l'eau (Malik *et al.*, 1979; Pérez-Ramos *et al.*, 2013). Les adaptations favorisant l'évitement de la déshydratation ont été assez bien documentées pour les parties aériennes des plantes, mais il en va différemment pour les parties racinaires, plus difficiles à mesurer. C'est pourquoi un important travail reste à faire pour déterminer, ou confirmer, les valeurs de traits racinaires favorisant l'évitement de la déshydratation et établir le type de régime hydrique optimisant ces adaptations.

iii. Tolérer à la déshydratation

La stratégie de tolérance à la déshydratation (« *dehydration tolerance* »), est retrouvée chez les espèces dont les tissus supportent la déshydratation induite par des sécheresses sévères. Elle implique des mécanismes intracellulaires spécifiques pour préserver l'intégrité structurale et fonctionnelle des tissus. Chez les graminées (Poaceae), la protection des méristèmes foliaires (organes de survie) peut dans ce cas être assurée par l'accumulation de carbohydrates solubles (Bohnert *et al.*, 1995; Hare *et al.*, 1998; Hoekstra *et al.*, 2001), et notamment de fructanes qui, par leur rôle mécanique de stabilisation des membranes (Hincha *et al.*, 2007; Valluru & Van Den Ende, 2008) (Figure B.3), augmentent la survie à la sécheresse (Volaire *et al.*, 1998b). Les composés solubles interviennent également dans le maintien de la turgescence cellulaire (Figure B.4). En migrant du cytoplasme vers la vacuole, ils créent un gradient osmotique favorisant le flux d'eau vers cette dernière (West & Wullschleger, 1990; Zhang *et al.*, 1999) dont le gonflement protège les parois cellulaires de la déformation (Verslues *et al.*, 2006). Ces composés sont par la suite hydrolysés pour servir de combustible à la croissance qui suit la réhydratation, jouant ainsi un rôle indirect dans la survie à la sécheresse (Volaire *et al.*, 1998a; Garcia *et al.*, 2011). Les graminées peuvent accumuler ces sucres solubles pendant la saison de végétation (Pollock & Cairns, 1991; Prudhomme *et al.*, 1993; Pavis *et al.*, 2001). C'est notamment le cas des espèces de graminées pérennes de la région méditerranéenne, adaptées à une sécheresse estivale intense (Thomas, 1991; Hendry, 1993; Volaire *et al.*, 1998a). Les fructanes sont synthétisés à partir du sucrose et stockés dans la vacuole (Pavis *et al.*, 2001), des exohydrolases permettent ensuite de redistribuer les fructanes dans la plante sous forme de fructose et glucose.

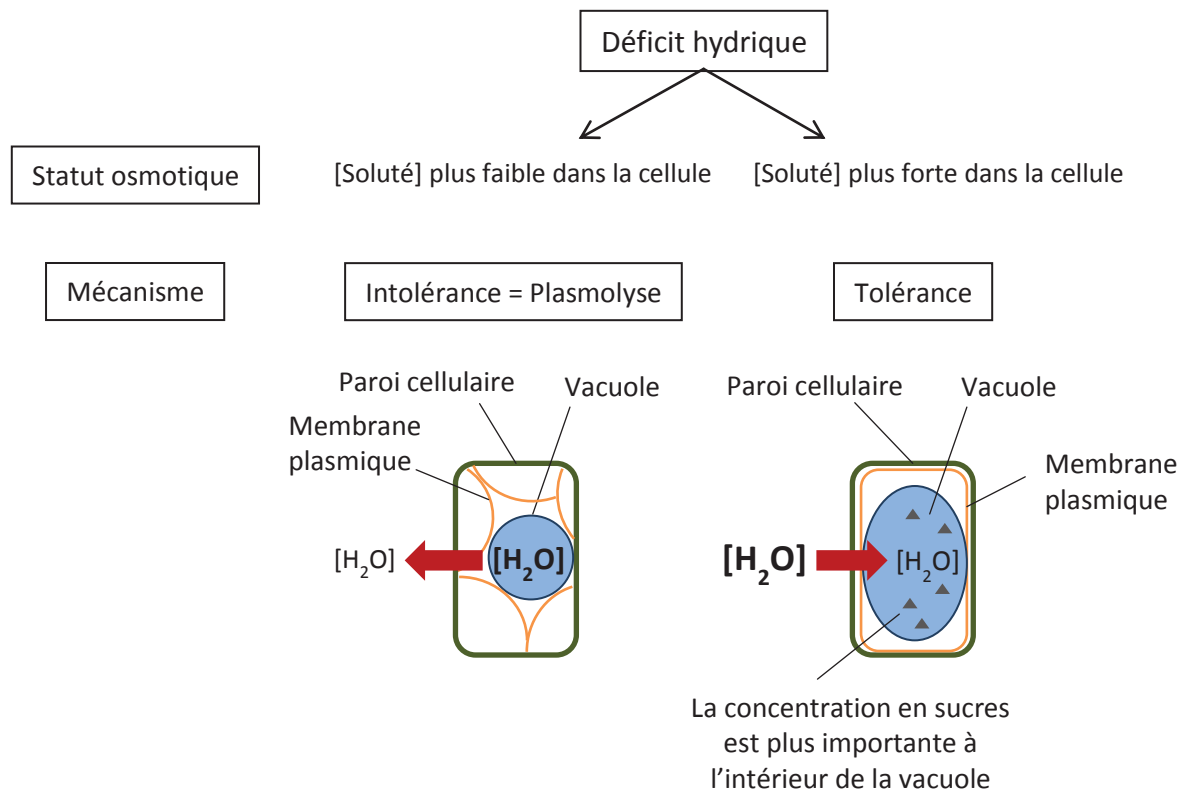


Figure B.4. Réponses des cellules à un déficit hydrique. La plasmolyse est induite par la perte d'eau depuis la vacuole vers le milieu extracellulaire par osmose. La vacuole possède un potentiel hydrique plus élevé que le milieu extracellulaire. Dans ce cas, la membrane plasmique est fragilisée et peut perdre son intégrité. La tolérance favorise la concentration de sucres solubles à l'intérieur de la vacuole, maintenant ainsi l'entrée d'eau dans la cellule. La vacuole remplie d'eau fait pression sur la membrane cellulaire et la protège de la déformation. [Soluté] : concentration en solutés.

iv. Cas de la dormance estivale

La dormance est une réponse adaptative des plantes, avantageant la survie durant la saison où les conditions environnementales sont les moins favorables (Vegis, 1964). Largement documentée pour les graines (Finch-Savage & Leubner-Metzger, 2006; Graeber *et al.*, 2012) ou les bourgeons des espèces ligneuses des régions à gel hivernal (Van der Schoot *et al.*, 2014), la dormance exprimée par les herbacées pérennes, et particulièrement la dormance estivale, reste encore aujourd'hui peu connue et peu étudiée (Volaire & Norton, 2006; Gillespie & Volaire, 2017).

La dormance est généralement définie comme la cessation temporaire de la croissance visible de toute structure de la plante contenant un méristème (Lang *et al.*, 1987). Chez certaines herbacées pérennes de la région Méditerranéenne, la dormance est exprimée en été, lorsque les températures élevées et le déficit hydrique menacent la survie. Elle préserve la viabilité des méristèmes (Koller, 1969) et prévient la croissance qui pourrait suivre les pluies occasionnelles d'été, potentiellement fatale à la plante (Hoen, 1968). La dormance estivale se caractérise par quatre processus physiologiques et développementaux, qui apparaissent généralement après la floraison, en début d'été (Volaire & Norton, 2006) : (a) arrêt ou réduction de la croissance foliaire ; (b) sénescence totale ou partielle des parties aériennes ; (c) dans le cas où la dormance est complète, déshydratation des bases des talles, situés à la base des feuilles et protégeant les méristèmes ; et (d) dans certains cas, formation d'organes de réserves qui participeront à la repousse de la plante à l'automne, tels que des bulbes ou un gonflement des bases de talles (Norton *et al.*, 2006). L'induction et la levée de la dormance estivale sont induits par les variations de photopériode et de température (Ofir & Kerem, 1982; Ofir & Kigel, 1998), qui sont détectées depuis la région méristématique (Metzger, 1996) et qui sont associées à des modifications métaboliques et hormonales (Figure B.5). De ce fait, cette adaptation s'exprime indépendamment de la disponibilité en eau du sol (Volaire 2002 ; Figure B.6), ce qui la distingue de la baisse de croissance et de la sénescence induites par la sécheresse. On distingue plusieurs niveaux de dormance estivale : de la dormance incomplète (par ex. chez *Phalaris aquatica*, Culvenor and Boschma 2005), caractérisée par une baisse de la croissance et la sénescence partielle des parties aériennes en été ; à la dormance complète (par ex. chez certaines populations de *Dactylis glomerata*, Norton et al. 2006), caractérisée par la cessation totale de la croissance et la sénescence de la plupart des tissus aériens (Volaire & Norton, 2006). Une estimation quantitative de la dormance peut

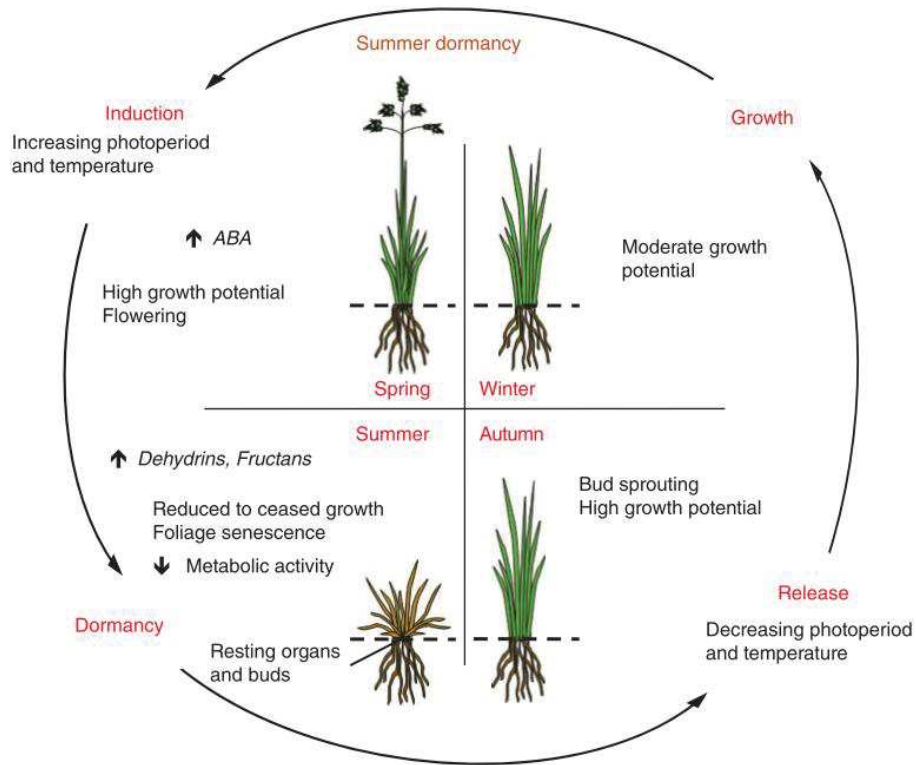


Figure B.5. Induction et levée de dormance estivale chez une herbacée pérenne. Les modifications hormonales et moléculaires associées sont représentées (ABA : acide abscissique). (D'après Gillespie and Volaire 2017)



Figure B.6. Illustration de la dormance estivale exprimée par une population de *Dactylis glomerata* originaire du Maroc. L'irrigation est maintenue sur le pot de gauche, tandis qu'elle a été stoppée sur le pot de droite pendant 30 jours. Dans les deux cas, les plantes présentent une forte sénescence aérienne. Quinze jours après que l'irrigation ait été rétablie sur le pot de droite, les plantes présentaient en moyenne 74% de talles vivants (données issues du Chapitre 4).

donc être donnée en évaluant la croissance foliaire, la sénescence des parties aérienne, le niveau d'hydratation des bases de tiges, et la formation d'organes de réserves en été.

Dans la littérature, la dormance estivale est parfois confondue avec les stratégies d'évitement ou de tolérance à la déshydratation. Cette difficulté de classification réside dans le fait que certaines caractéristiques mesurables attribuées à la dormance peuvent aussi être associées à d'autres stratégies adaptives en réponse à la sécheresse. Par exemple, le ralentissement de la croissance et la réduction de la surface foliaire totale de la plante favorisent la diminution des pertes en eau, une stratégie potentiellement attribuable à l'évitement de la déshydratation. Néanmoins, l'évitement de la déshydratation via la diminution des pertes en eau est soit un trait constitutif de la plante (par ex., une faible surface spécifique foliaire) mesurable toute l'année, soit une réponse induite par la sécheresse, quel que soit le moment où elle apparaît. Elle se distingue de ce fait de la dormance estivale, saisonnière et qui s'exprime en été même sous complète irrigation. La tolérance à la déshydratation, impliquant des mécanismes structuraux et physiologiques particuliers, diffère elle aussi de la dormance estivale, puisque les plantes dormantes ne présentent pas nécessairement une tolérance à la déshydratation supérieure lorsque le stress hydrique intervient à contre saison (Volaire, 2002). De plus, la relation entre la dormance estivale et la tolérance à la sécheresse peut être positive ou négative en fonction de l'espèce considérée (Norton *et al.*, 2014). Ainsi, la dormance estivale est une stratégie adaptative à la sécheresse à part entière, qui permet à la plante de se protéger du stress hydrique et de ses effets négatifs sur la survie, la croissance et la reproduction (Pate & Dixon, 1982). Elle peut être considérée comme une forme de plasticité développementale, présentant un avantage sélectif dans les milieux soumis à des variations climatiques prévisibles par des facteurs environnementaux tels que la photopériode et la température (Levins, 1968; Lloyd, 1984; Schlichting, 1986; Bradshaw & Hardwick, 1989).

Des stratégies combinées pour favoriser la résistance et/ou la survie à la déshydratation

La plupart des espèces herbacées pérennes combinent les stratégies adaptatives à la sécheresse à des degrés divers (Ludlow, 1989; Volaire *et al.*, 2009), afin d'optimiser la croissance, la reproduction, et la survie, dans l'environnement dans lequel elles ont évolué. Ainsi, certaines populations de *Lolium arundinaceum* présentent une dormance estivale incomplète combinée

à un système racinaire profond impliqué dans l'évitement de la déshydratation (Boschma *et al.*, 2003; Lelièvre *et al.*, 2011). Les populations dormantes de *D. glomerata* et *Poa bulbosa* associent la dormance estivale avec une floraison précoce (Volaire & Lelièvre, 1997; Ofir & Kigel, 2003). Plus l'environnement d'origine de la plante est aride, plus ces populations fleurissent tôt et plus la dormance estivale est induite précocement. Ces traits, corrélés à une meilleure survie à la sécheresse, illustrent l'avantage sélectif de l'association de la dormance estivale et de l'échappement par une floraison précoce dans les milieux soumis à une forte contrainte hydrique. La stratégie d'évitement de la déshydratation via l'optimisation des prélèvements en eau, comme la dormance estivale, peuvent également être combinés avec la tolérance avec la déshydratation, c'est-à-dire avec des concentrations de carbohydrates solubles élevées participant à la stabilité membranaire sous stress hydrique (Volaire & Lelièvre, 2001; Zwicke *et al.*, 2015).

Cependant, les ressources dont dispose une plante pour faire fonctionner ses différents organes et mettre en place différentes stratégies adaptives étant fondamentalement limitées, l'allocation des ressources à tel ou tel compartiment de la plante se fait, à un certain point, au détriment des autres (Grime, 1977; Westoby, 1998; Diaz *et al.*, 2004). Afin d'éclaircir ce point, la partie suivante présente les liens fonctionnels régissant les relations entre traits, les compromis pouvant en découler aux niveaux aérien et racinaire, ainsi que l'implication de ces compromis dans la possible combinaison des stratégies adaptives à la sécheresse au sein des plantes.

C. L'approche trait pour étudier les stratégies adaptives à la sécheresse

Le phénotype d'une plante, c'est-à-dire l'ensemble de ses caractères observables, est produit par l'expression de son génotype, en interaction avec son environnement. L'observation des caractéristiques phénotypiques (ou « traits ») d'une plante est donc utilisée pour renseigner sur son patrimoine génétique, lui-même issu de la sélection naturelle de caractères phénotypiques héréditaires, en même temps que sur la réponse, plastique ou épigénétique, de la plante à son environnement (Ackerly *et al.*, 2000; Reich *et al.*, 2003).

En écologie comparative, différentes catégories de traits ont été proposées (Violle *et al.*, 2007). Les « traits de performance » rassemblent les traits directement reliés à la fitness de

la plante, c'est-à-dire la croissance, la reproduction et la survie. Les « traits fonctionnels » rassemblent les traits morpho-physio-phénologiques qui impactent indirectement la fitness à travers leurs effets sur les traits de performance. Les traits fonctionnels sont mesurables à l'échelle de l'individu (McGill *et al.*, 2006; Lavorel *et al.*, 2007), de la cellule à la plante entière, sans référence à l'environnement ni à aucun autre niveau d'organisation (population, communauté, ou écosystème) (McGill *et al.*, 2006; Violle *et al.*, 2007). L'étude des traits (aussi appelée « approche traits ») est très répandue en biologie comparative puisqu'ils permettent de mesurer, décrire, pour finalement comparer la façon dont les plantes interagissent avec leur environnement (Lavorel & Garnier, 2002; Garnier & Navas, 2012). Plusieurs protocoles ont été proposés pour standardiser les mesures de traits et faciliter les méta-analyses rassemblant des données issues de multiples expérimentations, favorisant la mise en évidence de lois générales de fonctionnement et de diversification des plantes (Cornelissen *et al.*, 2003; Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013).

Des variations considérables dans les valeurs prises par les traits fonctionnels ont été observées entre différentes espèces et à travers différents biomes. Ces variations traduisent l'adaptation des espèces à différents facteurs environnementaux (Ackerly *et al.*, 2000), notamment le long de gradients de ressources. Bien que chaque trait soit associé à une fonction morphologique, physiologique, ou phénologique particulière, les traits sont rarement indépendants (Reich *et al.*, 1997; Grime *et al.*, 1997). La récurrence de certains patrons de traits (aussi appelés « syndrome de traits » ou « stratégies fonctionnelles », Reich *et al.* 2003) à large échelle a permis l'identification de covariations entre traits (Westoby, 1998; Reich *et al.*, 2003; Wright *et al.*, 2004; Diaz *et al.*, 2004). Parmi ces covariations, il existe de nombreux compromis entre traits, c'est-à-dire une relation négative entre deux traits impliquant que la valeur d'un des traits doit être diminuée pour que le second augmente (Stearns, 1989; Grubb, 2016). Ces compromis peuvent révéler des contraintes physiques ou physiologiques limitant l'évolution indépendante des traits (Weiher *et al.*, 1999; Grubb, 2016). D'un autre côté, ils pourraient être la conséquence du fait que la sélection naturelle favorise certaines combinaisons de traits, plus performantes que d'autres en fonction des milieux, révélant ainsi des stratégies écologiques globales (Westoby *et al.*, 2002; Reich *et al.*, 2003). Les compromis entre traits ont été extensivement documentés dans plusieurs revues de littérature (ex., Stearns 1976; Partridge and Harvey 1988; Reich 2014). Les parties suivantes présentent les principaux compromis entre traits fonctionnels, et leurs implications sur la survie des plantes et les stratégies adaptatives au stress hydrique.

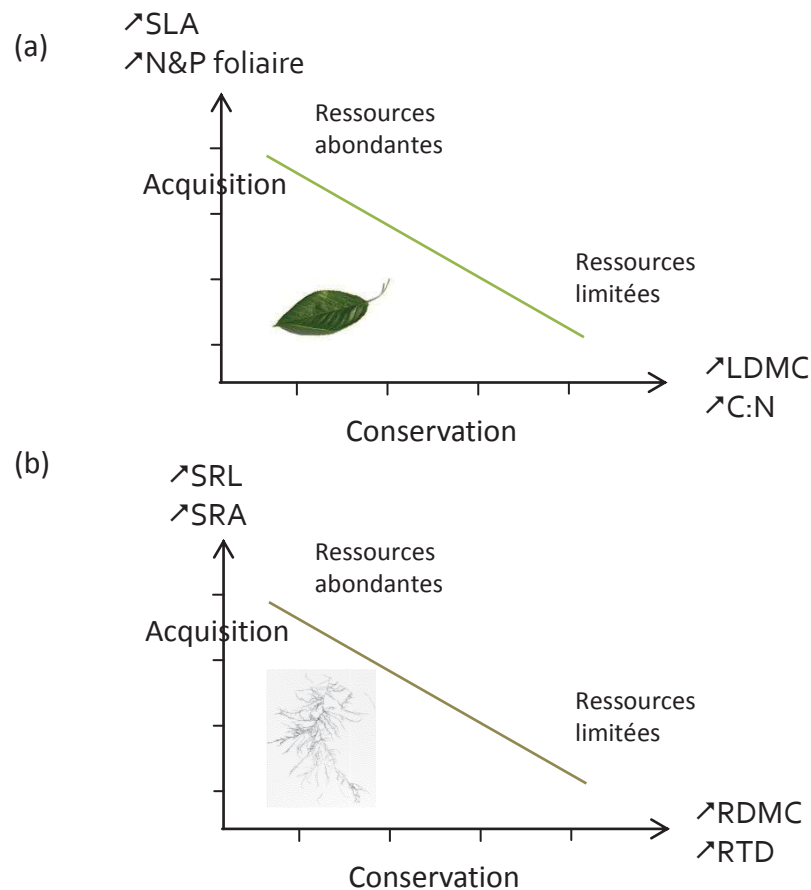


Figure C.1. Illustration du compromis entre les stratégies d'acquisition et de conservation des ressources, (a) sur les parties aériennes, et (b) racinaires des plantes. Au bout de chaque axe sont représentées les valeurs de quelques traits fonctionnels associées à chaque stratégie. Les traits fonctionnels mentionnés sont : la surface spécifique foliaire (SLA), la teneur en azote (N) et phosphore (P), la teneur en matière sèche des feuilles (LDMC), le ratio carbone : azote (C:N), la longueur spécifique racinaire (SRL), la surface spécifique racinaire (SRA), la teneur en matière sèche des racines (RDMC), et la densité des tissus racinaires (RTD).

Les compromis entre traits aériens et racinaires

La disponibilité des ressources est un des facteurs écologiques primordiaux à l'origine de la sélection des stratégies fonctionnelles dans les milieux naturels. Ainsi, un compromis majeur mis en évidence par l'étude des traits fonctionnels aérien au niveau interspécifique oppose l'acquisition à la conservation des ressources (Reich *et al.*, 1997; Grime *et al.*, 1997; Wright *et al.*, 2004; Diaz *et al.*, 2004). Le « *leaf economics spectrum* » (Wright *et al.*, 2004) correspond à une corrélation négative entre la vitesse d'assimilation du carbone et la durée de vie des feuilles. Basé sur l'étude de 2100 espèces à travers de multiples biomes, il met en évidence un compromis fondamental entre les espèces acquisitives, à la croissance rapide et au taux de renouvellement des tissus élevé, et les espèces conservatives, à la croissance lente et possédant une longue durée de vie de feuille. Ce compromis se traduit en termes de traits fonctionnels par des variations de surface spécifique foliaire (SLA), de teneur en matière sèche des feuilles (LDMC), ou encore de teneur en azote dans les feuilles (Figure C.1a). Les espèces dont les traits favorisent l'acquisition des ressources possèdent un SLA élevé, un faible LDMC et une forte teneur en azote, un syndrome de trait caractéristique des milieux riches en ressources (lumière et/ou nutriments). A l'opposé, les espèces conservatives possèdent un SLA faible, un fort LDMC et un fort ratio carbone : azote, et dominent les milieux pauvres en ressources. Ces compromis entre traits, présents à l'échelle de la feuille, sont supposés provenir de contraintes entre la structure de la feuille et sa fonction, la multiplicité des services que le carbone et l'azote fournissent à la feuille étant fondamentalement limitée (Reich *et al.*, 1997).

Des études récentes suggèrent que des compromis similaires agissent sur les traits racinaires (Figure C.1b ; Prieto *et al.* 2015; Weemstra *et al.* 2016; Roumet *et al.* 2016). L'acquisition des ressources au niveau racinaire concerne principalement le prélèvement de l'eau et des ions nécessaires au fonctionnement et à la survie de la plante (Fitter, 2002). Comme pour les parties aériennes, les valeurs de traits racinaires sont associées à différentes stratégies d'utilisation des ressources (Roumet *et al.*, 2016), et plus particulièrement de l'eau (Huang & Eissenstat, 2000; Pemán *et al.*, 2006; Hernández *et al.*, 2010; Fort *et al.*, 2017). De façon générale, les valeurs de traits telles qu'un faible diamètre racinaire et une forte longueur spécifique racinaire (SRL), favorisent une croissance rapide et la production d'un système racinaire étendu avec un faible investissement en carbone (White & Snow, 2012; Freschet *et al.*, 2017). Ce syndrome de traits, permettant une exploration extensive du sol, est associé aux espèces acquisitives. À l'opposé, les espèces conservatives sont associées à des diamètres de

racines plus larges ainsi qu'à des tissus racinaires plus denses (RTD). Ces valeurs de traits sont corrélées à des durées de vie de racine plus longues (McCormack *et al.*, 2012), et ces racines sont supposées plus résistantes à l'herbivorie et à la sécheresse (Wahl & Ryser, 2000; Fitter, 2002).

Un compromis entre croissance et survie au stress ?

L'approche trait a permis d'établir l'existence d'un compromis entre, d'une part les traits favorisant l'acquisition des ressources pour promouvoir la croissance et la reproduction dans les milieux riches, et d'autre part les traits optimisant la survie et la conservation du carbone dans les milieux pauvres en ressources (Grime, 1979; Tilman, 1982; Aerts & Chapin, 2000; Craine, 2009; Wright *et al.*, 2010; Díaz *et al.*, 2015). Ainsi, les valeurs prises par certains traits fonctionnels permettent de placer l'espèce ciblée le long d'un continuum d'utilisation et de conservation des ressources : le « *fast-slow plant economics spectrum* » (Reich *et al.*, 1999; Reich, 2014). Ce schéma général intègre à la fois les traits aériens et racinaires impliqués dans le prélèvement, l'utilisation, et la conservation, du carbone, des nutriments, et de l'eau. Un des postulats de base de cette théorie est que les plantes présentant un avantage compétitif pour l'exploitation des ressources (c'est-à-dire une croissance rapide, leur permettant de prélever davantage de ressources lorsqu'elles sont abondantes) devraient être pénalisées en terme de survie lorsque les ressources sont limitées (Grime, 1979; Tilman, 1982; Poorter & Bongers, 2006; Wright *et al.*, 2010; Reich, 2014). Réciproquement, la capacité des plantes à survivre face à des conditions environnementales difficiles induit probablement un coût en terme de capacité de croissance (Chapin, 1980; Stearns, 1989; Reich *et al.*, 2003). Théoriquement, on s'attend donc à un compromis fonctionnel entre croissance et survie au stress. De nombreux exemples de tels compromis sont cités dans la littérature, concernant différents stress abiotiques ou biotiques. La croissance peut ainsi être reliée à la sensibilité à l'ombrage (Walters & Reich, 1999; Sack & Grubb, 2001; Sterck *et al.*, 2006; Wright *et al.*, 2010; Inman-Narahari *et al.*, 2014), au gel (Loehle, 1998; Koehler *et al.*, 2012; Molina-Montenegro *et al.*, 2012; Savage & Cavender-Bares, 2013), à la sécheresse (Pearson *et al.*, 2003; Ouédraogo *et al.*, 2013; Volaire *et al.*, 2014; Benavides *et al.*, 2015), ou encore à l'herbivorie (Coley *et al.*, 1985). Cependant, le compromis croissance-survie au stress n'est pas systématiquement retrouvé lorsque les comparaisons sont faites entre espèces appartenant à un même groupe fonctionnel (ou « type fonctionnel », c'est-à-dire un ensemble d'espèces partageant de fortes similarités dans leur façon de réponse aux facteurs environnementaux ; Lavorel *et al.* 2007) (par ex., Fernandez and Reynolds 2000; Pearson *et al.* 2003). Il a

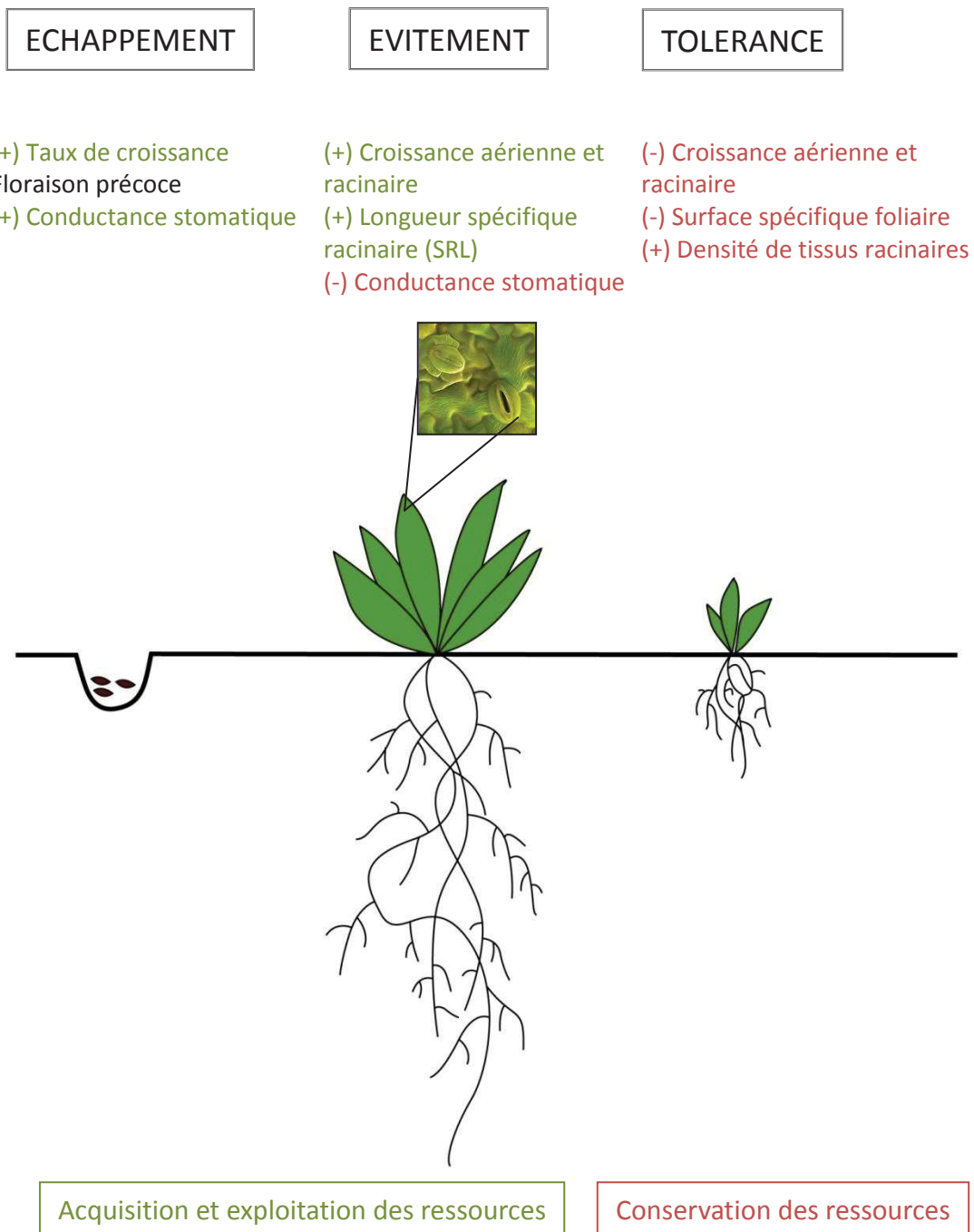


Figure C.2. Illustration des différentes stratégies adaptives à la sécheresse et des traits fonctionnels utilisés pour classer les espèces au sein de ces stratégies. Ces traits ont été associés dans la littérature (ex., Wright et al. 2004; Freschet et al. 2017) aux stratégies fonctionnelles d'acquisition des ressources (en vert) ou de conservation des ressources (en rouge). La combinaison de plusieurs stratégies au sein d'une même plante pourrait donc être dépendante de compromis fonctionnels limitants les relations entre traits.

notamment été démontré sur huit espèces herbacées C4 adaptées à un climat désertiques et partageant un niveau identique de tolérance à la sécheresse, des différences considérables de vitesse de croissance (Fernandez & Reynolds, 2000). Par conséquent, certaines espèces peuvent avoir développé des adaptations particulières pour faire face à un stress environnemental amenant à un découplage apparent entre aptitude à la croissance et survie au stress.

Les résultats contradictoires trouvés dans la littérature soulignent que le sens et l'importance du lien fonctionnel connectant la croissance d'une plante avec sa capacité de survivre à un stress restent ambigus. Pour anticiper les effets de l'augmentation du stress hydrique induit par les changements climatiques, il est aujourd'hui nécessaire de mieux explorer la nature de cette relation. Cette recherche est essentielle en agronomie concernant les espèces prairiales dont la croissance sous-tend la production de fourrage (voir Chapitre 1, partie E).

Des compromis entre stratégies adaptives à la déshydratation ?

Les stratégies adaptives à la déshydratation sont composées de différents syndromes de traits fonctionnels aériens et racinaires (Figure C.2, et partie B). Si ces stratégies peuvent être associées, et contribuer ensemble, ou séparément, à la résistance et/ou la tolérance à la sécheresse, l'existence de compromis fondamentaux contraignant certaines relations entre traits questionne sur la capacité d'une plante à pouvoir combiner des valeurs de traits favorisant, par exemple, le prélèvement et l'utilisation de l'eau (traits d'acquisition) avec la possibilité de conserver l'eau (traits de conservation) et de tolérer de faibles teneurs en eau du sol (Pineda-García *et al.*, 2015). La tolérance à la déshydratation requiert une grande partie des ressources de la plantes pour produire des structures et des composés chimiques protégeant l'intégrité structurelle de la plante soumise à des potentiels hydriques très faibles. Par conséquent, l'expression des caractères liés à la tolérance devrait impliquer une diminution des ressources allouées à la croissance, et donc à l'acquisition des ressources (Grime & Hunt, 1975; Chapin, 1993; Ryser, 1996; Reich, 2014). Réciproquement, les traits d'acquisition des plantes peuvent induire une plus grande vulnérabilité face à la limitation des ressources en eau (Reich, 2014). Au niveau racinaire, des racines profondes, larges et peu denses sont souvent composées de larges vaisseaux associés à une conductivité hydraulique élevée, mais également à une susceptibilité accrue à l'embolisme provoqué par la sécheresse (McElrone *et al.*, 2004; Wang *et al.*, 2016). Ainsi, dans les milieux contraints en eau, le

potentiel d'une plante à favoriser à la fois le prélèvement de l'eau (stratégie d'acquisition des ressources et d'évitement de la déshydratation) et la tolérance à la déshydratation (conservation des ressources) pourrait être limité par des compromis fonctionnels régissant les relations entre traits.

D. La variabilité intraspécifique : une composante souvent négligée de la diversité fonctionnelle.

L'approche trait en écologie s'est principalement axée sur la comparaison de plusieurs espèces le long de gradients environnementaux (ex., Reich et al. 1999; Ryser and Aeschlimann 1999; Wright et al. 2004; Freschet et al. 2010, 2017). Pour se faire, les données récoltées sur quelques individus sont moyennées à l'échelle de l'espèce. La variabilité intraspécifique est alors considérée comme négligeable, comparée à la variabilité interspécifique mesurée sur de larges pools d'espèces (Grime & Hunt, 1975; Grime, 1979; Garnier *et al.*, 2001a; McGill *et al.*, 2006). Néanmoins, de nombreuses études récentes soulignent l'importance de prendre en compte la variabilité intraspécifique des traits fonctionnels pour améliorer notre compréhension de la structuration et de la répartition des communautés végétales (Jung *et al.*, 2010; Albert *et al.*, 2011; Violle *et al.*, 2012, 2014; Escudero & Valladares, 2016; Shipley *et al.*, 2016). Largement significative entre populations de la même espèce le long de gradients écologiques (Fajardo & Piper, 2011), la variabilité intraspécifique des traits diffère en fonction de la nature du trait observé et de l'échelle spatiale considérée (Messier *et al.*, 2010; Albert *et al.*, 2010), les traits chimiques (par ex., la teneur en azote ou en phosphore foliaire) étant souvent plus variables à l'échelle intraspécifique, que les traits morphologiques ou structuraux (Kazakou *et al.*, 2014; Fajardo & Siefert, 2016). Ainsi, selon les traits considérés, la variation intraspécifique des traits a été montrée comme pouvant égaler et parfois dépasser la variation interspécifique (Messier *et al.*, 2010; Fajardo & Siefert, 2016). La variabilité intraspécifique des traits fonctionnels reflète la capacité de l'espèce à survivre, pousser et se reproduire dans des environnements contrastés (Joshi *et al.*, 2001). Cette variabilité, d'origine génétique ou environnementale, peut constituer une source d'adaptation importante au stress, et notamment au stress hydrique (Poirier *et al.*, 2012). Par conséquent, prendre en compte la variabilité intraspécifique est aujourd'hui essentiel pour expliquer et prédire l'adaptation des populations et des espèces face au changement climatique.

Les compromis entre traits à l'échelle intraspécifique

La pertinence des grandes relations entre traits mises en évidence à l'échelle interspécifique n'a que récemment été testée à l'échelle intraspécifique. Ainsi, l'existence d'un « *within-species leaf economics spectrum* » (version intraspécifique du « *leaf economics spectrum* ») a pu être démontrée chez le peuplier tremble (*Populus tremuloides* ; Blonder et al. 2013), le chêne vert (*Quercus ilex* ; Niinemets 2014), ou encore le roseau (*Phragmites australis* ; Hu et al. 2015). Néanmoins, les études restent globalement contrastées concernant la validité des compromis entre traits découverts en interspécifique, à l'échelle de l'espèce. Selon les cas, les compromis intraspécifiques entre traits sont cohérents (Fajardo & Piper, 2011; Vasseur *et al.*, 2012), ou incohérents (De Frenne *et al.*, 2011; Laforest-Lapointe *et al.*, 2014) avec les compromis interspécifiques documentés dans la littérature. À l'échelle de l'espèce, les facteurs environnementaux jouent un rôle dans les relations entre traits, cependant, ces facteurs peuvent différer en fonction de l'échelle spatiale considérée (Hu *et al.*, 2015), ce qui rend difficile la prédiction des relations intraspécifiques entre traits lorsque l'espèce possède une large aire de répartition. Toutefois, les différences de relations détectées en étudiant différentes populations le long de large gradients environnementaux pourraient aider à distinguer les véritables compromis entre traits, c'est-à-dire les compromis basés sur des contraintes physiques, morphologiques ou physiologiques, de simples relations négatives qui pourraient être cassées par l'évolution ou la sélection.

E. Le cas des espèces domestiquées

Effets et intérêts de la sélection artificielle

Chez les espèces d'intérêt agronomique, la sélection artificielle, par la valorisation et la création de variabilité intraspécifique, a permis la création de nombreux cultivars. Les milieux agricoles sont très différents de l'environnement d'origine des espèces cultivées (Denison *et al.*, 2003), puisqu'ils sont généralement non-limitants en termes de ressources (Denison, 2012). Dans les milieux naturels, les espèces sauvages sont sous l'action de la sélection naturelle. Différentes fonctions (acquisition, conservation, reproduction) sont alors optimisées suivant les contraintes biotiques et abiotiques de leur milieu (Grime, 1977; Donovan *et al.*, 2011). La sélection artificielle quant à elle vise généralement à l'amélioration des traits concernant la productivité et la résistance aux maladies (Meyer *et al.*, 2012), dans des milieux

non-limitants en eau et en nutriments. Ainsi, des transformations phénotypiques majeures en termes de morphologie, de phénologie ou de productivité sont apparues au cours du processus de domestication des espèces (Harlan, 1971; Zohary, 2001; Fuller *et al.*, 2014). De façon générale, la domestication est supposée avoir favorisé des phénotypes à la croissance rapide qui acquièrent des ressources de façon plus efficiente ou plus rapide (Milla *et al.*, 2014; Cunniff *et al.*, 2014). Cependant, les changements de stratégies fonctionnelles causés par le processus de domestication commencent à peine à être explorés (Milla *et al.*, 2015; Roucou *et al.*, 2017). Une étude récente a montré chez des espèces d'intérêt agronomique natives d'environnements semi-arides à aride, que les traits associés à la stratégie de conservation des ressources chez les écotypes pouvaient basculer vers des traits associés à la stratégie d'acquisition suite à la sélection artificielle des cultivars (Vilela & González-Paleo, 2015). Une autre étude comparant les phénotypes exprimés par des cultivars représentatifs d'étapes clés durant la domestication du blé a confirmé que les cultivars les plus récents optimisaient davantage la stratégie d'acquisition des ressources que leurs ancêtres (Roucou *et al.*, 2017). Ces résultats suggèrent que les cultivars pourraient se situer dans la position « *fast* » du « *fast-slow plant economics spectrum* » (Reich, 2014). Par conséquent, et si les compromis mis en évidence sur les espèces sauvages (ex., Wright *et al.* 2004) s'appliquent aux cultivars, la sélection artificielle pour augmenter la productivité des cultivars devrait impliquer un coût en termes de résistance aux stress biotiques ou abiotiques (Mayrose *et al.*, 2011). Ces compromis pourraient ainsi fortement limiter la sélection de cultivars à la fois productifs et résistants au stress hydrique. Il est intéressant de constater que si la sélection artificielle, en manipulant un trait, provoque la sélection indirecte d'un (ou plusieurs) autre(s) trait(s), cela confirmerait une relation fonctionnelle universelle entre ces traits (Denison, 2012; Milla *et al.*, 2015).

Certaines espèces cultivées, et en particulier de nombreuses espèces fourragères, présentent une large diversité génétique (Prieto *et al.*, 2015). Ainsi, de nombreux cultivars ont été sélectionnés pour des environnements contrastés. Par exemple, le dactyle (*Dactylis glomerata* L.) possède des cultivars adaptés à la sécheresse du climat méditerranéen (Oram, 1990), et d'autres adaptés au gel des régions scandinaves (Rognli *et al.*, 1993), issus de la sélection de matériel végétal déjà présents à l'état naturel dans ces régions. En comparaison avec les écotypes, cette gamme de variabilité compose un excellent matériel végétal pour explorer les compromis fonctionnels qui ont été mis en évidence sur des espèces sauvages et peu étudiés dans le cadre des espèces cultivées (Prieto *et al.*, 2017). Améliorer notre connaissance des mécanismes à l'origine de ces compromis est aujourd'hui un enjeu majeur.

En effet, ce travail permettrait d'améliorer notre compréhension du rôle de la sélection naturelle, et artificielle, sur l'évolution des traits fonctionnels et des compromis fonctionnels en identifiant les contraintes universelles déterminant les relations entre traits (Milla *et al.*, 2015). Réciproquement, en agronomie, la connaissance de ces contraintes pourrait aider à sélectionner des cultivars à la fois productifs et résistants à la sécheresse, ce qui permettrait d'augmenter la résilience des agroécosystèmes face aux contraintes hydriques imposées par le changement climatique (Lin, 2011).

L'amélioration végétale pour faire face au changement climatique

Dans tous les milieux cultivés, les déficits de précipitations impactent fortement la productivité, et provoquent même parfois la perte totale des récoltes. Améliorer la résistance à la déshydratation des cultivars est donc devenu l'un des défis majeurs des généticiens et des sélectionneurs afin de maintenir la productivité des espèces cultivées face au risque croissant de sécheresse (Bodner *et al.*, 2015). Parmi les stratégies de résistance et/ou survie à la sécheresse mises en évidence par Ludlow (1989), les stratégies d'échappement ou d'évitement de la déshydratation sont privilégiées pour la sélection de cultivars destinés à produire dans des milieux pauvres en eau. Dans les milieux soumis à une contrainte hydrique sévère, les cultivars présentant une floraison précoce et un cycle de développement accéléré permettent d'achever la récolte avant le début de la sécheresse. Une stratégie particulièrement avantageuse dans les milieux où la contrainte hydrique met un terme à la saison de végétation. La stratégie d'évitement serait à favoriser dans les milieux soumis à des déficits hydriques temporaires, pour lesquels la réserve en eau du sol diminue mais reste accessible dans les couches profondes, car elle permet de maintenir la productivité en cas de sécheresse (Serraj *et al.*, 2009), une caractéristique recherchée en agronomie afin d'assurer la stabilité des récoltes quel que soient les conditions climatiques (Cattivelli *et al.*, 2008). Certains traits associés à l'échappement (Ludlow & Muchow, 1990; Franks, 2011), et à l'évitement de la déshydratation (Richards & Passioura, 1989; Ristic & Jenks, 2002; Gaur *et al.*, 2008; Gowda *et al.*, 2011) ont déjà été utilisés pour améliorer la productivité des cultivars dans les milieux contraints en eau. La tolérance à la déshydratation est une stratégie moins recherchée par les agronomes puisqu'elle suppose de stopper la croissance pendant la période de sécheresse. Cependant, elle peut être utile pour les espèces pérennes dont la survie est menacée par des épisodes de sécheresse intense.

La combinaison de plusieurs stratégies pourrait assurer la productivité et la résilience des cultivars face au stress hydrique : il existe, par exemple, des cultivars de Sorgho qui expriment à la fois une floraison précoce (échappement), un enracinement profond (évitement) et des concentrations élevées en sucre solubles leur permettant d'abaisser leur potentiel osmotique et d'améliorer les prélèvements hydrique (tolérance) (Ogbaga *et al.*, 2014). Néanmoins, tous les traits favorisant la résistance et /ou la survie à la déshydratation ne sont pas désirables pour la sélection artificielle (Cattivelli *et al.*, 2008). Par exemple, la réduction de la surface foliaire et de la conductance stomatique, qui favorisent l'évitement de la déshydratation, sont souvent associés à une réduction du potentiel de croissance (Fischer & Wood, 1979; Karamanos & Papatheohari, 1999), sans que la certitude de l'existence d'un compromis fonctionnel contraignant les relations entre ces traits n'ait été établie à l'échelle intraspécifique.

F. Objectifs et hypothèses

Bilan des connaissances

De nombreux modèles climatiques prédisent une augmentation du nombre de sécheresses sévères (Dai, 2011; Sherwood & Fu, 2014) qui risquent d'affecter fortement les écosystèmes en impactant leur diversité et leurs fonctions (Zavaleta *et al.*, 2003; Hoepfner & Dukes, 2012). Cependant, l'écologie comparative a démontré l'existence de différentes stratégies adaptatives des espèces qui suivant leur milieu, optimisent davantage la survie (milieux contraignants) ou la croissance (milieux productifs, compétitifs) (Grime, 1977; Ludlow, 1989; Craine, 2009). L'étude de traits fonctionnels (selon la définition de Violle *et al.* 2007) a permis d'améliorer notre compréhension de ces stratégies en identifiant des contraintes fonctionnelles *sensu lato* entre différentes fonctions de la plante, à l'échelle de l'organe (Wright *et al.*, 2004) ou de la plante entière (Freschet *et al.*, 2010). Il est à noter que ces relations semblent génériques, ce qui indiquerait une contrainte forte sur l'évolution d'une gamme importante de traits fonctionnels et sur l'adaptation des plantes à leur milieu (Enquist & Bentley, 2012). Alors que les études en écologie fonctionnelle se sont focalisées sur la comparaison entre espèces, des études récentes semblent indiquer que ces relations sont également vraies, et déterminées génétiquement (Vasseur *et al.*, 2012), au sein des espèces (Niinemets, 2014; Hu *et al.*, 2015). Ces résultats suggèrent l'existence de contraintes fortes au sein des génotypes qui contrôleraient l'expression des fonctions clés de la plante. Il est fait

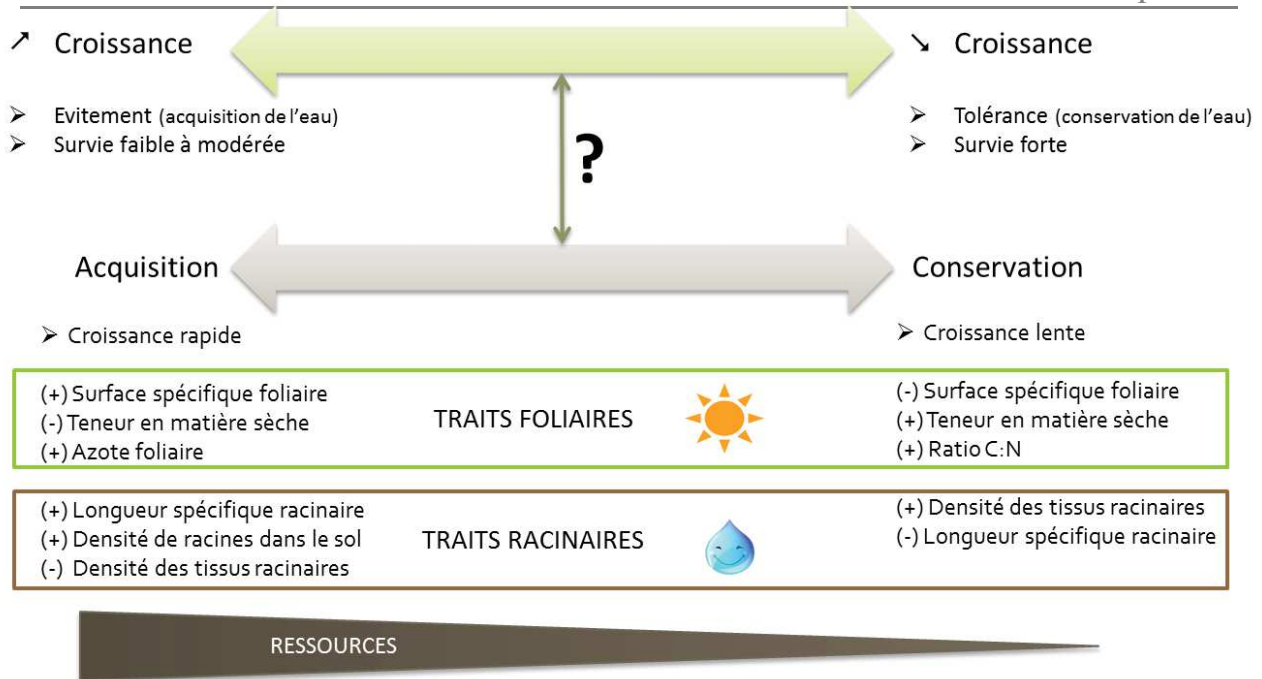


Figure F.1. Le long de gradients de ressources, un compromis entre acquisition et conservation des ressources a été mis en évidence au niveau des parties aériennes et racinaires des plantes (Grime 1977 ; Wright et al. 2004 ; Freschet et al. 2010 ; Niinemets 2014). Cette thèse explore la relation entre ces stratégies d'utilisation des ressources et le compromis entre croissance et survie au stress.

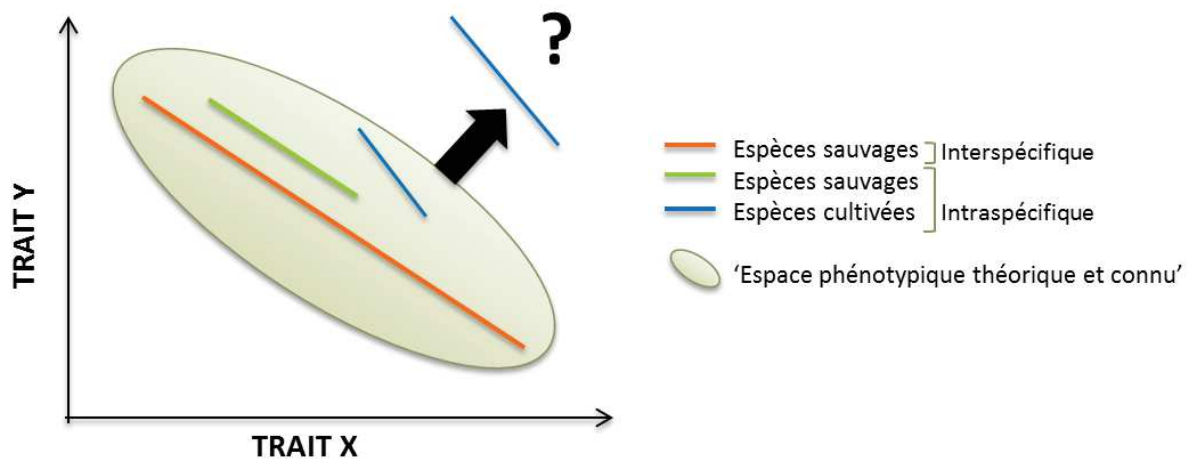


Figure F.2. Les compromis entre traits montrés à l'échelle interspécifique délimitent un espace phénotypique théorique et connu. Retrouve-t-on le même patron de traits en intraspécifique, et peut-on, par la sélection artificielle, casser les relations entre traits ?

l'hypothèse que ces acquis en écologie fonctionnelle peuvent éclairer l'agronomie, notamment par la compréhension des mécanismes d'adaptation des espèces d'intérêt agronomique à la sécheresse, ce qui est un enjeu majeur aujourd'hui. En effet, l'identification des contraintes fonctionnelles sur l'adaptation des espèces est indispensable à l'amélioration génétique des espèces. Pour cela, les études devront être menées au niveau intraspécifique. Les espèces d'intérêt agronomique sont à ce titre des espèces « modèles » car leur matériel génétique est souvent connu et leur physiologie étudiée. De plus, sous l'angle de la biologie évolutive, l'étude du rôle de la domestication et de la sélection artificielle sur l'évolution des relations fonctionnelles peut être fructueuse pour l'écologie fonctionnelle afin de mieux comprendre le rôle de la sélection naturelle sur le maintien de ces relations *in natura*.

Objectifs de la thèse

Le propos général de cette thèse est d'explorer les contraintes fonctionnelles sur l'adaptation à la sécheresse d'une espèce d'intérêt agronomique. Plus précisément, le but de ce travail de thèse est d'analyser la relation entre le potentiel de croissance des plantes et leur survie à la déshydratation, en lien avec les compromis fonctionnels exprimés au niveau des organes aériens et souterrains (Figure F.1). L'impact de la domestication sera évalué en parallèle de chaque objectif, afin de déterminer quel a été l'effet de la sélection artificielle sur les relations entre traits et dans quelle mesure les contraintes pourraient être dépassées par la sélection (Figure F.2).

Ce travail de thèse est centré autour de quatre grandes questions (Figure F.3) :

Q1- Quelles relations entre le potentiel de croissance et la survie à la sécheresse ?

Q2- Quels patrons de traits fonctionnels retrouve-t-on à l'échelle intraspécifique ?

Q3- Les compromis fonctionnels des organes aériens et souterrains peuvent-ils expliciter la relation entre potentiel de croissance et survie au stress ?

Q4- Quels effets actuels et potentiels de la sélection artificielle sur les compromis fonctionnels ?

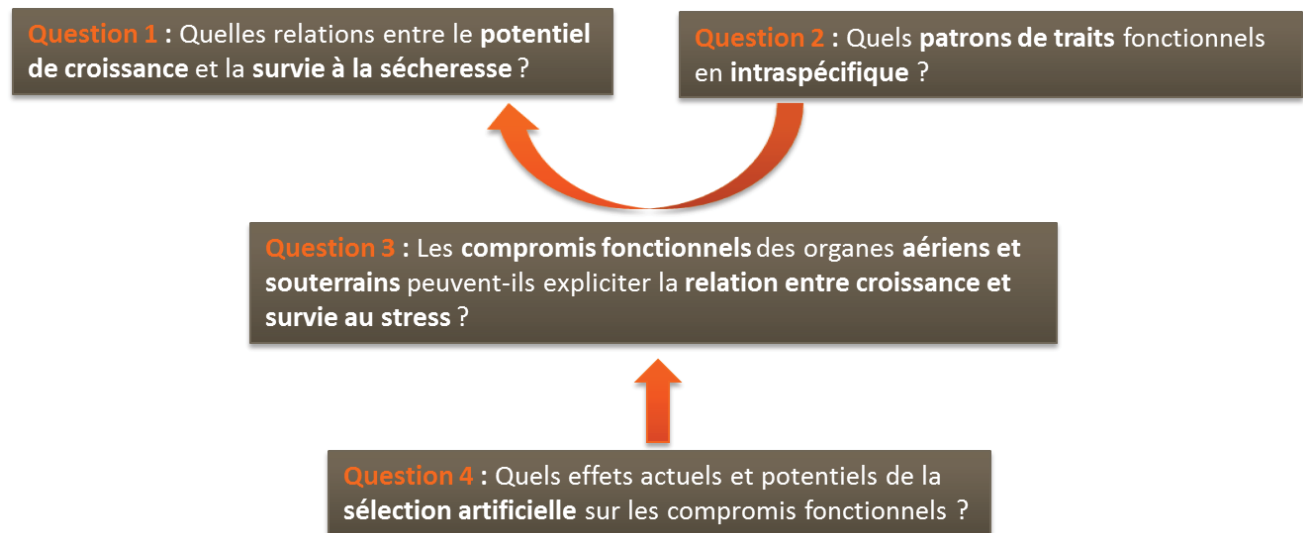


Figure F.3. L'objectif de ce travail de thèse est d'analyser la relation entre le potentiel de croissance des plantes et leur survie à la déshydratation, en lien avec les compromis fonctionnels exprimés au niveau des organes aériens et souterrains.

Ainsi, pour répondre à ces questions, les principaux objectifs de ma thèse sont :

- (1) Caractériser la variabilité intraspécifique exprimée par une large gamme de populations adaptées à un large gradient latitudinal, en termes de potentiel de croissance, de survie à la déshydratation, et de traits fonctionnels aériens et racinaires.
- (2) Déterminer le sens et la robustesse des compromis, ou covariations, entre les traits fonctionnels aériens et racinaires, et leur relation au potentiel de croissance et à la survie au stress hydrique.
- (3) Identifier l'impact de la sélection artificielle sur les relations entre traits mises en évidence chez les populations sauvages.

Hypothèses associées aux différents objectifs

(H1.1) Les différents environnements rencontrés par une espèce possédant une large aire de répartition biogéographique peuvent avoir sélectionnés des populations adaptées aux conditions locales (Aitken *et al.*, 2008). Ainsi des populations d'origines contrastées peuvent présenter différents syndromes de traits (Ackerly *et al.*, 2000; Fajardo & Piper, 2011; Niinemets, 2014; Hu *et al.*, 2015). Il est fait l'hypothèse qu'en choisissant des populations originaires d'un large gradient latitudinal, une large variabilité intraspécifique de traits aériens et racinaires sera exprimée entre les différentes populations.

(H1.2) De plus, la variation latitudinale des limitations saisonnières de croissance dus à des stress environnementaux sévères (gels hivernaux au nord *versus* sécheresses estivales au sud, par exemple), favorisent des rythmes de croissance ainsi que des stratégies adaptives contrastés entre les populations (Cooper, 1964; Eagles & Østgård, 1971). Il est donc fait l'hypothèse d'une large variabilité intraspécifique exprimée en termes de potentiel de croissance à chaque saison et de survie au stress hydrique.

(H2.1) De nombreuses études ont montré que les espèces à fort potentiel de croissance étaient également moins résistantes au stress (Sibly & Calow, 1989; Reich, 2014), et réciproquement que les espèces (ex., Volaire *et al.* 2009) ou les cultivars (ex., Ogbaga *et al.* 2014) les plus résistants à la contrainte hydrique exprimaient une croissance faible. C'est pourquoi il est fait l'hypothèse qu'un compromis entre le potentiel de croissance et la survie à la sécheresse existe à l'échelle intraspécifique, tel que les plantes qui survivent le mieux la sécheresse sont

également celles qui ont le plus faible potentiel de croissance (en été mais aussi aux autres saisons).

(H2.2) L'approche comparative basée sur l'étude des traits fonctionnels à l'échelle interspécifique a mis en évidence l'existence de syndromes de traits, et particulièrement de compromis physiologiques majeurs régissant le fonctionnement des plantes (Westoby & Wright, 2006). Ces relations n'ont que récemment été testées à l'échelle intraspécifique (ex., Niinemets 2014; Martin et al. 2016), et sur un petit nombre d'espèces. Néanmoins, l'étude des relations entre traits fonctionnels, basée sur la comparaison de populations de la même espèce originaires d'un large gradient environnemental, pourrait fournir un éclairage nouveau sur la nature du lien entre le potentiel de croissance et la survie au stress hydrique. Plus précisément, il est fait l'hypothèse que les traits fonctionnels liés au compromis fonctionnel d'acquisition-conservation des ressources (Wright *et al.*, 2004) sous-tendent le compromis croissance-survie au stress, tel que les plantes présentant une stratégie d'acquisition des ressources sont celles qui possèdent le potentiel de croissance le plus élevé et la survie au stress hydrique la plus faible et réciproquement (Reich *et al.*, 2014).

(H2.3) Des études récentes ont montré l'existence de syndromes de traits au niveau racinaire (Roumet *et al.*, 2016; Freschet & Roumet, 2017), liés à différentes stratégies d'acquisition et de conservation des ressources, et à différentes stratégies d'utilisation de l'eau (Fort *et al.*, 2017). Il est fait l'hypothèse que les valeurs de traits racinaires associées à l'accès à la réserve en eau du sol et au prélèvement de l'eau favorisent l'évitement de la déshydratation et le maintien de la croissance en cas de déficit hydrique. Il est également attendu que les plantes investissent davantage dans la partie racinaire lors d'un stress hydrique (ex., Malik et al. 1979; Asch et al. 2005).

(H2.4) D'autre part, l'investissement dans un système racinaire favorisant l'exploration extensive du sol et l'évitement de la déshydratation pourrait impliquer un coût en terme de survie si la sécheresse devient trop intense (Ludlow, 1989). Ceci suggère un compromis entre évitement et tolérance à la déshydratation, basé sur différentes stratégies d'utilisation de l'eau (Pineda-García *et al.*, 2015). Ainsi, il est fait l'hypothèse que les populations qui consomment le plus d'eau sont également les moins tolérantes à la sécheresse (faible survie à une sécheresse sévère).

(H3) Une étude récente (Vilela & González-Paleo, 2015) a montré qu'il était possible d'observer entre des cultivars sélectionnés pour leur productivité, et les écotypes

correspondant, adaptés à des milieux limités en eau, un basculement de stratégie fonctionnelle d'utilisation des ressources. De façon générale, les cultivars présentent des traits associés davantage à l'acquisition et l'exploitation des ressources. C'est pourquoi il est fait les hypothèses suivantes : (H3.1) La sélection artificielle a modifié les compromis fonctionnels de telle sorte que, en conditions de croissance optimales, les cultivars présentent plutôt des valeurs de traits fonctionnels associés à l'exploitation des ressources tandis que les écotypes présentent plutôt des valeurs de traits fonctionnels associés à la conservation des ressources ; et (H3.2) ce basculement a entraîné chez les cultivars du dactyle un déplacement de l'aptitude à la survie au stress vers l'aptitude à une productivité élevée et donc à une moindre capacité à survivre au stress hydrique.



Figure A.1. Dactyle en fleur, terrain d'expérience du CEFÉ, mai 2015

Chapitre 2 – Matériel et méthodes

A. Justification de la démarche

Choix du matériel végétal

Le Dactyle aggloméré (*Dactylis glomerata* L. ; Figure A.1) est une herbacée pérenne présente notamment en Amérique, en Europe, au Nord de l’Afrique et en Asie (Stebbins, 1956). Cette large aire de répartition a engendré une grande variabilité intraspécifique et de nombreux écotypes (selon la définition de Turesson 1922). Parmi les écotypes du dactyle, les plus nordiques présentent une dormance hivernale afin de survivre à de longues périodes de gel, tandis que les plus méridionaux exhibent une dormance estivale qui leur permet de survivre aux sécheresses estivales sévères (Figure A.2 ; Cooper 1964). De plus, comme le dactyle est la 4^{ème} espèce fourragère la plus cultivée dans le monde (FAO), de nombreux cultivars adaptés à des environnements variés ont été sélectionnés. C’est pourquoi, le dactyle semble être un modèle intéressant pour améliorer notre connaissance des compromis fonctionnels en intraspécifique, afin de les mettre en relation avec les stratégies d’adaptation à la sécheresse et d’explorer la possibilité de « casser » les compromis pour obtenir du matériel végétal à la fois productif et résistant à la sécheresse.

Dans le cadre de cette thèse, 19 populations de dactyle provenant d’un large gradient latitudinal, du Maroc à la Scandinavie, ont été initialement choisies pour les expérimentations (voir Chapitre 3, Tableau 1). Parmi ces populations, 10 sont des écotypes et 9 des cultivars, les cultivars résultant de programmes de sélection artificielle et les écotypes étant des populations natives. Ces populations ont été classées selon leur origine : Nordique, Tempérée, et Méditerranéenne. Une origine a également été attribuée à chaque cultivar en fonction de la zone climatique pour laquelle ils ont été sélectionnés. Afin de vérifier la pertinence de cette classification, une classification hiérarchique a été réalisée, incluant les variables bioclimatiques de leur environnement d’origine lorsqu’elles étaient disponibles.

Les trois origines correspondent à des types de climats contrastés. Les populations nordique sont originaires du climat subarctique (« Dfc », selon la classification de Köppen 1900, et Rubel and Kottek 2010). C’est un climat intermédiaire entre le climat tempéré et le

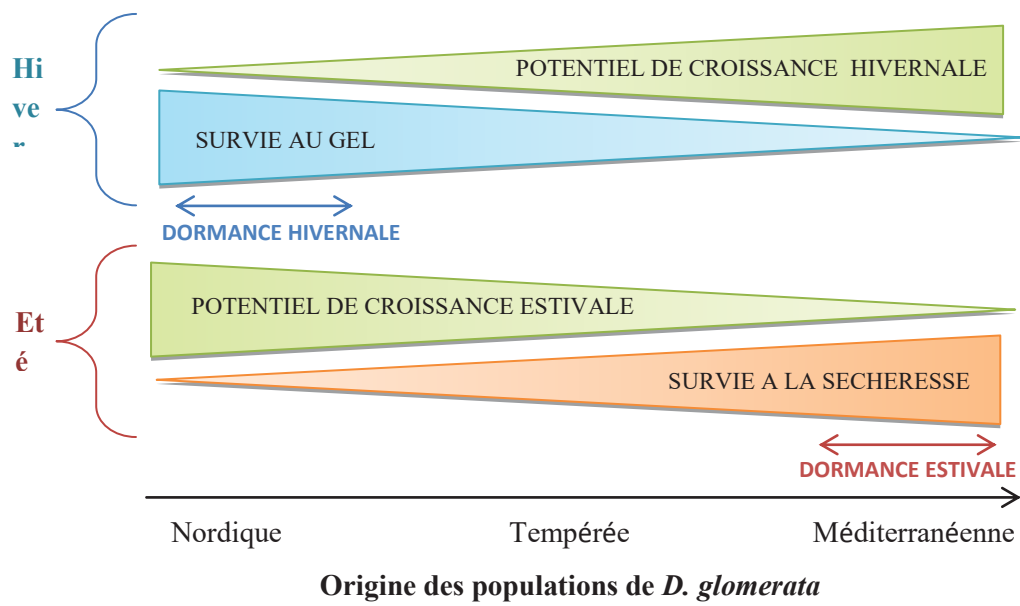


Figure A.2. Hypothèse de la répartition des populations de *Dactylis glomerata* en fonction de leurs origines le long des compromis entre potentiel de croissance saisonnier et survie au stress hydrique.

climat polaire, caractérisé par des étés courts et frais et des hivers froids avec de longues périodes de gel. Par conséquent, les plantes poussant sous ce climat ont développé des adaptations leur permettant de croître, métaboliser, et se reproduire sous des températures très basses (Billings & Mooney, 1968). Un peu plus au sud, le climat tempéré regroupe tous les climats qui ne présentent pas d'extrêmes de température. Dans notre étude, les populations tempérées sont originaires d'un climat océanique (« Cfb » et « Cfc », Köppen 1900; Rubel and Kottek 2010), typique de l'Europe occidentale. Il se caractérise par des hivers frais (pas de fortes gelées) et humides, et des étés doux. Les précipitations sont réparties tout au long de l'année, sans déficit hydrique marqué. Enfin, le climat méditerranéen, associé aux populations méditerranéennes, est un type de climat dérivé du climat tempéré. Il se caractérise par une sécheresse estivale dont la durée, autour du bassin méditerranéen, augmente graduellement du sud de la France au Maroc. Les hivers sont froids et les précipitations se concentrent principalement en automne et au printemps. Il est intéressant de noter que malgré la dénomination « climat méditerranéen », ce type de climat (« Csa », Köppen 1900; Rubel and Kottek 2010) se retrouve dans plusieurs régions du monde, dont la Californie (Archibold, 1995). Les conditions climatiques méditerranéennes telles qu'on les connaît (sécheresse estivale) se sont mises en place il y a, approximativement, 3.2 M d'année (Suc, 1984). La végétation a ainsi évolué pendant des milliers d'années pour aboutir à un assemblage d'espèces caractéristiques, adaptées à la sécheresse.

En utilisant du matériel végétal originaire de ces trois types de climats, nous faisons l'hypothèse que la répartition des populations de dactyles se fera comme illustré par la figure A.2.

Démarche de la recherche

Pour répondre au premier objectif de cette thèse, la variabilité saisonnière du potentiel de croissance et des traits fonctionnels aériens de chaque population a, dans un premier temps, été évaluée. En effet, les potentiels de croissance d'hiver et d'été peuvent être inversés au sein d'une même espèce entre les populations nordique (dormantes l'hiver), et méditerranéennes (dormantes l'été) (Figure A.2. ; Knight 1962; Cooper 1964; MacColl and Cooper 1967). Il a également été récemment montré que la phénologie peut faire varier la valeur de certains traits fonctionnels (McKown *et al.*, 2013; Fajardo & Siefert, 2016), ce qui pourrait engendrer la modification temporelle des relations entre traits (Wolkovich & Cleland, 2014), et ainsi fournir des informations utiles sur la robustesse des compromis entre traits. C'est pourquoi, le

premier article de cette thèse (**Chapitre 3**) s'intéresse à la stabilité spatiale et temporelle des relations entre traits fonctionnels liés à la croissance, à l'échelle intraspécifique. Il y est fait l'hypothèse que les populations adaptées à –ou sélectionnées pour– des conditions environnementales contrastées expriment une large variabilité de traits fonctionnels et de rythmes de croissances, permettant de détecter des variations dans les relations entre traits fonctionnels, mais également entre les traits fonctionnels et la croissance.

Dans un second temps, la variabilité intraspécifique du dactyle en termes de survie à la déshydratation a été évaluée. Pour cela, les populations ont été soumises à une sécheresse d'été sévère, dans des pots limitants le développement racinaire. Cette méthode permet de discriminer, en particulier, une des stratégies adaptative à la sécheresse. En effet, dans ce cas, la survie des plantes reflète la tolérance à la sécheresse, plutôt que l'évitement de la déshydratation (Volaire, 2008). En complément, une expérimentation sur les mêmes populations a été mise en place en Norvège, dans le but de tester un compromis entre potentiel de croissance et survie au gel. En effet, les sécheresses estivales comme le gel hivernal provoquent la déshydratation des tissus, et peuvent ainsi engendrer des réponses fonctionnelles similaires face au stress (Kong & Henry, 2016). En hiver et en été, les populations de dactyles nordiques et méditerranéennes (respectivement) sont dormantes, une stratégie réduisant la croissance, connue pour favoriser la survie au stress (Gillespie & Volaire, 2017). C'est pourquoi, une ultime expérimentation a été menée pour tester la robustesse du compromis entre le potentiel de croissance et la survie au stress, en imposant une sécheresse sur les populations en pots au printemps, c'est-à-dire au moment où aucune des populations n'est en dormance, et où le potentiel de croissance est maximum pour toutes les populations. Si le compromis n'est pas constamment observé, cela pourrait remettre en question le lien fonctionnel entre la croissance et la survie, et la qualification de cette relation en tant que compromis (Stearns, 1989). Le second article de cette thèse (**Chapitre 4**) rassemble les résultats issus de ces expérimentations et discute de la nature de la relation entre le potentiel de croissance et la survie au stress hydrique.

Enfin, pour compléter ces études basées sur le fonctionnement des parties aériennes des plantes, une caractérisation du système racinaire des différentes populations de dactyle a été réalisée en longs tubes (2 mètres) permettant l'expression du développement racinaire en profondeur, en conditions d'irrigation et de fertilisation optimales. En parallèle, une sécheresse sévère a été imposée sur la moitié du dispositif dans le but d'analyser la réponse des racines lors d'un stress hydrique d'intensité croissante. Dans ce cas, la consommation en

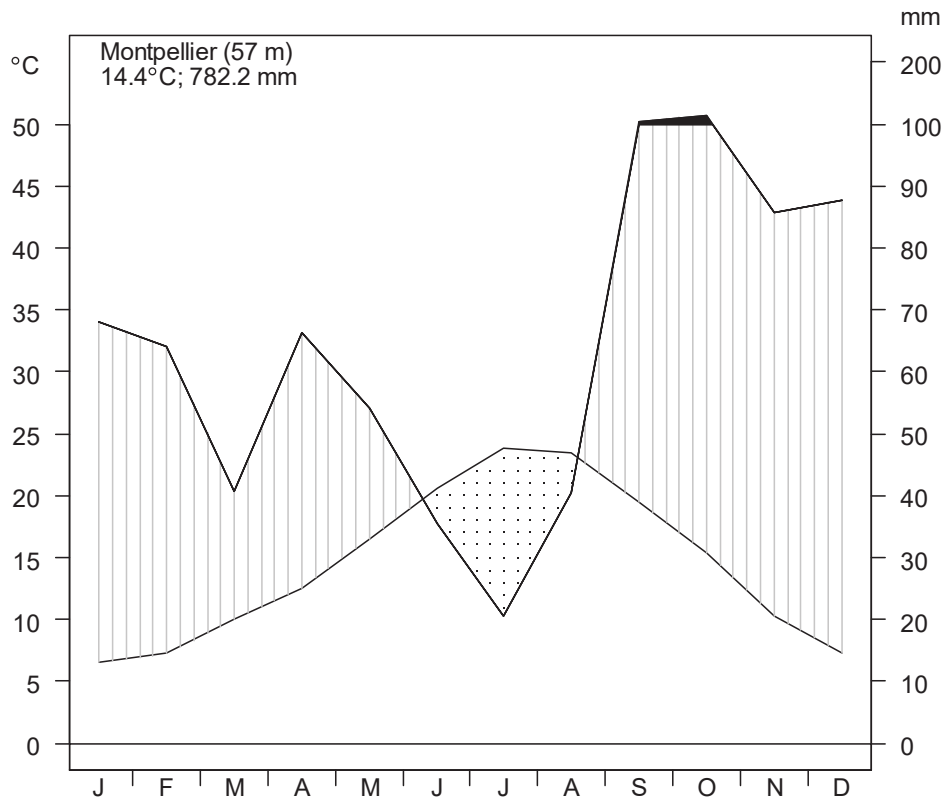


Figure B.1. Diagramme ombrothermique du terrain d'expérience du CEFÉ, CNRS, Montpellier. Moyennes de températures (axe de gauche) et de précipitations (axe de droite) au cours d'une année.

eau des plantes soumises à la sécheresse est supposée refléter la stratégie d'évitement de la déshydratation (Levitt, 1980). Le troisième article de cette thèse (**Chapitre 5**) explore la relation entre les traits fonctionnels racinaires mesurés à l'échelle intraspécifique et les différentes stratégies d'utilisation de l'eau, relation établie récemment à l'échelle interspécifique (Fort *et al.*, 2017). Il est fait l'hypothèse que les valeurs de traits racinaires traditionnellement associés à une forte capacité de croissance favorisent l'acquisition de l'eau et l'évitement de la déshydratation, et réciproquement, que les traits associés à un faible potentiel de croissance favorisent la conservation de l'eau, et la survie au stress (Reich, 2014). D'autre part, la théorie suggère que les stratégies de tolérance et d'évitement de la déshydratation seraient incompatible au niveau racinaire (voir Chapitre 1, partie B). En réunissant les données de tolérance mesurées en pots avec les données de consommations d'eau relevées en tubes, cet article questionne finalement la possibilité de combiner une forte survie à la sécheresse sévère avec des traits racinaires favorisant la consommation de l'eau.

B. Expérimentations

Les données présentées dans cette thèse ont été récoltées au cours de cinq expérimentations :

N°1 : Caractérisation de la dynamique saisonnière du potentiel de croissance et des traits fonctionnels aériens des populations (Montpellier) ;

N°2 : Évaluation de la tolérance à la déshydratation (sécheresse) des populations en été, et au printemps (Montpellier) ;

N°3 : Évaluation de la tolérance au gel des populations en hiver (Norvège) ;

N°4 : Caractérisation des traits fonctionnels racinaires en conditions optimales et sous stress hydrique (sécheresse), et identification de la stratégie d'évitement de la déshydratation (Montpellier).

N°5 : Détermination de la date de floraison des populations de dactyle, stratégie d'échappement de la sécheresse (Montpellier).

La plupart des expérimentations (à l'exception de la tolérance au gel qui s'est déroulée en Norvège) ont eu lieu sur le terrain d'expérience du CNRS de Montpellier (43°6'N, 3°8'E), dans le sud de la France. Le climat est méditerranéen, caractérisé par des hivers doux et un

Tableau B.1. Liste des variables mesurées et calculées.

Variables	Unité	Description	Proxy
Plante entière			
Hauteur	cm	Hauteur des parties photosynthétiques	Compétition pour l'acquisition de la lumière
Taux de croissance aérienne	g.jour ⁻¹ .plante ⁻¹	Biomasse produite par jour et par plante	Croissance aérienne
Biomasse aérienne	g	-	Production aérienne
Biomasse racinaire	g	-	Production racinaire
Ratio racine/aérien	-	Biomasse racinaire/biomasse aérienne	Allocation des ressources
Survie à la sécheresse	%	Nombre de talles vivant/total après réhydratation	Tolérance à la sécheresse
Survie au gel	%	Nombre de talles vivant/total	Résistance au gel
Biomasse annuelle	g	Biomasse aérienne produite sur une année	Production aérienne annuelle
Potentiel de croissance relatif d'été ou d'hiver (RGP)	-	Taux de croissance d'été ou d'hiver/Taux de croissance de printemps	Inverse de la dormance estivale ou hivernale
Parties aériennes			
Surface spécifique foliaire (SLA)	m.kg ⁻¹	Surface foliaire/poids sec foliaire	Surface photosynthétique produite par unité de biomasse
Largeur foliaire	mm	Largeur d'une feuille	Pertes en eau
Teneur en matière sèche (LDMC)	mg.g ⁻¹	Poids sec de la feuille/poids frais	Densité des tissus
Teneur en azote (LNC)	%	-	Ratio photosynthétique
Teneur en sucrose	mg.g ⁻¹	Quantité de sucrose présente dans les bases de talles	Tolérance au stress hydrique ; Réserve de carbone
Teneur en fructanes	mg.g ⁻¹	Quantité de fructanes présente dans les bases de talles	Tolérance au stress hydrique ; Réserve de carbone
Parties racinaires			
Profondeur maximale	cm	-	-
Profondeur à 95% de biomasse	cm	Distribution de la biomasse racinaire dans le sol	Stratégie d'acquisition des ressources
Diamètre racinaire moyen	mm	-	Efficacité de transport de l'eau ; Force de pénétration des racines dans le sol ; Résistance à la déshydratation
Densité des tissus racinaires (RTD)	g.cm ⁻³	Biomasse racinaire sèche / volume frais	-
Longueur spécifique racinaire (SRL)	m.g ⁻¹	Longueur de racine produite par unité de biomasse racinaire	Stratégie d'acquisition des ressources
Densité de répartition des racines (RLD)	m cm ⁻³	(SRL x biomasse racinaire sèche) / volume de sol	Exploration du sol ; Stratégie d'acquisition des ressources
Biomasse de racines profondes	g	-	Investissement dans les couches profondes du sol ; Evitement de la déshydratation
Reproduction			
Date de floraison	Jours juliens	Nombre de jours depuis le 1 ^{er} janvier de l'année en cours jusqu'à l'épiaison	Echappement de la déshydratation
Interaction plante-environnement			
Consommation d'eau	g.jour ⁻¹ .plante ⁻¹	Quantité d'eau consommée par jour	Stratégie d'utilisation de l'eau

fort déficit hydrique estival (Figure B.1). Le tableau B.1 présente la liste des principales variables mesurées au cours de ces expérimentations.

Les parties suivantes résument les dispositifs et les mesures principales associées à chaque expérimentation. Néanmoins, toutes les expérimentations sont détaillées de façon précise dans les chapitres 3,4 et 5.

Expérimentation N°1 : potentiel de croissance et traits saisonniers

i. Dispositif

Les dactyles de chacune des 19 populations ont été semés dans des clayettes en février 2013 puis transplantés en mai 2013 dans des pots de 18cm de diamètre, remplis de 4L d'un mélange composé de 50% terre et 50% de sable. Chaque pot a reçu une quantité exacte et similaire de mélange de telle façon à pouvoir gérer ultérieurement le dessèchement du substrat (voir expérimentation 2). Quatre plantes d'une même population ont été plantées dans chaque pot, pour un total de 13 pots par populations, soit 247 pots. Ces pots ont ensuite été répartis aléatoirement en 13 blocs, chaque bloc contenant un réplica de chaque population. La position des pots à l'intérieur des blocs, comme les blocs eux-mêmes, a été changée aléatoirement plusieurs fois pendant l'expérimentation afin de limiter les effets de bordure.

Les plantes ont été laissées sous tunnel et sous irrigation de mai à octobre 2013 afin qu'elles puissent s'acclimater aux conditions de l'expérimentation. Les mesures de la dynamique saisonnière du dactyle, en termes de potentiel de croissance aérienne (productivité, traits foliaires, niveaux de dormance saisonnière), ont été menées à chaque saison de l'automne 2013 à l'automne 2014 (Figure B.2).

ii. Mesures

À chaque début d'un nouveau cycle de croissance, toutes les plantes ont été fauchées afin d'homogénéiser leur hauteur initiale. Ainsi, les mesures de croissances (hauteur et biomasse) correspondent à la saison considérée. Par la suite, toutes les mesures ont été effectuées sur une seule plante cible par pot, clairement identifiée, de manière à avoir 13 répliqués par population de dactyle.

La hauteur étirée de chaque plante cible a été mesurée plusieurs fois par semaine. Cette mesure a permis d'établir des courbes de croissances saisonnières pour chaque individu



Figure B.2. L'expérimentation n° 1 sur la dynamique saisonnière du dactyle a été menée de l'automne 2013 à l'automne 2014 sur 247 dactyles en pots cultivés sous un tunnel.

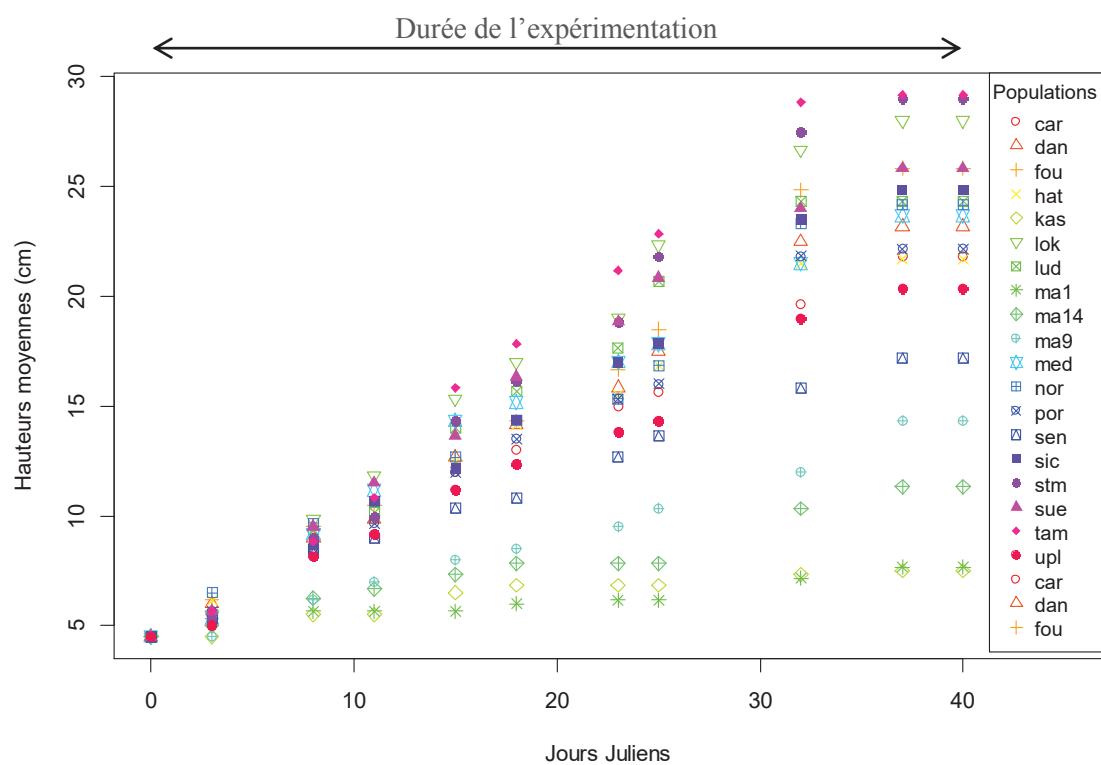


Figure B.3. Courbe de croissance calculée en été 2014 sur les 19 populations de D. glomerata. La durée des expérimentations saisonnières a été déterminée grâce à ces courbes de croissance.

(Figure B.3). Lorsque la hauteur maximale était atteinte avec certitude pour toutes les plantes cibles (la courbe de croissance atteint un plateau), la totalité des plantes était fauchée. La biomasse de la plante cible était séparée de la biomasse du reste du pot afin d'obtenir la biomasse sèche de la plante produite durant la période de croissance.

Les traits foliaires, incluant la longueur et la largeur de feuille ainsi que la biomasse fraîche et sèche foliaire ont été mesurés sur la plus longue feuille ligulée de chaque plante cible. Chaque feuille a été placée dans l'eau directement après avoir été coupée afin d'assurer une hydratation maximale, et stockée une nuit à 4°C. Ces données ont permis de calculer la surface spécifique foliaire et la teneur en matière sèche des feuilles (Tableau B.1). Les échantillons séchés à l'étuve à 65°C pendant 48H pour déterminer la masse sèche foliaires ont également été conservés dans le but de mesurer la teneur en azote foliaire à chaque saison.

Deux talles par plante cible ont été prélevés à chaque saison, congelés immédiatement afin de prévenir toute dégradation des composés biologiques, puis lyophilisés. La séparation et le dosage des sucres solubles contenus dans ces échantillons ont débuté en janvier 2015, en collaboration avec Annette Bertrand et Marie-Pascale Prud'homme de l'UMR EVA à l'Université de Caen. Ces mesures ont été effectuées dans le but de séparer le sucrose et les fructanes contenus dans les organes de réserves du dactyles, connus pour leur rôle dans la tolérance à la sécheresse et au gel (Volaire *et al.*, 1998b; Sanada *et al.*, 2006).

Expérimentation N°2 : Tolérance à la déshydratation en été et au printemps

i. Dispositif

La revue de Volaire, Barkaoui & Norton (2014) souligne l'importance, dans la mesure de la tolérance à la déshydratation, d'éliminer les différences d'utilisation de l'eau entre les populations, en partie dues à des variations de profondeur racinaires. Pour s'affranchir de ce biais, les auteurs suggèrent de tester la tolérance à la déshydratation en petits pots. La survie des plantes est ensuite déterminée après réhydratation, lorsque les pots ont atteint une humidité donnée (Pérez-Ramos *et al.*, 2012).

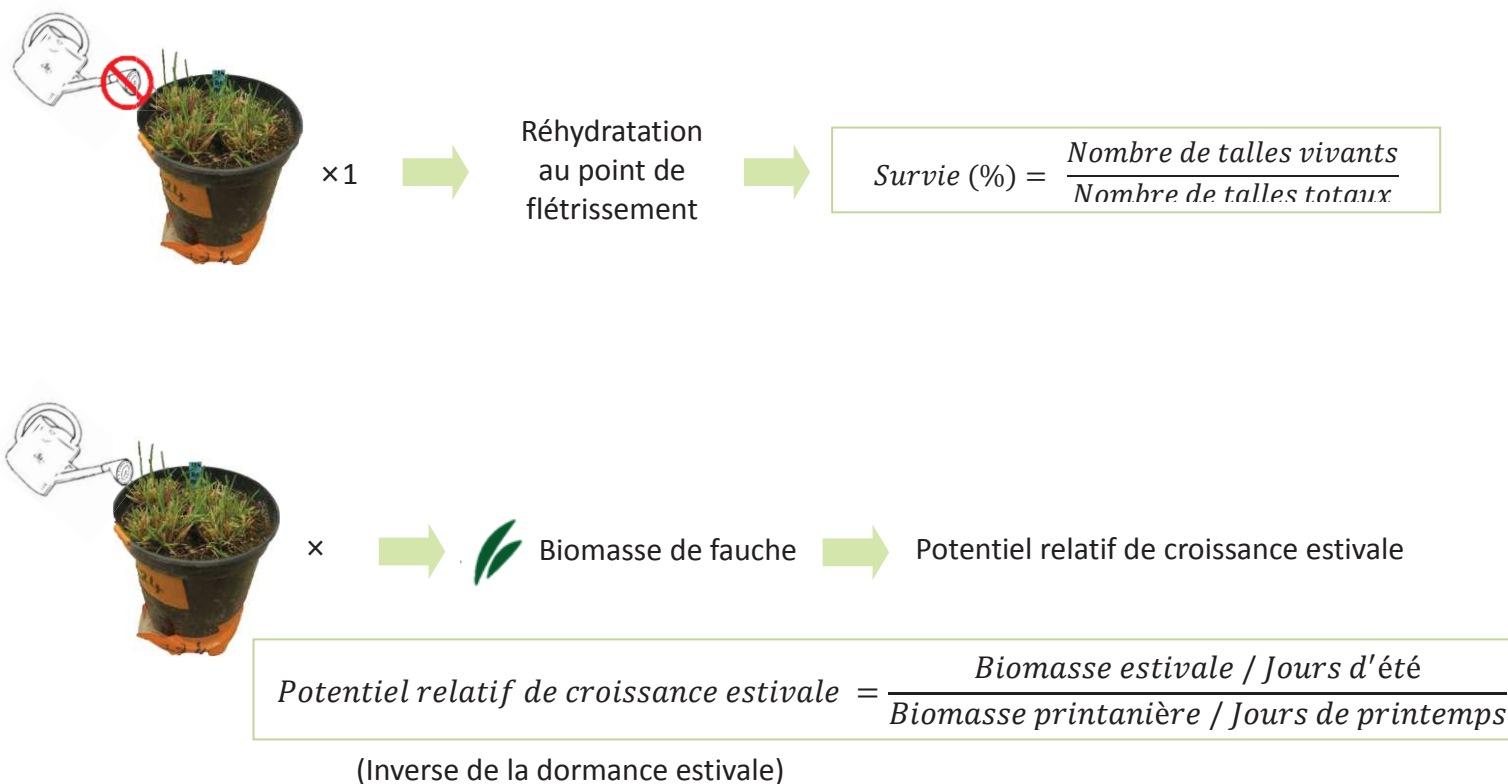


Figure B.4. Expérimentation n° 2, tolérance à la déshydratation du dactyle en été 2014. Dans cette expérimentation, une partie des pots a été conservée sous irrigation afin de pouvoir déterminer le potentiel de croissance et la dormance estivale exprimés par les différentes populations.

L'expérimentation 1 a été prolongée pendant l'été 2014 afin de tester la tolérance à la déshydratation du dactyle en été. Elle a débuté en juin 2014 par l'arrêt de l'irrigation sur 10 pots par population de dactyle, soit 190 pots. Trois pots par population, soit 57 pots, ont été gardés comme « témoins irrigués » pour continuer à mesurer les données relatives à leur croissance, productivité et les traits foliaires d'été (Figure B.4). De plus, les données de croissance sous irrigations étaient indispensables à la mesure de la dormance estivale (caractérisée par la cessation ou la réduction de la croissance d'été, sous irrigation).

Par la suite, une expérimentation similaire a été menée au début du printemps 2016 sur les mêmes populations, dans le but de déterminer la tolérance à la sécheresse des populations lors d'un stress hydrique imposé à contre-saison. Des talles provenant des plantes adultes plantées en 2013 (4 talles/individu) ont été transplantées dans des pots de 4L en octobre 2015 (3 pots par population, soit 57 pots). Les plantes ont été exposées à l'hiver Méditerranéen, sous tunnel et sous irrigation, puis l'irrigation a été stoppée à la fin du mois de janvier 2016. Les conditions climatiques extérieures de cette époque de l'année ne favorisant pas l'évapotranspiration, les pots ont été transférés sous serre (température entre 16°C et 19°C) afin d'accroître l'évapotranspiration et, par conséquent, le stress hydrique.

Les mesures effectuées pour estimer la survie à la déshydratation ont été identiques au cours de ces deux expérimentations.

ii. Mesures

Lors de la dernière irrigation, les pots ont été pesés afin d'obtenir leur poids initial. Les pots non-irrigués ont ensuite été pesés régulièrement pour obtenir, par gravimétrie, le pourcentage d'humidité du sol. À chaque fois que l'humidité du sol d'un pot descendait autour du point de flétrissement, les plantes du pot étaient fauchées puis ré-irriguées. Le taux de survie des talles à la sécheresse (%) a été calculé après 15 jours d'irrigation, grâce au comptage du nombre de talles vivants / nombre de talles total. Ce taux de survie a par la suite été utilisé comme un indicateur de la stratégie de tolérance à la sécheresse.



Figure B.5. Expérimentation n°3 sur la tolérance au gel des populations de dactyle, menée en Norvège à l'hiver 2015-2016. Les 57 pots de dactyles sont restés à l'extérieur tout l'hiver. Sous la neige pendant 2 semaines, ils ont endurés la période la plus froide sans couverture neigeuse.

Expérimentation N°3 : Tolérance au gel hivernal

Dispositif et mesures

Cette expérimentation a été menée à Fureneset en Norvège, grâce à la collaboration de Liv ØSTREM. Des talles provenant des plantes plantées en 2013 à Montpellier ont été envoyées en Norvège où elles ont été transplantées en pots en avril 2015 (3 pots par populations, soit 57 pots). Ces plantes sont restées à l'extérieur, à découvert et sous irrigation, afin d'être exposées aux températures et au gel hivernal de l'hiver 2015-2016 (Figure B.5). Les températures sont descendues en dessous de zéro pendant 34 jours entre décembre 2015 et mi-février 2016. À la mi-février 2016, les pots ont été transférés sous serre. Trois semaines plus tard, le taux de survie des talles a été estimé comme le pourcentage de tissus verts parmi la biomasse aérienne. Ce taux de survie a été utilisé comme indicateur de la tolérance au gel des populations.

Expérimentation N°4 : Traits racinaires et évitement de la sécheresse

i. Dispositif

Afin de favoriser le développement potentiel des racines et l'expression des différences de profondeurs racinaires entre les populations de dactyle, cette expérimentation s'est déroulée en longs tubes de 2 m de hauteur et 6 cm de largeur (Figure B.6). En janvier 2014, les tubes ont été remplis d'un substrat composé de 75% sable et 25% de sol dont on a mesuré la masse sèche exacte. Le pourcentage élevé de sable a été choisi afin de faciliter le démoulage ultérieur des carottes de sol présentes dans les tubes. Deux talles de chaque plante de dactyle ont été repiquées dans chaque tube (6 tubes par population, soit 96 tubes), à partir des plantes conservées en gros pots, sous tunnel et sous irrigation complète depuis mai 2013. Les tubes ont été choisis transparents, et maintenus légèrement inclinés, afin de permettre un contrôle régulier de la croissance racinaire d'abord sous irrigation (3 mois) puis sous stress (arrêt d'irrigation 45 jours). Un film isolant a été enroulé autour de chaque tube pour protéger les racines du stress thermique et des radiations solaires directes. Tous les tubes ont été placés de façon aléatoire à l'extérieur, sous un toit transparent permettant le contrôle de l'irrigation. L'irrigation a été maintenue 3 mois sur tous les tubes, puis a été stoppée sur la moitié des tubes afin de simuler une sécheresse d'intensité croissante. Au moment de l'arrêt de l'irrigation (début juin 2015), tous les tubes



Figure B.6. Expérimentation n°4 en long tubes pour mesurer les traits racinaires et l'évitement de la déshydratation chez le dactyle. En haut : les 96 tubes. En bas, de gauche à droite : aperçu de la croissance racinaire à travers la paroi transparente des tubes ; démoulage des carottes de sol (avec Pascal Chapon et Roman Roynard) ; section racinaire lavée.

étaient à capacité au champ et les racines de toutes les populations atteignaient, en moyenne, 140 cm de profondeur (± 18 cm). Le stress hydrique a été maintenu jusqu'à observer une sénescence foliaire sur toutes les populations (45 jours environ).

i. Mesures

À la fin du mois de juillet 2015, les carottes de sol contenues dans chaque tube ont été démoulées, puis nettoyées pour découvrir le système racinaire (Figure B.6). Différents traits fonctionnels ont ainsi pu être collectés sur les racines, résumés dans le Tableau B.1, partie racinaire. L'humidité du sol a été également calculée grâce à la pesée d'échantillons de sols à différentes profondeurs au moment de l'extraction des carottes de sol (rapport entre poids frais et poids sec). À partir de cette humidité, ont été calculés deux indices de consommation de l'eau par les plantes : la consommation d'eau sur tout le profil de sol exploré par les racines (Total water use, g d'eau .jour⁻¹.plante⁻¹ ; Chapitre 5), et la consommation d'eau par les racines profondes (Deep soil water use, g d'eau .jour⁻¹.plante⁻¹ ; Chapitre 5). Ces indices ont été calculés tels que :

$$\text{Équation 1} \quad \textit{Consommation d'eau} = QI - QR$$

Avec QI , la quantité d'eau initiale à capacité au champ dans la zone explorée par les racines, telle que :

$$\text{Équation 2} \quad QI = \frac{H_{champ} \times V_{sol} \times D_{sol}}{100}$$

Où H_{champ} correspond à l'humidité à capacité au champ (= 24.1 g d'eau / 100 g sol sec pour ce substrat), V_{sol} au volume de sol exploré par les racines (= 3.14 x rayon² x Profondeur racinaire), et D_{sol} à la densité moyenne apparente du sol dans le tube (= 1.59 g de terre / cm³).

Et QR , la quantité d'eau résiduelle dans la zone explorée par les racines, telle que :

$$\text{Équation 3} \quad QR = \frac{H_{sol} \times V_{sol} \times D_{sol}}{100}$$

Où H_{sol} correspond à l'humidité moyenne finale de la zone explorée par les racines (g d'eau / 100 g de sol sec), V_{sol} au volume de sol exploré par les racines (= 3.14 x rayon² x Profondeur racinaire), et D_{sol} à la densité moyenne apparente du sol dans le tube (= 1.59 g de terre / cm³).

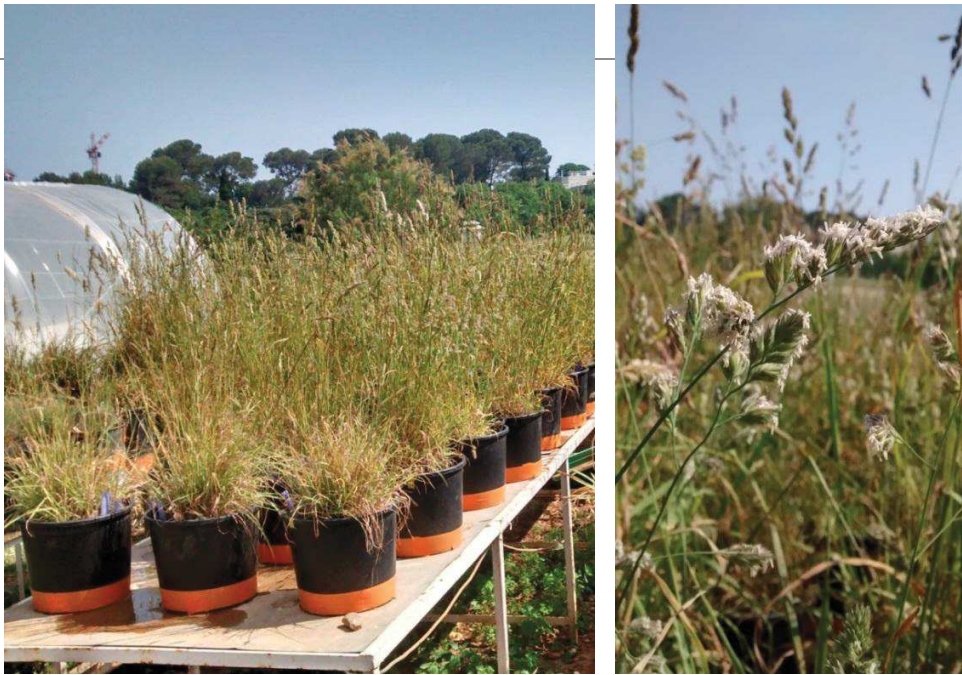


Figure B.7. Expérimentation n°5. Populations de dactyles en fleurs, au printemps 2015

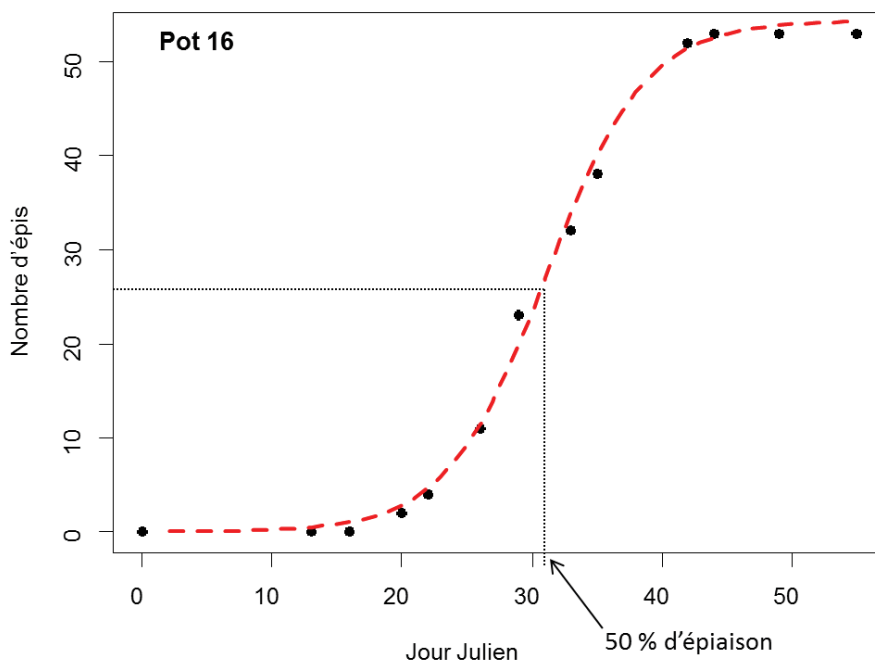


Figure B.8. Méthode utilisée pour calculer la date correspondant à 50 % d'épiaison. Les points représentent le décompte du nombre d'épis au cours du temps. La courbe rouge représente la sigmoïde ajustée par le modèle. À partir de l'équation de cette courbe (équation 4), la date correspondant à 50 % d'épiaison a pu être calculée.

Ces variables de consommation d'eau ont été utilisés comme indices de la stratégie d'évitement de la déshydratation.

Expérimentation N°5 : Phénologie

La date de floraison des plante est reliée aux conditions environnementales (Weiher *et al.*, 1999). Une date de floraison précoce peut notamment être associée à la stratégie d'échappement du stress hydrique (voir Chapitre 1, partie B). Cependant, cette donnée est rarement incluse dans les études basées sur l'approche trait (Laughlin, 2014).

i. Dispositif

Des talles de chaque population de dactyle, provenant des graines semées en 2013, ont été transplantées en gros pots (10 L) et laissées à l'extérieur, sans couverture, irriguées et fertilisées (3 pots par population, soit 57 pots). La position des pots a été randomisée plusieurs fois avant et pendant l'expérimentation afin de limiter les effets de placements.

ii. Mesures

La floraison a été suivie au printemps 2015 (Figure B.7). Trois fois par semaine, le nombre d'inflorescences a été compté sur chaque pot jusqu'à ce que plus aucun nouvel épi n'apparaisse. La date de floraison retenue correspond à la date à laquelle les plantes ont atteint 50 % de floraison, en jour juliens, en ajustant une courbe sigmoïde grâce à un modèle logistique (Figure B.8) :

$$\text{Équation 4} \quad \text{Floraison} = \frac{a}{1 + \exp\left(-\frac{t-t_0}{b}\right)}$$

Où t est le jour julien, a le nombre d'épis maximum du pot, t_0 la date à laquelle les plantes ont atteint 50 % du nombre d'épis a , et b le taux maximum de production des épis. Dans cette équation t_0 correspond donc à la date de floraison recherchée (50 % d'épiaison).

C. Plan de la thèse

Les résultats obtenus lors des expérimentations ont été synthétisés sous forme de trois articles rédigés en anglais. Les chapitres 3, 4, et 5 présentent ces différents manuscrits :

Chapitre 3 - Manuscrit 1 : *Intraspecific variability and seasonal covariations of plant traits in natural and cultivated populations of a perennial species* ~ Variabilité intraspécifique et covariations saisonnières des traits chez des populations natives et cultivars d'une espèce pérenne.

Chapitre 4 - Manuscrit 2 : *Is there a constant trade-off between stress tolerance and growth potential in the perennial grass *Dactylis glomerata*?* ~ Existe-t-il un compromis stable entre la tolérance au stress et le potentiel de croissance chez une graminée pérenne *Dactylis glomerata* ?

Chapitre 5 - Manuscrit 3 : *Coping with drought: root trait variability within the perennial grass *Dactylis glomerata* captures a trade-off between dehydration avoidance and dehydration tolerance* ~ Face à la sécheresse : la variabilité des traits racinaires au sein de la graminée pérenne *Dactylis glomerata* reflète un compromis entre l'évitement de la déshydratation et la tolérance à la déshydratation.

Ces chapitres sont suivis d'une discussion générale (**Chapitre 6**) dans laquelle les résultats de cette thèse sont discutés à la lumière des hypothèses principales formulées au chapitre 1, partie F, et mis en perspective avec la littérature récente.

Chapitre 3 – Variabilité intraspécifique du potentiel de croissance et stabilité des relations entre traits fonctionnels au cours des saisons

Ce chapitre est consacré à la caractérisation de la variabilité intraspécifique des traits fonctionnels aériens exprimés par les 19 populations de dactyles, et à l'étude de la dynamique spatiale et temporelle des relations entre traits. Rédigé sous forme d'article, il y est fait l'hypothèse que les populations adaptées à –ou sélectionnées pour– des conditions environnementales contrastées expriment une large variabilité de traits fonctionnels et de rythmes de croissances, permettant de détecter des variations dans les relations entre traits fonctionnels, mais également entre les traits fonctionnels et la croissance. Il se base sur les résultats obtenus lors des expérimentations n°1 et n°5. Cet article est actuellement soumis à la revue *Annals of Botany*.

MANUSCRIT N°1

*Intraspecific variability and seasonal covariations of plant traits in
natural and cultivated populations of a perennial species.*

~

**Variabilité intraspécifique et covariations saisonnières des traits
chez des populations natives et cultivars d'une espèce pérenne.**

Pauline BRISTIEL, Cyrille VIOLLE, Jennifer BALACHOWSKI, Annette MORVAN-
BERTRAND, Marianne GERARD, et Florence VOLAIRE.

RÉSUMÉ

L'identification de relations entre traits est depuis longtemps l'un des principaux objectifs de l'écologie. Cette recherche a été récemment renouvelée par un intérêt croissant envers la variabilité intraspécifique. Dans cet article, nous avons étudié comment les variations spatiales (biogéographiques) et temporelles (saisonniers) de valeurs de traits peuvent affecter la robustesse des relations entre traits impliquant la croissance, à l'échelle intraspécifique. En parallèle, nous avons observé si, et comment, la sélection artificielle peut modifier les syndromes de traits et ainsi impacter les covariations entre traits. Pour cela, dix-neuf populations natives et cultivées de *Dactylis glomerata* L. provenant d'un large gradient latitudinal Européen ont été cultivées dans un environnement similaire. De l'automne à l'été, divers traits fonctionnels ont été mesurés, de l'échelle de l'organe à la plante entière. Les résultats montrent qu'au cours des saisons, les traits foliaires étaient moins variables que les traits de plante entière, ce qui a engendré une modification des covariations entre ces groupes de traits. Ces patrons de covariations reflètent une coordination phénologique des traits, associée aux limitations saisonnières de croissances du milieu d'origine des populations. De plus, les résultats ont montré que les cultivars exprimaient une plus forte croissance que les populations natives, ce qui a également impacté les covariations entre traits. Ainsi, cette étude met en évidence des relations dynamiques entre traits associées aux sources spatiales et temporelles des variations intraspécifique de valeurs de traits. Les variations naturelles, spatiales, et temporelles de conditions environnementales peuvent fortement moduler les covariations entre traits impliquant la croissance, ce qui devrait être pris en compte pour améliorer les approches prédictives en écologie fonctionnelle et en biogéographie.

SUMMARY

Background and Aims: The identification of traits relationships is a long-standing goal in ecology. It was recently renewed by an interest in intraspecific trait variability. Here, we focused on how both spatial and temporal (seasonal) drivers of intraspecific trait variation can affect the robustness of growth-related traits relationships within a species. In addition, we investigated whether and how artificial selection can modify trait syndromes, therefore impacting those covariations.

Methods: Nineteen natural and cultivated populations of *Dactylis glomerata* L. originating from a wide European latitudinal gradient were grown in a common environment. Organ-level traits and whole-plant traits were measured from autumn to summer.

Key Results: Across seasons, leaf traits were less variable than whole-plant traits, which led to strong shifts in covariations between those sets of traits. This pattern reflected phenological coordination of traits associated with seasonal growth limitation according to the origins of the populations. Cultivars were faster-growing than natural populations which impacted trait covariations.

Conclusions: The results emphasized within-species traits ‘dynamic’ relationships associated with both temporal and spatial sources of intraspecific trait variation. In summary, natural, temporal and spatial variation in environmental conditions, as well as artificial selection, can strongly modulate growth-related traits covariations patterns. This should be considered to advance predictive approaches in functional ecology and biogeography.

Introduction

The identification and quantification of interspecific traits relationships is a long-standing goal in plant comparative biology (e.g. Kleiber 1932; Wright *et al.* 2004). Many plant traits coordinate with -or trade-off against- one another, through physiological processes which allocate resources according to their availability and strategies developed by plants to cope with environmental conditions (Díaz *et al.*, 2015). However, the ecophysiological mechanisms underlying those traits relationships are often not fully understood, partly because phylogenetic history can bias or blur them. In that case, exploring the robustness of traits relationships at different organizational levels, notably comparing populations of a given species, is a way to elucidate the drivers and constraints of these relationships (Messier *et al.*, 2016).

The intraspecific trait variability may arise from the adaptation or acclimation of population features to abiotic and biotic factors, which are neither stable nor homogenous in space or time. Although environment is a major and well-studied regulator of intraspecific trait variation, an interesting but less explored source of environmental variability for trait covariations is the *seasonality* (McKown *et al.*, 2013; Fajardo & Siefert, 2016). Indeed, plants, and especially long-lived ones, can endure strong shifts in environmental conditions across seasons over a year. Those shifts are inherently related to variations in environmental suitability for growth. Severe climatic conditions in a given season can select for some physiological adaptations (e.g. winter or summer dormancy, Gillespie and Volaire 2017) that do not maximize organismal growth, but rather survival and/or reproduction (Sibly & Calow, 1989). In such cases, one can expect a modification of traits relationships across seasons to fit environmental cues and optimize growth, survival or reproduction, only when necessary. Examining potential changes in traits covariations across seasons should improve our understanding of plant response to seasonality as well as elucidate potential trade-off driving patterns of traits, which both may improve predictions about species and populations response to global change (Parmesan & Hanley, 2015).

In particular, two specific relationships implying growth are worthwhile exploring: (i) the classical growth rate-specific leaf area relationship often reported in lab-grown seedlings (Lambers & Poorter, 2004) but not always verified in the field notably for adult plants (e.g. Iida *et al.* 2014a,b; Paine *et al.* 2015; Gibert *et al.* 2016); and (ii) the growth rate-plant size

relationship extensively discussed in metabolic scaling theories (Enquist *et al.*, 2007; Vasseur *et al.*, 2012).

First, the specific leaf area (SLA) defines the leaf area that can be deployed by using a given dry mass (Reich *et al.*, 1992). Its relationship with growth rate is supposed to be strongly positive since plant growth is assumed to be mainly driven by leaf surface (Lambers & Poorter, 2004), i.e. the higher SLA, the more photosynthetic capacity, and *in fine* the more the plant should grow quickly. Such association was reported in the classical species' strategies classification of Grime (1977) and in interspecific global patterns of traits related to resource allocation strategies (Wright *et al.*, 2004; Díaz *et al.*, 2015). However, growth is modulated throughout the year according to phenological rhythms whereas SLA (measured on adult and fully developed leaves) should remain relatively stable (but see McKown *et al.* 2013) since it reflects leaf morphological adaptation along environmental gradient (Poorter *et al.*, 2009; Jung *et al.*, 2010). In addition, some physiological adaptations to seasonal stresses, such as fructans concentration in reserve organs enhancing both drought and frost survival (Volaire, 1995; Sanada *et al.*, 2006; Østrem *et al.*, 2011), may use photosynthetic output to produce protective compounds instead of new tissues. Therefore, across seasons, and furthermore among populations adapted to various seasonal stresses, the growth rate-SLA relationship should vary according to seasonal –dynamic-resource allocations strategies.

Second, metabolic scaling theory established a link between organismal size and its metabolism (West *et al.*, 1999). Allometries are viewed as optimal traits correlations among a phenotype, reflecting physical constraints and natural selection (Enquist *et al.*, 2007). According to this theory, maximum plant height must scale with biomass growth rate (Price & Weitz, 2012), which was confirmed among extensive plant clades (Niklas & Enquist, 2001). However, to our knowledge, none have addressed the behavior of this relationship under the light of seasonal variations. If phenology and adaptations to harsh seasonal environmental conditions, such as plant dormancy, alters growth rates, the mechanic link connecting plant size to growth rate imply that maximum plant height should vary accordingly.

Testing the robustness of such relationships can be carried out across populations originating from contrasting biogeographic regions for a given species. More broadly, it is of primary interest

to test whether temporal (in this case, seasonality) and spatial drivers play a similar role on trait variations and covariations through the effect of similar environmental factors.

Interestingly, traits covariations can also be manipulated more directly through the use of artificial selection. Using domesticated populations has recently been proposed as a means to identify the biophysical constraints underlying functional relationships (Milla *et al.*, 2015). In an agricultural context, artificial selection is expected to select for fast-growing phenotypes that acquire resources more efficiently or more rapidly (Milla *et al.*, 2014). As a result, increasing investment in growth is expected to occur at the expense of strategies to resist abiotic and biotic stress (Mayrose *et al.*, 2011). If true, this could reveal inherent covariations or tradeoffs between some functionally linked traits wherein selection for one trait would result in the indirect selection of a related trait (or traits) (Denison, 2012; Milla *et al.*, 2015). Furthermore, studying the pattern of trait covariations among cultivars selected to be productive under various environmental pressures (e.g. Mediterranean drought vs. northern frost) should enable one to further detect if artificial selection has decoupled traits relationships.

Therefore, we investigated coordination of several growth-related traits across seasons in native populations and cultivars of a widespread perennial herbaceous species, *Dactylis glomerata* L. (cocksfoot), originating from a large latitudinal European gradient. This species is a good candidate for the study of trait variations and covariations since its ecotypes are broadly distributed in Europe, North Africa and Asia (Lumaret, 1988; Borrill, 1991), and exhibit major differences in growth patterns in response to seasonal variation in photoperiod and temperatures (Eagles, 1967; Treharne & Eagles, 1970; Eagles & Østgård, 1971). Along this strong climatic gradient, populations have contrasting strategies, ranging from frost tolerance in Northern populations to drought tolerance in Mediterranean ones (Cooper, 1964). In addition, as cocksfoot is a forage species, many cultivars have been selected, with some adapted to temperate regions and others to greater environmental constraints.

This study focused on intraspecific variability in functional leaf morphological traits (leaf width, specific leaf area and leaf dry mass content), whole-plant traits (flowering time, plant height and growth rate) and chemical traits (leaf nitrogen content and non-structural carbohydrates in reserve tissues). Nineteen native populations and cultivars of *D. glomerata* from Northern, Temperate and Mediterranean regions were grown in a common environment over one

year to address two questions: (i) Are covariations between traits robust over seasons and across biogeographic regions? We hypothesized that harsh conditions for growth (i.e., a harsh season or environment) favor stress-tolerant strategies and thus seasonal breaks in relationships between growth-related traits previously established in non-stressful conditions may occur. (ii) Does artificial selection affect seasonal trait variations and covariations? We hypothesized a shift toward fast-growth strategies and an improvement in resource-use efficiency that *in fine* modifies trait covariations. In that context, growth may have been favored to the detriment of seasonal adaptations to environmental stresses, thus seasonal shifts in traits covariations may be less pregnant than for native populations. In summary, we postulated that natural, temporal or spatial variation in environmental conditions, as well as artificial selection, can strongly modulate growth-related traits covariations patterns.

Materials and methods

Plant material—Nineteen tetraploid populations of *Dactylis glomerata* L. (cocksfoot), including ten native populations and nine cultivars, were selected from germplasm banks (i.e. collections of accessions) to be representative of three habitat climates: Mediterranean, temperate, and Nordic (Table 1). Both natural populations and cultivars will be referred to as ‘types’ hereafter. The native populations were chosen from a wide range of origin regions along a major latitudinal gradient from Norway to Morocco. They were therefore expected to exhibit contrasting patterns of growth and adaptive strategies (Cooper, 1964; Eagles, 1967, 1971). The cultivars were bred to produce aerial biomass under specific climatic conditions, ranging from dehydration tolerance in Mediterranean cultivars (e.g. Kasbah, Oram 1990) to frost tolerance in northern cultivars (e.g. Hattfjelldal, Rognli *et al.* 1993).

Experimental site and design—The experiment took place at the CNRS (Centre National de Recherche Scientifique) center in Montpellier, southern France (43°6’N, 3°8’E). The climate is Mediterranean, characterized by mild winters and hot, dry summers. Seeds from each *D. glomerata* population were sown in seedling trays in February 2013, and were then transplanted in May 2013 into pots (18 cm wide by 22cm deep) filled with 4L of substrate composed of 50% local soil and 50% sand.

Table 1. List of the 19 populations of *Dactylis glomerata*. Climatic data associated with their origins were collected from the WorldClim data set (<http://www.worldclim.org>; Hijmans et al., 2005). Seeds from Northern populations were provided by the Nordic Genetic Resource Center (NordGen). Temperate natives and cultivars populations, and populations 'Medly' and 'Porto', were provided by the plant genetic resources information system of the National Institute for Agronomical Research (INRA, France, Lusignan). Australian cultivars 'Uplands' and 'Sendance' (TasglobalSeed firm) originate from Spain and thus were considered as Mediterranean. The Sicilian and Moroccan native populations came from seed bank from University of Catania (Italy), and Rabat (Morocco), respectively.

Population	Country	Type	Biogeographic zone	Latitude	Longitude	Mean temperature (°C)	Mean rainfall (mm/year)	Rainfall of the driest month (mm/month)
Carnac	France	Native	Temperate	47.58	-3.07	11.7	893	153
Denmark	Denmark	Native	Northern	56.46	8.66	7.8	809	134
Fourchette	France	Native	Temperate	48.17	-2.75	10.8	857	153
Morocco 1	Morocco	Native	Mediterranean	33.1	-8.08	18	346	4
Morocco 9	Morocco	Native	Mediterranean	29.71	-8.96	16.2	246	5
Morocco 14	Morocco	Native	Mediterranean	33.59	-5.36	14.7	725	30
Norway	Norway	Native	Northern	60.25	9.68	1.9	768	118
Sicily	Italy	Native	Mediterranean	37.48	14.5	16.2	246	1
St Michel	France	Native	Temperate	48.63	-1.51	11.5	731	149
Sweden	Sweden	Native	Northern	60.5	24.22	4.8	613	93
Hattfjeldal	Norway	Cultivar	Northern					
Kasbah	Morocco	Cultivar	Mediterranean					
Loke	Sweden	Cultivar	Northern					
Ludac	France	Cultivar	Temperate					
Medly	France	Cultivar	Mediterranean					
Porto	Portugal	Cultivar	Temperate					
Sendance	Spain	Cultivar	Mediterranean					
Tammisto	Finland	Cultivar	Northern					
Uplands	Spain	Cultivar	Mediterranean					

Each pot contained four clonal individuals from a single accession (population) to ensure soil cover close to field conditions, with 13 replicate pots per population (total of 247 pots). From this time onward, the plants were grown under an open-ended polytunnel and kept fully irrigated and fertilized. Positions of pots were randomly modified multiple times during the experiment to minimize placement effects. Detailed climatic variables measured during the experiment are available in Appendix S1 [Supplementary Information]. In February 2014, three replicates of each population were transplanted into, 57 pots (3 pots per population) filled with the same potting mixture (see above) and fully irrigated in order to track plant phenology and evaluate flowering time in spring 2015. All measurements were performed always on the same plant of each 4L pot referred to as the ‘target’ plant hereafter, resulting in 13 replicates of each population (one per pot).

Plant measurements—Plant growth-related traits, leaf traits and water soluble carbohydrates concentrations were measured on adult plants from autumn 2013 to summer 2014. Autumn corresponded to October and November 2013, spring to March and April 2014, and summer to June and July 2014. During winter 2013-2014, Northern populations exhibited strong winter dormancy characterized by growth cessation (Lang *et al.* 1987); therefore plant material was not sufficient to allow leaf level traits measurements in winter. However, during this season, the biomass of plants which had still grown was harvested to complete ‘Annual production’ measurements (see below). Phenological traits (flowering phenology) were assessed in spring 2015.

Growth-related traits—Both maximum vegetative plant height and biomass growth rate were chosen to describe two dimensions of allometric relationships (Price & Weitz, 2012) and resource-allocation strategies (Reich, 2014). Vegetative plant height of each target plant was measured twice per week from the beginning of the season until height was constant for at least three consecutive measurements, i.e. the maximum (or asymptotic) plant height (cm). Aboveground biomass was obtained plant by clipping each target plant at the end of each season. The harvested plant material was then oven-dried at 65°C for 48h and weighed. The aboveground net vegetative biomass growth rate (Plant growth rate, g day^{-1}) was calculated as seasonal aboveground dry biomass divided by the number of days of growth. Annual production (g) was the sum of all harvests performed during the course of the year. Relative growth potential in

winter and summer (RGP win and RGP sum) were calculated by dividing the plant growth rate in winter (or summer) by the plant growth rate in spring. The vegetative growth rate in spring represents the optimal growth rate for all populations. Since dormancy is characterized by growth cessation (Lang *et al.*, 1987), RGP winter and summer should be interpreted as the inverse of dormancy.

Leaf traits—We measured leaf traits previously associated with leaf economics strategies (i.e. specific leaf area and leaf nitrogen content, Wright *et al.* 2004) and with adaptation to environmental stresses (i.e. leaf dry matter content, related to carbon conservation, Garnier *et al.* 2016; and leaf width, related to drought tolerance, Craine *et al.* 2013). All leaf trait measurements were performed on one single mature (fully developed) leaf from each target plant. Specific leaf area (SLA, $\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$), and leaf dry matter content (LDMC, mg g^{-1}) were determined following the procedure outlined by Pérez-Haguindeguy *et al.* (2013). Leaf width (mm) was measured at the widest part of the leaf. The percentage of total leaf nitrogen content (LNC, %) was determined by using an on-line continuous flow CN analyzer (Carlo Erba NA 1500- Dumas Method). A supplementary measurement of SLA was performed in spring 2015 on the same target plants and compared to SLA values obtained in spring 2014 to verify a lack of ontogenetic bias (Spearman's coefficient of correlation=0.75; $P < 0.001$).

Extraction and analysis of water-soluble carbohydrates—As the accumulation of water-soluble carbohydrates in reserve organs was previously associated with seasonal stress tolerance (Volaire, 1995; Sanada *et al.*, 2006; Hinch *et al.*, 2007), we evaluated fructan and sucrose content in leaf tiller bases, which are composed by meristematic tissue at the base of growing leaves surrounding by the sheaths of mature leaves. In each season, two tillers per target plant were sampled and the tiller bases (0-4 cm) were frozen, freeze-dried and ground. Water soluble carbohydrates (WSC; mainly composed by fructans, sucrose, glucose and fructose) were then extracted and separated by high-performance liquid chromatography (HPLC) on a cation exchange column (Sugar-PAK, 300 x 6.5mm, Millipore Waters, Milford, MA, USA) according to Amiard *et al.* (2003).

Phenological traits—Flowering phenology is related to environmental conditions (including environmental stresses; Weiher *et al.* 1999) and responds strongly to global change (Fitter & Fitter, 2002), however it is not often included in trait-based ecological studies (Laughlin, 2014).

Hence, to achieve more complete characterization of the studied populations, we monitored reproductive phenology in spring 2015 by recording the number of emergent inflorescences per pot three times a week. Flowering time (Julian days) was determined as the time when plants reached 50% of total emergence using a sigmoid curve fitted for each pot with a logistic model.

Data analysis—All statistical analyses were performed with Rstudio (version 0.98.501). In order to detect the influence of biogeographical origin or artificial selection on traits measured in each season, we fit linear mixed effects models to whole-plant trait (i.e., maximum plant height and growth rate) and organ-level traits (i.e., SLA, LNC, LDMC, leaf width and tiller base fructans and sucrose) for each season separately (package ‘lme4’, Bates *et al.*, 2015). Origin (Mediterranean, Temperate or Northern), type of populations (native or cultivated populations), and their interaction were included as fixed effects, while population was included as a random effect (N=247). To assess differences in fixed effects and interactions, Tukey’s post hoc tests were performed (‘multcomp’ package; Hothorn *et al.*, 2008). Pairwise relationships between SLA and plant growth rate, SLA and maximum plant height, and plant growth rate and maximum plant height were described for each season with Standardized Major Axis analyses (SMA, ‘smatr’ package; Warton *et al.* 2012). Analyses were performed on mean values per population and provided slope comparisons between native and cultivated populations (N=10 for natives populations, N=9 for cultivars). We used SMAs because our aim was to detect pairwise relationships rather than assess a causal relationship between one trait and another. Correlations of whole-plant traits and organ-level traits in autumn, spring and summer were analyzed by Multiple Factor Analysis (MFA, FactoMineR package; Lê *et al.* 2008), dedicated to datasets where variables are structured into groups. In our analysis, we included seasons as groups to avoid problem of balancing, since similar traits were repeatedly measured across seasons. It was performed on mean values per population for native populations and cultivars separately in order to visualize the effect of artificial selection on trait patterns. Origins and plant phenology (i.e., Annual production, RGP winter and summer, and Flowering time) were used as supplementary variables. Pairwise correlations between all measured traits for each season were evaluated using Pearson’s method (‘Hmisc’ package).

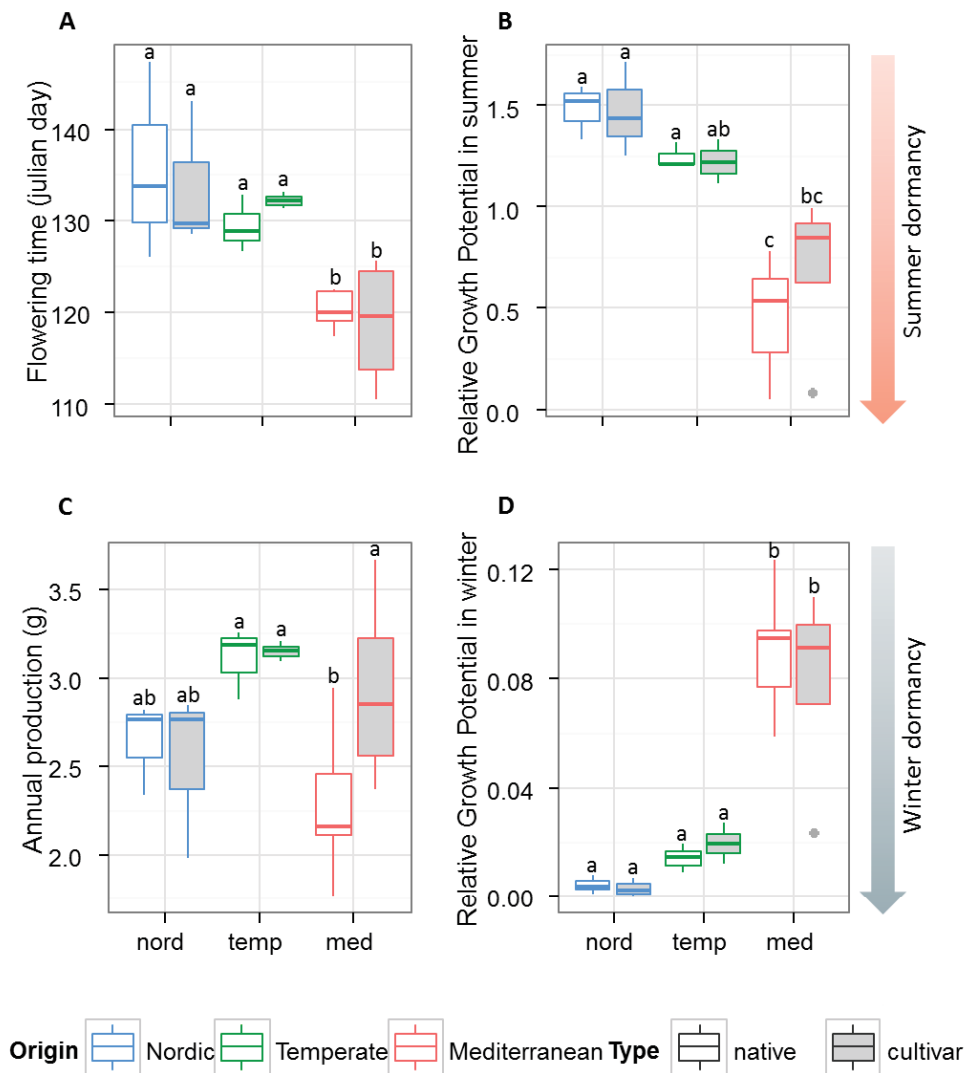


Figure 1. Variability in (A) flowering time (Julian day), (B) relative growth potential in summer (RGP summer), (C) annual production (g), and (D) relative growth potential in winter (RGP winter) for the 19 studied populations of *Dactylis glomerata* discriminated based on their origins (nor: Northern; temp: Temperate; med: Mediterranean) and type (native population vs. cultivar). Annual production (g) was determined as the sum of aboveground biomass harvested throughout the year. The bold line represents the median, box extends along the first and third quartile and whiskers do not exceed 1.5 interquartile ranges. Letters indicate significant differences of mean between both origins and types (Tukey test, P less than 0.05).

Results

Seasonality of studied populations—Cocksfoot populations from different origins expressed a large range of intraspecific variability in seasonal growth and phenology (Fig. 1). Overall, delayed flowering was positively correlated with relative growth potential in summer ($r=0.66$) and negatively with relative growth potential in winter ($r=-0.47$) (Appendix S2). Mediterranean populations were the earliest to flower, achieving 50% of inflorescence emergence in late April (Fig. 1A). As expected, they also exhibited the highest summer dormancy and the lowest winter dormancy (Fig. 1B and 1D). Their spring growth was two times greater than their summer growth. Conversely, Northern and Temperate populations had higher winter dormancy, delayed flowering until end of May, but produced approximately 1.5 times more biomass in summer than in spring (Fig. 1; Appendix S3). Despite these contrasting seasonal patterns, no significant difference in annual aboveground biomass production was detected among origins or types, except for the Mediterranean native populations, which produced significantly less annual aboveground biomass than Mediterranean cultivars and both Temperate types.

Intraspecific trait variability across seasons—At the whole-plant level, patterns of both plant growth rate and maximum plant height varied greatly across seasons (Fig. 2A and 2B). In autumn, for both native and cultivated populations, Mediterranean populations were taller and exhibited higher growth rates than Northern populations, while Temperate populations showed an intermediate pattern (Fig. 2A). No significant differences in these whole-plant traits were found in spring among origins or types (ANOVA; Table 2). In summer, we found no effect of type but a strong effect of biogeographical origin (Table 2): Mediterranean populations exhibited lower growth rates and shorter height, with a minimum height of 4 cm, while Northern populations measured at least 20 cm. At the leaf level, specific leaf area (SLA) ranged from 18.4 m² kg to

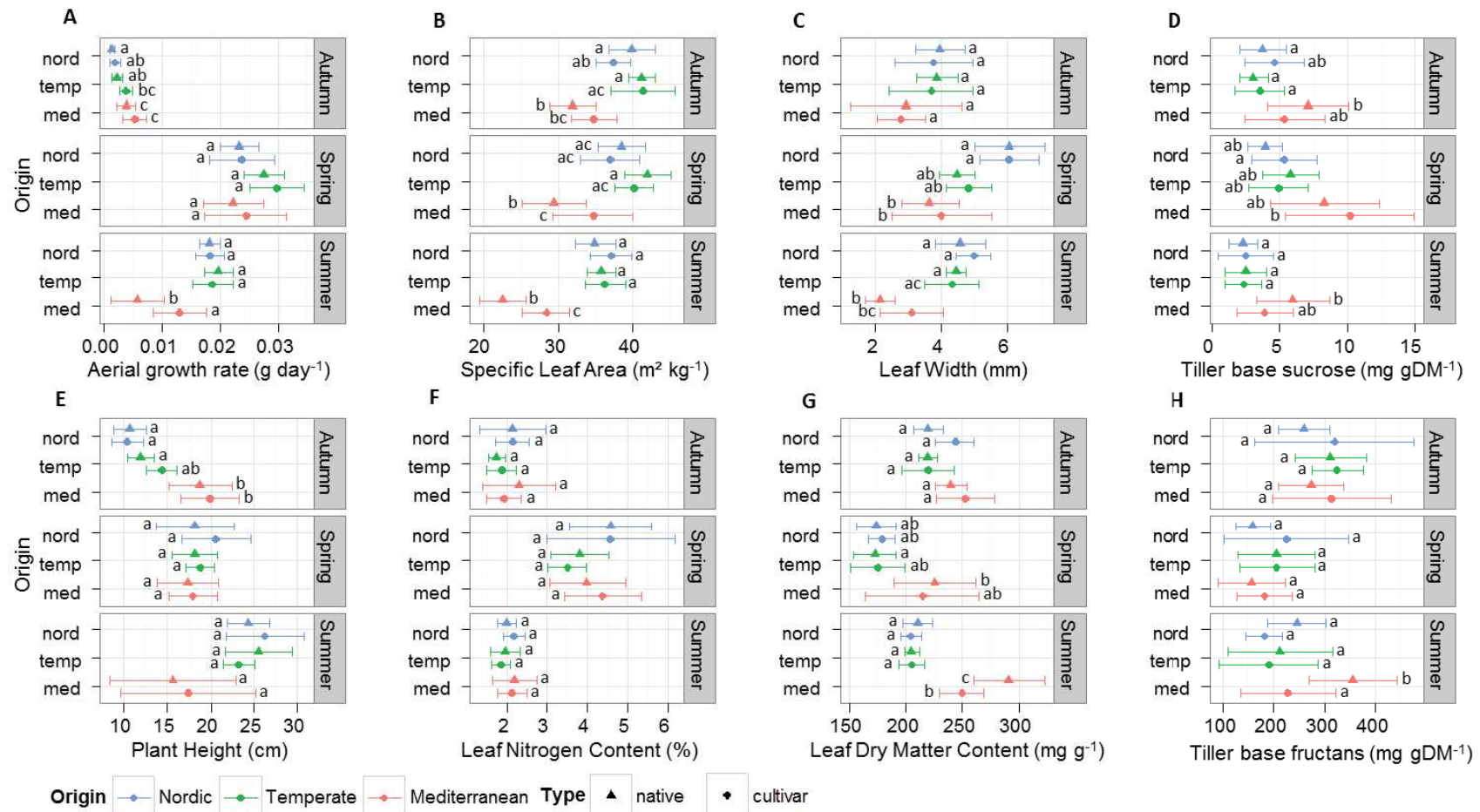


Figure 2. Range of mean plant traits measured in autumn, spring and summer for the 19 populations of *Dactylis glomerata* discriminated for origin (nor: Northern; temp: Temperate; med: Mediterranean) and type (native population vs. cultivar). Data were averaged by population. Mean values ± standard deviation are represented. Letters indicate post-hoc Tukey test results for each season independently and between both origins and types (P less than 0.05).

46.7 m² kg across seasons (Fig. 2C). Mediterranean native populations always exhibited lower values of SLA than both Northern and Temperate populations (Fig. 2C). In both spring and summer, SLA values of Mediterranean natives populations were significantly lower than those of cultivars (Tukey test, P less than 0.01). Leaf nitrogen content was higher in spring than in both autumn and summer regardless of origin (Fig. 2D), but did not differ between either origins or types (Table 2). Leaf dry mater content (LDMC) varied across seasons (Fig. 2E) and was around 22% higher in Mediterranean populations than in Temperate and Northern populations in both spring and summer, regardless of type. The LDMC of Mediterranean native populations was significantly higher than those of cultivars in summer (Tukey test, P less than 0.001). Mediterranean populations had smaller leaf width than Northern and Temperate populations in both spring and summer, but no differences between origins were found in autumn (Fig. 2F; Table 2) and no differences were found between types in autumn and spring. Fructans were the major compounds of water soluble carbohydrates (WSC) in tiller bases (85 to 95% of total WSC, data not shown) and their concentrations were similar between populations in autumn and spring regardless of origins and types (Fig. 2G; Table 2). In summer, tiller base fructan concentration was significantly higher in Mediterranean native populations (354 mg gDM⁻¹) than in both Mediterranean cultivars (228 mg gDM⁻¹) and other populations (around 210 mg gDM⁻¹). Tiller base sucrose concentration was 1.5 to 2 times higher in Mediterranean native populations than in both Northern and Temperate populations in summer (Fig. 2H).

Pairwise relationships—The covariation between SLA and whole-plant traits (i.e., growth rate and maximum plant height) reversed from negative to positive across seasons (Fig. 3; Appendix S2) with differences between native and cultivated populations (Fig. 3A and 3B). As shown in Table 3, both growth rate and maximum plant height of native populations correlated negatively with SLA in autumn, exhibited no significant relationship in spring, but were positively correlated to SLA in summer. In contrast, within cultivars, no significant relationships between SLA and growth rate or SLA and maximum plant height was found in autumn or spring, but a positive correlation was found in summer. In summer, slopes indicating relationships between SLA and growth rate and between SLA and plant height did not differ significantly between native populations and cultivars (Table 3).

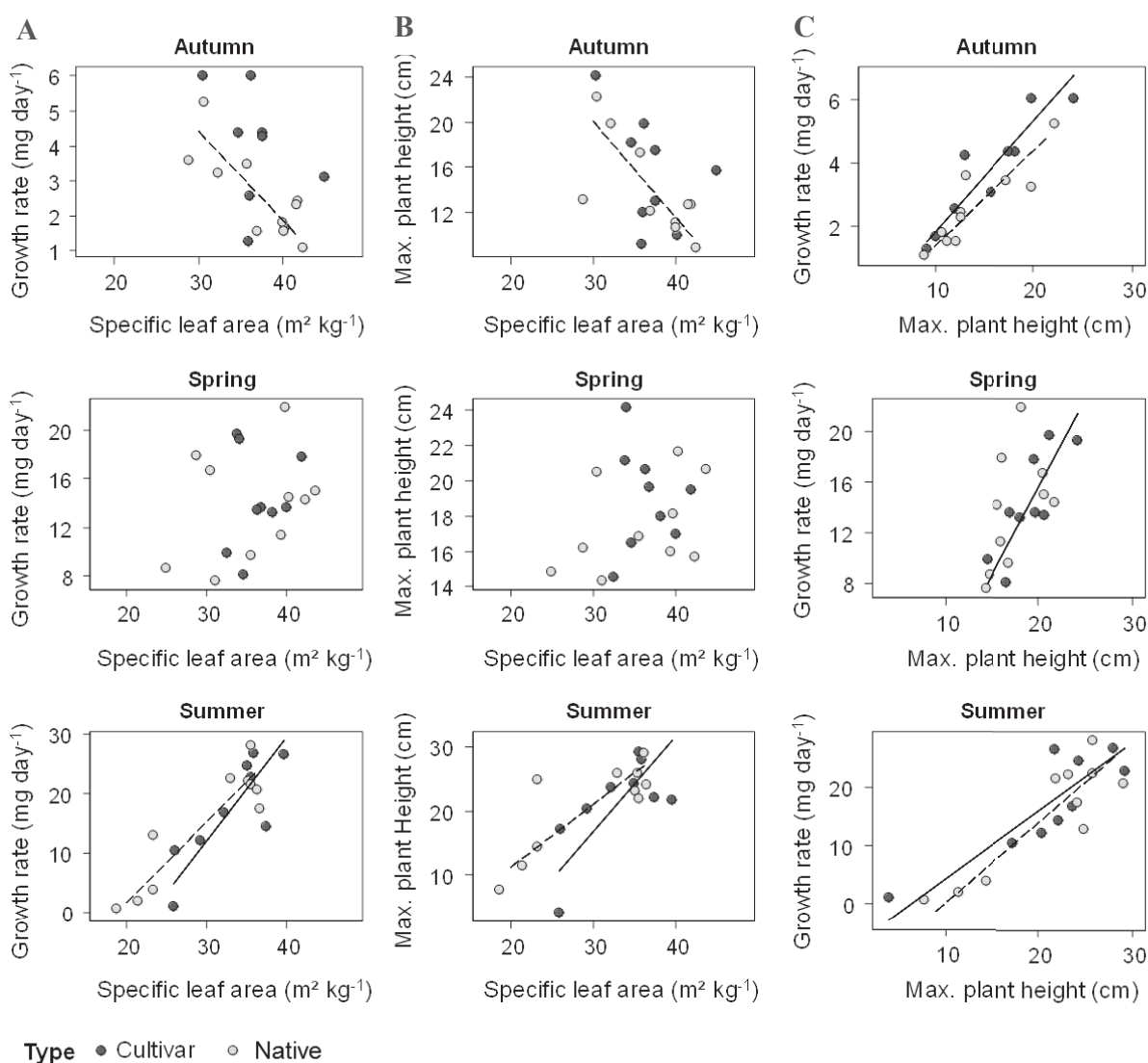


Figure 3. Covariations between (A) specific leaf area (SLA, m² kg⁻¹) and plant growth rate (mg day⁻¹); (B) SLA and maximum plant height (cm); and (C) maximum plant height and plant growth rate, across seasons for cultivars (black dots) and native populations (grey dots) of *Dactylis glomerata*. Each point corresponds to population mean. Standardized Major Axis (SMA) regression lines are shown for cultivars (solid line) and native (dotted line) populations only when significant (P less than 0.05). Results of standardized major axis (SMA) analyses are summarized in Table 3.

Plant growth rate and maximum plant height were highly positively correlated in autumn, spring and summer (Fig. 3C; Appendix S2). However, the robustness of the covariation differed between types across seasons (Fig. 3C; Table 3). The plant growth rate-maximum plant height relationship held for cultivars throughout seasons while native populations exhibited a positive relationship in autumn and summer but no significant covariation in spring. In autumn and spring, when both native and cultivated populations exhibited significant covariations between whole-plant traits, the slopes of relationships were not significantly different between types (Table 3).

Seasonal pattern of covariations—Multiple factor analysis (MFA) performed on whole-plant traits and organ-level traits revealed that trait covariations differed across seasons (Fig. 4). The first two axes explained 70% and 63% of the total trait variation for native populations and cultivars, respectively. For both types, summer traits more efficiently discriminated among populations, particularly along the first axis (Appendix S4). Across seasons and for both types, the first axis (PC1) was identified as an axis of resource capture and use, with which both SLA and whole-plant traits were closely correlated. Overall, patterns of leaf trait (i.e., SLA, leaf width, leaf nitrogen content and LDMC) covariation along the first and second axes were more stable than those of whole-plant traits, for which coordinates along the first axis shifted from positive in autumn to negative in both spring and summer. The patterns of covariations between fructan concentration and other traits were also highly labile across seasons, whereas sucrose concentration always exhibited a negative relationship with SLA. Across seasons, SLA was positively correlated with both relative growth potential in summer and flowering time, and negatively with relative growth potential in winter (Appendix S2). The second axis (PC2, accounting for 14% and 19% of variance for native populations and cultivars, respectively, was primarily associated with leaf nitrogen content across seasons. As a result of all trait covariations and irrespective of season and for both types, an opposition was detected between Mediterranean populations and both Temperate and Northern populations along PC1 (Fig. 4B).

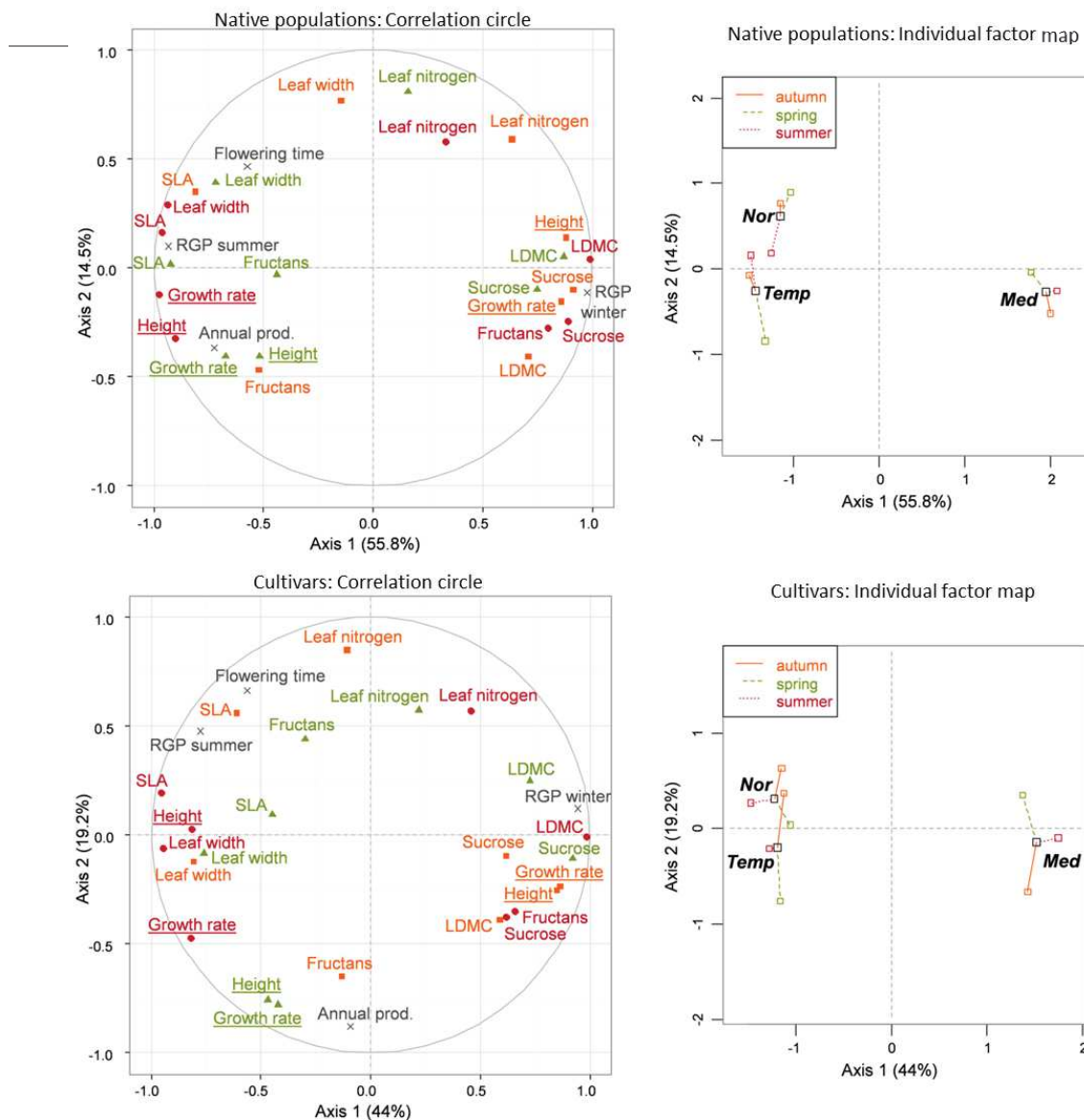


Figure 4. Multiple factor analysis (MFA) for native populations and cultivars of *Dactylis glomerata*. Seasonal variables are displayed on the correlation circle in orange (autumn), green (spring) or red (summer): specific leaf area (SLA, $\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$), leaf dry matter content (LDMC, mg g^{-1}), leaf nitrogen content (Leaf nitrogen, %), leaf width (mm), maximum plant height (height, cm), plant growth rate (growth rate, g day^{-1}), tiller base sucrose (Sucrose, mg gDM^{-1}) and tiller base fructans (Fructans, mg gDM^{-1}). Supplementary variables are represented in grey: annual production (g), flowering time (day) and relative growth potential for winter and summer (RGP win and RGP sum). Whole plant traits have been underlined for clarity. The individual factor map show partial points associated to each origin of *D. glomerata* (nor: Northern; temp: Temperate; med: Mediterranean) according to the season. Each category lies in the center of gravity of the individuals belonging to it.

Discussion

Most previous studies of intraspecific trait variability and traits covariations have mainly focused on the spatial source of variability, with less concern for temporal variation in environmental parameters caused by seasonality (but see McKown *et al.* 2013; Fajardo & Siefert 2016). Our study provided a practical illustration of ‘dynamic’ traits relationships that cannot be fully understood without taking into account the coupling between spatial and temporal drivers.

Spatial and temporal drivers of covariations between plant traits—Our first hypothesis stated that the covariations between traits may vary over seasons and across biogeographic regions. Our results confirm this hypothesis since, among 19 populations of *D. glomerata* adapted to different climates, seasonality drove important variations in growth-related traits, which in turn caused strong shifts in the covariation between whole-plant traits (i.e., plant height and growth rate) and leaf traits. The pattern of trait variation and covariation across seasons appear to reflect phenological adaptations to temporal variation in environmental resources, which are closely related to the biogeographic origins of populations. Consistently with earlier studies on cocksfoot, we found strongly contrasting phenological patterns among populations originating from a large European latitudinal gradient (Eagles 1967, 1971; Treharne and Eagles 1970; Eagles and Ostgard 1971). In particular, the patterns of dormancy observed in Northern and Mediterranean populations corresponded to seasonal limitations in their native environments (Knight, 1962; Vegis, 1964). Northern populations were winter dormant, while Mediterranean populations exhibited summer dormancy, an adaptive strategy characterized by growth reduction, or cessation, found in very few herbaceous species and associated with survival under severe summer drought (Volaire & Norton, 2006). Northern populations delayed flowering until May, responding to long day length as previously predicted for higher latitude plants that should avoid late frost in spring (Samach & Coupland, 2000). Conversely, Mediterranean populations flowered earliest, an adaptation associated with drought escape in herbaceous species, allowing them to ensure seed maturation before the onset of drought (Kooyers, 2015).

Table 2. Results of mixed models testing for the effects of type, origin of *Dactylis glomerata* and their interaction in autumn, spring and summer on specific leaf area ($\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$), leaf dry matter content (mg g^{-1}), leaf width (mm), maximum plant height (cm), aboveground growth rate (g day^{-1}), leaf nitrogen content (%), tiller base sucrose (mg gDM^{-1}) and tiller base fructans (mg gDM^{-1}).

Trait / Season	Fixed effect		
	Type	Origin	Type*Origin
Specific leaf area ($\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$)			
Autumn	0.12ns	25.04***	2.89ns
Spring	2.72ns	50.13***	0.01*
Summer	10.53**	170.59***	4.90ns
Leaf dry matter content (mg g^{-1})			
Autumn	2.69ns	7.90*	1.35ns
Spring	0.21ns	16.48***	0.66ns
Summer	7.11**	69.46***	6.77*
Leaf width (mm)			
Autumn	0.19ns	3.08ns	0ns
Spring	0.65ns	28.24***	0.53ns
Summer	3.91*	61.35***	3.22ns
Maximum plant height (cm)			
Autumn	1.09ns	39.34***	0.85ns
Spring	1.37ns	2.02ns	0.27ns
Summer	0.09ns	12.53**	0.46ns
Aboveground growth rate (g day^{-1})			
Autumn	8.37**	45.60***	1.36ns
Spring	0.16ns	2.34ns	1.04ns
Summer	1.41ns	41.33***	2.81ns
Leaf nitrogen content (%)			
Autumn	0.79ns	2.33ns	1.56ns
Spring	0.01ns	2.77ns	0.37ns
Summer	0.01ns	1.33ns	0.59ns
Tiller base sucrose (mg gDM^{-1})			
Autumn	0.31ns	13.21***	2.79ns
Spring	0.35ns	15.87***	0.99ns
Summer	2.82ns	22.51***	4.10ns
Tiller base fructans (mg gDM^{-1})			
Autumn	3.05ns	1.42ns	0.52ns
Spring	2.26ns	2.34ns	1.15ns
Summer	12.46***	14.28***	3.59ns

Notes: F values. ***, $P < 0.001$; **, $P < 0.01$; *, $P < 0.05$; ns, non-significant.

From organ to whole-plant levels, the trait values expressed by Mediterranean cocksfoot in summer —namely low SLA, high leaf dry mass content (LDMC), smaller leaf width, accumulation of carbohydrates in reserve organs, reduced aboveground net biomass growth rate and low maximum plant height— are consistent with the spectrum of functional trait values previously reported to characterize populations, or species, adapted to drought prone environments (e.g. Volaire *et al.* 1998a,b; Wright *et al.* 2004; Poorter *et al.* 2009; Ryser and Aeschlimann 1999). Thus, for Mediterranean populations at least, growth rhythms and leaf traits appear coordinated throughout seasons in an integrated way based on phenological, physical and physiological adaptations.

More particularly, the relationship between growth rate and SLA was highly labile in native populations. We found a positive relationship in summer, when non-dormant populations had larger leaves likely enhancing photosynthesis for biomass production under timely favorable environmental conditions, while the dormant (i.e., Mediterranean) populations showed both low SLA and reduced growth, favoring survival to potential summer drought. In autumn, the relationship between growth rate and SLA shifted to negative since Northern native populations reduced their growth toward winter dormancy but still presented high SLA. Meanwhile, Mediterranean native populations have re-grown under our Mediterranean warm autumn after dormancy ending, although they always exhibited lower values of SLA than populations from Northern and temperate regions. The lack of relationship found between growth rate and SLA in spring probably reflected the transition between two environmental stresses (winter frost and summer drought) which differently impact growth rates of *D. glomerata* populations. This result challenges the expectation of a stable relationship between leaf traits and plant size previously hypothesized in several studies (Diaz *et al.*, 2004; Laliberté *et al.*, 2012; Price *et al.*, 2014). It demonstrates that population (or species) traits covariations measured across biomes characterized by contrasting seasonal limitations, may be temporarily modified by dynamic resource allocations, leading to possible misinterpretation of functional linkage between them. As illustrated by the accumulation of sucrose (a precursor of fructans; Ruan 2014) in spring followed by fructans in summer in Mediterranean populations, resources may be taken up at one favorable moment and stocked in reserve organs to survive harsh periods instead of being used immediately to fuel growth (Voltaire, 1995; Voltaire *et al.*, 1998a) leading to a temporal decoupling of organ-level and whole-plant traits.

Table 3. Results of standardized major axis (SMA) analysis performed on the relationships between specific leaf area (SLA, $m^2 kg^{-1}$), plant growth rate (Growth rate, $g day^{-1}$) and maximum plant height (Height, cm), at each season.

Season	Y-X variables	Type of cocksfoot	SMA slope(mean[CI])	R ²	P-value
Autumn	Growth rate – SLA	Natives	-0.25[-0.41; -0.15]	0.62	0.006**
		Cultivars	-0.43[-0.89; -0.21]	0.21	0.20ns
Spring	Growth rate – SLA	Natives	0.69[0.34; 1.42]	0.09	0.38ns
		Cultivars	1.29[0.58; 2.85]	0.03	0.64ns
Summer	Growth rate – SLA	Natives	1.36[0.98; 1.89]	0.83	<0.001***
		Cultivars	1.76[1.09; 2.84]	0.69	0.005**
Autumn	Height – SLA	Natives	-0.85[-1.47; -0.49]	0.5	0.02*
		Cultivars	-1.24[-2.56; -0.60]	0.2	0.20ns
Spring	Height – SLA	Natives	0.40[0.20; 0.80]	0.19	0.20ns
		Cultivars	-0.92[-2.07; -0.41]	0.0004	0.95ns
Summer	Height – SLA	Natives	0.98[0.62; 1.54]	0.67	0.003**
		Cultivars	1.49[0.81; 2.73]	0.48	0.03*
Autumn	Growth rate – Height	Natives	0.29[0.20; 0.42]	0.78	<0.001***
		Cultivars	0.35[0.24; 0.49]	0.84	<0.001***
Spring	Growth rate – Height	Natives	1.71[0.89; 3.29]	0.26	0.13ns
		Cultivars	1.39[0.85; 2.28]	0.66	0.007**
Summer	Growth rate – Height	Natives	1.38[0.96; 1.99]	0.79	<0.001***
		Cultivars	1.17[0.75; 1.84]	0.73	0.003**

Notes: SMA: standardized major axis regression. ***, $P < 0.001$; **, $P < 0.01$; *, $P < 0.05$; ns, non-significant. Significant SMA slopes P-values are in bold.

The storage of reserves as soluble carbohydrates, especially fructans, may contribute to preserve meristematic shoot tissues to dehydration through membrane stabilization (Hincha *et al.*, 2007; Zwicke *et al.*, 2015). Although fructan accumulation during autumn has been associated with winter hardiness in a previous study of cocksfoot (Sanada *et al.*, 2006), no difference in fructan concentration was found in autumn within our populations. Since fructan accumulation in temperate grasses (including cocksfoot) in autumn may be induced by temperatures below 10°C (Chatterton *et al.*, 1989), we suggest that the low accumulation of fructans in autumn in the Northern populations may be explained by the particularly warm autumn under the experimental Mediterranean climate conditions (10-17°C, Appendix S1). Indeed, as plants were fully irrigated during all seasons, most traits only discriminated significantly among origins of cocksfoot in our study in summer, i.e. when the hot conditions of our Mediterranean common environment may have enhanced the expression of plasticity in summer growth potential and in other traits that are adaptive in this environment. This could also explain the lack of differences between most of traits measured on Temperate and Northern populations. Replicating the same experiment in a cooler location may help to discriminate the respective roles of genetics and environmental conditions (i.e., plasticity) on plant trait patterns.

At the whole-plant level, the relationship between plant growth rate and maximum plant height (as a proxy for size) was, as expected by allometric theory (Price & Weitz, 2012), positive irrespective of the season. However, both the intercept and slope of this covariation varied between seasons, suggesting temporal differences in resources allocation to optimize either size expansion or dry matter content (Price & Weitz, 2012). Overall, these results emphasize the dynamic nature of core trait-trait relationships. Further, it cautions against making generalizations about the intrinsic drivers of trait coordination, and fuels the debate about the pertinence of using species mean trait values in functional ecology (Albert *et al.*, 2011), especially when measurements are restricted for instance at the ‘peak of vegetation’ (McKown *et al.*, 2013) and performed on widely distributed species.

Artificial selection affects plant trait covariations—Our study compared cultivars and native populations of *D. glomerata* assuming that artificial selection could be a potential driver of plant trait covariations and functional coordination within the phenotype (Milla *et al.*, 2015). First, we found that Mediterranean cultivars produced more annual aboveground biomass than

Mediterranean native populations, probably because native populations were more summer dormant. In addition, Mediterranean cultivars exhibited less evidence of organ-level trait adaptation to water limitation than Mediterranean native populations in summer (higher SLA, lower LDMC, larger leaves and a lower fructan concentration in tiller base than native populations in summer). This confirms a shift toward yield-enhancing investment over the course of domestication (Milla *et al.*, 2014; Vilela & González-Paleo, 2015), even in cultivated populations selected for drought prone environments. In that case, we would also expect higher leaf nitrogen content in cultivars. Our findings refuted this hypothesis. As plants were fully fertilized, this suggests that tissue nitrogen concentration is affected by soil nitrogen availability (Chapin, Stuart *et al.*, 1990; Ordoñez *et al.*, 2009; Kazakou *et al.*, 2014) and that plants may adjust their nutrient uptake capacity in favorable environments (Aerts & Chapin, 2000). Whereas organ-level traits varied according to the type of *D. glomerata*, artificial selection did not affect seasonal plant growth rate or seasonal maximum plant height. Hence, the effect of artificial selection differed according to the trait under consideration, which impacted certain trait relationships. Thus, covariations between either plant growth rate or maximum plant height and specific leaf area across seasons were negative in autumn only for native populations, while they were significantly positive for both types in summer. Similarly, the positive relationship between plant growth rate and maximum plant height held for both native populations and cultivars in autumn and summer, but was significant only for cultivars in spring. Those patterns of covariations were, again, mainly driven by the expression of a stronger drought-adaptive strategy in Mediterranean native populations. As a result, the lack of relationship between plant growth rate and maximum plant height in spring for native populations coincides with maximization of the expression of a suite of trait values associated with drought tolerance (i.e. lower specific leaf area, higher leaf dry matter content, accumulation of non-structural carbohydrates). This suggests that photosynthetic compounds were stored to cope later with summer drought rather than used immediately to sustain growth. These results highlight that Mediterranean native populations exhibited phenotype-level coordination of phenological and physiological traits to anticipate harsh environmental conditions for growth, while cultivars do not. This result is consistent with the general trend of domesticated populations to be less stress tolerant than naturally occurring populations (Mayrose *et al.*, 2011). However, it is unclear whether this result reflects a true decline in stress tolerance during the breeding process or through natural selection

under cultivation (since agricultural conditions should optimize conditions for growth; (Abbo *et al.*, 2014; Milla *et al.*, 2015), or if the favorable conditions of our fully irrigated and fertilized common garden did not permit full expression of stress functional strategies in cultivars. Exploration of the effect of artificial selection on trait-trait relationships should benefit from testing whole-plant trait and organ-level trait coordination under more realistic environmental conditions, and from an experimental design that allows for partitioning of genetic and environmental variance components. Nevertheless, our results question the extent to which breeding can create new phenotypes beyond the constraints of trait covariations identified in native populations. This is a major challenge that may provide novel perspectives on the mechanisms underlying trait evolution (Donovan *et al.*, 2011).

Conclusion—Overall, our study stressed the importance of intraspecific variability and highlighted the role of both spatial (environmental) and temporal (seasonal) drivers of intraspecific trait variation to elucidate the functional coordination of traits into an integrated phenotype. We demonstrated the existence of ‘dynamic’ relationships between whole-plant traits and organ-level traits, which rest on phenological adaptations associated with seasonal limitations for growth. Thus we suggest that the robustness of some traits relationships should be addressed by taking into account temporal sources of trait variation, particularly when they involve whole-plant traits or in fluctuating environments. Finally, our study emphasizes the need to focus on within-species variations in functional biogeography (Violle *et al.*, 2014) in order to better explore the drivers of traits covariation and, further, improve predictions of species’ potential to adapt to climate change.

Acknowledgements

We thank Pascal Chapon for excellent technical assistance, the ‘Terrain d’expérience’ platform and the Plateforme d’Analyses Chimiques en Ecologie both at CEFÉ-CNRS (Labex CEMEB); Marie-Laure Decau for helpful support on sugar analysis, P. Barre for genetic analysis.

Literature cited

Abbo S, Pinhasi van-Oss R, Gopher A, Saranga Y, Ofner I, Peleg Z. 2014. Plant domestication versus crop evolution: a conceptual framework for cereals and grain legumes. *Trends in plant science* **19**: 351–60.

Aerts R, Chapin FS. 2000. The Mineral Nutrition of Wild Plants Revisited: A Re-evaluation of Processes and Patterns. *Advances in Ecological Research* **30**: 1–67.

Albert CH, Grassein F, Schurr FM, Vieilledent G, 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.

Amiard V, Morvan-Bertrand A, Billard J-P, Huault C, Keller F, Prud'homme M-P. 2003. Fructans, but not the sucrosyl-galactosides, raffinose and loliose, are affected by drought stress in perennial ryegrass. *Plant physiology* **132**: 2218–29.

Bates D, Maechler M, Bolker B, Walker S. 2015. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software* **67**: 1–48.

Borrill M. 1991. Evolution and genetic resources in cocksfoot. In: Tushiya & Gupta, ed. *Chromosome Engineering in Plants: Genetics, Breeding, Evolution, Part B*. Elsevier Science Publishers, 379–398.

Chapin, Stuart F, Schulze E-D, Mooney HA. 1990. The ecology and economics of storage in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* **21**.

Chatterton NJ, Harrison P a., Bennett JH, Asay KH. 1989. Carbohydrate partitioning in 185 accessions of gramineae grown under warm and cool temperatures. *Journal of Plant Physiology* **134**: 169–179.

Cooper JP. 1964. Climatic variation in forage grasses I. *Journal of Applied Ecology* **1**: 45–61.

Craine JM, Ocheltree TW, Nippert JB, Towne EG, Skibbe AM, Kembel SW, Fargione JE. 2013. Global diversity of drought tolerance and grassland climate-change resilience. *Nature Climate Change* **3**: 63–67.

- Denison RF. 2012.** *Darwinian Agriculture: How Understanding Evolution Can Improve Agriculture*. Princeton University Press.
- Diaz S, Hodgson JG, Thompson K, Cabido M, Cornelissen JHC, Jalili a., Montserrat-Martí G, Grime JP, Zarrinkamar F, Asri Y, et al. 2004.** The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science* **15**: 295–304.
- Díaz S, Kattge J, Cornelissen JHC, Wright IJ, Lavorel S, Dray S, Reu B, Kleyer M, Wirth C, Prentice IC, et al. 2015.** The global spectrum of plant form and function. *Nature* **529**: 167–171.
- Donovan LA, Maherali H, Caruso CM, Huber H, de Kroon H. 2011.** The evolution of the worldwide leaf economics spectrum. *Trends in ecology & evolution* **26**: 88–95.
- Eagles CF. 1967.** The effect of temperature on vegetative growth in climatic races of *Dactylis glomerata* in controlled environments. *Annals of Botany* **31**: 31–39.
- Eagles CF. 1971.** Effect of photoperiod on vegetative growth in two natural populations of *Dactylis glomerata* L. *Annals of Botany* **35**: 75–86.
- Eagles CF, Østgård O. 1971.** Variation in growth and development in natural populations of *Dactylis glomerata* from norway and portugal. I-Growth analysis. *Journal of Applied Ecology* **8**: 367–381.
- Enquist BJ, Tiffney BH, Niklas KJ. 2007.** Metabolic Scaling and the Evolutionary Dynamics of Plant Size, Form, and Diversity: Toward a Synthesis of Ecology, Evolution, and Paleontology. *International Journal of Plant Sciences* **168**: 729–749.
- Fajardo A, Siefert A. 2016.** Phenological variation of leaf functional traits within species. *Oecologia* **180**: 951–959.
- Fitter AH, Fitter RSR. 2002.** Rapid changes in flowering time in British plants. *Science* **296**: 1689–1691.
- Garnier E, Navas M-L, Grigulis K. 2016.** *Plant Functional Diversity - Organism traits, community structure, and ecosystem properties*. Oxford University Press.

- Gibert A, Gray EF, Westoby M, Wright IJ, Falster DS. 2016.** Plant species traits and growth rates: meta-analysis shows correlations change with plant size, as predicted. *Journal of Ecology* **104**: 1488–1503.
- Gillespie LM, Volaire FA. 2017.** Are winter and summer dormancy symmetrical seasonal adaptive strategies? The case of temperate herbaceous perennials. *Annals of Botany* **119**: 311–323.
- Grime JP. 1977.** Evidence for the Existence of Three Primary Strategies in Plants and Its Relevance to Ecological and Evolutionary Theory. *The American Naturalist* **111**: 1169–1194.
- Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A. 2005.** Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* **25**: 1965–1978.
- Hincha DK, Livingston DP, Premakumar R, Zuther E, Obel N, Cacela C, Heyer AG. 2007.** Fructans from oat and rye: Composition and effects on membrane stability during drying. *Biochimica et Biophysica Acta - Biomembranes* **1768**: 1611–1619.
- Hothorn T, Bretz F, Westfall P. 2008.** Simultaneous Inference in General Parametric Models. *Biometrical Journal* **50**: 346–363.
- Iida Y, Kohyama TS, Swenson NG, Su SH, Chen CT, Chiang JM, Sun IF. 2014a.** Linking functional traits and demographic rates in a subtropical tree community: The importance of size dependency. *Journal of Ecology* **102**: 641–650.
- Iida Y, Poorter L, Sterck F, Kassim AR, Potts MD, Kubo T, Kohyama TS. 2014b.** Linking size-dependent growth and mortality with architectural traits across 145 co-occurring tropical tree species. *Ecology* **95**: 353–363.
- Jung V, Violle C, Mondy C, Hoffmann L, Muller S. 2010.** Intraspecific variability and trait-based community assembly. *Journal of Ecology* **98**: 1134–1140.
- Kazakou E, Violle C, Roumet C, Navas ML, Vile D, Kattge J, Garnier E. 2014.** Are trait-based species rankings consistent across data sets and spatial scales? *Journal of Vegetation Science* **25**: 235–247.

- Kleiber M. 1932.** Body size and metabolism. *Hilgardia* **6**: 315–353.
- Knight R. 1962.** A comparison of seasonal plant growth in a northern European and a Mediterranean climate. Report of the Welsh Plant Breeding Station. University College of Wales, 102–114.
- Kooyers NJ. 2015.** The evolution of drought escape and avoidance in natural herbaceous populations. *Plant science : an international journal of experimental plant biology* **234**: 155–62.
- Laliberté E, Shipley B, Norton DA, Scott D. 2012.** Which plant traits determine abundance under long-term shifts in soil resource availability and grazing intensity? *Journal of Ecology* **100**: 662–677.
- Lambers H, Poorter H. 2004.** Inherent Variation in Growth Rate Between Higher Plants: A Search for Physiological Causes and Ecological Consequences. *Advances in Ecological Research* **34**: 283–362.
- Lang GA, Early JD, Martin GC, Darnell RL. 1987.** Endo-, para-, and ecodormancy: physiological terminology and classification for dormancy research. *HortScience* **22**: 371–377.
- Laughlin DC. 2014.** The intrinsic dimensionality of plant traits and its relevance to community assembly. *Journal of Ecology* **102**: 186–193.
- Lê S, Josse J, Husson F. 2008.** FactoMineR: An R Package for Multivariate Analysis. *Journal of Statistical Software* **25**: 1–18.
- Lumaret R. 1988.** Cytology, genetics, and evolution in the genus *Dactylis*. *CRC Critical Reviews in Plant Sciences* **7**: 55–91.
- Mayrose M, Kane NC, Mayrose I, Dlugosch KM, Rieseberg LH. 2011.** Increased growth in sunflower correlates with reduced defences and altered gene expression in response to biotic and abiotic stress. *Molecular ecology* **20**: 4683–94.
- McKown AD, Guy RD, Azam MS, Drewes EC, Quamme LK. 2013.** Seasonality and phenology alter functional leaf traits. *Oecologia* **172**: 653–65.
- Messier J, McGill BJ, Enquist BJ, Lechowicz MJ. 2016.** Trait variation and integration across

scales: Is the leaf economic spectrum present at local scales? *Ecography* **39**: 1–13.

Milla R, Morente-Lopez J, Alonso-Rodrigo J, Martin-Robles N, Chapin III FS. 2014. Shifts and disruptions in resource-use trait syndromes during the evolution of herbaceous crops. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **281**: 20141429.

Milla R, Osborne CP, Turcotte MM, Violle C. 2015. Plant domestication through an ecological lens. *Trends in ecology & evolution* **30**: 463–469.

Niklas KJ, Enquist BJ. 2001. Invariant scaling relationships for interspecific plant biomass production rates and body size. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **98**: 2922–2927.

Oram RN. 1990. *Register of australian herbage plant cultivars*. CSIRO Publishing.

Ordoñez JC, Van Bodegom PM, Witte JPM, Wright IJ, Reich PB, Aerts R. 2009. A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility. *Global Ecology and Biogeography* **18**: 137–149.

Østrem L, Rapacz M, Jørgensen M, Höglind M. 2011. Effect of developmental stage on carbohydrate accumulation patterns during winter of timothy and perennial ryegrass. *Acta Agriculturae Scandinavica, Section B - Plant Soil Science* **61**: 153–163.

Paine CET, Amissah L, Auge H, Baraloto C, Baruffol M, Bourland N, Bruelheide H, Daïnou K, de Gouvenain RC, Doucet J-L, et al. 2015. Globally, functional traits are weak predictors of juvenile tree growth, and we do not know why (D Gibson, Ed.). *Journal of Ecology* **103**: 978–989.

Parmesan C, Hanley ME. 2015. Plants and climate change: complexities and surprises. *Annals of Botany* **116**: 849–864.

Pérez-Harguindeguy N, Diaz S, Garnier E, Lavorel S, Poorter H, Jaureguiberry P, Bret-Harte MS, Cornwell WK, Craine JM, Gurvich DE, et al. 2013. New Handbook for standardized measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* **61**: 167–234.

- Poorter H, Niinemets Ü, Poorter L, Wright IJ, Villar R. 2009.** Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): A meta-analysis. *New Phytologist* **182**: 565–588.
- Price C a., Weitz JS. 2012.** Allometric covariation: A hallmark behavior of plants and leaves. *New Phytologist* **193**: 882–889.
- Price C a., Wright IJ, Ackerly DD, Niinemets Ü, Reich PB, Veneklaas EJ. 2014.** Are leaf functional traits ‘invariant’ with plant size and what is ‘invariance’ anyway? *Functional Ecology* **28**: 1330–1343.
- Reich PB. 2014.** The world-wide ‘fast-slow’ plant economics spectrum: A traits manifesto. *Journal of Ecology* **102**: 275–301.
- Reich PB, Walters MB, Ellsworth DS. 1992.** Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monographs* **62**: 365–392.
- Rognli OA, Solberg ET, Schjelderup I. 1993.** Breeding Fodder Crops for Marginal Conditions. 18th Eucarpia Fodder Crops Section Meeting. Loen, Norway: Springer Science & Business Media, 330.
- Ruan Y-L. 2014.** Sucrose Metabolism: Gateway to Diverse Carbon Use and Sugar Signaling. *Annual Review of Plant Biology* **65**: 33–67.
- Samach A, Coupland G. 2000.** Time measurement and the control of flowering in plants. *BioEssays : news and reviews in molecular, cellular and developmental biology* **22**: 38–47.
- Sanada Y, Takai T, Yamada T. 2006.** Ecotypic variation of water-soluble carbohydrate concentration and winter hardiness in cocksfoot (*Dactylis glomerata* L.). *Euphytica* **153**: 267–280.
- Sibly R, Calow P. 1989.** A life-cycle theory of responses to stress. *Biological Journal of the Linnean Society* **37**: 101–116.
- Treharne KJ, Eagles CF. 1970.** Effect of temperature on photosynthetic activity of climatic races of *Dactylis glomerata* L. *Photosynthetica* **4**: 107–117.
- Vasseur F, Violle C, Enquist BJ, Granier C, Vile D. 2012.** A common genetic basis to the

origin of the leaf economics spectrum and metabolic scaling allometry. *Ecology letters* **15**: 1149–57.

Vegis A. 1964. Dormancy in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology* **15**: 185–224.

Vilela AE, González-Paleo L. 2015. Changes in resource-use strategy and phenotypic plasticity associated with selection for yield in wild species native to arid environments. *Journal of Arid Environments* **113**: 51–58.

Violle C, Reich PB, Pacala SW, Enquist BJ, Kattge J. 2014. The emergence and promise of functional biogeography. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **111**: 13690–13696.

Volaire F. 1995. Growth, carbohydrate reserves and drought survival strategies of contrasting *Dactylis glomerata* populations in a Mediterranean environment. *Journal of Applied Ecology* **32**: 56–66.

Volaire F, Norton M. 2006. Summer dormancy in perennial temperate grasses. *Annals of Botany* **98**: 927–933.

Volaire F, Thomas H, Bertagne N, Bourgeois E, Gautier MF, Lelièvre F. 1998a. Survival and recovery of perennial forage grasses under prolonged Mediterranean drought: II. Water status, solute accumulation, abscisic acid concentration and accumulation of dehydrin transcripts in bases of immature leaves. *New Phytologist* **140**: 451–460.

Volaire F, Thomas H, Lelièvre F. 1998b. Survival and recovery of perennial forage grasses under prolonged Mediterranean drought: I. Growth, death, water relations and solute content in herbage and stubble. *New Phytologist* **140**: 439–449.

Warton DI, Duursma RA, Falster DS, Taskinen S. 2012. smatr 3 - an R package for estimation and inference about allometric lines. *Methods in Ecology and Evolution* **3**: 257–259.

Weiher E, Van Der Werf A, Thompson K, Roderick M, Garnier E, Eriksson O. 1999. Challenging Theophrastus: a common core list of plant traits for functional ecology. *Journal of Vegetation Science* **10**: 609–620.

West GB, Enquist BJ, Brown JH. 1999. The fourth dimension of life: fractal geometry and

allometric scaling of organisms. *Science* **284**: 1677–9.

Wright IJ, Reich PB, Westoby M, Ackerly DD, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen JHC, Diemer M, *et al.* 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* **428**: 821–827.

Zwicke M, Picon-Cochard C, Morvan-Bertrand A, Prud'homme MP, Volaire F. 2015. What functional strategies drive drought survival and recovery of perennial species from upland grassland? *Annals of Botany* **116**: 1001–1015.

Supplementary information

Appendix S1 Climatic variables measured under the hoop-house during the experiment.

Appendix S2. Correlations between whole-plant traits and organ-level traits across seasons.

Appendix S3. Mean values and standard deviation of the eight plants traits measured on Mediterranean (med), Temperate (temp) or Northern (nor) populations of *D. glomerata*, native populations or cultivars, in autumn, spring and summer. Growth rate: aerial growth rate (g day^{-1}); Height: maximum plant height (cm); SLA: specific leaf area ($\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$); Leaf nitrogen: leaf nitrogen content (%); LDMC: leaf dry matter content (mg g^{-1}); Leaf width (mm); Fructans: tiller base fructans (mg gDM^{-1}); Sucrose: tiller base sucrose (mg gDM^{-1}); Annual prod.: annual production (g).

Appendix S4. Quality of group representations in multiple factor analysis (MFA) performed on native populations (ecotypes) and cultivars of *D. glomerata*. Values close to 1 are associated with good representation on the axis considered.

Appendix S1. Climatic variables measured under the hoop-house during the experiment.

	Radiation ($\mu\text{mol m}^2 \text{s}^{-1}$)	Mean temperature ($^{\circ}\text{C}$)	Relative humidity (%)
October 2013	336.8	17.6	72.4
November 2013	338.7	10.3	60.6
December 2014	323.1	8.4	71.2
January 2014	271.1	9.5	75
February 2014	543.3	10.6	71.8
March 2014	944.5	13.1	62.3
April 2014	969.7	17.2	61.7
May 2014	1004.3	19.4	55.2
June 2014	810.4	24.6	53.3
July 2014	664.1	25.2	57.4
August 2014	1071.4	22.8	56.3

Appendix S2. Correlations between whole-plant traits and organ-level traits across seasons.

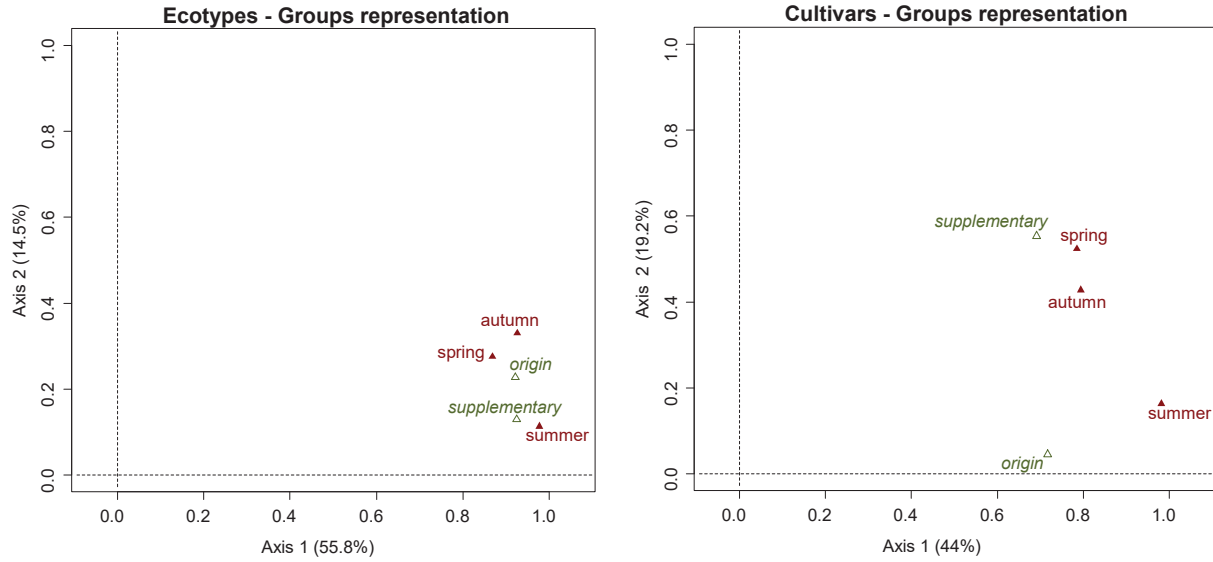
	Fall								Spring								Summer								Annual prod.	RGP winter	RGP summer	Flowering time
	Plant Height	Growth rate	SLA	LDMC	Leaf width	LNC	Sucrose	Fructans	Plant Height	Growth rate	SLA	LDMC	Leaf width	LNC	Sucrose	Fructans	Plant Height	Growth rate	SLA	LDMC	Leaf width	LNC	Sucrose	Fructans	prod.	prod.	prod.	time
Fall	Plant Height																											
	Growth rate	<u>0.67</u>																										
	SLA	<u>-0.53</u>	<u>-0.41</u>																									
	LDMC	<u>0.36</u>	<u>0.44</u>	<u>-0.69</u>																								
	Leaf width	-0.10	-0.20	<u>0.31</u>	<u>-0.46</u>																							
	LNC	0.15	0.09	-0.01	-0.05	0.24																						
	Sucrose	<u>0.44</u>	0.19	<u>-0.44</u>	<u>0.31</u>	-0.25	0.15																					
	Fructans	-0.07	0.13	0.01	0.02	-0.10	-0.29	0.14																				
Spring	Plant Height	-0.21	-0.06	-0.03	0.08	0.08	-0.15	-0.19	0.01																			
	Growth rate	-0.12	0.02	0.11	-0.10	0.14	<u>-0.32</u>	-0.17	0.15	<u>0.63</u>																		
	SLA	<u>-0.41</u>	<u>-0.31</u>	<u>0.57</u>	-0.22	0.09	-0.15	<u>-0.31</u>	-0.05	0.20	<u>0.33</u>																	
	LDMC	<u>0.47</u>	<u>0.35</u>	<u>-0.35</u>	0.21	-0.12	0.26	0.24	-0.11	<u>-0.39</u>	<u>-0.45</u>	<u>-0.82</u>																
	Leaf width	<u>-0.47</u>	<u>-0.31</u>	<u>0.30</u>	-0.26	<u>0.38</u>	-0.15	-0.27	0.06	<u>0.38</u>	<u>0.28</u>	<u>0.32</u>	<u>-0.58</u>															
	LNC	0.03	-0.11	0.02	0.24	-0.07	0.20	0.10	-0.19	-0.22	<u>-0.37</u>	0.13	-0.14	0.12														
	Sucrose	<u>0.57</u>	<u>0.40</u>	<u>-0.35</u>	<u>0.30</u>	-0.21	0.09	<u>0.34</u>	0.03	-0.26	<u>-0.38</u>	-0.18	<u>0.33</u>	<u>-0.52</u>	0.14													
	Fructans	-0.14	-0.10	0.19	-0.08	0.04	-0.12	-0.06	0.06	0.00	-0.07	0.20	-0.26	0.21	0.24	0.21												
Summer	Plant Height	<u>-0.71</u>	<u>-0.39</u>	<u>0.43</u>	-0.22	0.06	<u>-0.33</u>	<u>-0.50</u>	0.18	<u>0.48</u>	<u>0.42</u>	<u>0.41</u>	<u>-0.51</u>	<u>0.43</u>	-0.26	<u>-0.58</u>	0.13											
	Growth rate	<u>-0.63</u>	<u>-0.39</u>	<u>0.48</u>	-0.21	0.10	<u>-0.49</u>	<u>-0.46</u>	0.32	<u>0.45</u>	<u>0.56</u>	<u>0.57</u>	<u>-0.59</u>	<u>0.53</u>	-0.17	<u>-0.52</u>	0.17	<u>0.80</u>										
	SLA	<u>-0.71</u>	<u>-0.47</u>	<u>0.74</u>	<u>-0.34</u>	0.25	<u>-0.28</u>	<u>-0.51</u>	0.14	<u>0.28</u>	<u>0.33</u>	<u>0.57</u>	<u>-0.52</u>	<u>0.60</u>	0.01	<u>-0.56</u>	<u>0.30</u>	<u>0.68</u>	<u>0.82</u>									
	LDMC	<u>0.71</u>	<u>0.49</u>	<u>-0.66</u>	<u>0.30</u>	-0.12	<u>0.38</u>	<u>0.52</u>	-0.10	<u>-0.39</u>	<u>-0.42</u>	<u>-0.63</u>	<u>0.61</u>	<u>-0.57</u>	0.02	<u>0.50</u>	<u>-0.29</u>	<u>-0.74</u>	<u>-0.88</u>	<u>-0.94</u>								
	Leaf width	<u>-0.61</u>	<u>-0.50</u>	<u>0.62</u>	<u>-0.38</u>	<u>0.44</u>	-0.26	<u>-0.49</u>	0.08	<u>0.40</u>	<u>0.46</u>	<u>0.60</u>	<u>-0.59</u>	<u>0.70</u>	0.00	<u>-0.55</u>	0.21	<u>0.65</u>	<u>0.75</u>	<u>0.83</u>	<u>-0.81</u>							
	LNC	0.24	0.07	-0.23	0.19	0.03	0.17	0.10	0.04	<u>-0.28</u>	<u>-0.37</u>	<u>-0.29</u>	0.25	-0.12	<u>0.39</u>	0.07	-0.05	<u>-0.37</u>	<u>-0.35</u>	-0.19	<u>0.27</u>	-0.20						
	Sucrose	<u>0.43</u>	<u>0.29</u>	<u>-0.53</u>	<u>0.36</u>	<u>-0.27</u>	-0.05	0.26	0.06	-0.15	-0.26	<u>-0.36</u>	0.26	<u>-0.32</u>	-0.01	<u>0.40</u>	0.00	<u>-0.51</u>	<u>-0.55</u>	<u>-0.59</u>	<u>0.55</u>	<u>-0.51</u>	0.17					
	Fructans	0.20	0.17	<u>-0.36</u>	0.14	-0.09	0.04	0.12	-0.06	-0.14	-0.20	<u>-0.35</u>	0.24	<u>-0.32</u>	-0.21	<u>0.30</u>	-0.08	-0.20	<u>-0.38</u>	<u>-0.48</u>	<u>0.51</u>	<u>-0.41</u>	-0.09	<u>0.59</u>				
	Annual prod.	-0.04	0.24	0.07	0.03	0.05	<u>-0.40</u>	<u>-0.28</u>	0.24	<u>0.54</u>	<u>0.90</u>	<u>0.32</u>	<u>-0.37</u>	0.23	<u>-0.39</u>	<u>-0.32</u>	-0.07	<u>0.45</u>	<u>0.62</u>	<u>0.32</u>	<u>-0.41</u>	<u>0.37</u>	<u>-0.38</u>	-0.22	-0.14			
	RGP winter	<u>0.61</u>	<u>0.55</u>	<u>-0.48</u>	<u>0.28</u>	-0.16	<u>0.30</u>	<u>0.30</u>	<u>-0.31</u>	<u>-0.34</u>	<u>-0.33</u>	<u>-0.48</u>	<u>0.64</u>	<u>-0.51</u>	-0.11	<u>0.52</u>	-0.20	<u>-0.69</u>	<u>-0.75</u>	<u>-0.67</u>	<u>0.73</u>	<u>-0.71</u>	0.14	<u>0.37</u>	<u>0.36</u>	-0.28		
	RGP summer	<u>-0.70</u>	<u>-0.51</u>	<u>0.57</u>	<u>-0.36</u>	0.12	-0.18	<u>-0.40</u>	0.17	0.12	0.06	<u>0.48</u>	<u>-0.53</u>	<u>0.52</u>	0.15	<u>-0.48</u>	0.29	<u>0.76</u>	<u>0.71</u>	<u>0.73</u>	<u>-0.73</u>	<u>0.66</u>	-0.16	<u>-0.57</u>	<u>-0.38</u>	0.08	<u>-0.74</u>	
	Flowering time	<u>-0.69</u>	<u>-0.52</u>	<u>0.63</u>	<u>-0.37</u>	0.19	0.11	<u>-0.37</u>	-0.05	-0.13	-0.22	<u>0.36</u>	<u>-0.34</u>	<u>0.37</u>	<u>0.32</u>	<u>-0.40</u>	0.22	<u>0.36</u>	<u>0.38</u>	<u>0.63</u>	<u>-0.52</u>	<u>0.46</u>	0.01	<u>-0.40</u>	-0.25	-0.26	<u>-0.47</u>	<u>0.66</u>

Notes: Plant height: maximum plant height (cm); Growth rate: aerial growth rate (mg day⁻¹); SLA: specific leaf area (m² kg⁻¹); LDMC: leaf dry matter content (mg g⁻¹); LNC: leaf nitrogen content (%); Sucrose: tiller base sucrose (mg gDM⁻¹); Fructans: tiller base fructans (mg gDM⁻¹); Annual prod.: annual production (g); RGP win: relative growth potential in winter; RGP sum: relative growth potential in summer; Flowering time (julian day). Raw values, N=57. Significant correlations are underlined (P less than 0.05), in bold (P less than 0.01), or in italic (P less than 0.001).

Appendix S3. Mean values and standard deviation of the eight plants traits measured on Mediterranean (med), Temperate (temp) or Northern (nor) populations of *D. glomerata*, native populations or cultivars, in autumn, spring and summer. Growth rate: aerial growth rate (g day⁻¹); Height: maximum plant height (cm); SLA: specific leaf area (m² kg⁻¹); Leaf nitrogen: leaf nitrogen content (%); LDMC: leaf dry matter content (mg g⁻¹); Leaf width (mm); Fructans: tiller base fructans (mg gDM⁻¹); Sucrose: tiller base sucrose (mg gDM⁻¹); Annual prod.: annual production (g).

Season	Origin	Type	Growth rate	Height	SLA	Leaf nitrogen	LDMC	Leaf width	Tiller base fructans	Tiller base sucrose
Autumn	med	cultivar	5.2±2.1	19.9±3.4	34.7±2.9	1.9±0.4	252.9±25.2	2.8±0.7	314.6±117.2	5.4±2.9
Autumn	med	native	3.9±1.7	18.1±3.7	31.8±3.4	2.5±0.9	241.1±15.2	3.1±1.9	258.2±57.3	7±2.7
Autumn	nor	cultivar	1.8±0.9	10.4±1.8	37.4±2.3	2.1±0.4	243.6±16.9	3.8±1.2	319.5±157.1	4.6±2.2
Autumn	nor	native	1.4±0.4	10.7±1.8	39.8±3.1	2.2±0.8	220±12.7	4±0.7	261±50.8	3.8±1.7
Autumn	temp	cultivar	3.7±1	14.3±1.7	41.3±4.2	1.9±0.4	219.7±23.5	3.7±1.3	325.6±50.8	3.5±1.8
Autumn	temp	native	2.2±0.9	12±1.5	41.2±1.7	1.8±0.2	219.7±8.4	3.9±0.6	312.5±71.2	3.1±1.1
Spring	med	cultivar	12.5±6.2	17.9±2.8	34.6±5.3	4.4±1	214.6±50	4±1.5	181.5±53.5	10.2±4.7
Spring	med	native	12.7±6.4	16.4±3	28.8±4.5	4.1±1	230.9±38.4	3.5±0.8	154.6±44.1	8.9±4.1
Spring	nor	cultivar	15.4±4.4	20.6±4	36.9±3.9	4.6±1.6	178.8±12.1	6±0.9	224.9±122.4	5.3±2.4
Spring	nor	native	11.7±4.2	18.1±4.5	38.4±3.2	4.6±1	174±17.4	6±1	159.4±33.8	3.9±1.2
Spring	temp	cultivar	15.5±3.1	18.7±1.6	40.1±2.6	3.5±0.5	175.1±24.3	4.8±0.7	206.3±74.5	4.9±2.2
Spring	temp	native	17±4.7	18.1±2.7	42±3.1	3.8±0.7	172.9±18.7	4.5±0.5	205.7±76.1	5.8±2.1
Summer	med	cultivar	13±4.6	17.4±7.8	28.3±3.1	2.1±0.4	249.1±20.2	3.1±1	228±94.4	3.9±2.1
Summer	med	native	5.3±5	14.5±6.8	21.7±2.5	2.2±0.6	293.3±30.9	2.1±0.5	354.3±96.7	6.1±3
Summer	nor	cultivar	18.3±2.5	26.3±4.5	37.1±2.8	2.2±0.3	204.6±9.2	5±0.5	180.9±36	2.5±2
Summer	nor	native	18.1±1.7	24.4±2.5	34.9±2.6	2±0.2	210.7±12.9	4.6±0.8	246.1±57.5	2.3±1.1
Summer	temp	cultivar	18.7±3.5	23.2±1.8	36.2±2.7	1.9±0.2	205.5±11.7	4.3±0.8	191.3±97.3	2.3±1.3
Summer	temp	native	19.7±2.4	25.5±3.8	35.7±1.9	2±0.4	205.6±6.7	4.5±0.3	213±103.3	2.5±1.6

Appendix S4. Quality of group representations in multiple factor analysis (MFA) performed on native populations (ecotypes) and cultivars of *D. glomerata*. Values close to 1 are associated with good representation on the axis considered.



Chapitre 4 – Relation(s) entre potentiel de croissance et survie au stress hydrique

Ce chapitre a pour but d'étudier le compromis fonctionnel entre potentiel de croissance et survie au stress hydrique. Dans le chapitre 4, l'étude de populations originaires d'un large gradient latitudinal a révélé la grande variabilité intraspécifique du dactyle. Les potentiels de croissance exprimés à chaque saison étaient notamment très contrastés en fonction de l'origine des populations. Ce chapitre, sous forme d'article, se focalise sur la nature de la relation entre ces potentiels de croissance et la capacité des plantes à tolérer la déshydratation. Il utilise pour cela les résultats des expérimentations n°1, 2 et 3. Cet article est actuellement soumis à la revue *Functional Ecology*.

Is there a constant trade-off between stress tolerance and growth potential in the perennial grass Dactylis glomerata?

~

Existe-t-il un compromis stable entre la tolérance au stress et le potentiel de croissance chez une graminée pérenne *Dactylis glomerata* ?

Pauline BRISTIÉL, Lauren GILLESPIE, Liv ØSTREM, Jennifer BALACHOWSKI, Cyrille VIOLLE, Florence VOLAIRE

RÉSUMÉ

Une opposition existe au sein des espèces entre les plantes ayant la capacité de pousser rapidement et d'acquérir des ressources dans les environnements riches, et celles conservant les ressources et évitant la mortalité dans les environnements stressants. Par conséquent, il est nécessaire d'explorer le compromis entre croissance et survie au stress pour comprendre comment les plantes persistent dans des environnements contraints. Cette étude a pour but de tester si les populations de *Dactylis glomerata* L., dormantes soit en hiver, soit en été, peuvent survivre à un stress hydrique imposé à contre saison, afin de découpler le potentiel de croissance et la survie au stress. Pour cela, dix-sept populations provenant d'un large gradient latitudinal ont été soumises à trois types de stress hydrique : gel hivernal en Norvège, sécheresse estivale et printanière (c'est-à-dire à contre-saison) dans le sud de la France. La survie à la déshydratation, le potentiel de croissance, et deux traits foliaires (la largeur de feuille et la teneur en matière sèche des feuilles) ont été mesurés. Les résultats montrent que les populations dormantes l'hiver et l'été ont mieux survécu, respectivement, au gel et à la sécheresse estivale. A l'opposé, aucun compromis entre le potentiel de croissance et la survie à la déshydratation n'a été trouvé chez les populations non-dormantes au printemps. De plus, les valeurs de traits foliaires associés à l'adaptation aux milieux secs pourraient avoir contribué à améliorer la survie au stress hydrique, sans impliquer un coût en terme de croissance. En conclusion, la relation entre potentiel de croissance et survie au stress pourrait être décrit comme une relation dynamique plutôt que comme un compromis véritable.

SUMMARY

Background and Aims: Plant species trade off the ability to grow quickly and acquire resources in rich environments with the ability to conserve resources and avoid mortality under stress. Consequently, exploring the growth-stress survival relationship is relevant to understand how plants can persist under harsh environments. This study aimed to test whether populations of *Dactylis glomerata* that are either winter or summer dormant can survive an off-season stress in order to decouple growth potential and stress survival.

Methods: Seventeen populations of this perennial grass originating from a large latitudinal gradient were subjected to three types of dehydration stress: winter frost in Norway, summer drought, and early spring (off-season) drought stress in the south of France. Dehydration survival, growth rates, and two leaf traits (leaf width and leaf dry matter content) were monitored.

Key Results: Winter and summer dormant populations better survived frost and summer drought respectively. Conversely, no trade-off between growth potential and dehydration survival was detected in non-dormant plants in early spring. Furthermore, leaf trait values reflecting drought adaptation may have contributed to the improved drought-stress survival without resulting in a cost to growth.

Conclusions: The growth-stress survival relationship may be better described as a dynamic linkage rather than a constant and general trade-off.

Introduction

Plants evolved to respond to environmental stresses using different strategies that reflect adaptations to enhance fitness in a particular environment (Grime, 1979; Sibly & Calow, 1989; Craine, 2009; Grime & Pierce, 2012). Interspecific differences in stress adaptive strategies underpin the main ecological frameworks such as Grime's (1979) C-S-R triangle, the r/K selection theory (MacArthur & Wilson, 1967; Stearns, 1976), or the Leaf-Height-Seed scheme (Westoby, 1998). Even though each of these theories focuses on a particular set of traits, all agree on one point: plants have limited resources to allocate to growth, reproduction, and survival and therefore trades-offs must exist.

The major axis of plant variation spreads species out along a fast-slow continuum (Reich, 2014; Salguero-Gómez *et al.*, 2016) with species favouring resource uptake to enhance growth and reproduction on one side and species optimizing survival and carbon conservation in low resource environments on the other (Grime, 1979; Tilman, 1982; Aerts & Chapin, 2000; Craine, 2009; Wright *et al.*, 2010; Díaz *et al.*, 2015). Consequently, the ability for a plant to survive harsh environmental conditions likely induces a cost in term of growth capacity (Chapin, 1980; Stearns, 1989), the so-called growth-stress survival trade-off. Multiple evidences of such trades-offs were found, e.g. in response to shade (Walters & Reich, 1999; Sack & Grubb, 2001; Sterck *et al.*, 2006; Wright *et al.*, 2010; Inman-Narahari *et al.*, 2014), frost (Loehle, 1998; Koehler *et al.*, 2012; Molina-Montenegro *et al.*, 2012; Savage & Cavender-Bares, 2013), or drought (Pearson *et al.*, 2003; Volaire *et al.*, 2014; Benavides *et al.*, 2015). However, some species may have specific strategies to cope with stress resulting in an apparent decoupling between growth and survival. For example, Fernández and Reynolds (2000) demonstrated that eight desert C-4 grasses species shared identical drought tolerance although they exhibited a wide range of growth rates. This challenges the growth-stress survival trade-off and underlines that the functional link connecting plant growth potential to plant stress tolerance remains unclear.

The optimization of the balance between the costs and benefits of fast growth versus plant survival is a basic tenet of plant dormancy, a seasonal adaptive strategy notably expressed by some perennial species. Dormancy is defined as 'a temporary suspension of visible growth of any plant structure containing a meristem' (Lang *et al.*, 1987; Gillespie & Volaire, 2017). When meristem activity slows or ceases completely during dormancy, the accumulation of resources decreases compared to non-dormant plants (Gremer & Sala, 2013).

This reduced metabolism allows the dormant plant to decrease resource consumption and avoid stress exposure, which in turn increases survival (Volaire *et al.*, 2005; Castonguay *et al.*, 2006). In other words, plants with the lowest growth rate will likely survive better in harsh environmental conditions than the fast growing ones. As an adaptation to seasonal harsh conditions, plant dormancy may occur in winter when and where frost is threatening or in summer under hot, dry climates (Gillespie & Volaire, 2017). Interestingly, frost and summer drought may lead to similar plant stress responses since both cause cellular dehydration (Kong & Henry, 2016). In both cases, a higher investment in protective compounds or structures (i.e. highly polymerized water soluble carbohydrates concentration in reserve organs, Pollock and Jones, 1979; Sanada *et al.*, 2006); or higher leaf dry matter content, enhanced stress tolerance but reduced resource allocation to growth. This pattern of allocation is driven by seasonal cues such as day length and temperature (Sakai & Larcher, 1987; Savage & Cavender-Bares, 2013). In order to increase survival, plants must reduce water consumption and increase water retention at the cost of growth (Castonguay *et al.*, 2006; Volaire & Norton, 2006; Anderson *et al.*, 2010). Many studies predict that on-going climate change will strongly affect environmental parameters (IPCC, 2014) and thereby induce shifts in the seasonal timing of plant life cycle (Menzel *et al.*, 2006; Campoy *et al.*, 2011). Moreover, extreme seasonal events will likely be more frequent (Schär *et al.*, 2004; Stott *et al.*, 2004), thus exposing species to unexpected stresses. It would therefore be interesting to explore whether plants usually dormant in winter or summer can survive an off-season stress, notably through bypassing the growth-survival trade-off. This would improve predictions about species' responses to climate change and could also benefit breeding programs for species of agronomic interest (Ergon, 2017; Gillespie & Volaire, 2017).

A large majority of studies addressed the growth-stress survival trade-off in light of interspecific variations, but different adaptive strategies, along with resource trade-offs, may also occur within a single species (e.g. Loehle, 1998; Niinemets, 2014). This is particularly true for species with a wide biogeographical distribution since peripheral populations likely face stronger selection pressures than central populations (e.g. Mimura and Aitken, 2010). Exploring plant trade-offs at the intraspecific level permits further exploration of the underlying mechanisms that can have considerable implications for ecological processes (Moran *et al.*, 2016). Here, we used *Dactylis glomerata* L., a widespread perennial herbaceous species distributed over Europe, North Africa, and Asia (Lumaret, 1988; Borrill, 1991). Due to *D. glomerata*'s large latitudinal range, local populations exhibit major differences in

growth patterns in response to seasonal variation in photoperiod and temperature (Eagles, 1967; Treharne & Eagles, 1970; Eagles & Østgård, 1971). They also exhibit contrasting strategies, ranging from frost tolerance and winter dormancy in Northern populations to drought tolerance and summer dormancy in Mediterranean populations (Cooper, 1964). Therefore, *D. glomerata* provides a good model to further examine the growth-survival trade-off.

This study compared seventeen populations of *D. glomerata* originating from, and adapted to, a large latitudinal gradient (Norway to Morocco) and raised the following question: is there a constant growth-stress survival trade-off in *D. glomerata*? First, we characterized the growth potential of *D. glomerata* populations under controlled optimum environmental conditions for growth, i.e. mild winter and wet summer, to assess seasonal levels of dormancy. Then, we tested plant dehydration survival under both summer drought and winter frost, which was hypothesized to be correlated with the level of summer and winter dormancy, respectively. Finally, to explore the robustness of growth potential and stress-survival relationship, we applied an offseason dehydration stress in early spring, when no population expressed dormancy. If the growth-stress survival relationship is not consistently observed regardless of the season and the type of stress, it would bring into question their functional correlation and the strength of the trade-off (Stearns, 1989).

Material and Methods

Plant Material —Seventeen populations of *Dactylis glomerata* L. (cocksfoot), including native populations and cultivars, were selected from germplasm banks (i.e. collections of accessions) to be representative of three habitat climates: Mediterranean, temperate, and Nordic (Table 1). The native populations were chosen from a wide range of origin regions along a major latitudinal gradient from Norway to Morocco and were therefore expected to exhibit contrasting patterns of growth and adaptive strategies. The cultivars were selected to produce aerial biomass (forage purpose) under specific climatic conditions, from dehydration tolerance for Mediterranean cultivars (e.g. Kasbah; Oram, 1990) to frost tolerance for northern cultivars (e.g. Hattfjelldal; Rognli *et al.*, 1993).

Experimental sites and design—Seeds from each *D. glomerata* population were sown at the CEFE-CNRS research centre in Montpellier, France (43°6'N, 3°8'E) in seedling trays in

Table 1. List of the seventeen populations of *D. glomerata* and associated information.

Population	Country	Origin	Type of population
Kasbah	Morocco	Mediterranean	cultivar
Morocco 1	Morocco	Mediterranean	native
Morocco 9	Morocco	Mediterranean	native
Morocco 14	Morocco	Mediterranean	native
Sicily	Italy	Mediterranean	native
Uplands	Australia	Mediterranean	cultivar
Carnac	France	Temperate	native
Fourchette	France	Temperate	native
Ludac	France	Temperate	cultivar
Porto	Portugal	Temperate	cultivar
St. Michel	France	Temperate	native
Denmark	Denmark	Nordic	native
Hattfjelldal	Norway	Nordic	cultivar
Loke	Sweden	Nordic	cultivar
Norway	Norway	Nordic	native
Sweden	Sweden	Nordic	native
Tammisto	Finland	Nordic	cultivar

February 2013 and were then transplanted into 4L, 18cm-diameter pots in May 2013 then maintained over years. In pots, as roots were equally limited in depth for all the populations, plant drought survival mirrored plant dehydration tolerance instead of dehydration avoidance (Volaire, 2008). Each 4L pot contained four clonal individuals from a single accession (population hereafter) to ensure soil cover close to field conditions, with 12 replicate pots per population. Pots were filled with a substrate composed of 50% soil and 50% sand. The quantity of dry substrate was measured equally for each pot so that the time dynamics of soil moisture could be accurately assessed and compared simply by pot weight. From this time onward, the plants were grown under an open-ended polytunnel and kept fully irrigated and fertilized. Positions of pots were randomly modified multiple times during the experiment to minimize placement effects.

From autumn 2013 to autumn 2014, seasonal dormancy and aerial growth rate (see below) were assessed on 6 pots per population under optimal conditions ('Experimentation NO STRESS', see below), at the CEFE-CNRS research centre in Montpellier, France (43°6'N, 3°8'E). Summer and off-season (early spring) dehydration survival experiments (hereinafter referred to as respectively 'Experiment SUMMER DROUGHT' and 'Experiment OFF-SEASON DROUGHT') were also conducted in Montpellier using 6 and 3 pots per population respectively (see details in the 'Experiment OFF-SEASON DROUGHT' section). The off-season drought was applied in early spring, i.e. when all populations were growing. The winter frost survival experiment ('Experiment WINTER FROST') was conducted using 3 pots per population, at Fureneset, Norway (the Norwegian Institute of Bioeconomy Research) (61°3'W, 5°3'E). Leaf traits (leaf width and leaf dry matter content, see the Experiment NO STRESS section below) were assessed under full irrigation and fertilization (i.e. before the onset of dehydration) in Montpellier (France) for summer and early spring measurements and at Fureneset (Norway) for winter measurements. In Montpellier, the mean monthly temperature was 10.7°C in early spring and ranged from 19.4 to 25.2°C and from 9.5 to 13°C in summer and winter respectively; at Fureneset, the temperature ranged from -0.1 to 5.4°C in winter. See Figure 1 for a summary of all experiments.

1) *Experiment NO STRESS: Seasonal dormancy, aerial vegetative growth rate, and leaf traits measurements under optimal conditions*

Under full irrigation and fertilization, aboveground dry biomass of one plant per pot was measured in winter, early spring, spring, and summer. To ensure a similar starting point

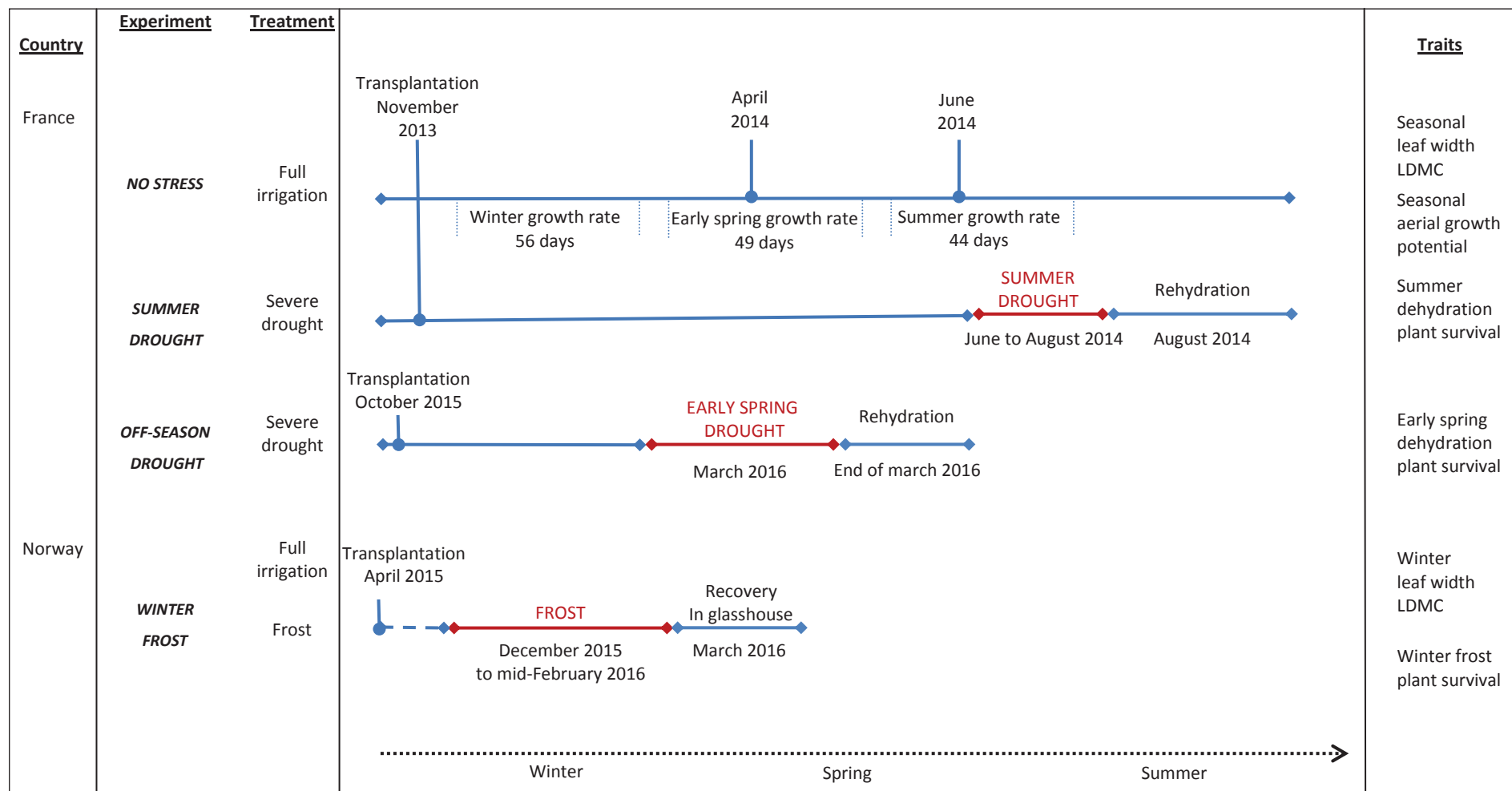


Figure 1. Experimental design and time schedule of the experiment.

for all populations, all adult plants were cut at 3 cm prior to the beginning of the experiment. When all regrowth ceased (when a growth ‘plateau’ was reached for all populations), the aerial vegetative plant biomass of one target plant was collected and separated from the other three clonal plants of each pot to permit the following measurements of growth, leaf traits, and dormancy to be performed on the same target plant. The aerial vegetative plant biomass was oven-dried (48 h at 65°C) and weighed. The aerial vegetative biomass growth potential (aerial growth potential, $\text{mg day}^{-1} \text{ plant}^{-1}$) was then calculated as seasonal aboveground dry biomass divided by the number of days of growth (56 days in winter, 49 days in early spring, and 44 days in summer). Since dormancy is characterized by growth reduction or cessation (Lang *et al.*, 1987), the winter and summer dormancy indices were calculated as:

Winter or Summer Dormancy =

$$= \frac{\text{Winter or Summer aerial growth potential (mg day}^{-1} \text{ plant}^{-1})}{\text{Spring aerial growth potential (mg day}^{-1} \text{ plant}^{-1})}$$

These indices were used instead of a simple measurement of growth to account for large differences in spring growth potential among populations, and therefore to standardize measurements. The aerial growth potential in spring was considered as the optimal and maximum growth rate for all populations (when no populations are dormant).

Since leaf width strongly varied according to plant drought tolerance (Craine *et al.*, 2013), and since leaf dry matter content, a measure of nutrient conservation efficiency, has been shown to increase with temperature along a latitudinal gradient (Ryser & Aeschlimann, 1999), we chose to measure these leaf traits to determine possible leaf adaptations associated with biogeographical origins of populations. On each target plant, prior to imposing any dehydration stress, one fully extended leaf was collected and maintained fully hydrated for one night to standardize measurements. Leaf width (mm) was assessed as the larger part of the leaf, and fresh and dry leaf biomass (g) were weighed to obtain leaf dry matter content (LDMC; mg g^{-1}), following Pérez-Harguindeguy *et al.* (2013).

2) *Experiment SUMMER DROUGHT: Dehydration tolerance under severe summer drought in Montpellier, France*

In summer 2014, the soil water content for all pots was raised to 60% (field capacity) and irrigation was ceased thereafter. Pots were weighed at frequent intervals (every 2-5 days) throughout the experiment to monitor the decrease in soil water content. Once a pot’s soil

water content fell around the wilting point, between 11.5 and 12.5% (27 to 35 days later), plants were cropped at 3cm and the pot was put back under irrigation, thus ending the severe drought. The plants were irrigated during 15 days after which dehydration survival was measured. Plants that did not produce new shoots after 15 days were counted as dead. The survival rate was measured as the number of recovering plants divided by the number of pre-existing plants (plant survival; %). As measurements made at the wilting point did not allow the discrimination of Nordic population survival from temperate population survival (both had plant survival close to 0%, see Fig. 2), the same experimentation was repeated in summer 2015 except that rehydration occurred when soil water content fell around 14%. For this second experimentation, the mean plant survival was 0% for Nordic populations and 2.3% for temperate populations.

3) *Experiment WINTER FROST: Frost dehydration survival in Fureneset, Norway*

The winter frost experiment was conducted during the 2015-2016 winter season using individuals started from tillers taken from the Montpellier plants planted in 2013 (4 tillers/individual). The tillers were transplanted at Fureneset, Norway, in April 2015. They were kept outside (no cover), watered when necessary, and exposed to the low Nordic temperatures and moderate frosts over the 2015-2016 winter (temperatures dropped below zero on 34 days between December 2015 and mid-February 2016, lowest temperature - 8.4°C). In mid-February (2016) the pots were transferred to a greenhouse and after 3 weeks, and plant survival (%) was determined as the percentage of green aerial tissues recovering from the existing plants in the above ground biomass.

4) *Experiment OFF-SEASON DROUGHT: Dehydration tolerance under severe off-season (early spring) drought in Montpellier, France*

The off-season drought experiment in Montpellier was conducted in early spring 2016 using individuals started from tillers taken from the Montpellier adult plants planted in 2013 (4 tillers/individual). Before imposing the drought, the tillers were transplanted into new 4L pots late October 2015 and exposed to Mediterranean winter conditions with randomized placement in an open-ended polytunnel (3 pots per population, 57 pots total).

In order to impose drought (impossible in outside conditions due to very low evapotranspiration during early spring), the pots were transferred to a greenhouse at the end of January with a controlled temperature between 16°C and 19°C to increase evaporation and thus dehydration stress. Placement was randomized and rotated. The soil water content of the

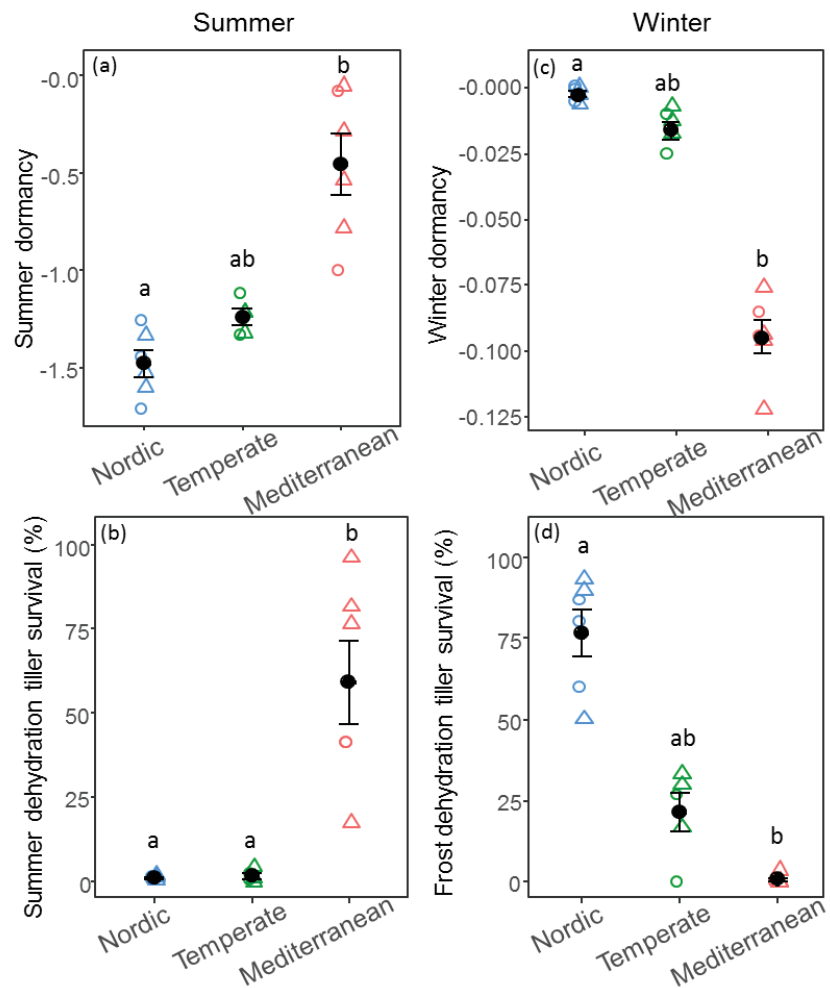


Figure 2. Summer and winter dormancy levels (no unit) and plant dehydration survival under summer drought and winter frost of 17 populations of *D. glomerata*. Populations are discriminated by their origin: Nordic in blue, temperate in green, or Mediterranean in red. Each open symbol represents a population. Triangles are native populations and circles are cultivars. Black circles are population means for each origin with standard error bars. Letters indicate differences between origins and are reported only when significant (multiple comparison test after Kruskal-Wallis test, $P < 0.05$). Results of Kruskal-Wallis test are summarized in Table 3.

pots was established at 25% after which irrigation was ceased completely, simulating drought conditions. As done in the summer drought experiment, pots were weighed at frequent intervals (every 2-5 days) throughout the experiment to track soil water content.

When pot soil water content dropped around wilting point (after 24 to 39 days), plants were cropped at 3cm and full irrigation was restored, thus ending the severe drought. The plants were irrigated for 15 days after which plant survival was measured (see ‘Experiment SUMMER DROUGHT’ for methods).

Statistical analysis—All statistical analyses were performed using R (version 0.99.879; RStudio Team, 2015). No significant difference was found between native populations and cultivars for any of the studied variables (Kruskall-Wallis test; $P > 0.05$) so the type of cocksfoot population (cultivar or native) will not be discussed. In order to detect trait differences between origins of *D. glomerata* (Nordic, temperate, and Mediterranean), we performed a non-parametric Kruskal-Wallis test followed by a multiple comparison test (‘kruskalmc’ in ‘pgirmess’ package; Siegel and Castellan, 1988) on aerial growth potential, dormancy, plant survival, and leaf traits (leaf width and leaf dry matter content) related to summer, winter, and off-season (early spring) experiments. To explore the relationship between seasonal aerial growth potential and plant survival, we modelled a decreasing exponential function adjusted with the nls() function. The nonlinear least-squares predicted values were then compared to the observed values with a Spearman correlation test to give an estimation of the goodness of fit. Pair-wise comparisons between plant survival, aerial growth potential, dormancy, leaf width, and leaf dry matter content measured in early spring, summer, and/or winter were assessed using Spearman’s correlation test to determine the strength of the relationship between those variables. Finally, a principal component analysis (PCA; ‘ade4’ package) was performed on the same variables used in correlation tests, scaled and centred, to visualize their involvement in discriminating populations according to their origins.

Results

The different origins of cocksfoot exhibited contrasting dormancy patterns according to season, which echoes the pattern of plant dehydration survival (Fig. 2; Table 2). Mediterranean populations were summer dormant and exhibited the highest plant summer drought survival (Fig. 2; a, b) whereas Nordic populations were winter dormant and had the highest plant frost dehydration survival (Fig. 2; c, d). Cocksfoot populations from temperate

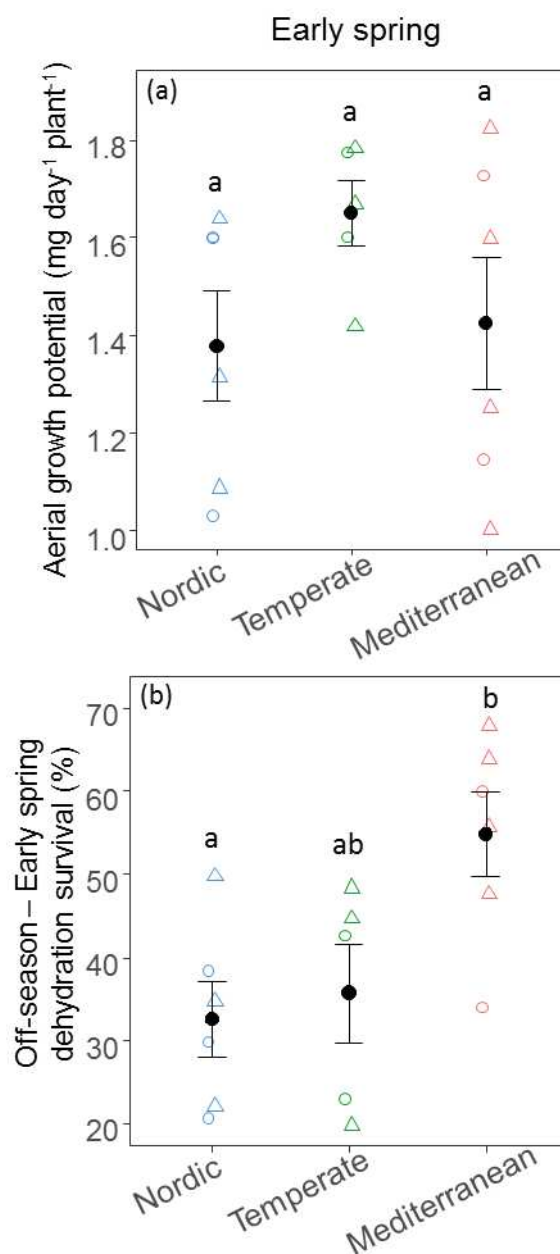


Figure 3. Early spring aerial growth potential ($\text{mg day}^{-1} \text{ plant}^{-1}$) and plant dehydration survival (%) of the 17 populations of *D. glomerata* discriminated by their origin (Nordic in blue, temperate in green, and Mediterranean in red). Each open symbol represents a population. Triangles are native populations and circles are cultivars. Black points are population means for each origin with standard error bars. Letters indicate differences between origins and are reported only when significant (multiple comparison test after Kruskal-Wallis test, $P < 0.05$). Results of Kruskal-Wallis test are summarized in Table 3.

origins presented intermediate levels of dormancy and survival except in summer when Nordic and temperate populations shared very low, and not significantly different, percentages of plant survival. Overall, both plant summer drought survival and plant frost survival correlated positively with summer and winter dormancy respectively ($r=0.69$, $P<0.01$ and $r=0.90$, $P<0.001$; Table 3).

In early spring, the three origins of cocksfoot had similar aerial growth potential (Fig. 3; a). During the same period, Mediterranean populations presented a significantly higher plant dehydration survival than Nordic populations. Again, cocksfoot populations from temperate origins had intermediate plant survival percentages (Fig. 3; b). Thus, the early spring drought stress survival was not significantly correlated with the early spring aerial growth potential ($r=-0.12$, $P=0.63$; Table 3).

Plant summer dehydration survival decreased with summer aerial growth potential (Fig. 4; a). This negative relationship was illustrated by the contrast existing between Mediterranean populations which had the lowest aerial growth potential associated with the highest plant survival on one side, compared to both Nordic and temperate populations which had higher aerial growth potential but very low survival on the other. The winter frost allowed a better discrimination of all origins of cocksfoot (Fig.2; d; Fig. 4; b). The very low winter aerial growth potential of Nordic populations was closely related to their higher plant frost survival. Conversely, Mediterranean populations had high winter aerial growth potential associated with low plant frost survival, and temperate populations, with intermediate growth potential, had intermediate plant frost survival. Interestingly, under the off-season early spring drought, no relationship was found between the aerial growth potential and plant drought survival (Fig.4; c). Despite this, all the populations of cocksfoot exhibited a large range of growth potential (from 1 to almost 2 $\text{mg}\cdot\text{day}^{-1} \text{ plant}^{-1}$) regardless of their origins; those adapted to Mediterranean climates exhibited a significantly higher early spring plant dehydration survival (Fig. 3; b).

During the three seasons, cocksfoot's leaf width exhibited the same pattern: Mediterranean populations always had the lowest leaf width, Nordic populations the highest, and temperate leaf width fell in between (Fig.5; a, b, c). Since the leaf width ranking of populations remained identical irrespective of the season, it correlated either positively or negatively with plant dehydration survival, depending on the season considered (Table 3). During summer and early spring, the leaf dry matter content was significantly higher for

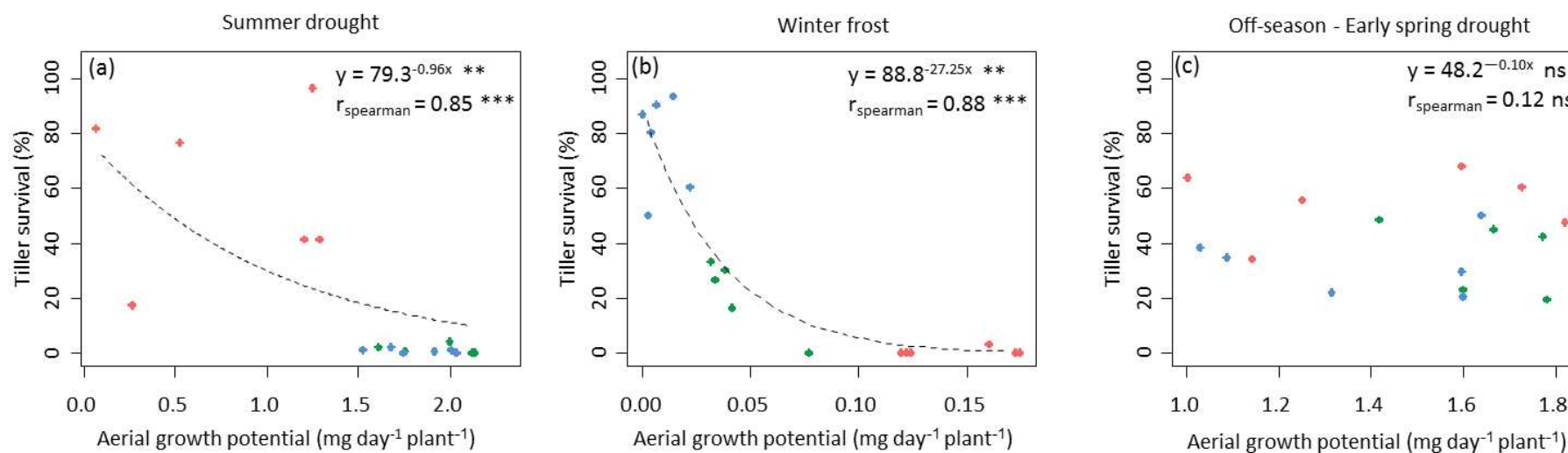


Figure 4. Relationships between aerial growth potential (mg day⁻¹ plant⁻¹) and plant dehydration survival (%) under summer drought, winter frost, and early spring drought. The aerial growth potential was calculated on 56 days in winter, 49 days in early spring, and 44 days in summer. Each circle represents a population. Nordic populations are in blue, temperate in green, and Mediterranean in red. A non-linear regression line appears as a dashed line only when the P-value is significant; equation and P-value are located in the upper right hand corner of each plot. The r of the spearman correlation between observed and predicted values should be interpreted as an estimation of the goodness of fit. *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$; ***: $P < 0.001$; ns: non-significant.

Mediterranean populations than for both Nordic and temperate populations (Fig. 5; d, f). In winter, both Nordic and Mediterranean populations had higher leaf dry matter content (Fig. 5; e) and their respective plant frost survival were opposed (Fig. 2; d and Fig. 4; b).

The PCA (Fig. 6; a) revealed that the first axis, which explains 65% of the total variance, was positively correlated with summer dormancy, early spring and summer drought survival, winter growth potential, and early spring and summer LDMC; and negatively correlated with winter dormancy, frost survival, early spring, summer and winter leaf width, and summer growth potential. The second axis explained 10% of the total variance and was mainly associated with early spring growth potential, illustrating the lack of correlation between early spring drought survival and growth potential reported in Table 3. Mediterranean populations were successfully discriminated from both Nordic and temperate populations along the first PCA axis while Nordic and temperate populations are differentiated along the second PCA axis (Fig.6; b).

DISCUSSION

This study aimed to test the strength of the relationship between plant growth potential and stress survival across seasons. A growth-dehydration survival trade-off was hypothesized since the induced costs to optimize dehydration survival likely minimize resource availability to fuel growth. In both summer and winter, our results supported this hypothesis since the dehydration survival of 17 populations of *D. glomerata* (dehydration induced by drought or frost) was negatively related to their growth potential. This was consistent with the growth-drought survival trade-off previously reported in a smaller selection of *D. glomerata* populations (Volaire, 1995; Volaire & Lelièvre, 1997) as well as in tree species (e.g. Pearson *et al.*, 2003). The growth-frost survival trade-off found in *D. glomerata* in winter was also similar to that found in previous studies for other winter dormant plants (Loehle, 1998; Horvath *et al.*, 2003; Castonguay *et al.*, 2006; Chao *et al.*, 2007). However, this trade-off has mainly been explored irrespectively of seasonal adaptations, such in the case of live oak species for which maximum growth rates under tropical conditions was found negatively correlated with freezing tolerance under temperate conditions (Koehler *et al.*, 2012). Our result shows yet, that seasonal adaptations may be crucial to understand plant response under stress. For *D. glomerata* and in both winter and summer, the growth slowdown or cessation was closely related to plant dormancy, i.e. the adaptive strategy that suspends metabolic processes involved in meristem growth of new tissues to prevent damage caused by frost (in

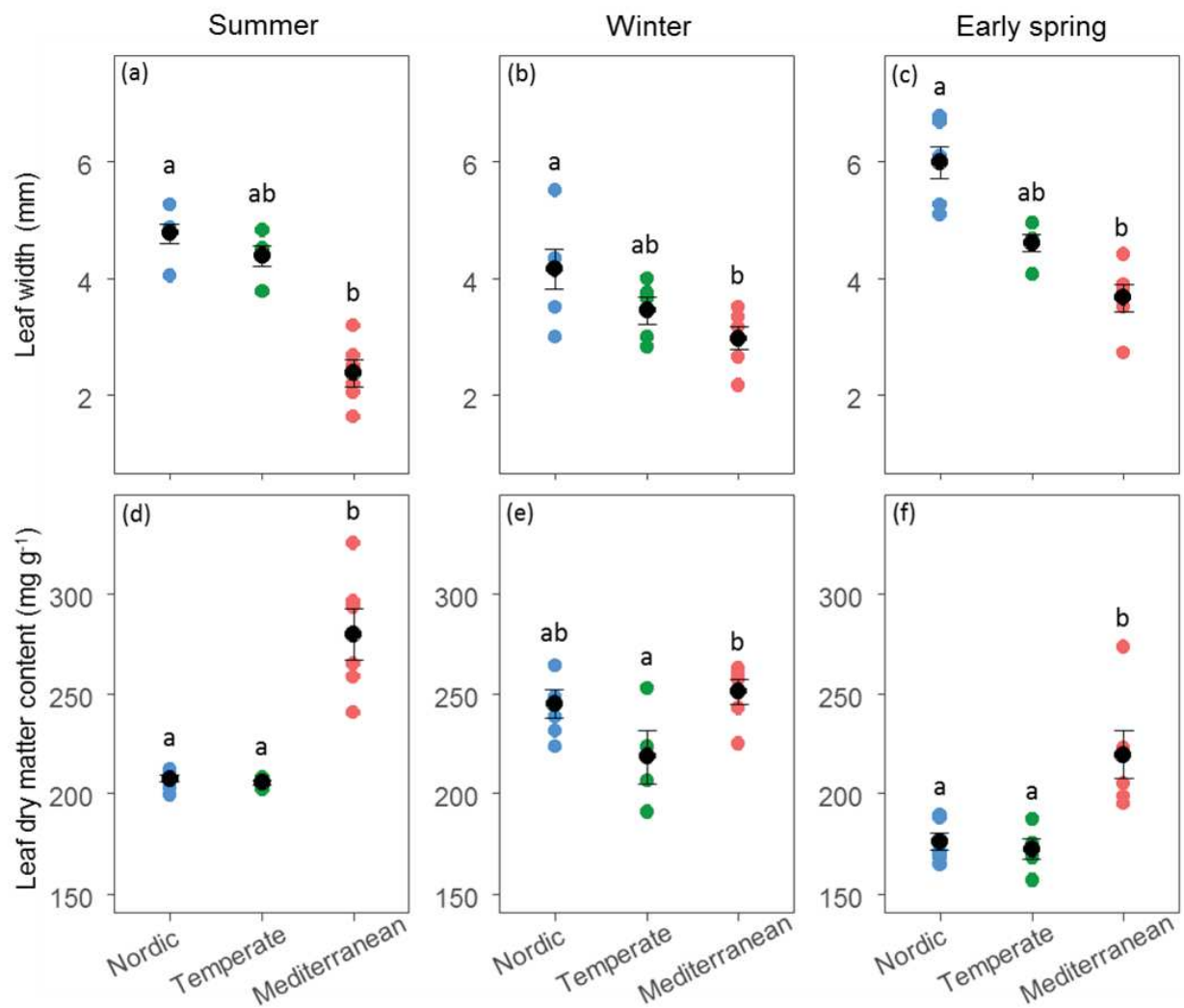


Figure 5. Leaf width (mm) and leaf dry matter content (mg g⁻¹) measured in summer, winter, and early spring under optimal conditions. Each symbol represents a population. Origins are represented in colour: Nordic in blue, temperate in green, Mediterranean in red. Black points are population means for each origin with standard error bars. Letters indicate differences between origins and are reported only when significant (multiple comparison test after Kruskal-Wallis test, $P < 0.05$). Results of Kruskal-Wallis test are summarized in Table 3.

the case of winter dormancy) or drought (for summer dormancy) (Gillespie & Volaire, 2017). Plant dormancy is a pre-emptive strategy since it is induced by seasonal cues preceding the occurrence of seasonal climatic stress (Chao *et al.*, 2007; Volaire *et al.*, 2009) without the need to experience threatening environmental conditions. Therefore, in summer, even under full irrigation, summer dormant populations of *D. glomerata* exhibited dead leaves and dehydrated meristems as shown in previous studies (Volaire, 2008). Similarly, even during Montpellier's mild winter, Nordic populations had senescent leaves and expressed winter dormancy. To protect crucial organs from dehydration stress, the dormancy-expressing plant establishes anticipated meristem activity cessation, preventing occasional re-growth under unseasonably favourable climatic conditions, which could be fatal to the plant (Hoen, 1968; Anderson *et al.*, 2005).

The off-season (early spring) dehydration stress applied to non-dormant fully growing plants allowed us to decouple seasonal functional adaptations (notably, seasonal reduced growth and accumulation of chemical compounds induced by dormancy) from the response to an 'unpredicted' stress (in this case, a drought which rarely occurs in early spring whatever the biogeographic origin of the populations). Our results clearly demonstrated the lack of trade-off between aerial plant growth potential and dehydration survival when dehydration occurs unseasonably. Although the aerial growth potential of Nordic, temperate, and Mediterranean populations of *D. glomerata* in early spring was not significantly different among origins, Mediterranean populations had the highest plant dehydration survival. This important result confirms previous observation of growth potential vs. dehydration survival independency (e.g. Fernandez and Reynolds, 2000; Volaire, 2008), highlighting that plant functional strategies to cope with, and to survive, dehydration stress are not only a matter of growth ('to grow or not to grow', Bielenberg, 2011). Interestingly, these results also echo the weak relationship found between the safety and the efficiency of the xylem both in trees (Gleason *et al.*, 2016) and in grasses (Ocheltree *et al.*, 2016); questioning the general relevance of the trade-off between embolism resistance (stress tolerance) and capacity to transport water (growth potential).

Plant responses to dehydration stress may be combined into different strategies which regroup plants with similar patterns of trait values and growth rhythms, aiming to improve dehydration survival, resistance, and/or tolerance (Ludlow, 1989). Notably, among drought tolerant species, minimizing the leaf surface exposed to evapotranspiration through reduced leaf width is crucial to reduce water losses (Craine, 2009). In a different way, lower leaf

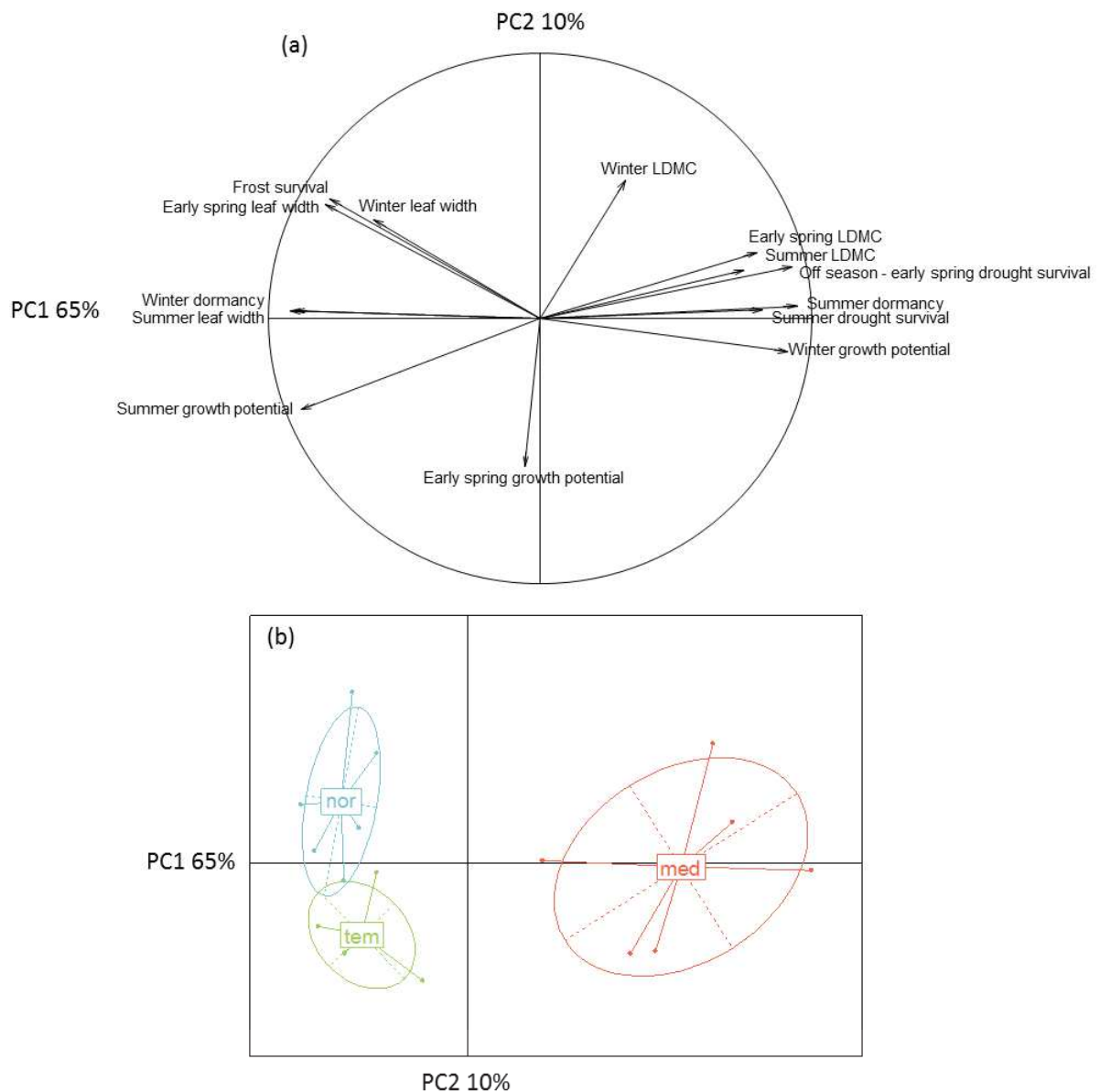


Figure 6. Principal components analysis (PCA) of the 17 populations of *D. glomerata* performed with the following variables: winter and summer dormancy; summer, frost, and early spring plant dehydration survival (%); summer, frost, and early spring leaf width (mm); summer, frost, and early spring leaf dry matter content (LDMC; mg g^{-1}); and summer, frost, and early spring aerial growth potential ($\text{mg day}^{-1} \text{plant}^{-1}$). Panel A represents the correlation circle. On panel B, each point represents a population, and individuals (populations) are grouped by origins (nor=Nordic, tem=temperate, med=Mediterranean).

surface area could also be the result of greater investment in dry mass, the leaf dry matter content reflecting the investment in carbon conservation, which can be used in protective compounds (e.g. water soluble carbohydrates) or structures in order to enhance leaf dehydration tolerance against either drought or frost. More lignified tissues were also found in grasses species with greater embolism resistance (Lens *et al.*, 2016). As Kong and Henry (2016) demonstrated that prior exposure to freezing stress enhanced *Poa pratensis* drought survival, some trait values are likely to benefit tolerance to both types of dehydration stresses. Our results showed that Mediterranean populations, which expressed summer dormancy, always had narrower leaves than other origins of *D. glomerata*, together with a high leaf dry matter content, i.e. traits values that have been previously mentioned as drought adaptive (Bartlett *et al.*, 2012; Meng *et al.*, 2015). Consistently, Mediterranean populations had higher summer drought survival, but this set of leaf traits was not associated with frost tolerance.

The set of morphological, chemical, and physiological traits associated with plant strategies result from complex adaptations to annual climate, including seasonal stresses. As a consequence, plants express variable trait values adapted to fluctuating biotic factors (Bristiel *et al.*, in review; McKown *et al.*, 2013; Fajardo and Siefert, 2016). For example, the accumulation of tiller base fructans was associated with both higher drought and higher frost survival (Volaire *et al.*, 2005; Sanada *et al.*, 2006; Kong & Henry, 2016) since it allows cells membrane stabilization (Vereyken *et al.*, 2003; Livingston *et al.*, 2009). This accumulation occurs during late spring in drought adapted populations to improve summer drought survival, whereas Nordic populations adapted to freezing climatic conditions accumulate fructans in autumn (Bristiel *et al.*, in review; Sanada *et al.*, 2006; Østrem *et al.*, 2011). Thus, such plastic traits likely only confer a temporary advantage in terms of dehydration survival. By contrast, other leaf traits remain relatively stable over the year and vary across populations along biogeographical gradients in response to annual climatic factors, such as leaf width decreasing with mean temperature (Guerin *et al.*, 2012) and precipitation (Oyarzabal *et al.*, 2008). Our results support this pattern since *D. glomerata* leaf width increased with latitude regardless of season, thus aiding in Mediterranean populations' superior drought survival over Nordic and temperate populations under an off-season (early spring) drought and, importantly, irrespective of the growth potential. Therefore, the timing of dormancy and fructan accumulation might quickly respond to seasonal rhythms modifications induced by climate change, likely leading to decrease resistance to dehydration stress as a consequence of

Table 2. Results of Kruskal-Wallis test of the effect of origins ($ddl=2$) on aerial growth potential ($\text{g day}^{-1} \text{plant}^{-1}$), dormancy, plant survival (%), leaf width (mm), and leaf dry matter content (mg g^{-1}) measured in summer, winter, and early spring on 17 populations of *D. glomerata*.

Variable	Effect of origin (see Table 1)		
	Season	Kruskal-Wallis X^2	P-value
Aerial growth potential ($\text{g day}^{-1} \text{plant}^{-1}$)	Summer	11.35	0.003 **
	Winter	14.23	0.0008 ***
	Early spring	2.96	0.22 ns
Dormancy	Summer	9.09	0.01 **
	Winter	14.23	0.0008 ***
Plant stress survival (%)	Summer	11	0.004 **
	Winter	13.48	0.001 ***
	Early spring	6.39	0.04 *
Leaf width (mm)	Summer	12.16	0.002 **
	Winter	6.4	0.04 *
	Early spring	13.85	0.0009 ***
Leaf dry matter content (mg g^{-1})	Summer	11.51	0.003 **
	Winter	6.03	0.04 *
	Early spring	11.12	0.003 **

extended growing-season. However, as illustrated by the off-season (early spring) drought tolerance of Mediterranean populations, plants evolved stress adapted trait values and trait plasticity enhancing drought tolerance regardless of seasonal dormancy patterns.

Since the growth-stress survival relationship was not constantly observed across seasons and types of stress, this implies the lack of an actual stable and obligatory trade-off (Stearns, 1989; Grubb, 2016). As a consequence, the growth potential-dehydration survival relationship could be better ascribed as a dynamic linkage, i.e. a trait-trait relationship that could easily change from positive to negative over the normally encountered environmental range (Stearns, 1989). In *D. glomerata*, the optimization of plant metabolism could allow the shift of carbon allocation from growth to survival compounds in response to environmental cues (Bjornson *et al.*, 2016). However, our results show that additional adaptive traits reflecting plant adaptation to severe drought, such as narrow leaves, helped to improve survival without necessarily requiring a supplementary cost in term of growth potential. This suggests that, in some cases, growth potential and plant response to stress may be functionally independent. In conclusion, further exploration of the growth-stress survival relationship could permit the disentanglement of the suite of plant traits and trait covariations involved with the goal of refining species' responses to climate change predictions. It could also provide methods to breeders to screen both productive and stress-tolerant species. In addition, as both drought and frost imply dehydration stress, it would be interesting to ask whether plant vessel traits associated with high resistance to cavitation could enhance plant drought or frost resistance, and, since hydraulic capacity is likely a trade-off with photosynthetic capacity (Choat *et al.*, 2011), to assess the potential cost in terms of seasonal growth capacity.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank Pascal Chapon for excellent technical assistance, Claire second, and the 'Terrain d'expérience' platform and the Plateforme d'Analyses Chimiques en Ecologie both at CEFECNRS (Labex CEMEB). The technical staff at Fureneset is also acknowledged for their contributions.

Table 3. Correlations between seasonal variables (plant survival, aerial growth potential, dormancy, leaf width, and leaf dry matter content) measured under dehydration stress or optimal conditions (see material and methods for details). Spearman's coefficients (*r*) are formatted in bold ($P < 0.05$); underlined ($P < 0.01$); in italic ($P < 0.001$); or ns: non-significant.

		Early spring drought stress		Winter frost stress	Summer drought stress		Dormancy		Leaf width			Leaf dry matter content			
		Plant survival	Aerial growth potential	Plant survival	Aerial growth potential	Plant survival	Aerial growth potential	Winter dormancy	Summer dormancy	Early spring LW	Winter LW	Summer LW	Early spring LDMC	Winter LDMC	Summer LDMC
Early spring drought stress	Plant survival	-	ns	-0.5	0.56	<u>0.67</u>	<u>-0.83</u>	<u>-0.61</u>	<u>0.65</u>	-0.48	ns	-0.5	0.56	ns	<u>0.59</u>
	Aerial growth potential	ns	-	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Winter frost stress	Plant survival	-0.5	ns	-	<u>-0.89</u>	<u>-0.64</u>	<u>0.63</u>	<u>0.9</u>	<u>-0.89</u>	<u>0.83</u>	0.55	<u>0.73</u>	<u>-0.72</u>	ns	<u>-0.58</u>
	Aerial growth potential	0.56	ns	<u>-0.89</u>	-	<u>0.68</u>	<u>-0.61</u>	<u>-0.97</u>	<u>0.94</u>	<u>-0.83</u>	-0.52	<u>-0.74</u>	<u>0.68</u>	ns	<u>0.64</u>
Summer drought stress	Plant survival	<u>0.67</u>	ns	<u>-0.64</u>	<u>0.68</u>	-	<u>-0.86</u>	<u>-0.67</u>	<u>0.69</u>	<u>-0.64</u>	ns	<u>-0.69</u>	<u>0.79</u>	ns	<u>0.66</u>
	Aerial growth potential	<u>-0.83</u>	ns	<u>0.63</u>	<u>-0.61</u>	<u>-0.86</u>	-	<u>0.64</u>	<u>-0.68</u>	0.55	ns	<u>0.59</u>	<u>-0.81</u>	ns	<u>-0.72</u>
Dormancy	Winter dormancy	<u>0.61</u>	ns	<u>-0.9</u>	<u>0.97</u>	<u>0.67</u>	<u>-0.64</u>	-	<u>0.92</u>	<u>-0.85</u>	-0.52	<u>-0.75</u>	<u>0.69</u>	ns	<u>0.68</u>
	Summer dormancy	<u>-0.65</u>	ns	<u>0.89</u>	<u>-0.94</u>	<u>-0.69</u>	<u>0.68</u>	<u>0.92</u>	-	<u>0.78</u>	ns	<u>0.7</u>	<u>-0.76</u>	ns	<u>-0.66</u>
Leaf width	Early spring leaf width	-0.48	ns	<u>0.83</u>	<u>-0.83</u>	<u>-0.64</u>	0.55	<u>0.85</u>	<u>-0.78</u>	-	<u>0.78</u>	<u>0.89</u>	<u>-0.69</u>	ns	<u>-0.63</u>
	Winter leaf width	ns	ns	<u>0.55</u>	-0.52	ns	ns	0.52	ns	<u>0.78</u>	-	<u>0.79</u>	ns	ns	-0.57
	Summer leaf width	-0.5	ns	<u>0.73</u>	<u>-0.74</u>	<u>-0.69</u>	<u>0.59</u>	<u>0.75</u>	<u>-0.7</u>	<u>0.89</u>	<u>0.79</u>	-	<u>-0.67</u>	ns	<u>-0.74</u>
Leaf dry matter content	Early spring LDMC	0.56	ns	<u>-0.72</u>	<u>0.68</u>	<u>0.79</u>	<u>-0.81</u>	<u>-0.69</u>	<u>0.76</u>	<u>-0.69</u>	ns	<u>-0.67</u>	-	ns	<u>0.79</u>
	Winter LDMC	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	-	<u>0.6</u>
	Summer LDMC	<u>0.59</u>	ns	<u>-0.58</u>	<u>0.64</u>	<u>0.66</u>	<u>-0.72</u>	<u>-0.68</u>	<u>0.66</u>	<u>-0.63</u>	<u>-0.57</u>	<u>-0.74</u>	<u>0.79</u>	<u>0.6</u>	-

Literature cited

- Aerts R, Chapin FS. 2000.** The Mineral Nutrition of Wild Plants Revisited: A Re-evaluation of Processes and Patterns. *Advances in Ecological Research* **30**: 1–67.
- Anderson J V, Gesch RW, Jia Y, Chao WS, Horvath DP. 2005.** Seasonal shifts in dormancy status, carbohydrate metabolism, and related gene expression in crown buds of leafy spurge. *Plant, Cell and Environment* **28**: 1567–1578.
- Anderson J V, Horvath DP, Chao WS, Foley ME. 2010.** Bud Dormancy in Perennial Plants: A Mechanism for Survival. Springer Berlin Heidelberg, 69–90.
- Bartlett MK, Scoffoni C, Sack L. 2012.** The determinants of leaf turgor loss point and prediction of drought tolerance of species and biomes: A global meta-analysis. *Ecology Letters* **15**: 393–405.
- Benavides R, Escudero A, Coll L, Ferrandis P, Gouriveau F, Hódar JA, Ogaya R, Rabasa SG, Granda E, Santamaría BP, et al. 2015.** Survival vs. growth trade-off in early recruitment challenges global warming impacts on Mediterranean mountain trees. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **17**: 369–378.
- Bielenberg DG. 2011.** Knowing when not to grow. *New Phytologist* **189**: 3–5.
- Bjornson M, Dandekar A, Dehesh K. 2016.** Determinants of timing and amplitude in the plant general stress response. *Journal of Integrative Plant Biology* **58**: 119–126.
- Borrill M. 1991.** Evolution and genetic resources in cocksfoot. In: Tushiya & Gupta, ed. *Chromosome Engineering in Plants: Genetics, Breeding, Evolution, Part B*. Elsevier Science Publishers, 379–398.
- Campoy J a., Ruiz D, Egea J. 2011.** Dormancy in temperate fruit trees in a global warming context: A review. *Scientia Horticulturae* **130**: 357–372.
- Castonguay Y, Laberge S, Brummer EC, Volenec JJ. 2006.** Alfalfa Winter Hardiness: A Research Retrospective and Integrated Perspective. *Advances in Agronomy* **90**: 203–265.
- Chao WS, Foley ME, Horvath DP, Anderson J V. 2007.** Signals regulating dormancy in vegetative buds. *International Journal of Plant Developmental Biology* **1**: 49–56.
- Chapin FS. 1980.** The Mineral Nutrition of Wild Plants. *Annual Review of Ecology and*

Systematics **11**: 233–260.

Choat B, Medek DE, Stuart SA, Pasquet-Kok J, Egerton JJG, Salari H, Sack L, Ball MC. 2011. Xylem traits mediate a trade-off between resistance to freeze-thaw-induced embolism and photosynthetic capacity in overwintering evergreens. *New Phytologist* **191**: 996–1005.

Cooper JP. 1964. Climatic variation in forage grasses I. *Journal of Applied Ecology* **1**: 45–61.

Craine JM. 2009. *Resource strategies of wild plants*. Princeton: Princeton University Press.

Craine JM, Ocheltree TW, Nippert JB, Towne EG, Skibbe AM, Kembel SW, Fargione JE. 2013. Global diversity of drought tolerance and grassland climate-change resilience. *Nature Climate Change* **3**: 63–67.

Díaz S, Kattge J, Cornelissen JHC, Wright IJ, Lavorel S, Dray S, Reu B, Kleyer M, Wirth C, Prentice IC, et al. 2015. The global spectrum of plant form and function. *Nature* **529**: 167–171.

Eagles CF. 1967. The effect of temperature on vegetative growth in climatic races of *Dactylis glomerata* in controlled environments. *Annals of Botany* **31**: 31–39.

Eagles CF, Østgård O. 1971. Variation in growth and development in natural populations of *Dactylis glomerata* from Norway and Portugal. I-Growth analysis. *Journal of Applied Ecology* **8**: 367–381.

Ergon Å. 2017. Optimal Regulation of the Balance between Productivity and Overwintering of Perennial Grasses in a Warmer Climate. *Agronomy* 2017, Vol. 7, Page 19 **7**: 19.

Fajardo A, Siefert A. 2016. Phenological variation of leaf functional traits within species. *Oecologia* **180**: 951–959.

Fernandez RJ, Reynolds JF. 2000. Potential growth and drought tolerance of eight desert grasses: lack of a trade-off? *Oecologia* **123**: 90–98.

Gillespie LM, Voltaire FA. 2017. Are winter and summer dormancy symmetrical seasonal adaptive strategies? The case of temperate herbaceous perennials. *Annals of Botany* **119**: 311–323.

- Gleason SM, Westoby M, Jansen S, Choat B, Hacke UG, Pratt RB, Bhaskar R, Brodribb TJ, Bucci SJ, Cao K-F, et al. 2016.** Weak tradeoff between xylem safety and xylem-specific hydraulic efficiency across the world's woody plant species. *New Phytologist* **209**: 123–136.
- Gremer JR, Sala A. 2013.** It is risky out there: the costs of emergence and the benefits of prolonged dormancy. *Oecologia* **172**: 937–947.
- Grime JP. 1979.** *Plant strategies and vegetation processes*. Wiley.
- Grime JP, Pierce S. 2012.** *The evolutionary strategies that shape ecosystems*. Wiley-Blackwell.
- Grubb PJ. 2016.** Trade-offs in interspecific comparisons in plant ecology and how plants overcome proposed constraints. *Plant Ecology & Diversity* **9**: 3–33.
- Guerin GR, Wen H, Lowe AJ. 2012.** Leaf morphology shift linked to climate change. *Biology Letters* **8**: 882–886.
- Hoan K. 1968.** Summer dormancy in *Phalaris tuberosa*. *Australian Journal of Agricultural Research* **19**: 227.
- Horvath DP, Anderson J V, Chao WS, Foley ME. 2003.** Knowing when to grow: signals regulating bud dormancy. *Trends in Plant Science* **8**: 534–540.
- Inman-Narahari F, Ostertag R, Asner GP, Cordell S, Hubbell SP, Sack L. 2014.** Trade-offs in seedling growth and survival within and across tropical forest microhabitats. *Ecology and Evolution* **4**: 3755–3767.
- IPCC. 2014.** *Intergovernmental Panel on Climate Change 5th Assessment Report (AR5)-Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability*. Cambridge.
- Koehler K, Center A, Cavender-Bares J. 2012.** Evidence for a freezing tolerance-growth rate trade-off in the live oaks (*Quercus* series *Virentes*) across the tropical-temperate divide. *New Phytologist* **193**: 730–744.
- Kong RS, Henry HAL. 2016.** Prior exposure to freezing stress enhances the survival and recovery of *Poa Pratensis* exposed to severe drought. *American Journal of Botany* **103**: 1890–1896.

- Lang GA, Early JD, Martin GC, Darnell RL. 1987.** Endo-, para-, and ecodormancy: physiological terminology and classification for dormancy research. *HortScience* **22**: 371–377.
- Lens F, Picon-Cochard C, Delmas CEL, Signarbieux C, Buttler A, Cochard H, Jansen S, Chauvin T, Doria LC, Del Arco M, et al. 2016.** Herbaceous Angiosperms Are Not More Vulnerable to Drought-Induced Embolism Than Angiosperm Trees. *Plant physiology* **172**: 661–667.
- Livingston DP, Hinch DK, Heyer AG. 2009.** Fructan and its relationship to abiotic stress tolerance in plants. *Cellular and Molecular Life Sciences* **66**: 2007–2023.
- Loehle C. 1998.** Height growth rate tradeoffs determine northern and southern range limits for trees. *Journal of Biogeography* **25**: 735–742.
- Ludlow MM. 1989.** Strategies of response to water stress. *Structural and Functional Responses to Environmental Stress*: 269–81.
- Lumaret R. 1988.** Cytology, genetics, and evolution in the genus *Dactylis*. *CRC Critical Reviews in Plant Sciences* **7**: 55–91.
- MacArthur RH, Wilson EO. 1967.** *The theory of island biogeography*. Princeton University Press.
- McKown AD, Guy RD, Azam MS, Drewes EC, Quamme LK. 2013.** Seasonality and phenology alter functional leaf traits. *Oecologia* **172**: 653–665.
- Meng T-T, Wang H, Harrison SP, Prentice IC, Ni J, Wang G. 2015.** Responses of leaf traits to climatic gradients: adaptive variation versus compositional shifts. *Biogeosciences* **12**: 5339–5352.
- Menzel A, Sparks TH, Estrella N, Koch E, Aasa A, Ahas R, Alm-Kübler K, Bissoli P, Braslavska O, Briede A, et al. 2006.** European phenological response to climate change matches the warming pattern. *Global Change Biology* **12**: 1969–1976.
- Mimura M, Aitken SN. 2010.** Local adaptation at the range peripheries of Sitka spruce. *Journal of Evolutionary Biology* **23**: 249–258.
- Molina-Montenegro MA, Gallardo-Cerda J, Flores TSM, Atala C. 2012.** The trade-off

between cold resistance and growth determines the *Nothofagus pumilio* treeline. *Plant Ecology* **213**: 133–142.

Moran E V, Hartig F, Bell DM. 2016. Intraspecific trait variation across scales: Implications for understanding global change responses. *Global Change Biology* **22**: 137–150.

Niinemets Ü. 2014. 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*: 1–18.

Ocheltree TW, Nippert JB, Prasad PVV. 2016. A safety vs efficiency trade-off identified in the hydraulic pathway of grass leaves is decoupled from photosynthesis, stomatal conductance and precipitation. *New Phytologist* **210**: 97–107.

Oram RN. 1990. *Register of australian herbage plant cultivars*. CSIRO Publishing.

Østrem L, Rapacz M, Jørgensen M, Höglind M. 2011. Effect of developmental stage on carbohydrate accumulation patterns during winter of timothy and perennial ryegrass. *Acta Agriculturae Scandinavica, Section B - Plant Soil Science* **61**: 153–163.

Oyarzabal M, Paruelo JM, Del Pino F, Oesterheld M, Lauenroth WK. 2008. Trait differences between grass species along a climatic gradient in South and North America. *Journal of Vegetation Science* **19**: 183–192.

Pearson TRH, Burslem DFRP, Goeriz RE, Dalling JW. 2003. Regeneration niche partitioning in neotropical pioneers: Effects of gap size, seasonal drought and herbivory on growth and survival. *Oecologia* **137**: 456–465.

Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Lavorel S, Poorter H, Jaureguiberry P, Bret-Harte MS, Cornwell WK, Craine JM, Gurvich DE, Urcelay C, et al. 2013. New Handbook for standardized measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* **23**: 167–234.

Pollock CJ, Jones T. 1979. Seasonal Patterns of Fructan Metabolism in Forage Grasses. *New Phytologist* **83**: 9–15.

Reich PB. 2014. The world-wide ‘fast-slow’ plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology* **102**: 275–301.

- Rognli OA, Solberg ET, Schjelderup I. 1993.** Breeding Fodder Crops for Marginal Conditions. 18th Eucarpia Fodder Crops Section Meeting. Loen, Norway: Springer Science & Business Media, 330.
- RStudio Team. 2015.** RStudio: Integrated Development for R. RStudio, Inc., Boston, MA.
- Ryser P, Aeschlimann U. 1999.** Proportional dry-mass content as an underlying trait for the variation in relative growth rate among 22 Eurasian populations of *Dactylis glomerata* s.l. *Functional Ecology* **13**: 473–482.
- Sack L, Grubb PJ. 2001.** Why do species of woody seedlings change rank in relative growth rate between low and high irradiance? *Functional Ecology* **15**: 145–154.
- Sakai A, Larcher W. 1987.** *Frost survival of plants : responses and adaptation to freezing stress*. Springer-Verlag.
- Salguero-Gómez R, Jones OR, Jongejans E, Blomberg SP, Hodgson DJ, Mbeau-Ache C, Zuidema PA, De Kroon H, Buckley YM. 2016.** Fast–slow continuum and reproductive strategies structure plant life-history variation worldwide. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **113**: 230–235.
- Sanada Y, Takai T, Yamada T. 2006.** Ecotypic variation of water-soluble carbohydrate concentration and winter hardiness in cocksfoot (*Dactylis glomerata* L.). *Euphytica* **153**: 267–280.
- Savage JA, Cavender-Bares J. 2013.** Phenological cues drive an apparent trade-off between freezing tolerance and growth in the family Salicaceae. *Ecology* **94**: 1708–1717.
- Schär C, Vidale PL, Lüthi D, Frei C, Häberli C, Liniger MA, Appenzeller C. 2004.** The role of increasing temperature variability in European summer. *Nature* **427**: 332–336.
- Sibly R, Calow P. 1989.** A life-cycle theory of responses to stress. *Biological Journal of the Linnean Society* **37**: 101–116.
- Siegel S, Castellan NJ. 1988.** *Nonparametric statistics for the behavioral sciences*. McGraw-Hill.
- Stearns SC. 1976.** Life-history tactics: a review of the ideas. *The Quarterly review of biology* **51**: 3–47.

- Stearns SC. 1989.** Evolution in life-history Trade-offs. *Functional Ecology* **3**: 259–268.
- Sterck FJ, Poorter L, Schieving F. 2006.** Leaf traits determine the growth-survival trade-off across rain forest tree species. *The American Naturalist* **167**: 759–765.
- Stott PA, Stone DA, Allen MR. 2004.** Human contribution to the European heatwave of 2003. *Nature* **432**: 610–4.
- Tilman D. 1982.** *Resource competition and community structure*. Princeton University Press.
- Treharne KJ, Eagles CF. 1970.** Effect of temperature on photosynthetic activity of climatic races of *Dactylis glomerata* L. *Photosynthetica* **4**: 107–117.
- Vereyken IJ, Chupin V, Hoekstra FA, Smeekens SCM, De Kruijff B. 2003.** The effect of fructan on membrane lipid organization and dynamics in the dry state. *Biophysical journal* **84**: 3759–3766.
- Volaire F. 1995.** Growth, carbohydrate reserves and drought survival strategies of contrasting *Dactylis glomerata* populations in a Mediterranean environment. *Journal of Applied Ecology* **32**: 56–66.
- Volaire F. 2008.** Plant traits and functional types to characterise drought survival of pluri-specific perennial herbaceous swards in Mediterranean areas. *European Journal of Agronomy* **29**: 116–124.
- Volaire F, Barkaoui K, Norton M. 2014.** Designing resilient and sustainable grasslands for a drier future: Adaptive strategies, functional traits and biotic interactions. *European Journal of Agronomy* **52**: 81–89.
- Volaire F, Lelièvre F. 1997.** Production, persistence, and water-soluble carbohydrate accumulation in 21 contrasting populations of *Dactylis glomerata* L. subjected to severe drought in the south of France. *Australian Journal of Agricultural Research* **48**: 933.
- Volaire F, Norton M. 2006.** Summer dormancy in perennial temperate grasses. *Annals of Botany* **98**: 927–933.
- Volaire F, Norton MR, Lelièvre F. 2009.** Summer Drought Survival Strategies and Sustainability of Perennial Temperate Forage Grasses in Mediterranean Areas. *Crop Science* **49**: 2386.

Voltaire F, Norton MR, Norton GM, Lelièvre F. 2005. Seasonal patterns of growth, dehydrins and water-soluble carbohydrates in genotypes of *Dactylis glomerata* varying in summer dormancy. *Annals of Botany* **95**: 981–990.

Walters MB, Reich PB. 1999. Low-light carbon balance and shade tolerance in the seedlings of woody plants: do winter deciduous and broad-leaved evergreen species differ? *New Phytologist* **143**: 143–154.

Westoby M. 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil* **199**: 213–227.

Wright SJ, Kitajima K, Kraft NJB, Reich PB, Wright IJ, Bunker DE, Condit R, Dalling JW, Davies SJ, Díaz S, *et al.* 2010. Functional traits and the growth-mortality trade-off in tropical trees. *Ecology* **91**: 3664–3674.

Chapitre 5 – Relation entre les traits fonctionnels racinaires et l'utilisation de l'eau : un compromis entre évitement et tolérance à la déshydratation ?

Les deux chapitres précédents se sont concentrés sur l'étude des parties aériennes des plantes. Ce chapitre, sous forme d'article, est consacré à l'analyse des parties racinaires. Dans un premier temps, les valeurs de traits fonctionnels racinaires sont caractérisées pour chaque population en fonction de leur origine. La relation entre les syndromes de traits exprimés par les différentes origines de dactyles et leur stratégie d'utilisation de l'eau est ensuite étudiée. Enfin, cet article aborde la question d'un compromis entre les stratégies d'évitement et de tolérance à la déshydratation. Il se base pour cela sur les résultats obtenus lors des expérimentations n°3 et 4.

Coping with drought: root trait variability within the perennial grass

Dactylis glomerata captures a trade-off between dehydration avoidance and dehydration tolerance.

~

Face à la sécheresse : la variabilité des traits racinaires au sein de la graminée pérenne *Dactylis glomerata* reflète un compromis entre l'évitement de la déshydratation et la tolérance à la déshydratation.

Pauline BRISTIÉL, Catherine ROUMET, Cyrille VIOLLE, Florence VOLAIRE

RÉSUMÉ

Comprendre l'adaptation des plantes face à la sécheresse est un challenge important en écologie et en agronomie. La plupart des herbacées pérennes présentent différentes stratégies pour faire face à la déshydratation, de l'évitement de la déshydratation à la tolérance à la déshydratation. Cette étude a pour but d'explorer le rôle joué par les traits racinaires dans ces différentes stratégies. Pour cela, seize génotypes de la graminée pérenne *Dactylis glomerata* provenant d'un large gradient latitudinal (de la Norvège au Maroc) ont été transplantés en longs tubes de 2m permettant le développement optimal des racines en profondeur et l'expression de la plasticité phénotypique durant une sécheresse imposée. La consommation en eau des plantes soumises à la déshydratation a été utilisée comme un indice de l'évitement de la déshydratation. La profondeur et la biomasse racinaire ont été mesurées, ainsi que les traits morphologiques des racines profondes. De plus la tolérance à la déshydratation a été mesurée en pots. Toutes les populations ont exprimés des profondeurs racinaires et des longueurs spécifiques racinaires identiques. Les populations méditerranéennes avaient une biomasse racinaire (totale et en profondeur) deux fois moins importante que les populations tempérées ou nordiques. Elles avaient des racines plus fines aux tissus plus denses et une consommation en eau plus faible que les populations tempérées ou nordiques. La valeur des traits racinaires des populations méditerranéennes n'a pas été affectée par la sécheresse, tandis que la profondeur rassemblant 95% de la biomasse a été réduite pour les populations tempérées et nordiques. De façon générale, ces syndromes de traits suggèrent que les populations méditerranéennes possèdent des valeurs de traits associées à la conservation de l'eau alors que les populations tempérées et nordiques possèdent des valeurs de traits associées à l'acquisition de l'eau. La large variabilité intraspécifique des valeurs de traits racinaires a permis de mettre en évidence un compromis entre l'évitement de la déshydratation et la tolérance à la déshydratation, qui reflète des stratégies adaptives contrastées entre populations en fonction de leur origine biogéographique.

SUMMARY

Background and aims: To understand plant adaptation to drought is a crucial challenge in both ecology and agronomy. Strategies of most perennial herbaceous species to cope with drought range from dehydration avoidance to dehydration tolerance. This study aimed to explore the role of root traits in regulating these adaptive strategies.

Method: Sixteen genotypes of the perennial grass *Dactylis glomerata* originating from a large latitudinal gradient (Norway to Morocco) were grown in long 2 m-tubes allowing the full expression of root depth potential under irrigation and phenotypic plasticity during an experimentally imposed drought. Water use under drought was a proxy of dehydration avoidance. Measurements included rooting depth and biomass, and morphological root traits of the deep roots. In addition, plant survival after severe drought in short pots measured dehydration tolerance.

Results: All populations had similar maximum rooting depth and specific root length. Mediterranean populations had two fold lower total and deep root biomass. They had thinner roots with a greater root tissue density and therefore a lower total water uptake than Northern and Temperate populations. Root traits of Mediterranean populations were not affected by drought while 95% root biomass was reduced under drought for Northern and Temperate populations. Overall, these syndromes of traits suggest that Mediterranean populations had traits associated with ‘water conservation’ while Northern and Temperate populations had traits associated with ‘water acquisition’.

Conclusion: The large intraspecific variability in root traits captured a trade-off between dehydration avoidance and dehydration tolerance showing contrasting adaptive plant and root strategies between populations according to their biogeographical origins.

Introduction

According to several climatic models, drought risk will dramatically increase during this century (Dai, 2011; Sherwood & Fu, 2014). Improving our understanding of the adaptive mechanisms underlying the response of wild and cultivated plant species to drought is a priority research avenue in ecology and agronomy (e.g., Volaire et al., 2014; Kooyers, 2015).

To investigate the response of plants to drought, latitudinal gradients are considered as natural laboratories (De Frenne *et al.*, 2013; Violle *et al.*, 2014) since they make it possible to screen a broad range of drought situations. Under moderate drought, a dehydration avoidance strategy is expected, with plants characterized by roots able to reach wet soil layer, and thereby to sustain growth (Brown *et al.*, 2005). In this case, the main mechanism to sustain sufficient tissue water content is based on the optimization of water uptake, notably through an extensive and efficient root system (Garwood & Sinclair, 1979; Comas *et al.*, 2013). In more severe drought situations (e.g., around the Mediterranean Basin: Volaire et al. 2009), a ‘dehydration tolerance’ strategy is expected, as a way to maximize the probability of survival rather than growth rate (Levitt, 1972; Levitt *et al.*, 1980). As such, plants that display low tissue water content and preserve cells of survival organs (meristems) from critical dehydration consequences by osmotic adjustment, are favored (West & Wullschleger, 1990), sugar accumulation (Bohnert *et al.*, 1995; Hare *et al.*, 1998; Hoekstra *et al.*, 2001) and maintenance of cell stability (Hinchey *et al.*, 2007). However the role of root traits in regulating both dehydration tolerance and dehydration avoidance strategies has been hardly examined (Zwicke *et al.*, 2015). A deep exploration of root system properties and water use by plants is therefore of crucial interest to understand plant response to drought.

Recent studies (Prieto *et al.*, 2015; Weemstra *et al.*, 2016; Roumet *et al.*, 2016; Fort *et al.*, 2017) highlighted that root traits associated to water acquisition should tradeoff with root traits associated to water conservation (Fort *et al.*, 2017). As a general rule, water acquisitive plants are expected to exhibit as a deep root system with low carbon investment (i.e., high specific root length, low root tissue density, and small diameter; e.g., White and Snow, 2012; Freschet et al., 2017) allowing an extensive soil exploration. On the opposite, water conservative plants are expected to exhibit ‘slower traits’ such as larger and denser roots (i.e., high root tissue density) associated with higher root longevity (McCormack *et al.*, 2012). This gradient of water use strategies based on a screening of root traits seems to echo the range of drought responses (from dehydration avoidance to dehydration tolerance) discussed in

ecophysiology (Hernández *et al.*, 2010; Lelièvre *et al.*, 2011; Pérez-Ramos *et al.*, 2013; Zwicke *et al.*, 2015; Balachowski *et al.*, 2016). More broadly, one can expect those responses to be recapitulated in the well-known ‘fast-slow’ plant economy spectrum described in comparative ecology (Reich, 2014). This spectrum represents a trade-off between physiological and morphological plant traits involved in acquisition of carbon, nutrients and water along resource gradients. As a general pattern, resource poor environments are likely to select for plants characterized by resource conservation strategies and ‘slow traits’, i.e. traits associated with low grow rate, while resource rich environments select for opposite strategies, so-called resource acquisition strategies and ‘fast’ traits (Reich, 2014). A whole-plant perspective to plant drought rooted on the theoretical corpus of comparative ecology should help explain the diversity of observed drought strategies, and in turn, provide insights into the adaptive meaning of key root traits, notably in response to harsh environments.

Perennial herbaceous species are an interesting model to explore drought response strategies since their perennial habit requires them to survive many successive years even under harsh conditions such as drought prone environments. In addition, as they dominate most grassland ecosystems, they have developed adaptive strategies to cope with different intensity and duration of droughts (Levitt, 1980; Ludlow, 1989; Turner, 1997). Further, while latitudinal gradients are relevant natural laboratories, cross-species comparisons suffer from several bias (Messier *et al.*, 2017), including the difficulties to account for phylogenetic inertia. Exploring within-species phenotypic patterns using genotypes distributed along a latitudinal gradient has several advantages in that context: (i) plant adaptation can be more directly considered without phylogenetic correction, (ii) physiological mechanisms are more deeply examined, (iii) genotypic responses can be assessed. The perennial grass species *Dactylis glomerata* has a very large biogeographic distribution and originates from wet to very dry environments (Lumaret, 1988; Borrill, 1991). Previous work on this species showed a large intra-specific variability for aerial traits and seasonal growth potential (Bristiel *et al.* submitted). Among a range of populations of *D. glomerata* originating from a large latitudinal gradient (Norway to Morocco), the Mediterranean populations were summer dormant and survived severe drought while temperate and Northern populations were more summer active and drought sensitive. However, the intra-specific variability in root systems has not been described in this species, although their large climate range likely relates to strong differences in root traits values and water use strategies.

In this study, we tested the hypothesis that the biogeographic origin of populations could be associated with contrasting root traits when plants are allowed to grow under non-limiting water supply and that root depth and root biomass allocation should increase under drought in order to enhance water uptake. In addition, we assumed that root traits should be associated to water use and for instance, ‘slow traits’ such as a root system with high root tissue density and low root length per dry mass (i.e., low specific root length) would result in low water uptake, while ‘fast traits’, such as a root system with abundant and thin roots would enhance water uptake. These relationships between root traits and water use have rarely been shown on a large range of intra-specific populations and rarely explored on deep roots since they are less accessible although they drive water uptake from the deepest soil layers where water remains available for a longer time during a severe drought (Maeght *et al.*, 2013; Prieto *et al.*, 2015; Fort *et al.*, 2016, 2017). Sixteen genotypes of *D. glomerata* were grown in long tubes allowing the full expression of root depth potential under irrigation and phenotypic plasticity during an experimentally imposed drought. Overall, populations of *D. glomerata* should express contrasting root trait values driving a range of water uptake under drought and therefore a range of dehydration avoidance strategy. Since populations originating from Mediterranean drought prone environment are more dehydration tolerant than Temperate and Northern populations less adapted to severe drought (Bristiel *et al.*, submitted), a trade-off is expected between dehydration avoidance and dehydration tolerance.

Material and methods

The experiments were carried out at the CNRS (Centre National de la Recherche Scientifique) experimental field in Montpellier, southern France (43°6’N, 3°8’E). The climate is Mediterranean, characterized by high temperatures and severe water deficits in summer.

Plant material—Sixteen tetraploid populations of *Dactylis glomerata* L. (cocksfoot), comprising ten native populations and six cultivars, were chosen from germplasm banks (i.e. collection of accessions) to be representative of three bioclimatic regions: Northern, Temperate and Mediterranean. The populations originate from a large latitudinal gradient (Norway to Morocco), with contrasting precipitation patterns ranging from 893 to 246 mm (Table S1). They were therefore expected to express various adaptive strategies, particularly regarding water use (Cooper, 1964; Eagles, 1967, 1971).

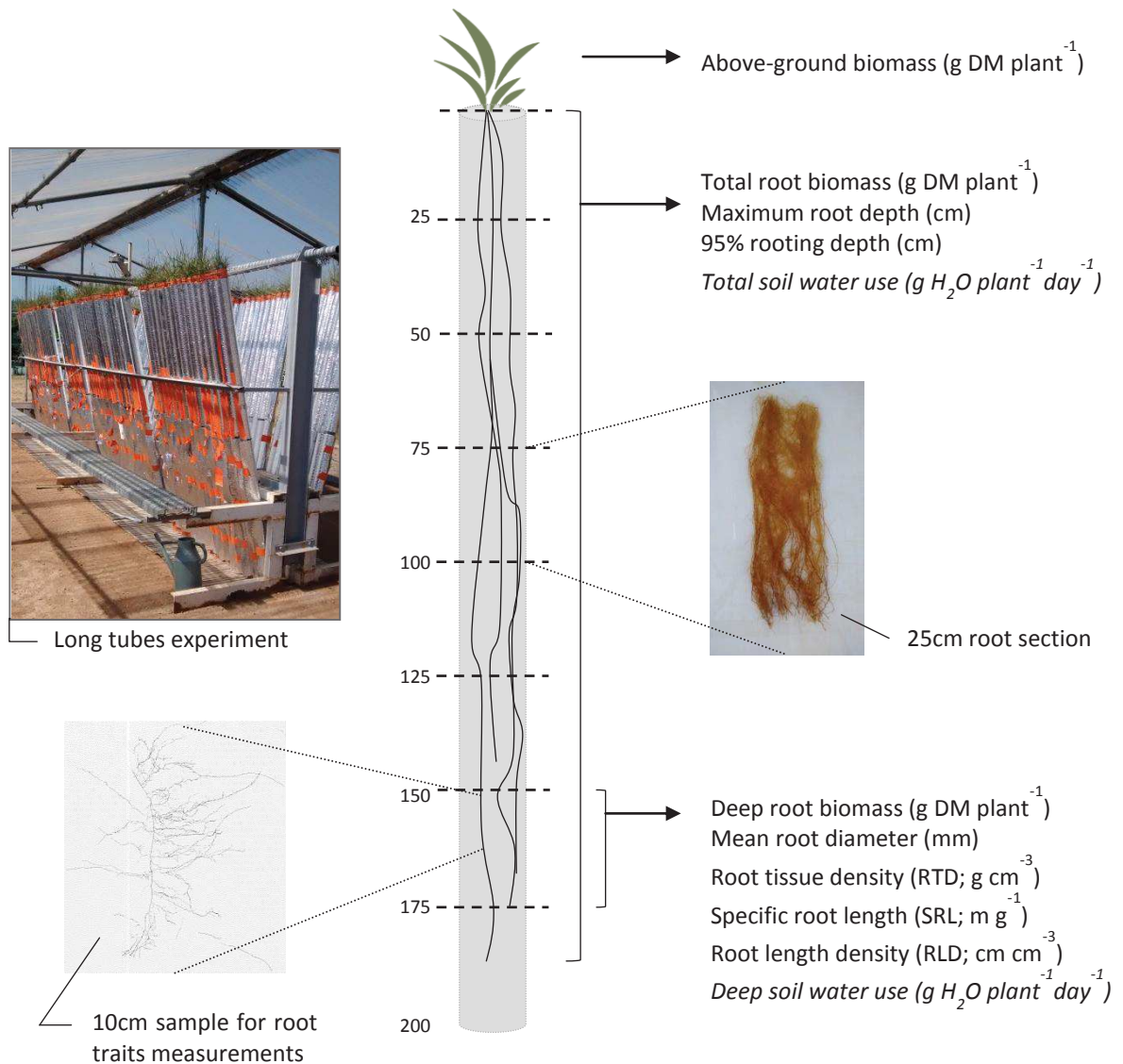


Figure 1. Experimental design of the long tube experiment comparing above and below ground traits in sixteen populations of *Dactylis glomerata* under drought and irrigation. On the graphic, cutting sampled sections are illustrated by dotted lines. Depths are mentioned on the left side of the column, in cm. Each variable is represented with its unity along the plant section from which it has been measured or calculated. Total and deep soil water use ($\text{g H}_2\text{O plant}^{-1} \text{ day}^{-1}$) were measured only on tubes which endured drought treatment as a proxy of dehydration avoidance.

Experimental design—The main experiment was carried out to analyze the range of dehydration avoidance, i.e. the ability of the contrasting populations to uptake water under non-limiting rooting depth conditions (2m long tubes). Water use was measured during a drought period without irrigation in summer. Root and plant traits were measured also in full irrigated plants during the same period to assess the potential rooting system under a non-limiting environment.

Dehydration tolerance was assessed in short pots by recording plant survival after a drought period (Bristiel et al., submitted). As roots were equally limited in depth for all the populations in short pots, plant drought survival mirrored plant dehydration tolerance under a similar soil water availability (Volaire, 2008). It allowed us to discount the effect of rooting depth associated mainly with dehydration avoidance (Volaire & Lelievre, 2001; Pérez-Ramos et al., 2013)

Dehydration avoidance experimentation: Long tube design—Long transparent PVC tubes (6 cm diameter, 2 m long) were filled with 9 kg of substrate (75 % sand and 25 % local soil). Tubes were filled with three successive soil layers of decreasing density to simulate a natural gradient of soil density with denser soil at the tube bottom. They were covered with an opaque and insulating film to protect roots from sun radiation and inclined at 25° to allow visible root development against the transparent tube wall. Seeds from each *D. glomerata* population were sown in February 2013 and maintained fully irrigated and fertilized in seedling trays. One seedling of each population was transplanted into each tube on the 1st of March 2015, with 6 replicates per population (total of 96 tubes). All tubes were randomly placed outdoor, under a transparent roof to avoid natural precipitation and allow the experimental control of water supply (Fig. 1). During the experiment, mean temperatures ranged from 14.5 to 28.5°C while mean maximum temperatures reached 35.2°C in July. Plants were grown in tubes under optimal irrigation and fertilization until visible root depth reached 140 cm on average (\pm 18 cm) for all populations. On 5 June 2015, the foliage of each plant was cut at 3 cm from soil level to determine the aboveground dry biomass (g DM plant⁻¹, weighed after oven dried at 65°C for 48h) before the onset of the drought/irrigated summer treatments. On 5 June 2015, all tubes were irrigated at field capacity (24.1% soil moisture). Then, the experimental treatments started: irrigation was stopped on half of the tubes to simulate an intensifying drought until full senescence of the foliage was reached for all populations.

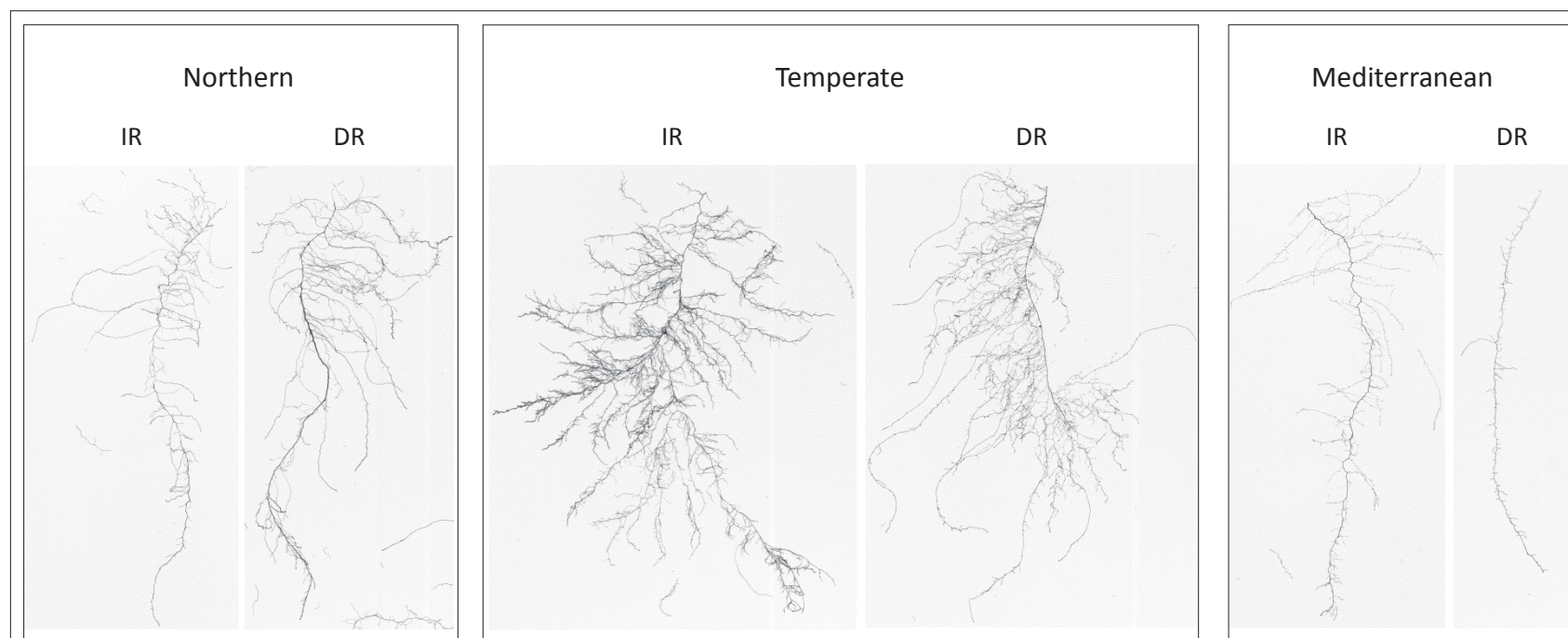


Figure 2. Illustration of root architecture differences between the three origins of *Dactylis glomerata* and between water treatments (IR: irrigated; DR: drought). Images were obtained from the root scans at 600 dpi used to perform root trait analysis. For comparison purpose root depth of sampling is the same (150-175 cm) for the six pictures. Each picture represents one root axis of 10 cm height.

The other half of the tubes were kept fully irrigated as control treatment

Plant sampling—On the 20th of July 2015, the whole soil column was carefully extracted from each tube and put down horizontally in a wire netting. Shoots of each plant were cut at root insertion, oven-dried at 65°C for 48h, and weighed, to determine the summer above-ground dry biomass (summer AGB, g DM plant⁻¹) produced by plants either under irrigation or under drought. In order to characterize root biomass distribution with depth, each soil column was divided into eight sections of 25 cm depth (Fig. 1). Samples of soil (without roots) were immediately collected for each 25 cm section depth and weighed. These soil samples were reweighed after oven-dried 48 h at 105°C in order to obtain the soil humidity for each soil layer. The remaining soil was gently brushed away from roots, taking care not to disturb root depth distribution, to measure the maximum root depth (cm). Roots of each soil layer were then carefully washed free of soil in water (Fig. 1). Roots from the soil layer above the deepest soil layer including roots, were frozen into plastic bags for future root morphological trait measurements (see Fig. 1, and the following section of material and methods). All other root samples were oven-dried at 65°C and weighed.

At whole plant level, the total root biomass was calculated as the sum of the root dry mass in each soil layers; the root: shoot ratio was the ratio between total root biomass and total aboveground biomass (sum of aboveground biomass produced before and during the summer treatment, i.e. summer aboveground biomass); the 95% rooting depth (cm), i.e. the soil depth that contains 95% of the total root biomass, was calculated according to Schenk and Jackson (2002).

For the tubes that were not irrigated during 45 days, the total water used (Total WU; g H₂O day⁻¹ plant⁻¹) during this period was used as a proxy of the ‘dehydration avoidance’. It was calculated as the difference between the initial soil water reserve in the tube at field capacity and the remaining water in the soil explored by the roots; the ‘deep soil water use’ (Deep soil WU; g H₂O day⁻¹ plant⁻¹) was calculated similarly but for the soil below 100 cm depth.

Deep root trait measurements —Root morphological traits were measured on deep roots in the 25 cm depth above the last soil layer including roots (Fig. 1b). We thus avoided very young, not fully developed root tips often composed by a single axis without branching. The frozen root samples were thawed and a representative sub-sample of roots (one representative 10 cm root axis) was scanned in water at 600 dpi (Fig. 2). The resulting images were analyzed

using WinRHIZO Pro software (ver. 2009, Regent Instrument Inc., Quebec, Canada) to determine mean root diameter (mm), length and volume. After scanning, the sub-samples and the remaining roots were oven-dried for 48 h at 65°C and weighed. On these deep roots scanned, a number of variables were calculated: root tissue density (RTD; ratio of subsample root dry mass to root fresh volume, g cm^{-3}), specific root length (SRL; root length per unit subsample root dry mass m g^{-1}) and mean root diameter (mm^2). Deep root biomass (corresponding to the 25 cm deep roots section) was calculated as the sum of biomass of the scanned sub-sample and remaining roots; g DM plant^{-1}), and deep root length density (RLD; cm cm^{-3}) as $(\text{SRL} \times \text{deep root dry mass})/\text{soil volume}$.

Dehydration tolerance experimentation: Short pot design —As described in Bristiel *et al.* (2017, submitted), seeds from each *D. glomerata* population were sown in seedling trays in February 2013 and were then transplanted into 4L, 18cm-diameter pots in May 2013 for measuring dehydration tolerance. From May 2013, the plants were grown under an open-ended polytunnel and kept fully irrigated and fertilized. Each 4L pot contained four plants from a single population, with 12 pots respectively per population. Pots were filled with a substrate composed of 50% local loamy-clay soil and 50% sand. The quantity of dry substrate was measured to be identical for each of the 4L pot so that the time dynamics of soil moisture could be accurately assessed and compared simply by pot weight. In summer 2014, the soil moisture was raised to field capacity (60% soil moisture for the substrate used), irrigation was ceased thereafter. Pots were weighed at frequent intervals (every 2-5 days) throughout the experiment to monitor the decrease of soil water content. Once full leaf senescence was reached for all populations, and when soil water content in the pots decreased to near 12% (27 to 35 days after irrigation cessation), plants were harvested at 3cm and the pot was put back under irrigation, thus ending the severe drought. All pots were re-watered at the same soil water content to ensure that plant survival corresponded to an identical soil final dehydration for all populations irrespective of their growth potential. The plants were irrigated for 15 days after which dehydration survival was measured. Plants that did not produce new shoots after 15 days were counted as dead. The survival rate was measured as the number of living plants divided by the total number of plants and is a proxy of dehydration tolerance

Data analysis—All statistical analyses were conducted using the R environment (version 0.99.879; RStudio Team, 2015). No significant difference was found between native.

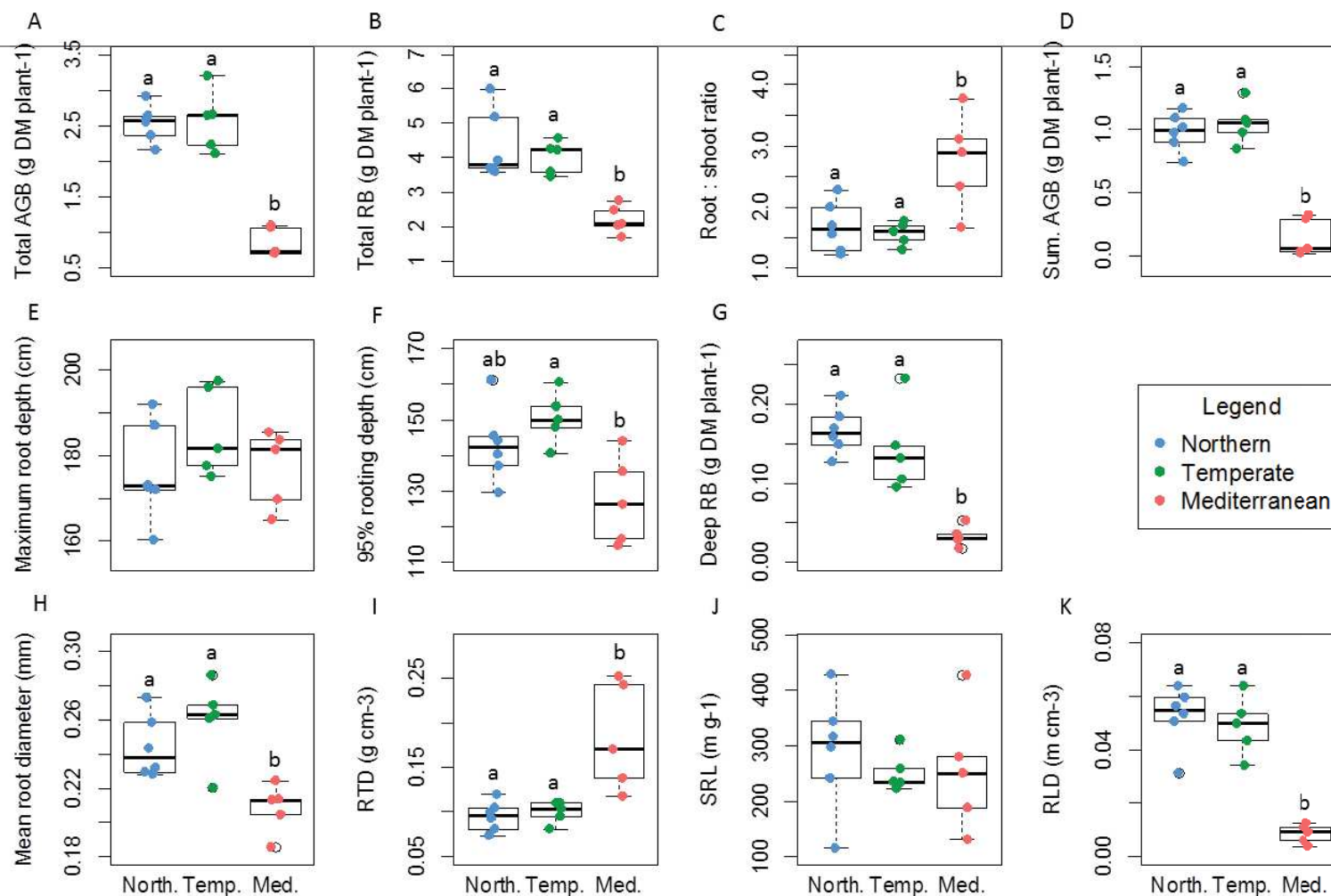


Figure 3. Boxplots of above ground and below ground traits measured under irrigation on 16 populations of *D. glomerata*. Total AGB: total above ground biomass (g DM plant⁻¹), Total RB: total root biomass (g DM plant⁻¹), Sum. AGB: summer above ground biomass (g DM plant⁻¹), Deep RB: deep root biomass (g DM plant⁻¹), RTD: root tissue density (g cm⁻³), SRL: specific root length (m g⁻¹), RLD: root length density (m cm⁻³). Colored points represent mean values by population according to their origin: Northern in blue, Temperate in green and Mediterranean in red. Letters indicate significant differences among origins (Tukey's post hoc test, $P < 0.05$).

populations and cultivars for any of the studied variables (Linear analysis of variance; $P > 0.05$) so the type of *D. glomerata* population (native or cultivar) was not considered further. Linear mixed models were used to estimate the effect of origin of *D. glomerata* (i.e., Northern, Temperate or Mediterranean), treatment (irrigated versus drought), and their interaction, on total aboveground biomass, total root biomass, root: shoot ratio, summer aboveground biomass, maximum root depth, 95% rooting depth, deep root biomass, mean root diameter, root tissue density, specific root length, and root length density. The aboveground biomass, root to shoot ratio, root tissue density, and root length density were log transformed, and total water use and deep soil water use was transformed using arcsin to fit model requirements. Population accounted for random effect. Linear models were followed by post-hoc tests using Tukey's correction for multiple comparisons ('lsmeans' package; Lenth, 2016). Dehydration survival differences among origins were tested using a non-parametric Kruskal-wallis test followed by post-hoc comparisons ('kruskalmc' in 'pgirmess' package; Siegel and Castellan, 1988). Bivariate correlations among traits were calculated using Pearson's correlation tests.

A Principal component analyses (PCA; 'ade4' package) was performed with all root traits in irrigated plants: total root biomass (g DM plant^{-1}), deep root biomass (g DM plant^{-1}), maximum root depth (cm), root tissue density (RTD; mg cm^{-3}), specific root length (SRL; m g^{-1}), root length density (RLD; cm cm^{-3}), root diameter (mm), and total above-ground biomass (g DM plant^{-1}). Total water use (WU; $\text{g H}_2\text{O day}^{-1} \text{ plant}^{-1}$) and deep soil water use (deep WU; $\text{g H}_2\text{O day}^{-1} \text{ plant}^{-1}$) that were measured under drought were used as supplementary variables in the PCA. The relationship between total water use in long tubes (assessing dehydration avoidance) and drought survival in short pots (assessing dehydration tolerance) was explored to detect a possible trade-off between the two strategies of dehydration avoidance and tolerance in this species.

Results

Intraspecific variability under summer irrigation—Under full summer irrigation, the sixteen populations of *D. glomerata* exhibited a large range of above- and below-ground trait values. The total aboveground biomass ranged from $0.69 \text{ g DM plant}^{-1}$ to $3.2 \text{ g DM plant}^{-1}$ (Fig. 3, A) while total root biomass ranged from 1.68 to $5.97 \text{ g DM plant}^{-1}$ (Fig. 3, B; Table S2). The maximum root depth ranged from 160 to 197 cm and the 95% rooting depth spanned from 115 to 161 cm (Table S2). In deep roots, the root tissue density varied 3.5 fold among

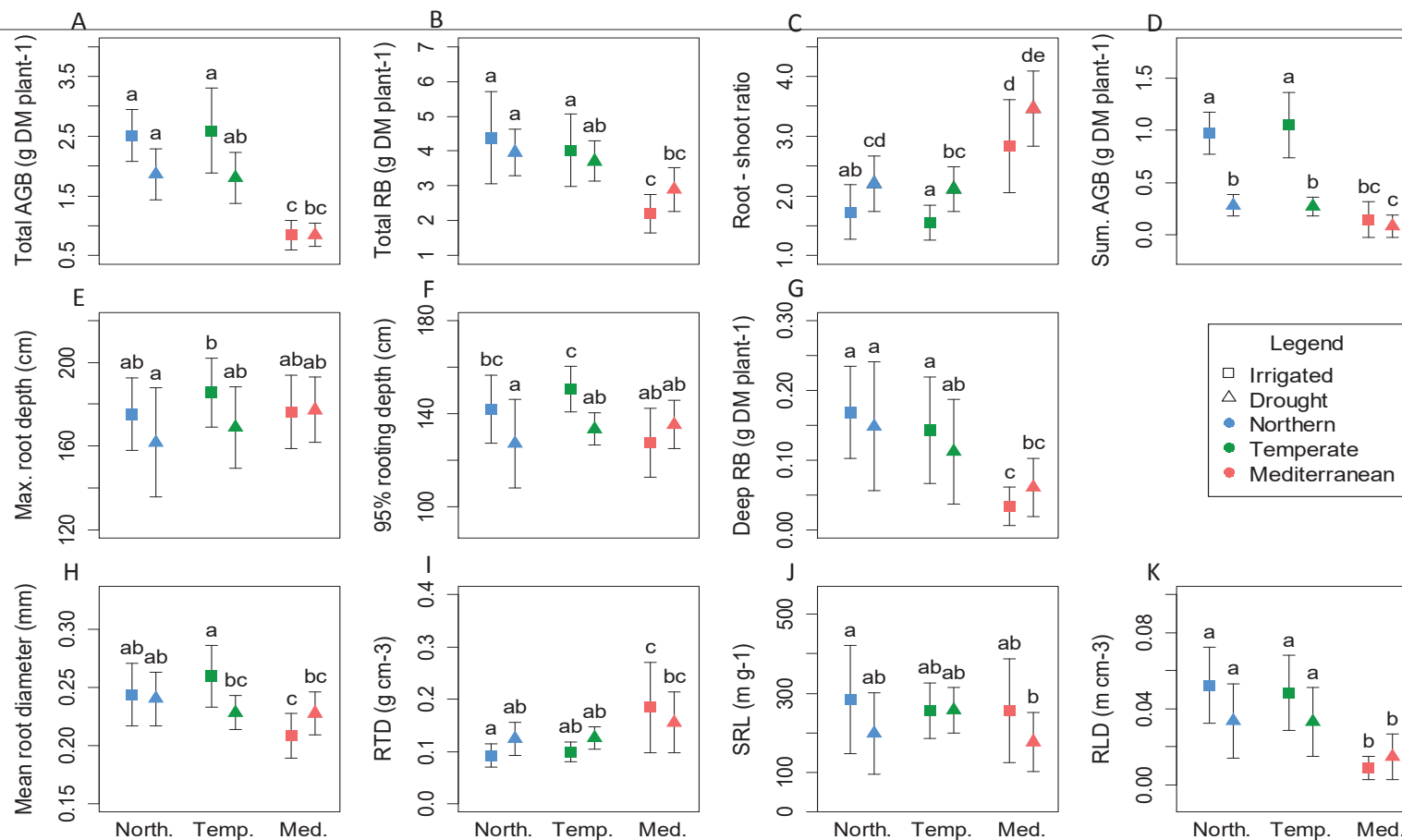


Figure 4. Mean values with standard deviation of ten traits measured for the control under irrigation or at the end of the drought period on 16 populations of *D. glomerata*. Total AGB: total above ground biomass (g DM plant⁻¹), Total RB: total root biomass (g DM plant⁻¹), Sum. AGB: summer above ground biomass (g DM plant⁻¹), Deep RB: deep root biomass (g DM plant⁻¹), RTD: root tissue density (g cm⁻³), SRL: specific root length (m g⁻¹), RLD: root length density (m cm⁻³). Mean values are displayed by origin: Northern in blue, Temperate in green and Mediterranean in red. Squares represents data measured under irrigation and triangles those measured after drought period. Segments show standard deviation. Letters indicate significant differences between both origins and treatments (i.e., irrigated or drought; Tukey post hoc test; $P < 0.05$).

populations and the specific root length ranged from 115 to 429 m kg⁻¹ (Table S2). As a general pattern, under full summer irrigation, Mediterranean populations differed from both Northern and Temperate populations (Fig. 3). Mediterranean populations produced significantly lower above-ground biomass (total and in summer) and lower below-ground biomass (around 50% less), resulting in a twice higher root to shoot ratio (Fig. 3, A, B, C, D). The very low summer above-ground biomass under irrigation of Mediterranean populations confirmed that these populations were summer dormant (Fig. 4, D). Their root biomass and root length density in deep soil layers were also lower. Deep roots of Mediterranean populations (Fig. 3 G) had lower diameter but higher tissue density (Fig. 3 H, I) (Fig. 3 K) than both Northern and Temperate populations. However, the maximum root depth and specific root length were similar across all origins (Fig. 3 E, J).

Response to drought—Drought affected above and below-ground traits differently according to the population of *D. glomerata* considered (Fig. S2, S3) and to their origin as illustrated by the significant origin x treatment interactions detected for 7 of the eleven traits studied (Table 1). The Northern and Temperate populations were more affected by drought than Mediterranean populations (Fig. 4, C). The summer aboveground biomass of both Northern and Temperate populations was much lower under drought and was reduced to 0.27g DM on average, whereas that of Mediterranean populations was not affected by drought (Fig. 4, D). The root: shoot ratio of Northern and Temperate populations significantly increased under drought (Fig. 4, C). Overall, the total and deep root biomass and the maximum root depth were not affected by drought (Fig. 4, B, E, G). However, the 95% rooting depth of both Northern and Temperate populations, was significantly lower (around 16 cm) under drought (Fig. 4, F). For deep root traits, the mean root diameter of both Northern and Mediterranean populations was not affected by drought, but was 0.04 mm on average lower in Temperate populations (Fig. 4, H). The root tissue density, specific root length as well as the root length density of deep roots were not affected by drought across all origins (Fig. 4, I, J, K).

Water use under drought—The total water use (Fig. 5, A), used here as a proxy of dehydration avoidance, as well as the deep soil water use (Fig. 5, B) were significantly lower in Mediterranean populations which uptook 12 % less water during the drought than Northern and Temperate populations.

The PCA performed on plant traits measured under irrigation and with total and deep soil water use under drought as supplementary variables (Fig. 6), captured 72.5% of the total

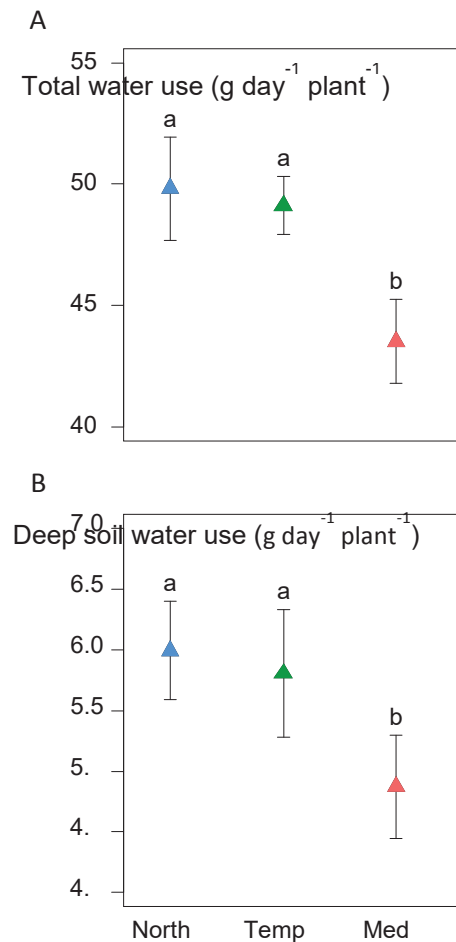


Figure 5. Mean values with standard deviation of (A) total water use (g day⁻¹ plant⁻¹), (B) deep soil water use (g day⁻¹ plant⁻¹) measured at the end of the drought period on 16 populations of *D. glomerata*. Triangles represents mean values displayed by origin: Northern in blue, Temperate in green and Mediterranean in red. Segments show standard deviation. Letters indicate significant differences between origins (Tukey test; $P < 0.05$).

variance in the first two axes with 56.4% on the first axis. The first PCA axis opposed Mediterranean populations with high root to shoot ratio and root tissue density to both Northern and Temperate populations which had higher above- and below-ground biomasses and larger root diameter, associated with higher water consumption under drought (high water use). The second PCA axis (PC2: 16.1%) was mainly explained by the specific root length which did not discriminate populations according to their origin. The total water use measured under drought was positively correlated with above- and below-ground biomass, mean deep root diameter, and root length density, and negatively with the root to shoot ratio and root tissue density, all measured under irrigation (Table S3). The relationships between the total water use measured and traits measured under drought showed similar patterns but stronger relationships. Interestingly, the relationship between total water use measured under drought and maximum root depth was negative when maximum root depth was measured under irrigation but non-significant when measured under drought (Table S3).

Relationship between total water use during drought (dehydration avoidance) and dehydration survival—The dehydration survival measured after severe drought in short pots, was on average 3 fold higher for Mediterranean populations of *D. glomerata* than for both Northern and Temperate populations (Fig. S1; Bristiel et al. 2017). It was strongly negatively related ($r=0.82$, $P < 0.001$) to the dehydration avoidance estimated by the total water use measured under drought in long tubes (Fig. 7). Figure 7 also showed that Mediterranean populations of *D. glomerata* expressed a lower water use but a higher dehydration survival after severe drought as compared to Northern and Temperate populations.

DISCUSSION

When grown in deep soil in tubes and under irrigation, the sixteen populations of *D. glomerata* showed considerable variation in root traits. We indeed demonstrated strong trait variation among origins, with Mediterranean populations showing highly contrasted traits as compared to both Northern and Temperate populations. Mediterranean populations of *D. glomerata* are characterized by a lower plant biomass, a higher root: shoot ratio, their deep roots are thinner with a higher tissue density than Northern and Temperate populations. This syndrome of traits is associated with a lower water use and therefore a lower dehydration avoidance although Mediterranean populations exhibit a higher dehydration tolerance when they are subjected to severe drought in short pots limiting root extension.

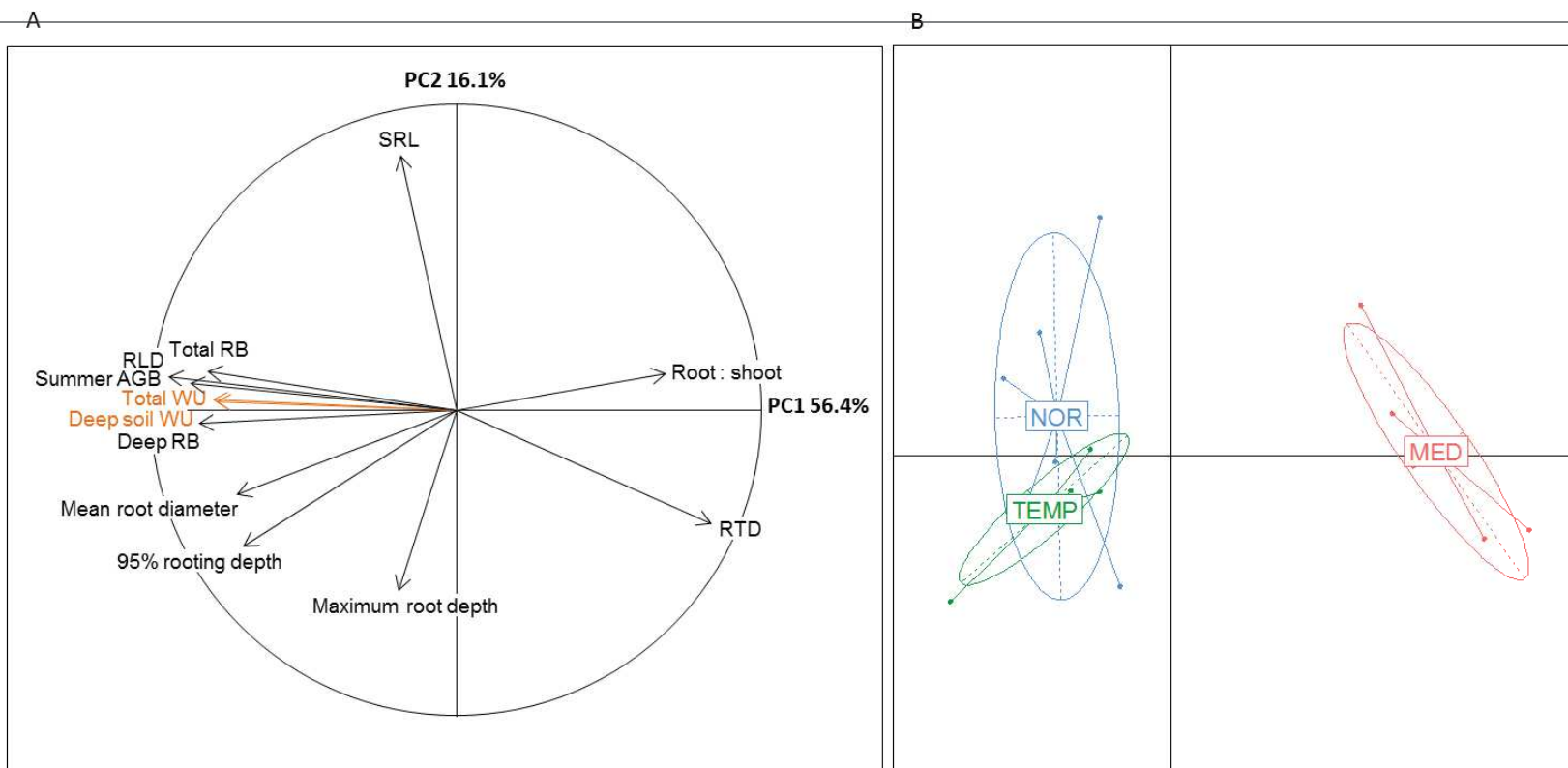


Figure 6. Principal component analysis performed on ten above ground and below ground traits of 16 populations of *D. glomerata*, measured under irrigation. Total root biomass (total RB; g DM plant^{-1}), deep root biomass (deep RB; g DM plant^{-1}), maximum root depth (cm), 95% rooting depth (%), root tissue density (RTD; mg cm^{-3}), specific root length (SRL; m g^{-1}), mean root diameter (mm), summer above ground vegetative biomass (summer AGB; g DM plant^{-1}), root length density (RLD; cm cm^{-3}), and root : shoot ratio (R:S), contributed to the analysis (solid arrows on the correlation circle (A)). The total water use (total WU; $\text{g day}^{-1} \text{plant}^{-1}$), and deep soil water use (deep soil WU; $\text{g day}^{-1} \text{plant}^{-1}$), were measured at the end of the drought period as a proxy of dehydration avoidance, and were used as supplementary variables (dashed orange arrows), thus do not contributed to the analysis. In figure 4 (B), populations (points) were grouped by origin (NOR: northern in blue, TEMP: temperate in green, MED: Mediterranean in red) according to their barycenter.

Variability in plant traits among populations from different biogeographic origins—The low above-ground biomass of Mediterranean populations is a classical adaptation to summer drought characterizing Mediterranean ecosystems since the reduced aerial growth and early leaf senescence induced by summer dormancy in Mediterranean populations indeed contribute to reduce plant evapotranspiration rate, and thereby soil water uptake (Volaire *et al.*, 1998; Pérez-Ramos *et al.*, 2013). This low aerial growth contributes to a high root: shoot ratio. In Mediterranean ecosystems, where water is the most limiting resource, plants enhance allocation of biomass to roots to improve water foraging capacity (Markesteyn & Poorter, 2009). This feature is conserved even when plants are grown under irrigation, as it is the case in this study.

Interestingly, Mediterranean populations of *D. glomerata* had a similar maximum rooting depth both in irrigated and drought conditions and their root mass and length densities in deep soil layers were much lower than those of Northern and Temperate populations. This was unexpected since rooting depth comparisons between species across ecosystems showed that dry environments select for deeper root systems than wetlands (Canadell *et al.*, 1996; Jackson *et al.*, 1996; Schenk & Jackson, 2002, 2005; Collins & Bras, 2007). A deep root system is assumed to promote water uptake by allowing the roots to collect the resource where it still remains in the deepest soil layers, enhancing growth and drought resilience (Ho *et al.*, 2005; Nardini *et al.*, 2016; Yang *et al.*, 2017). Further, there are evidences that even a small proportion of roots in deep and wet soil layers may be sufficient to sustain water absorption (Jackson *et al.*, 1996; Nicotra *et al.*, 2002). In another perennial grass (*Phalaris aquatica*), which exhibits summer dormancy like Mediterranean populations of *D. glomerata*, a deep root system was shown to be crucial for dehydration tolerance and plant survival since plants died when roots were severed (McWilliam & Kramer, 1968). In Mediterranean populations of *D. glomerata*, increasing the root: shoot ratio and decreasing the evaporative demand of shoots rather than foraging deeper underground appears to be the preferred strategy. However it is necessary to consider further morphological root traits as discussed below, to characterize plant water use strategies (Fort *et al.*, 2017).

Deep roots of the Mediterranean populations of *D. glomerata* have similar specific root length (SRL, i.e. root length per dry biomass) than those of Northern and Temperate populations, although they are thinner and have a higher tissue density. The unforeseen association of thin but dense roots for Mediterranean populations and large roots with low tissue density for Northern and Temperate populations blurred variations of specific root

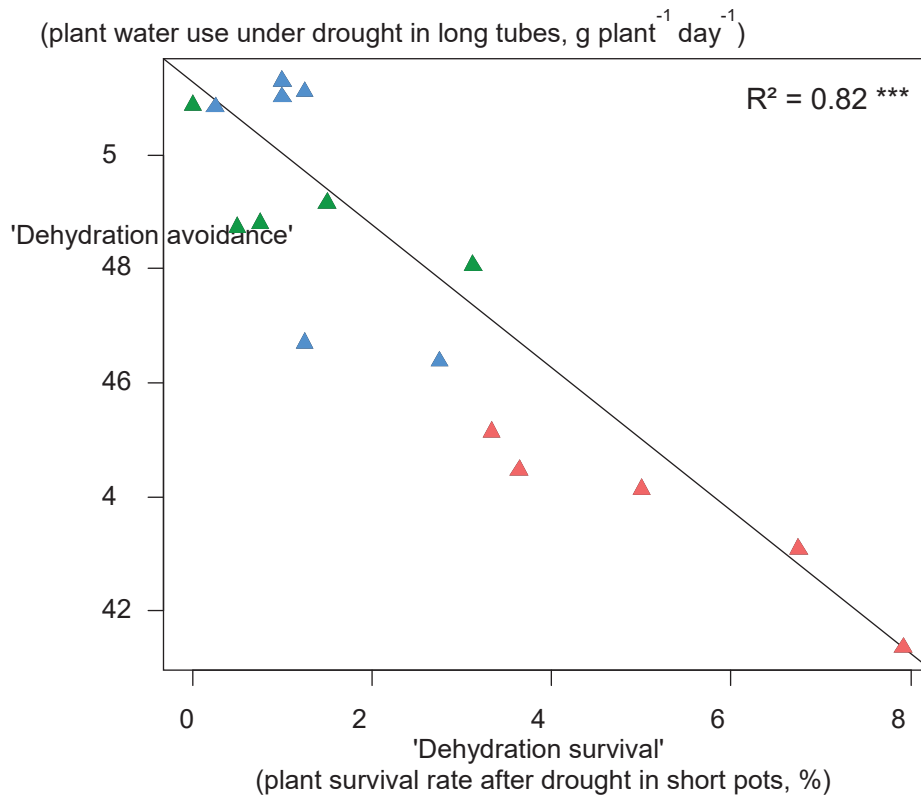


Figure 7. Relationship between dehydration survival (%) and dehydration avoidance (total water use ; g plant⁻¹ day⁻¹). Triangles represents populations mean values displayed by origin: Northern in blue, Temperate in green and Mediterranean in red. Regression lines show linear relationship, R^2 with associated P -value (***) is represented.

length in this study which was orthogonal to the root trait syndrome. Mediterranean populations of *D. glomerata* are characterized by high root tissue density. The high root tissue density is also been found in plants grown under stressful environments such as in resource poor environments (Craine *et al.*, 2001; Kramer-Walter *et al.*, 2016; Ostonen *et al.*, 2017), at high latitude (Ostonen *et al.*, 2017) or at high mean annual temperature (Freschet *et al.*, 2017). Higher root tissue might be due to narrower vessels and higher lignification conferring these roots a longer longevity (Ryser, 1996; Tjoelker *et al.*, 2005) and drought resistant (Wahl & Ryser, 2000; Fitter, 2002), but can negatively impact the hydraulic conductivity (Mapfumo *et al.*, 1993). Deep roots of Mediterranean populations were thinner than those of Northern and Temperate roots, although the opposite pattern has been observed both within three tree species located along a latitudinal gradient from temperate to subarctic boreal forest (latitudes 48°N and 69°N) (Ostonen *et al.*, 2017) and among 1115 species from contrasting growth forms and climatic areas (Freschet *et al.*, 2017) for which root diameter increased with increasing mean annual temperature. In our study the thinner roots of the Mediterranean populations might allow extensive soil exploration for water, with low biomass investment, efficient hydraulic conductance (Hernández *et al.*, 2010; Comas *et al.*, 2012) and a higher resistance to embolism of roots with smaller xylem vessel diameter (Fitter, 1987; Alameda & Villar, 2012).

Conversely, the root system of Northern and Temperate populations was characterized by greater root biomass and deeper roots with lower tissue density. These trait values can be associated to wider vessels and higher hydraulic conductivity, but also to higher vulnerability to drought-induced embolism (Mcelrone *et al.*, 2004; Wang *et al.*, 2016). Although with a lower root: shoot than for Mediterranean populations, the greater deep root length density of Northern and Temperate populations reflected a ‘water acquisitive’ root traits syndrome conferring greater ability to collect soil resources, notably water, as long as it remains accessible (Lobet *et al.*, 2014).

Response of plant traits to experimental drought—The response of plant traits under drought i.e. their plasticity, may reflect plants’ ability to adapt across multiple habitats and may facilitate chances of survival (e.g., Malik *et al.*, 1979; Li *et al.* 2017). The response of plant traits to a severe drought significantly varied according to the origin of *D. glomerata* populations. Overall the Northern and Temperate populations were more affected by drought

Table 1. Results of linear mixed models testing the effect of origin, treatment (irrigated or drought) and their interaction on above and below ground variables of *Dactylis glomerata*. The effect of origin on dehydration survival was tested by using a Kruskal wallis test.

Model variables	Unit	n	Origin			Treatment			Interaction		
			d.f.	F	P	d.f.	F	P	d.f.	F	P
Total above ground biomass (log)	g DM plant ⁻¹	95	2	149.1	<0.001	1	19.2	<0.001	2	5.1	0.008
Total root biomass	g DM plant ⁻¹	95	2	31.2	<0.001	1	0.1	0.80	2	3.8	0.02
Root : shoot (log)	-	95	2	45.3	<0.001	1	30.2	<0.001	2	0.2	0.76
Summer above ground biomass (log)	g DM plant ⁻¹	95	2	59.4	<0.001	1	15.2	<0.001	2	6.0	0.003
Maximum root depth	cm	95	2	2.4	0.09	1	6.1	0.01	2	1.7	0.19
95% rooting depth	cm	95	2	5.0	0.008	1	9.4	0.002	2	7.7	<0.001
Deep root biomass	g DM plant ⁻¹	95	2	22.6	<0.001	1	0.4	0.55	2	1.6	0.21
Mean root diameter	mm	95	2	12.3	<0.001	1	1.4	0.24	2	9.5	<0.001
Root tissue density (log)	mg cm ⁻³	95	2	15.5	<0.001	1	4.3	0.04	2	4.3	0.01
Specific root length	m g ⁻¹	95	2	0.9	0.41	1	6.9	0.01	2	1.5	0.22
Root length density (log)	cm cm ⁻³	95	2	43.9	<0.001	1	1.5	0.22	2	5.3	0.01
Total water use	g day ⁻¹ plant ⁻¹	47	2	27.6	<0.001	-	-	-	-	-	-
Deep soil water use	g day ⁻¹ plant ⁻¹	47	2	42.8	<0.001	-	-	-	-	-	-
			n	d.f.	χ^2	P					
Dehydration survival	%	16	2	6.8	0.03						

than Mediterranean populations. In Northern and Temperate populations, drought was associated with a lower aboveground biomass and a higher root: shoot ratio, which is consistent with other studies (Skinner & Comas, 2010; Olmo *et al.*, 2014). The reduction of plant growth rate and the greater allocation of biomass to roots is a well-known response to drought that allows plants to optimize resource allocation to maximize growth under limiting conditions. This is in line with the functional equilibrium theory (Brouwer, 1963) which predicts that under stress, plants maximize their root biomass and surface to intake the most limiting resource. Drought stress was also associated with lower 95% rooting depth indicating that roots are shallower rooted as compared to the control irrigated plants. The opposite pattern has been observed for different species, for which drought stress increased the proportion of deep roots compared with controls (Padilla & Pugnaire, 2007; Skinner & Comas, 2010; Olmo *et al.*, 2014). Surprisingly, drought did not affect the values of any morphological root traits. Two reviews (Ostonen *et al.*, 2007; Olmo *et al.*, 2014) also reported no clear effect of drought on specific root length (SRL), but rather a great variability in the SRL response among species due to the contrasted response of the two components of SRL, i.e. the root tissue density (RTD) and the root diameter. In many studies, drought was associated with a greater RTD but a lower root diameter leading to a null effect of drought on SRL. Conversely, in our study, RTD and root diameter of populations from the three origins were not significantly affected by drought. This suggests that in our growth conditions, root morphological traits of the populations of *D. glomerata* are less plastic than in other species. In Mediterranean populations, the lack of root plasticity of above- and below-ground traits in response to drought might be associated with summer dormancy and suggests that these populations are genetically adapted to severe drought and contributes to prevent opportunistic plant re-growth after episodic summer rain, which may be fatal to the non-adapted plant under severe drought climate (Laude, 1953; Norton *et al.*, 2009).

Relationships between water use under drought and plant traits—The total water use under drought is strongly related to plant traits measured both under irrigation and under drought. In both cases, water use is positively correlated with the summer above-ground biomass and thus the evaporative demand during the drought period. Greater water use is also positively related to the capacity of roots to acquire water especially in deep soil layers, i.e. it increases with greater root biomass and length densities in deep soil layers larger low-density deep roots but not with a deeper rooting system. Conversely, lower water use is associated with high root: shoot ratio and high root tissue density, two traits related to longevity and resistance to

drought and thus to resource conservation in long lived tissues. These relationships confirm those obtained on twelve Mediterranean rangeland species grown in a common garden experiment (Fort *et al.*, 2017). The first PCA axis thus opposed traits related to water acquisition and those related to resource conservation. Contrary to the root economics framework suggesting that plants with fine roots and high SRL are more efficient in resource acquisition than those with coarse roots and low SRL, in this study populations with coarser roots used more water than Mediterranean populations with thinner roots. In addition, SRL was unrelated to water use and independent of the water acquisition - conservation axis. This confirms the multidimensionality of root traits previously demonstrated on tree seedlings (Kramer-Walter *et al.*, 2016) and questions the role of SRL and root diameter on water acquisition.

A trade-off between dehydration avoidance and dehydration tolerance—This study shows that the populations of *D. glomerata* that best tolerate dehydration, by surviving well at low soil dehydration under similar access to water in short pots, uptake less water when this resource is accessible in long tubes. These results highlight that, at intraspecific level, a strong trade-off exists between dehydration tolerance and dehydration avoidance strategies. The dehydration tolerance strategy can mainly be associated with some water conservative ('slow') root traits values while the avoidance tolerance can mainly be associated to water acquisitive ('fast') root traits values. Although it seems counterintuitive, these results confirm our hypothesis according to which, populations that invest least in water acquisition, survive water stress better when the soil water resource is limited. Former studies have also shown that plants exhibiting fast aerial growth rate during drought season also presented low dehydration survival (Pearson *et al.*, 2003; Volaire *et al.*, 2014; Benavides *et al.*, 2015; Bristiel *et al.* submitted). Above-ground, 'fast' traits (Reich, 2014) are associated with poor survival to environmental stress. This study revealed the same pattern below-ground, underlining that, in *D. glomerata*, root traits favoring access to water do not primarily contribute to dehydration survival. In their natural environments, Northern and Temperate populations of *D. glomerata* have developed root strategy to uptake water, avoid dehydration and keep plant growing under the moderate drought they usually face. In contrast, within the same species, the Mediterranean populations have developed summer dormancy, dehydration tolerance and deep roots to maintain a minimum water uptake to sustain plant survival under chronic and intense summer droughts.

Conclusion—This exploration of plant and root traits of a range of populations of *D. glomerata* grown in long tubes showed that root biomass, root tissue density and root diameter were the traits that discriminated most the populations according to their biogeographical origins. In the field, root depth has also been found to be similar among a few summer dormant and summer active cultivars of *D. glomerata* (Lelièvre *et al.*, 2011; Barkaoui *et al.*, 2016). However, summer dormant Mediterranean populations outperformed Temperate populations for survival to severe drought in deep soils and for all tested climate scenarios (Poirier *et al.*, 2012). Therefore, our results showing that Northern and Temperate populations exhibit root traits associated with dehydration avoidance tend to confirm that this strategy is not adapted to limit plant mortality under severe drought. Conversely, dehydration tolerance associated with lower water use during a drought, can be the most efficient strategy to promote drought survival (Norton *et al.*, 2014). This pattern should be tested further on more species in order to provide selection indicators for plant breeding in the context of greater occurrence of intense drought under climate change.

Acknowledgements

We thank Pascal Chapon for excellent technical assistance, the ‘Terrain d’expérience’ platform and the Plateforme d’Analyses Chimiques en Ecologie both at CEFÉ-CNRS (Labex CEMEB); Claire Second and Clara Lorent for helpful support on root measurements.

Literature cited

- Alameda D, Villar R. 2012.** Linking root traits to plant physiology and growth in *Fraxinus angustifolia* Vahl. seedlings under soil compaction conditions. *Environmental and experimental botany* **79**: 49–57.
- Balachowski JA, Bristiel PM, Volaire FA. 2016.** Summer dormancy, drought survival and functional resource acquisition strategies in California perennial grasses. *Annals of Botany* **118**: 357–368.
- Barkaoui K, Roumet C, Volaire F. 2016.** Mean root trait more than root trait diversity determines drought resilience in native and cultivated Mediterranean grass mixtures. *Agriculture, Ecosystems and Environment*.
- Benavides R, Escudero A, Coll L, Ferrandis P, Gouriveau F, Hódar JA, Ogaya R, Rabasa SG, Granda E, Santamaría BP, et al. 2015.** Survival vs. growth trade-off in early recruitment challenges global warming impacts on Mediterranean mountain trees. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **17**: 369–378.
- Bohnert HJ, Nelson DE, Jensen RJ. 1995.** Adaptations to Environmental Stresses. *the Plant Cell* **7**: 1099–1111.
- Borrill M. 1991.** Evolution and genetic resources in cocksfoot. In: Tushiya & Gupta, ed. *Chromosome Engineering in Plants: Genetics, Breeding, Evolution, Part B*. Elsevier Science Publishers, 379–398.
- Brouwer R. 1963.** Some aspects of the equilibrium between overground and underground plant parts. *Mededelingen van het Instituut voor Biologisch en Scheikundig Onderzoek van Landbouwgewassen* **213**: 31–39.
- Brown H, Moot D, Pollock K. 2005.** Herbage production, persistence, nutritive characteristics and water use of perennial forages grown over 6 years on a Wakanui silt loam. *New Zealand Journal of Agricultural Research* **48**: 423–439.
- Canadell J, Jackson RB, Ehleringer JB, Mooney HA, Sala OE, Schulze E-D. 1996.** Maximum rooting depth of vegetation types at the global scale. *Oecologia* **108**: 583–595.
- Collins DBG, Bras RL. 2007.** Plant rooting strategies in water-limited ecosystems. *Water Resources Research* **43**: 1–10.

- Comas LH, Becker SR, Cruz VM V, Byrne PF, Dierig D a. 2013.** Root traits contributing to plant productivity under drought. *Frontiers in plant science* **4**: 442.
- Comas LH, Mueller KE, Taylor LL, Midford PE, Callahan HS, Beerling DJ. 2012.** Evolutionary Patterns and Biogeochemical Significance of Angiosperm Root Traits. *International Journal of Plant Sciences* **173**: 584–595.
- Cooper JP. 1964.** Climatic variation in forage grasses I. *Journal of Applied Ecology* **1**: 45–61.
- Craine JM, Froehle J, Tilman DG, Wedin DA, Chapin, III FS. 2001.** The relationships among root and leaf traits of 76 grassland species and relative abundance along fertility and disturbance gradients. *Oikos* **93**: 274–285.
- Dai A. 2011.** Drought under global warming: A review. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Climate Change* **2**: 45–65.
- Eagles CF. 1967.** The effect of temperature on vegetative growth in climatic races of *Dactylis glomerata* in controlled environments. *Annals of Botany* **31**: 31–39.
- Eagles CF. 1971.** Effect of photoperiod on vegetative growth in two natural populations of *Dactylis glomerata* L. *Annals of Botany* **35**: 75–86.
- Fitter AH. 1987.** An Architectural Approach To The Comparative Ecology Of Plant Root Systems. *New Phytologist* **106**: 61–77.
- Fitter A. 2002.** Characteristics and Functions of Root Systems. In: Waisel Y., In: Eschel A., In: Kafkafi U, eds. *Plant Roots, The hidden half*. New York: CRC Press, 15–32.
- Fort F, Cruz P, Lecloux E, Bittencourt de Oliveira L, Stroia C, Theau J-P, Jouany C. 2016.** Grassland root functional parameters vary according to a community-level resource acquisition-conservation trade-off (F Pugnaire, Ed.). *Journal of Vegetation Science* **27**: 749–758.
- Fort F, Volaire F, Guillioni L, Barkaoui K, Navas M-L, Roumet C. 2017.** Root traits are related to plant water-use among rangeland Mediterranean species. *Functional Ecology*.
- De Frenne P, Graae BJ, Rodriguez-Sanchez F, Kolb A, Chabrerie O, Decocq G, De Kort H, De Schrijver A, Diekmann M, Eriksson O, et al. 2013.** Latitudinal gradients as natural

laboratories to infer species' responses to temperature. *Journal of Ecology* **101**: 784–795.

Freschet GT, Valverde-Barrantes OJ, Tucker CM, Craine JM, McCormack ML, Violle C, Fort F, Blackwood CB, Urban-Mead KR, Iversen CM, et al. 2017. Climate, soil and plant functional types as drivers of global fine-root trait variation. *Journal of Ecology*: 1–15.

Garwood EA, Sinclair J. 1979. Use of water by six grass species. 2. Root distribution and use of soil water. *The Journal of Agricultural Science* **93**: 25.

Hare PD, Cress WA, Van Staden J. 1998. Dissecting the roles of osmolyte accumulation during stress. *Plant, Cell and Environment* **21**: 535–553.

Hernández EI, Vilagrosa A, Pausas JG, Bellot J. 2010. Morphological traits and water use strategies in seedlings of Mediterranean coexisting species. *Plant Ecology* **207**: 233–244.

Hincha DK, Livingston DP, Premakumar R, Zuther E, Obel N, Cacula C, Heyer AG. 2007. Fructans from oat and rye: Composition and effects on membrane stability during drying. *Biochimica et Biophysica Acta - Biomembranes* **1768**: 1611–1619.

Ho MD, Rosas JC, Brown KM, Lynch JP. 2005. Root architectural tradeoffs for water and phosphorus acquisition. *Functional Plant Biology* **32**: 737.

Hoekstra FA, Golovina EA, Buitink J. 2001. Mechanisms of plant desiccation tolerance. *Trends in plant science* **6**: 431–8.

Jackson RB, Canadell J, Ehleringer JR, Mooney HA, Sala OE, Schulze ED, Mooney-HA. 1996. International Association for Ecology A Global Analysis of Root Distributions for Terrestrial Biomes A global analysis of root distributions for terrestrial biomes. *Source: Oecologia* **108**: 389–411.

Kooyers NJ. 2015. The evolution of drought escape and avoidance in natural herbaceous populations. *Plant science : an international journal of experimental plant biology* **234**: 155–62.

Kramer-Walter KR, Bellingham PJ, Millar TR, Smissen RD, Richardson SJ, Laughlin DC. 2016. Root traits are multidimensional: specific root length is independent from root tissue density and the plant economic spectrum. *Journal of Ecology* **104**: 1299–1310.

Laude HM. 1953. The Nature of Summer Dormancy in Perennial Grasses. *Botanical Gazette*

114: 284–292.

Lelièvre F, Seddaiu G, Ledda L, Porqueddu C, Volaire F. 2011. Water use efficiency and drought survival in Mediterranean perennial forage grasses. *Field Crops Research* **121**: 333–342.

Lenth R V. 2016. Least-Squares Means: The R Package **lsmeans**. *Journal of Statistical Software* **69**.

Levitt J (Jacob). 1980. *Responses of plants to environmental stresses*. Academic Press.

Lobet G, Couvreur V, Meunier F, Javaux M, Draye X. 2014. Plant Water Uptake in Drying Soils. *Plant Physiology* **164**: 1619–1627.

Ludlow MM. 1989. Strategies of response to water stress. *Structural and Functional Responses to Environmental Stress*: 269–81.

Lumaret R. 1988. Cytology, genetics, and evolution in the genus *Dactylis*. *CRC Critical Reviews in Plant Sciences* **7**: 55–91.

Maeght J-L, Rewald B, Pierret A. 2013. How to study deep roots-and why it matters. *Frontiers in plant science* **4**: 299.

Malik RS, Dhankar JS, Turner NC. 1979. Influence of soil water deficits on root growth of cotton seedlings. *Plant and Soil* **115**: 109–115.

Mapfumo E, Aspinwall D, Hancock T, Sedgley M. 1993. Xylem development in relation to water uptake by roots of grapevine (*Vitis vinifera* L.). *New Phytologist* **125**: 93–99.

Markesteyn L, Poorter L. 2009. Seedling root morphology and biomass allocation of 62 tropical tree species in relation to drought- and shade-tolerance. *Journal of Ecology* **97**: 311–325.

McCormack LM, Adams TS, Smithwick EAH, Eissenstat DM. 2012. Predicting fine root lifespan from plant functional traits in temperate trees. *New Phytologist* **195**: 823–831.

Mcelrone AJ, Pockman WT, Martínez-vilalta J, Jackson RB, Mcelrone AJ. 2004. Variation in xylem structure and function in stems and roots. *New Phytologist* **163**: 507–517.

McWilliam J, Kramer P. 1968. The nature of the perennial response in Mediterranean

grasses. I. Water relations and summer survival in *Phalaris*. *Australian Journal of Agricultural Research* **19**: 381.

Messier J, Lechowicz MJ, McGill BJ, Violle C, Enquist BJ. 2017. Interspecific integration of trait dimensions at local scales: the plant phenotype as an integrated network (H Cornelissen, Ed.). *Journal of Ecology*.

Nardini A, Casolo V, Dal Borgo A, Savi T, Stenni B, Bertocin P, Zini L, McDowell NG. 2016. Rooting depth, water relations and non-structural carbohydrate dynamics in three woody angiosperms differentially affected by an extreme summer drought. *Plant, Cell and Environment* **39**: 618–627.

Nicotra A, Babicka N, Westoby M. 2002. Seedling root anatomy and morphology: an examination of ecological differentiation with rainfall using phylogenetically independent contrasts. *Oecologia* **130**: 136–145.

Norton MRA, Lelièvre FB, Volaire FB. 2014. Measuring dehydration tolerance in pasture grasses to improve drought survival. *Crop and Pasture Science* **65**: 828–840.

Norton MR, Volaire F, Lelièvre F, Fukai S. 2009. Identification and measurement of summer dormancy in temperate perennial grasses. *Crop Science* **49**: 2347–2352.

Olmo M, Lopez-Iglesias B, Villar R. 2014. Drought changes the structure and elemental composition of very fine roots in seedlings of ten woody tree species. Implications for a drier climate. *Plant and Soil* **384**: 113–129.

Ostonen I, Lohmus K, Helmisaari H-S, Truu J, Meel S. 2007. Fine root morphological adaptations in Scots pine, Norway spruce and silver birch along a latitudinal gradient in boreal forests. *Tree Physiology* **27**: 1627–1634.

Ostonen I, Truu M, Helmisaari H-S, Lukac M, Borken W, Vanguelova E, Godbold DL, Lohmus K, Zang U, Tedersoo L, et al. 2017. Adaptive root foraging strategies along a boreal-temperate forest gradient. *New Phytologist* **215**: 977–991.

Padilla FM, Pugnaire FI. 2007. Rooting depth and soil moisture control Mediterranean woody seedling survival during drought. *Functional Ecology* **21**: 489–495.

Pearson TRH, Burslem DFRP, Goeriz RE, Dalling JW. 2003. Regeneration niche partitioning in neotropical pioneers: Effects of gap size, seasonal drought and herbivory on

growth and survival. *Oecologia* **137**: 456–465.

Pérez-Ramos IM, Volaire F, Fattet M, Blanchard A, Roumet C. 2013. Tradeoffs between functional strategies for resource-use and drought-survival in Mediterranean rangeland species. *Environmental and Experimental Botany* **87**: 126–136.

Poirier M, Durand J-LL, Volaire F. 2012. Persistence and production of perennial grasses under water deficits and extreme temperatures: Importance of intraspecific vs. interspecific variability. *Global Change Biology* **18**: 3632–3646.

Prieto I, Roumet C, Cardinael R, Dupraz C, Jourdan C, Kim JH, Maeght JL, Mao Z, Pierret A, Portillo N, et al. 2015. Root functional parameters along a land-use gradient: Evidence of a community-level economics spectrum. *Journal of Ecology* **103**: 361–373.

Reich PB. 2014. The world-wide ‘fast-slow’ plant economics spectrum: A traits manifesto. *Journal of Ecology* **102**: 275–301.

Roumet C, Birouste M, Picon-Cochard C, Ghestem M, Osman N, Vrignon-Brenas S, Cao K, 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.

Ryser P. 1996. The Importance of Tissue Density for Growth and Life Span of Leaves and Roots: A Comparison of Five Ecologically Contrasting Grasses. *Functional Ecology* **10**: 717.

Schenk HJ, Jackson RB. 2002. The global biogeography of roots. *Ecological Monographs* **72**: 311–328.

Schenk HJ, Jackson RB. 2005. Mapping the global distribution of deep roots in relation to climate and soil characteristics. *Geoderma* **126**: 129–140.

Sherwood S, Fu Q. 2014. A drier future? *Science* **343**: 737–739.

Siegel S, Castellan NJ. 1988. *Nonparametric statistics for the behavioral sciences*. McGraw-Hill.

Skinner RH, Comas LH. 2010. Root distribution of temperate forage species subjected to water and nitrogen stress. *Crop Science* **50**: 2178–2185.

Tjoelker MG, Craine JM, Wedin D, Reich PB, Tilman D. 2005. Linking leaf and root trait syndromes among 39 grassland and savannah species. *New Phytologist* **167**: 493–508.

- Turner NC. 1997.** Further Progress in Crop Water Relations. *Advances in Agronomy* **58**: 293–338.
- Violle C, Reich PB, Pacala SW, Enquist BJ, Kattge J. 2014.** The emergence and promise of functional biogeography. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **111**: 13690–13696.
- Volaire F. 2008.** Plant traits and functional types to characterise drought survival of pluri-specific perennial herbaceous swards in Mediterranean areas. *European Journal of Agronomy* **29**: 116–124.
- Volaire F, Barkaoui K, Norton M. 2014.** Designing resilient and sustainable grasslands for a drier future: Adaptive strategies, functional traits and biotic interactions. *European Journal of Agronomy* **52**: 81–89.
- Volaire F, Norton MR, Lelièvre F. 2009.** Summer Drought Survival Strategies and Sustainability of Perennial Temperate Forage Grasses in Mediterranean Areas. *Crop Science* **49**: 2386.
- Volaire F, Thomas H, Lelièvre F. 1998.** Survival and recovery of perennial forage grasses under prolonged Mediterranean drought: I. Growth, death, water relations and solute content in herbage and stubble. *New Phytologist* **140**: 439–449.
- Wahl S, Ryser P. 2000.** Root tissue structure is linked to ecological strategies of grasses. *New Phytologist* **148**: 459–471.
- Wang Y, Dong X, Wang H, Wang Z, Gu J. 2016.** Root tip morphology, anatomy, chemistry and potential hydraulic conductivity vary with soil depth in three temperate hardwood species (D Epron, Ed.). *Tree Physiology* **36**: 99–108.
- Weemstra M, Mommer L, Visser EJW, Ruijven J, Kuyper TW, Mohren GMJ, Sterck FJ. 2016.** Towards a multidimensional root trait framework: a tree root review. *New Phytologist*.
- West CP, Wullschleger SD. 1990.** Osmotic adjustment in tissues of tall fescue in response to water deficit. *Environmental and Experimental Botany* **30**: 149–156.
- White TA, Snow VO. 2012.** A modelling analysis to identify plant traits for enhanced water-use efficiency of pasture. *Crop and Pasture Science* **63**: 63–76.

Yang F, Feng Z, Wang H, Dai X, Fu X. 2017. Deep soil water extraction helps to drought avoidance but shallow soil water uptake during dry season controls the inter-annual variation in tree growth in four subtropical plantations. *Agricultural and Forest Meteorology* **234–235**: 106–114.

Zwicke M, Picon-Cochard C, Morvan-Bertrand A, Prud'homme MP, Volaire F. 2015. What functional strategies drive drought survival and recovery of perennial species from upland grassland? *Annals of Botany* **116**: 1001–1015.

Supplementary information

Table S1 List of the 16 populations of *Dactylis glomerata*.

Table S2 List of variables measured for the control under irrigation or under drought.

Table S3 Correlations between the total water use measured under drought and ten traits measured under irrigation or under drought.

Figure S1 Mean values with standard deviation of dehydration survival (plant survival rate in short pots after severe drought ; %) measured on 16 populations of *D. glomerata*.

Figure S2 Relationships between root traits measured for the control under irrigation (IR) or at the end of the drought period (DR) on 16 populations of *D. glomerata*. (Maximum root depth, total root biomass, 95% rooting depth, deep root biomass.)

Figure S3 Relationships between morphological root traits measured for the control under irrigation (IR) or at the end of the drought period (DR) on 16 populations of *D. glomerata*. (Mean root diameter, specific root length, root length density, root tissue density.)

Table S1. List of the 16 populations of *Dactylis glomerata*. Climatic data associated with their origins were collected from the WorldClim data set (<http://www.worldclim.org>; Hijmans et al., 2005). Seeds from Northern populations were provided by the Nordic Genetic Resource Center (NordGen). Temperate ecotypes and cultivars, and population ‘Porto’, were provided by the plant genetic resources information system of the National Institute for Agronomical Research (INRA, France, Lusignan). The Sicilian ecotype came from University of Catania, Italy. The Moroccan ecotypes came from INRA Rabat, Morocco.

Population	Country	Type	Origin	Latitude	Longitude	Mean temperature (°C)	Mean rainfall (mm/year)	Rainfall of the driest month (mm/month)
Sweden	Sweden	Native	Northern	60.5	24.22	4.8	613	93
Norway	Norway	Native	Northern	60.25	9.68	1.9	768	118
Denmark	Denmark	Native	Northern	56.46	8.66	7.8	809	134
St Michel	France	Native	Temperate	48.63	-1.51	11.5	731	149
Fourchette	France	Native	Temperate	48.17	-2.75	10.8	857	153
Carnac	France	Native	Temperate	47.58	-3.07	11.7	893	153
Sicily	Italy	Native	Mediterranean	37.48	14.5	16.2	246	1
Morocco 14	Morocco	Native	Mediterranean	33.59	-5.36	14.7	725	30
Morocco 1	Morocco	Native	Mediterranean	33.1	-8.08	18	346	4
Morocco 9	Morocco	Native	Mediterranean	29.71	-8.96	16.2	246	5
Hattfjelldal	Norway	Cultivar	Northern	-	-	-	-	-
Tammisto	Finland	Cultivar	Northern	-	-	-	-	-
Loke	Sweden	Cultivar	Northern	-	-	-	-	-
Ludac	France	Cultivar	Temperate	-	-	-	-	-
Porto	Portugal	Cultivar	Temperate	-	-	-	-	-
Kasbah	Morocco	Cultivar	Mediterranean	-	-	-	-	-

Table S2. List of variables measured for the control under irrigation or under drought on 16 populations of *D. glomerata*.

Variable	Unit	Irrigated		Drought	
		Mean	Range	Mean	Range
Total above ground biomass	g DM plant ⁻¹	2.02	0.69-3.20	1.53	0.69-2.38
Total root biomass	g DM plant ⁻¹	3.57	1.68-5.97	3.55	2.52-4.56
Root : shoot	-	1.98	1.26-3.75	2.54	1.69-3.77
Summer above ground biomass	g DM plant ⁻¹	0.74	0.01-1.29	0.21	0.02-0.39
Maximum root depth	cm	179	160-197	169	139-188
95% rooting depth	cm	140.5	114.6-160.9	131.8	113.9-148.8
Deep root biomass	g DM plant ⁻¹	0.11	0.01-0.23	0.1	0.03-0.24
Mean root diameter	mm	0.23	0.18-0.28	0.23	0.21-0.26
Root tissue density	g cm ⁻³	0.12	0.07-0.25	0.13	0.10-0.21
Specific root length	m kg ⁻¹	267.4	114.5-428.8	212.6	81.3-289.6
Root length density	m cm ⁻³	0.037	0.003-0.064	0.027	0.007-0.057
Total water use	g plant ⁻¹ day ⁻¹	-	-	47.3	41.3-51.3
Deep soil water use	g plant ⁻¹ day ⁻¹	-	-	5.6	4.5-6.3

Table S3. Correlations between the total water use measured under drought and ten traits measured under irrigation or under drought. Correlation between the total water use and deep soil water use both measured under drought was represented at the end of the table. The *R* coefficient of Pearson correlations were represented with associated *P*-value (*, $P < 0.05$; **, $P < 0.01$; ***, $P < 0.001$; ns: non-significant).

Variables measured under:		Irrigation		Drought	
		<i>R</i> Pearson	<i>P</i>	<i>R</i> Pearson	<i>P</i>
Total water use under drought (g plant ⁻¹ day ⁻¹) -					
Total above ground biomass	g DM plant ⁻¹	0.76	***	0.76	***
Total root biomass	g DM plant ⁻¹	0.64	**	0.84	***
Root : shoot	-	-0.64	**	-0.73	***
Summer above ground biomass	g DM plant ⁻¹	0.77	***	0.85	***
Maximum root depth	cm	-0.59	**	-0.06	ns
95% rooting depth	cm	0.21	ns	0.56	*
Deep root biomass	g DM plant ⁻¹	0.77	***	0.85	***
Mean root diameter	mm	0.51	*	0.80	***
Root tissue density	g cm ⁻³	-0.53	*	-0.75	***
Specific root length	m kg ⁻¹	-0.47	ns	0.07	ns
Root length density	m cm ⁻³	0.83	***	0.89	***
Deep soil water use under drought	g plant ⁻¹ day ⁻¹	-	-	0.97	***

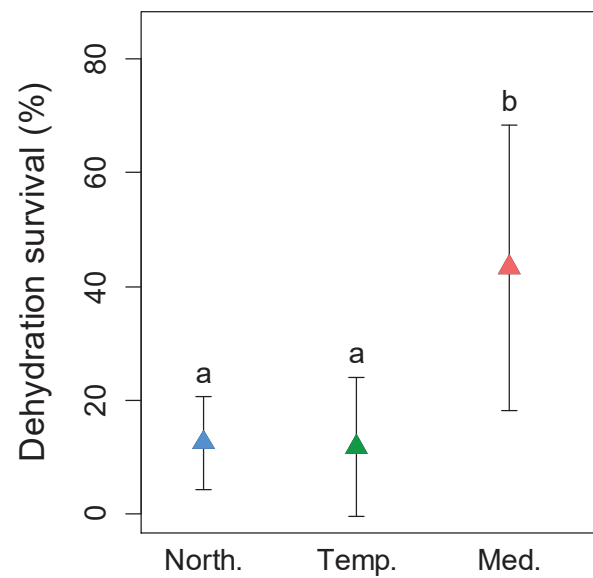


Figure S1. Mean values with standard deviation of dehydration survival (plant survival rate in short pots after severe drought; %) measured on 16 populations of *D. glomerata*. Triangles represent mean values displayed by origin: Northern in blue, Temperate in green and Mediterranean in red. Segments show standard deviation. Letters indicate significant differences between origins (Kruskal-Wallis test; $P < 0.05$).

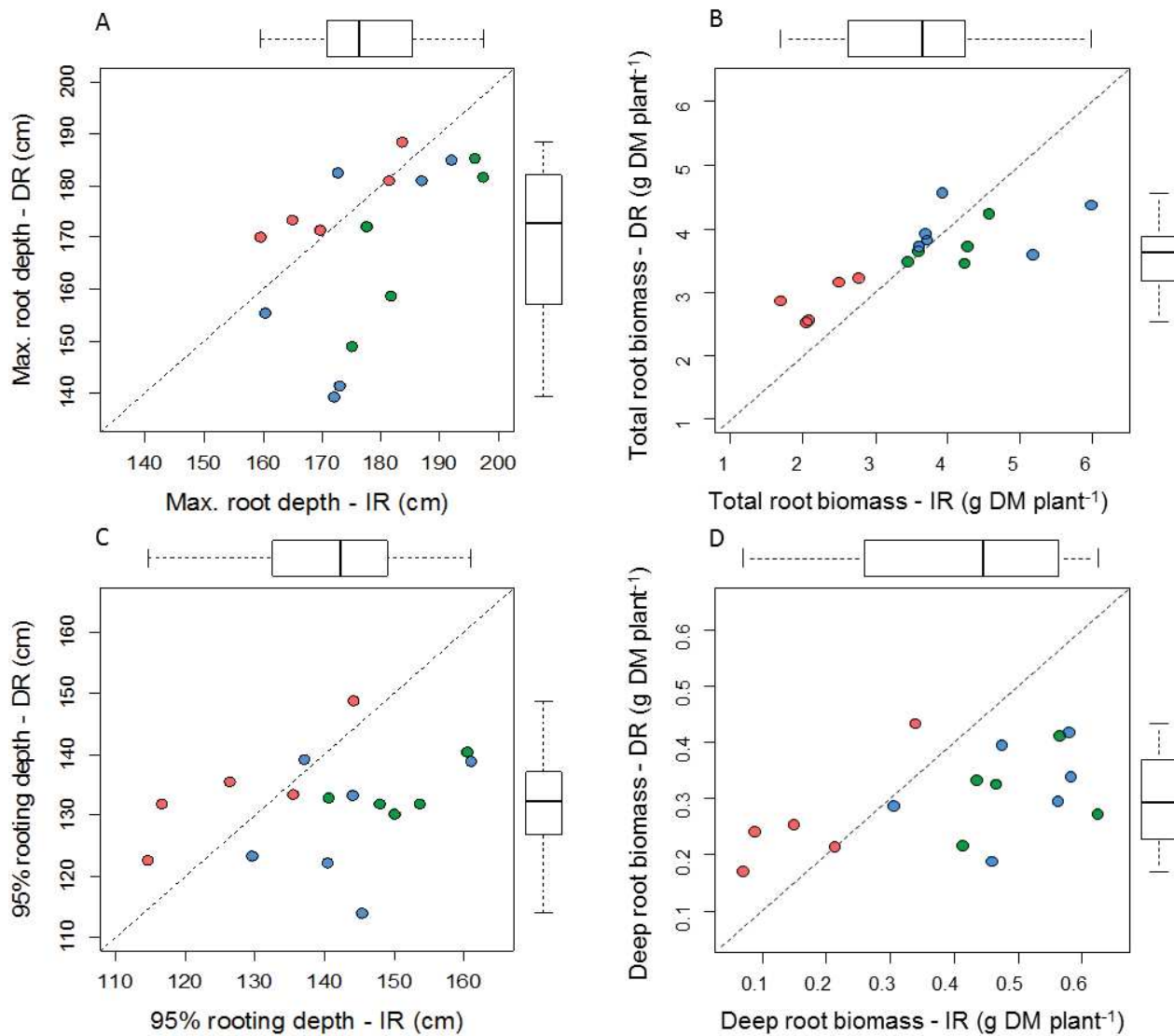


Figure S2. Relationships between root traits measured for the control under irrigation (IR) or at the end of the drought period (DR) on 16 populations of *D. glomerata*. Each point represents population mean for: (A) maximum root depth (cm), (B) total root biomass (g DM plant⁻¹), (C) 95% rooting depth (cm), and (D) deep root biomass (g DM plant⁻¹). Populations of different origins are grouped by color: Northern in blue, Temperate in green and Mediterranean in red. Linear mixed models were used to test the effect of origin, treatment (i.e., irrigated or drought), and their interaction (see Table 1 for details). The dashed line indicates the 1 : 1 relationship that irrigated trait value is identical to drought trait value.

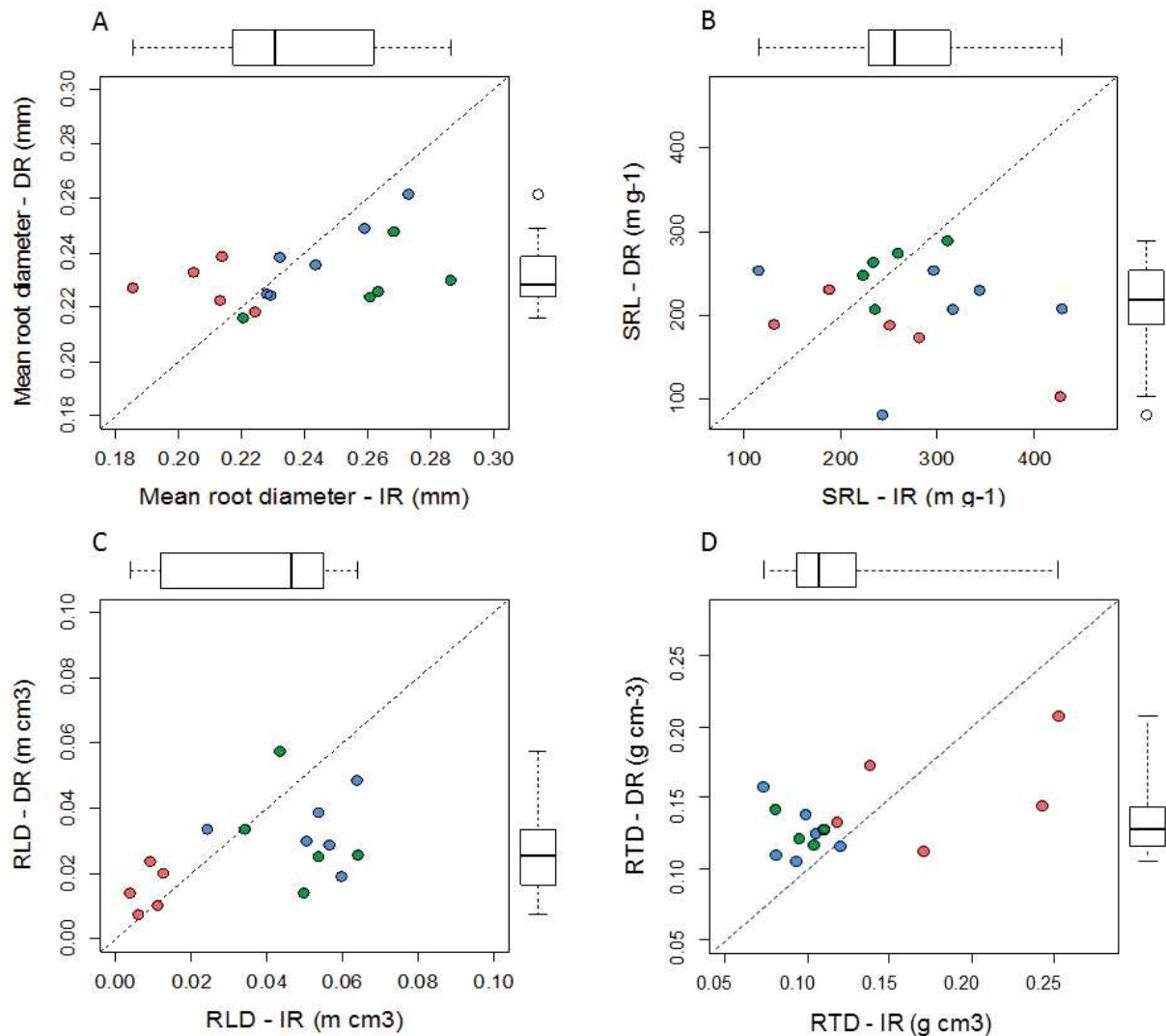


Figure S3. Relationships between morphological root traits measured for the control under irrigation (IR) or at the end of the drought period (DR) on 16 populations of *D. glomerata*. Each point represents population mean for: (A) Mean root diameter, (B) specific root length (SRL; m g⁻¹), (C) root length density (RLD; m cm³), and (D) root tissue density (RTD; g cm⁻³). Populations of different origins are grouped by color: Northern in blue, Temperate in green and Mediterranean in red. Linear mixed models were used to test the effect of origin, treatment (i.e., irrigated or drought), and their interaction (see Table 1 for details). The dashed line indicates the 1 : 1 relationship that irrigated trait value is identical to drought trait value. Boxplots showed the first and third quartile, median was represented by the black line inside the box.



Figure A.1. Variabilité des parties aériennes du dactyle : à gauche une population native du Maroc, à droite une population native de Suède. Photo prise au printemps 2015.

Chapitre 6 – Discussion générale

L'objectif principal de cette thèse est d'analyser la relation entre le potentiel de croissance des plantes et leur survie à la déshydratation. Dans ce but, les syndromes de traits fonctionnels aériens et racinaires de 19 populations de dactyle ont été étudiés en conditions optimales de croissance, et sous sécheresse. Dans ce chapitre, les principaux résultats de ce travail de thèse sont discutés à la lumière des hypothèses formulées initialement (Chapitre 1, partie F).

A. Importance de la variabilité intraspécifique

Une variabilité non négligeable

Conformément à la première hypothèse formulée au début de ce manuscrit (H1.1), les populations de dactyles, de par leurs origines contrastées, ont exprimé une large variabilité de valeurs de traits fonctionnels au sein du terrain expérimental situé à Montpellier (Chapitre 3, 4, et 5 ; Figure A.1). De façon générale, ces résultats corroborent les nombreuses études récentes soulignant l'importance de prendre en considération la variabilité intraspécifique dans les modèles globaux (ex., Fajardo and Piper 2011; Bolnick et al. 2011; Albert et al. 2011; Laforest-Lapointe et al. 2014; Moran et al. 2016; Shipley et al. 2016). Une de ces études a montré notamment que la variabilité intraspécifique des traits, au sein de communautés végétales, pouvait représenter 32 % de la variabilité totale exprimée entre les communautés, allant jusqu'à 82 % pour certains traits mesurés à l'échelle de la plante entière (Siefert *et al.*, 2015). Une autre étude a montré que, dans certains cas, la variabilité exprimée à l'échelle intraspécifique peut même atteindre des niveaux comparables à la variabilité exprimée entre les espèces (Messier *et al.*, 2010). Des comparaisons entre la variabilité intra- et interspécifique ont également été effectuées au cours de ce travail de thèse. La figure A.2, représentant la relation entre le SLA et la teneur en matière sèche des feuilles (LDMC, Tableau B.1) montre l'étendue de la variation intraspécifique exprimée par le dactyle parmi 19517 espèces de graminées provenant de la base de données TRY (Kattge *et al.*, 2011). La gamme de variation exprimée par ces traits, dans un environnement et à un moment donnés, est remarquable.

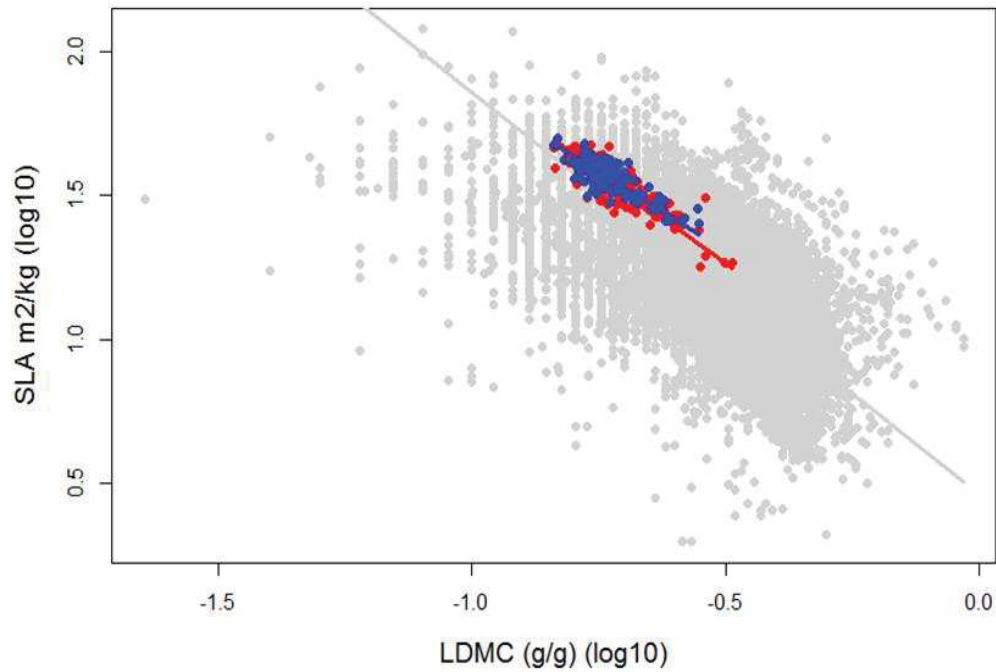


Figure A.2. Illustration de la variabilité intraspécifique exprimée entre les individus appartenant aux 19 populations de Dactylis glomerata. Relation entre la surface spécifique foliaire (SLA ; $m^2.kg^{-1}$) et la teneur en matière sèche des feuilles (LDMC ; $g.g^{-1}$) mesurés au printemps. Les relations linéaires représentent des SMAs : régression par l'axe majeur réduit. En rouge, les populations natives de dactyle, en bleu les cultivars, en gris les 19517 espèces de la base de données TRY (Kattge et al., 2011).

Pourtant, les modèles visant la recherche de patrons de traits à l'échelle interspécifique postulent souvent que la variabilité intraspécifique est négligeable comparée à la variabilité interspécifique (Reich *et al.*, 1999; Garnier *et al.*, 2001a; Messier *et al.*, 2016; Shipley *et al.*, 2016). Comme le montrent les exemples précédents, cette hypothèse n'est pas toujours vérifiée.

La variabilité intraspécifique joue un rôle important dans de nombreux processus écologiques (Lecerf & Chauvet, 2008; Garrett *et al.*, 2009; Hamada *et al.*, 2017), comme dans la structuration des communautés (Jung *et al.*, 2010; Violle *et al.*, 2012). Ce travail de thèse contribue à déterminer les conditions dans lesquelles la variabilité intraspécifique ne devrait pas être négligée. Plus spécifiquement, au cours de cette thèse, j'ai montré que les valeurs de traits peuvent fluctuer au cours d'une année, en lien avec les variations de rythmes de croissances et les limitations environnementales saisonnières, particulières à chaque milieu (Chapitre 3). Par conséquent, il convient d'être prudents dans la recherche et l'analyse de grands patrons de traits basées sur des données récoltées sur des espèces et/ou des populations réparties sur de larges gradients biogéographiques, puisque les différences de stades phénologiques peuvent affecter à la fois les valeurs, et les relations entre traits (Chapitre 3 ; (McKown *et al.*, 2013; Fajardo & Siefert, 2016). Dans ce cas, la variabilité intraspécifique ne devrait pas être négligée afin de pouvoir coordonner, en amont, les mesures en fonction du rythme de croissance des populations.

Limitations de l'étude de la variabilité intraspécifique chez le dactyle

Généralement, la variabilité intraspécifique des traits devrait être prise en compte pour prédire la réponse des plantes face au changement climatique, notamment dans le cas de l'évolution de la tolérance au stress hydrique des plantes (Moran *et al.*, 2016). La fluctuation des valeurs et des covariations de traits d'une population en association avec les limitations environnementales saisonnières de son environnement d'origine fournit une information supplémentaire sur les mécanismes d'adaptation qui pourraient être exprimés par les espèces pour faire face au changement global. Néanmoins, les méthodes utilisées au cours des expérimentations menées dans cette thèse n'ont pas permis de déterminer l'origine de la variabilité intraspécifique montrée par les populations de dactyle. En effet, cette variabilité peut être engendrée par des différences héritables (génétiques) entre les individus ou par l'expression de la plasticité phénotypique en réponse à l'environnement (Albert *et al.*, 2011; Moran *et al.*, 2016). Analyser la réponse des plantes dans un seul environnement ne permet

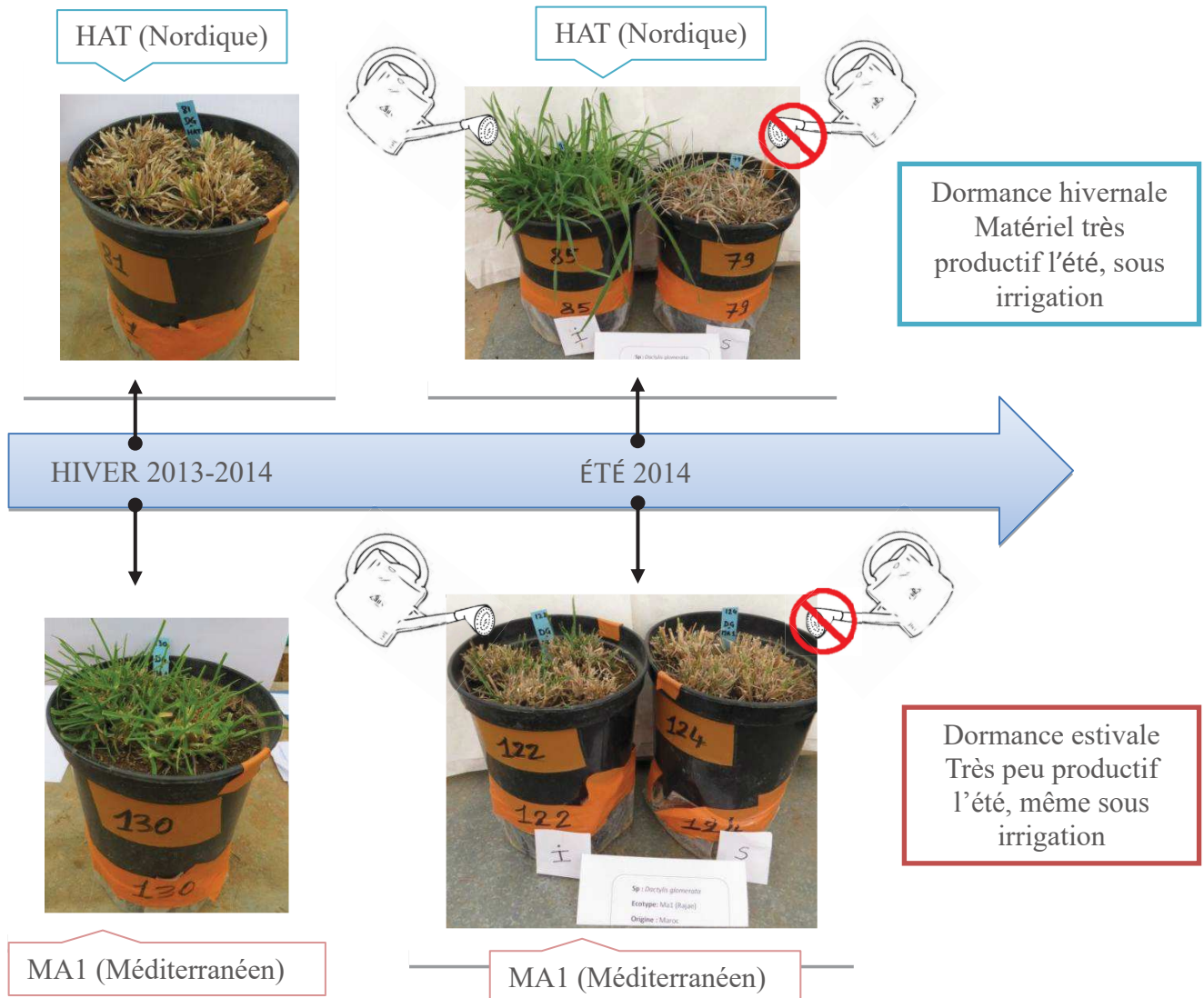


Figure B.1. Illustration de la variabilité des rythmes de croissance entre les populations nordiques et méditerranéennes. Les 19 populations de dactyle présentent une saisonnalité de croissance contrastée, les nordiques sont dormantes l'hiver et très productives l'été alors que les méditerranéennes sont dormantes l'été mais productives l'hiver.

pas de séparer ces deux composantes de la variabilité phénotypique (Williams *et al.*, 2008). C'est pourquoi, en perspective de ce travail, des expérimentations complémentaires pensées pour discriminer les sources de la variabilité intraspécifique permettraient d'améliorer notre compréhension des mécanismes sous-jacents à l'adaptation des espèces face au changement climatique.

B. La relation entre potentiel de croissance et survie au stress

Des potentiels de croissance et une survie au stress hydrique contrastés, mais pas de compromis stable

La large variabilité intraspécifique démontrée dans ce travail de thèse est principalement fondée sur les différences d'origines entre les populations de dactyle. Un des principaux résultats mis en relief par la caractérisation du potentiel de croissance des populations au cours d'une année est l'opposition entre la dormance hivernale et estivale du matériel nordique et méditerranéen (Chapitre 4). Les populations les plus dormantes en hiver sont les plus productives en été, et réciproquement, les populations les plus dormantes en été sont les plus productives en hiver (Figure B.1). Comme attendu selon l'hypothèse (H1.2), une large variabilité intraspécifique a été exprimée par les populations de dactyle en termes de potentiels de croissance et de survie à la déshydratation. En hiver comme en été, la diminution de croissance engendrée par la dormance est associée à une survie supérieure au stress hydrique induit par le gel ou la sécheresse, alors que les plantes possédant un potentiel de croissance élevé au moment du stress survivent moins bien (Chapitre 4). Ces résultats confirment le compromis entre potentiel de croissance et survie à la déshydratation déjà montré en été sur une gamme moins importante de populations de dactyles (Volaire & Norton, 2006). De plus, ils révèlent, pour la première fois à notre connaissance, un compromis entre potentiel de croissance et survie au gel chez le dactyle, identique à celui retrouvé chez d'autres espèces à dormance hivernale (Horvath *et al.*, 2003; Castonguay *et al.*, 2006; Chao *et al.*, 2007). Pourtant, le fait d'imposer un stress hydrique au moment où aucune plante n'exprimait de dormance (au printemps) n'a montré aucune relation négative entre le potentiel de croissance et la survie au stress hydrique (Chapitre 4). Cette décorrélation remet en question l'existence d'un lien fonctionnel unissant ces deux traits de performance. Ainsi, l'hypothèse (H2.1) formulée au début de ce manuscrit concernant l'existence d'un compromis stable entre le potentiel de croissance et la survie au stress hydrique n'est que partiellement

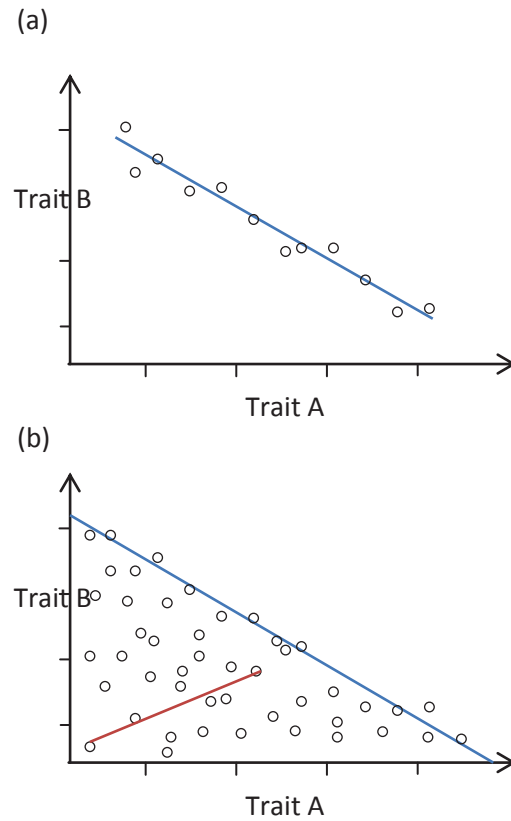


Figure B.2. Deux types de relations entre traits, interprétées dans la littérature comme des compromis. Dans la relation de type (a), il existe une ou des contraintes affectant la performance de la plante, qui s'appliquent des deux côtés d'une courbe de tendance (en bleu) sur laquelle viennent d'aligner toutes les mesures comparant ces traits, quel que soit l'espèce considérée (représentées ici par des cercles vides). La relation de type (b) représente une contrainte appliquée seulement sur un des côtés de la ligne de tendance (en bleu), toutes les combinaisons entre valeurs de traits faibles sont alors considérées comme possible. Visuellement, les combinaisons de valeurs élevées sont limitées par une frontière nette au-delà de laquelle le nuage de point ne peut s'étendre. Il est intéressant de noter que dans le cas d'une relation de type (b), une relation positive entre traits peut être retrouvée sur un sous-ensemble d'espèces (courbe de tendance rouge). (Adapté d'après Grubb 2016)

vérifiée. Alors que le compromis entre croissance et survie au stress est souvent considéré comme un compromis stable (Sibly & Calow, 1989), la dormance (qui module la croissance) est un trait fortement variable. L'intensité de son expression dépend de l'espèce, du génotype, et des conditions environnementales (Brummer *et al.*, 2000; Norton *et al.*, 2006; Muthoni *et al.*, 2014). De plus, d'autres mécanismes, exprimés tout au long de l'année, peuvent favoriser la tolérance des plantes au stress hydrique (Norton *et al.*, 2016), ce qui pourrait expliquer le découplage entre croissance et survie au stress, en dehors des périodes de dormance.

Pour aller plus loin dans l'exploration du compromis croissance-survie au stress, une perspective intéressante à ce travail serait de réaliser une expérimentation imposant un gel à contre saison, en particulier pendant la saison estivale. Si un découplage entre le potentiel de croissance et la survie au gel était mis en évidence en dehors des périodes de dormance chez les populations nordiques, cela confirmerait l'existence de mécanismes supplémentaires, indépendants de la croissance et exprimés toute l'année, permettant d'améliorer la tolérance au gel de ces populations de dactyle. D'autre part, les mécanismes de survie à la déshydratation étant très similaires entre la déshydratation induite par le gel ou le déficit hydrique (Sanada *et al.*, 2006; Gillespie & Volaire, 2017), il serait intéressant de tester si les populations méditerranéennes de dactyle seraient capable de survivre à un gel imposé durant la période estivale. Si des études complémentaires confirmaient chez cette espèce l'absence de corrélation entre le potentiel de croissance et la survie au stress montrée dans ce travail de thèse, ces résultats permettraient d'envisager la sélection de cultivars de dactyle à la fois productifs et résistants au stress.

Véritable compromis ou relation dynamique ?

Dans un article publié en 2016, Grubb distingue deux types de covariations entre traits, considérées dans la littérature comme des compromis fonctionnels (Figure B.2). Le premier type (Figure B.2, a) implique une relation négative systématique entre deux traits, vraie pour toutes les comparaisons interspécifiques et provoquée par des contraintes fortes entraînant une diminution obligatoire de la valeur du trait B lorsque la valeur du trait A augmente. Le deuxième type de relation (Figure B.2, b) suppose que certaines plantes peuvent présenter des valeurs de traits A et B faibles alors que la combinaison de valeurs élevées pour les deux traits est évolutivement impossible. Pour reprendre l'exemple fourni par Grubb (2016), si les traits A et B représentent respectivement la tolérance aux températures très élevées et très basses, on peut supposer que certaines plantes combinant de faibles tolérances aux extrêmes de

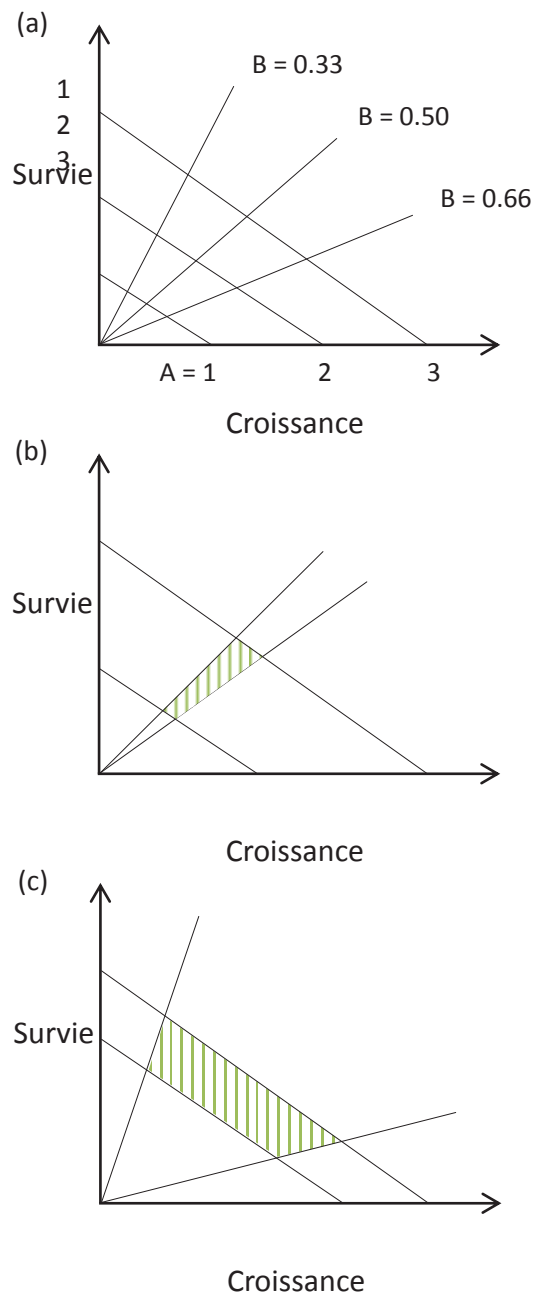


Figure B.3. Relation entre le potentiel de croissance et la survie. La lettre A représente la quantité totale d'énergie disponible (quantité de ressources prélevées). Cette énergie est distribuée entre la croissance et la survie telle que : $A = C + S$. La fraction de cette énergie allouée à la croissance, notée B, pour un individu i , donne : $C_i = B_i A_i$. La figure (a) illustre les différentes combinaisons possibles entre la quantité totale d'énergie A et la proportion allouée à la croissance B. En (b), la variation de la quantité totale de ressources acquise est importante entre les individus, mais la fraction allouée à la croissance est peu variable, ce qui conduit à une relation positive observée entre la croissance et la survie (hachures vertes). Dans la figure (c) la quantité d'énergie acquise est peu variable entre les individus mais la variation dans la fraction de cette énergie allouée à la croissance est large, la relation observée entre la croissance et la survie est négative. (Adapté de Stearn, 1989)

températures existent, tandis que des espèces présentant à la fois une forte tolérance aux températures très élevées et très basses sont supposées incapables d'être apparues. Ce qui est intéressant dans ce deuxième type de compromis, c'est qu'il devient possible de mesurer des relations positives entre traits (Figure B.2, b) en échantillonnant un sous-ensemble d'espèces ou de populations, ce qui pourrait expliquer les résultats contradictoires retrouvés dans la littérature, concernant le compromis croissance-survie au stress (ex., Fernandez and Reynolds 2000) et différents compromis fonctionnels (ex., Laforest-Lapointe et al. 2014). Il est toutefois difficile de démontrer avec certitude, à l'échelle intraspécifique, si l'absence de covariation ou la covariation positive obtenue à la place du compromis attendu est causée par le type de relation décrit dans la Figure B.2, b.

L'observation de relations fluctuantes entre deux traits ne remet ainsi pas forcément en cause l'existence d'un compromis fonctionnel réel entre ces traits, et peut aussi s'expliquer en termes d'allocations des ressources (van Noordwijk & de Jong, 1986). De façon simplifiée, si on postule un compromis entre le potentiel de croissance (C) et la survie au stress (S), alors l'allocation des ressources acquise par la plante (A) devrait se répartir entre ces deux fonctions telle que :

$$A = C + S$$

Et la fraction des ressources allouées à la croissance (B) devrait être pour un individu i telle que :

$$C_i = B_i \times A_i$$

Cependant, il faut tenir compte du fait que les plantes varient dans leur capacité à acquérir et exploiter les ressources du milieu (Grime, 1977). Dans les milieux contraignants en eau par exemple, si les espèces conservatrices (« *water savers* » selon Levitt, 1980) qui prélèvent peu de ressources en allouent davantage à la survie, la croissance devrait être automatiquement diminuée. A l'opposé, les espèces exploitatrices (« *water spenders* » selon Levitt, 1980) qui possèdent un budget en ressources plus élevé pourraient allouer globalement davantage de ressources à la survie et à la croissance que les espèces conservatrices. Ainsi, il est possible d'identifier des différences de covariations de traits entre des individus, des populations, ou des espèces qui se différencient en fait en terme de performance d'utilisation des ressources (Figure B.3 ; van Noordwijk and de Jong 1986; Stearns 1989). Au cours de ce travail de thèse, cette hypothèse a été testée pour expliquer l'absence de relation négative entre le potentiel de

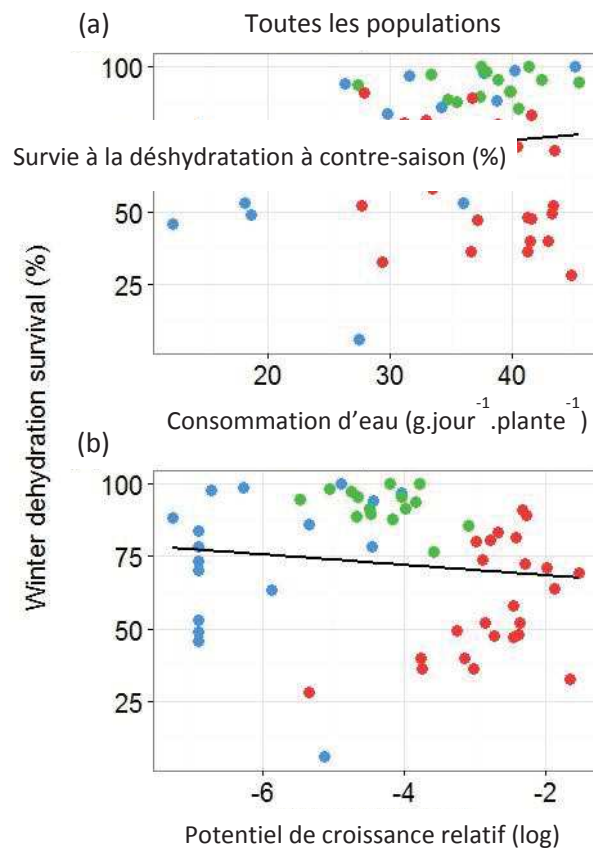


Figure B.4. Relations entre la consommation d'eau (g.jour⁻¹.plante⁻¹), le potentiel de croissance relatif (RGR) et la survie à la déshydratation (%) imposée à contre-saison (début de printemps) sur 19 populations de D. glomerata. Chaque point représente un individu, les populations de différentes origines sont rassemblées par couleur : méditerranéennes en rouge, tempérées en vert, et nordiques en bleu. Les lignes noires indiquent la relation linéaire entre les deux variables (toutes non significatives).

croissance et la survie lors d'un stress hydrique imposé à contre-saison. Les résultats montrent que le sens de cette relation ne peut pas être attribué à des différences en termes de performance d'utilisation des ressources (Figure B.4). En effet, la consommation en eau évaluée durant l'expérimentation de déshydratation en pots invalide l'existence d'une corrélation entre efficacité de consommation de l'eau et survie à la déshydratation (Figure B.4, a, b).

C'est pourquoi, l'hypothèse retenue dans le chapitre 4 est celle d'une relation dynamique régissant la relation entre certains traits, plutôt que l'existence d'un réel compromis fonctionnel. En effet, le terme « relation dynamique » décrit de façon plus appropriée les relations entre traits qui peuvent facilement basculer de positives à négatives lorsque elles sont mesurées sur des populations rencontrées dans des environnements contrastés (Stearns, 1989). Il faut toutefois souligner que les relations entre traits analysées à l'échelle des populations diffèrent qualitativement des relations mesurées à l'échelle d'un individu. Par conséquent, il est indispensable de compléter les études menées à l'échelle des populations par des études focalisées sur l'échelle individuelle afin de mieux comprendre les mécanismes agissants aux niveaux génétiques, physiologiques et phénotypiques qui déterminent les covariations entre traits (Donovan *et al.*, 2011).

C. Différents syndromes de traits fonctionnels

Syndromes de traits aériens et racinaires

De façon générale, ce travail de thèse a mis en évidence des syndromes de traits contrastés parmi les différentes origines de dactyles, tant au niveau des parties aériennes que racinaires. Comme démontré par les analyses développées dans les chapitres 3 (Figure 4), 4 (Figure 6), et 5 (Figure 6), les populations méditerranéennes peuvent être clairement distinguées des populations nordiques et tempérées. En revanche, aucune différence majeure de valeurs ou de relations entre traits n'a pu être détectée entre les populations nordiques et tempérées. Les syndromes de traits fonctionnels mesurés pour chaque origine de dactyle sont résumés dans le tableau C.1. Ces syndromes de traits peuvent être associés à différentes stratégies d'utilisation des ressources qui sont caractéristiques de la richesse en ressources du milieu d'origine des espèces ou des populations (Reich *et al.*, 1999; Wright *et al.*, 2004; Freschet *et al.*, 2010, 2017; Niinemets, 2014). De façon générale, la distribution géographique d'une espèce est

Tableau C.1. Syndromes de traits associés aux trois origines de dactyles. Les symboles (+) et (-) représentent des valeurs de trait plus ou moins élevées.

Variable	Origine des populations		
	Méditerranéenne	Tempérée	Nordique
Trait de performance			
Croissance estivale	-	+	+
Croissance hivernale	+	-	-
Date de floraison	précoce	intermédiaire	tardive
Survie à la sécheresse estivale	+	-	-
Survie au gel	-	-	+
Traits aériens			
Surface spécifique foliaire	-	+	+
Teneur en matière sèche des feuilles	+	-	-
Largeur de feuille	-	+	+
Concentration estivale en sucres solubles	+	-	-
Traits racinaires			
Biomasse racinaire	-	+	+
Densité des tissus racinaires	+	-	-
Diamètre moyen racinaire	-	+	+
Densité de répartition des racines dans le sol	-	+	+
Allocation des ressources			
Ratio biomasse racinaire/aérienne	+	-	-

considérée comme déterminée par sa capacité à supporter les facteurs biotiques et abiotiques qui varient le long de gradients environnementaux (Gaston, 2003), les traits fonctionnels révèlent ainsi les stratégies exprimées par la plante pour se maintenir dans son milieu. Dans ce travail de thèse, les syndromes de traits exprimés par les différentes origines de dactyle peuvent être en partie expliqués par les variations climatiques associées à leur milieu d'origine, ou pour lequel elles ont été sélectionnées. En effet, dans la littérature, une faible surface spécifique foliaire, une forte teneur en matière sèche des feuilles et des racines, ainsi que des feuilles étroites sont des valeurs de traits généralement associées aux espèces ou aux populations adaptées aux environnements limités en eau (Reich *et al.*, 1999, 2003; Ryser & Aeschlimann, 1999; Fonseca *et al.*, 2000; Wahl & Ryser, 2000; Wright *et al.*, 2004; Poorter *et al.*, 2009). Ce syndrome de traits, retrouvé ici chez les populations méditerranéennes, suggère une influence des facteurs climatiques sur les valeurs de traits exprimés par ces populations, et plus particulièrement suggère que la disponibilité en eau joue un rôle majeur sur la modification des structures foliaires et racinaires (Wahl & Ryser, 2000; Niinemets, 2001). À l'opposé, les populations nordiques et tempérées ont systématiquement présenté des valeurs de traits qui peuvent être associés à la stratégie d'acquisition (ou exploitation) des ressources aériennes ou souterraines (Wright *et al.*, 2004; Reich, 2014; Pineda-García *et al.*, 2015; Roumet *et al.*, 2016; Fort *et al.*, 2017). Par exemple, une forte surface spécifique foliaire favorise l'acquisition de la lumière pour un faible investissement en biomasse, ce trait est associé à une faible teneur en matière sèche des feuilles, probablement parce que les plantes ne peuvent pas construire des feuilles à la fois résistantes au stress biotique ou abiotique (avec une longue durée de vie) et très productives (Garnier *et al.*, 2001a; Wright *et al.*, 2004). Au niveau souterrain, les populations nordiques et tempérées possèdent des valeurs de traits favorisant l'exploration extensive du sol et l'acquisition de l'eau (Reich, 2014). Elles présentent par exemple une forte densité de racines dans le sol, et des racines aux tissus peu denses (faible densité des tissus racinaires) qui ont généralement des durées de vies moins élevées et sont retrouvées dans les milieux riches en nutriments (Ryser & Lambers, 1995).

Finalement, les différences de syndromes de traits exprimés par les populations de dactyle confirment que les grands patrons de traits aériens ou racinaires permettant de décrire la variabilité écologique fonctionnelle existant entre les espèces (ex., Wright *et al.* 2004) sont également présents à l'échelle intraspécifique (Niinemets, 2014).

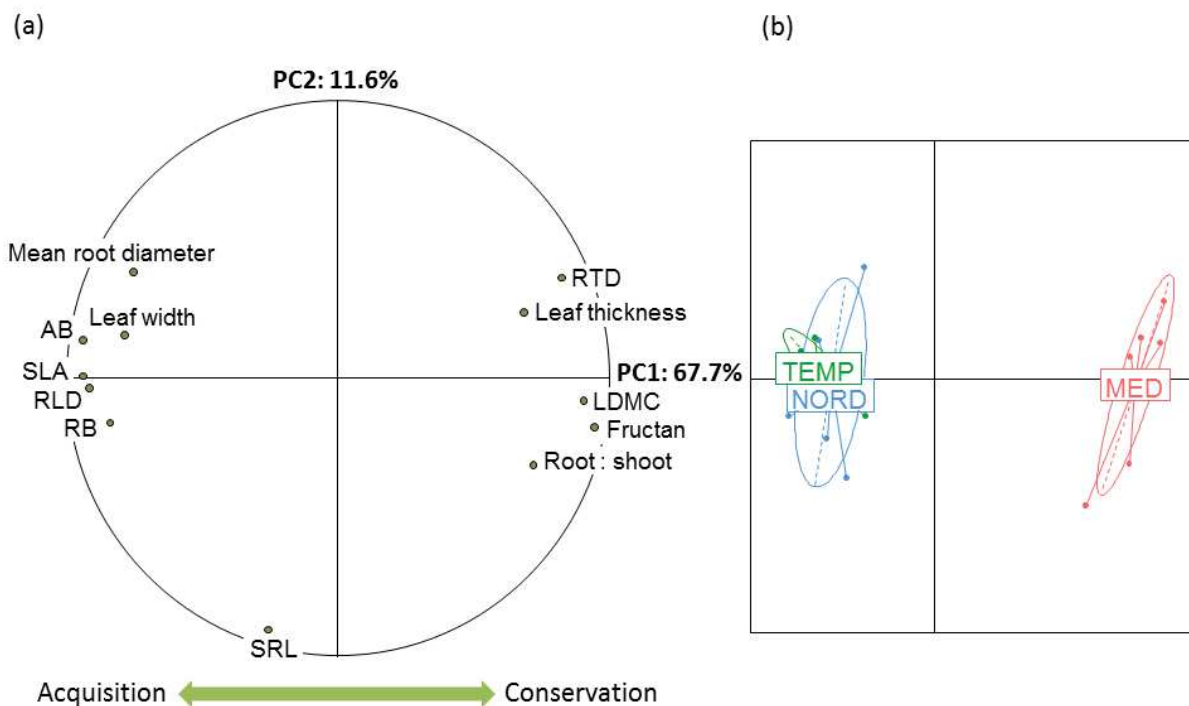


Figure C.1. Analyse en composante principale de douze traits aériens et racinaires mesurés sur 18 populations de *D. glomerata*. (a) Cercle de corrélation des variables, (b) les populations ont été regroupées par le barycentre de leur origine. Toutes les données ont été centrées réduites avant l'analyse. RB : biomasse racinaire (g), RLD : densité de racines dans le sol ($m.cm^{-3}$), SLA : surface spécifique foliaire ($m.kg^{-1}$), AB : biomasse aérienne (g), leaf width : largeur de feuilles (mm), mean root diameter : diamètre racinaire moyen (mm), SRL : surface spécifique racinaire ($m.g^{-1}$), root : shoot : ratio de biomasse racinaire / biomasse aérienne, Fructan : concentration en fructanes dans les organes de survie ($mg.g^{-1}$), LDMC : teneur en matière sèche des feuilles ($mg.g^{-1}$), leaf thickness : épaisseur de feuille ($LT = (SLA \times LDMC)^{-1}$; d'après Vile et al., 2005), RTD : densité des tissus racinaires ($g.cm^{-3}$). Tous les traits ont été mesurés sur des populations cultivées en conditions optimales. Les traits foliaires ont été mesurés durant expérimentation n°1, au printemps, la biomasse aérienne et les traits racinaires durant l'expérimentation n°4.

Coordination des traits aériens et racinaires

De manière générale, les traits aériens et racinaires pourraient être corrélés, à l'échelle interspécifique, le long du continuum entre acquisition et conservation des ressources (Freschet *et al.*, 2010). Il est intéressant, par exemple, de remarquer qu'il existe souvent une relation positive entre les densités de tissus aériens et racinaires (Wahl & Ryser, 2000; Craine *et al.*, 2001; Freschet *et al.*, 2010; Pérez-Ramos *et al.*, 2012). Dans cette thèse, les syndromes de traits observés au niveau aérien pourraient être associés à une stratégie fonctionnelle similaire aux traits racinaires (Chapitre 3 et 5). Pour vérifier cette hypothèse, les traits aériens et racinaires exprimés par les populations de dactyle ont été simultanément représentés dans une analyse en composantes principales (Figure C.1). Le premier axe de cette analyse (PC1) qui explique plus de 67 % de la variabilité observée, discrimine très distinctement les populations méditerranéennes des populations tempérées et nordiques. D'un côté de cet axe, les populations nordiques et tempérées sont associées à de fortes productions de biomasses aériennes comme racinaires, leurs feuilles sont larges et peu denses, et leurs racines possèdent un fort diamètre moyen. A l'opposé, les populations méditerranéennes sont associées à un ratio de biomasse racinaire / biomasse aérienne élevé, à des feuilles épaisses avec une forte teneur en matière sèche, et des racines aux tissus denses. Par conséquent, ces résultats suggèrent la coordination des valeurs de traits fonctionnels aériens et racinaires, à l'échelle intraspécifique, le long d'un axe pouvant être associé aux stratégies d'acquisition et de conservation des ressources (Figure C.1). Il est en revanche important de noter que la surface spécifique racinaire (SRL) est orthogonale à cet axe, puisqu'elle est davantage corrélée avec le deuxième axe de l'analyse (PC2 : 11.6 %). Si le SRL a parfois été évoqué comme le pendant souterrain de la surface spécifique foliaire (Eissenstat *et al.*, 2000; Kleyer & Minden, 2015), l'observation des relations existant entre le SRL et d'autres variables souterraines (comme la densité des tissus racinaires), ou aériennes (comme la surface spécifique foliaire) a mis en évidence des relations positives, négatives ou même l'absence de corrélation entre ces variables (Craine *et al.*, 2001; Fort *et al.*, 2013; Kong *et al.*, 2014; Kramer-Walter *et al.*, 2016). Dans la figure C.1, l'orthogonalité entre le SRL et l'axe associé à l'acquisition et la conservation des ressources (PC1) suggère que le SRL exprime une information différente, dissociée de ces stratégies (Ackerly, 2004). Ce résultat suggère également que les racines subissent moins de contraintes physiques liées à leur construction que les feuilles (Kramer-Walter *et al.*, 2016), les racines de dactyles pouvant apparemment produire des racines de n'importe quelle densité quelle que soit la valeur de leur surface spécifique racinaire alors que

la combinaison d'une forte teneur en matière sèche et d'une forte surface spécifique foliaire est fortement limitée (Garnier *et al.*, 2001b; Wright *et al.*, 2004).

D. Les compromis fonctionnels peuvent-ils expliciter le compromis entre croissance et survie au stress ?

Relation entre traits aériens, racinaires et compromis potentiel de croissance –survie à la déshydratation

Les parties précédentes ont montré l'existence d'une coordination des traits aériens et racinaires le long d'un continuum entre acquisition et conservation des ressources, à l'échelle intraspécifique. De plus, les populations de dactyles ont exprimé des potentiels de croissance et des survies à la déshydratation très contrastées en fonction de leur origine (Chapitre 4). Ces résultats suggèrent une coordination des traits à l'échelle de la plante entière concernant la gestion du carbone, des nutriments, mais également de l'eau, qui impacte directement ou indirectement les performances de la plante (Reich, 2014). Ainsi, il est possible de relier les différences de potentiel de croissance et de survie du dactyle à des syndromes de traits fonctionnels aériens et racinaires contrastés, ce qui confirme l'hypothèse (H2.2) émise au début de cette thèse concernant la relation entre les stratégies d'acquisition et de conservation des ressources et le compromis entre croissance et survie (Figure D.1).

La plupart des traits fonctionnels aériens retrouvés chez les populations nordiques et tempérées peuvent favoriser la croissance dans des environnements riches en ressource. En effet, les espèces possédant une surface spécifique foliaire élevée (un fort SLA) développent une grande surface foliaire pour un faible investissement en biomasse, ce trait est souvent associé à une forte teneur en azote foliaire et donc un fort taux de respiration et d'assimilation des nutriments (Wright *et al.*, 2004), et une croissance rapide (Reich *et al.*, 1999). Comme mentionné précédemment, ces feuilles, peu coûteuses en biomasse, possèdent généralement une durée de vie courte et une susceptibilité élevée à l'herbivorie (Wardle *et al.*, 2002). De plus, une forte surface foliaire peut impliquer une augmentation des coûts engendrés par les taux de respiration et de transpiration foliaire en cas de déficit hydrique (Givnish, 1978; Nakhforoosh *et al.*, 2016). Au niveau racinaire, des tissus peu denses et un fort diamètre racinaire sont associés à une forte capacité d'exploration du milieu et une forte conductivité hydraulique, néanmoins ils peuvent impliquer également un coût en terme de vulnérabilité à

Populations nordiques et tempérées

Populations méditerranéennes

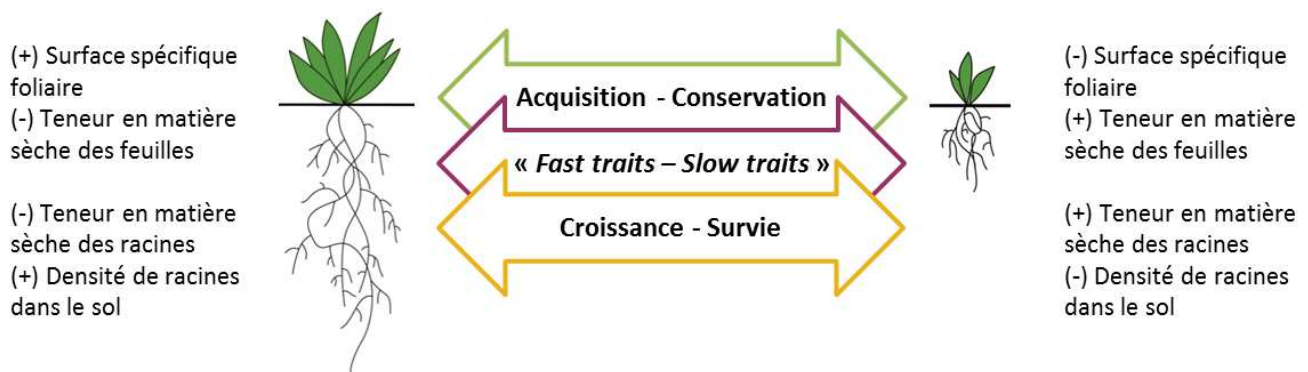


Figure D.1. Relation entre les stratégies d'acquisition et de conservation des ressources (Grime 2001 ; Wright et al., 2004, Freschet et la., 2010), le « fast - slow plant economics spectrum » (Reich 1999, 2014) et l'opposition entre croissance et survie à la déshydratation. Des exemples de traits fonctionnels sont listés pour chaque origine de dactyle et ne représentent pas une liste exhaustive (voir Tableau C.1 pour une liste complète des syndromes de traits exprimés par les populations de dactyle en fonction de leur origine).

l'embolie provoquée par la sécheresse (McElrone *et al.*, 2004; Reich, 2014; Wang *et al.*, 2016). La stratégie fonctionnelle globale de la plante est alors supposée reposer sur un retour rapide sur investissement grâce à un taux métabolique élevé qui favorise le prélèvement rapide des ressources et ainsi la compétition. Cette stratégie acquisitive est, chez les populations nordiques et tempérées de dactyle, associée à un fort potentiel de croissance en été, mais une faible survie à la sécheresse estivale, ce qui correspond au patron de traits qualifié de « *fast* » le long du « *fast-slow plant economics spectrum* » décrit par Reich en 1999 (voir Chapitre 1, partie C ; et Figure D.1).

Réciproquement, les populations méditerranéennes ont, tout au long de ce travail de thèse, présenté un ensemble de traits aériens et racinaires suggérant un investissement dans la persistance et la conservation des ressources plutôt que dans la croissance et la compétition. Au niveau aérien, une surface foliaire plus faible permet de limiter les pertes d'eau par évapotranspiration, elle est aussi souvent associée à de faibles teneurs en azote qui permettent notamment de diminuer l'herbivorie (Coley *et al.*, 1985). Un investissement supérieur dans la structure des feuilles (forte teneur en matière sèche) et les métabolites secondaires (comme les sucres solubles) participe à la protection de la plante contre les stress biotiques et abiotiques (Sarath *et al.*, 2014), ce qui favorise une longue durée de vie de feuille, mais peut diminuer la fraction des ressources allouée à la croissance (Reich *et al.*, 1999). De même, au niveau racinaire, une forte densité de tissus racinaires, et donc un investissement supérieur dans la structure des racines, est supposée améliorer la durée de vie des racines (Ryser, 1996; Tjoelker *et al.*, 2005), et leur résistance à la sécheresse (Wahl & Ryser, 2000; Fitter, 2002). Cependant, ce trait a été associé à une faible conductivité hydraulique (Mapfumo *et al.*, 1993). Dans ce cas, la stratégie fonctionnelle de la plante semble basée sur un retour sur investissement lent, mais sûr. Les populations de dactyle méditerranéennes ont ainsi présenté une stratégie fonctionnelle globale davantage conservatrice des ressources, associée à un faible potentiel de croissance mais une forte survie à la sécheresse, ce qui est cohérent avec la définition du patron de traits qualifié de « *slow* » par Reich en 1999 (Figure D.1).

De façon générale, les syndromes de traits exprimés par les populations de dactyle sont ainsi cohérents avec les grands patrons de traits théoriquement attendus à l'échelle interspécifique (Reich *et al.*, 1999; Grime, 2006). La correspondance entre les stratégies fonctionnelles et la relation entre le potentiel de croissance et la survie au stress suggère que les traits fonctionnels aériens et racinaires peuvent être de bons prédicteurs de la performance

des populations en termes de croissance et de survie (Comas & Eissenstat, 2004; Poorter & Bongers, 2006; Reich, 2014) y compris à l'échelle intraspécifique. En revanche, la relation dynamique mise en évidence dans ce travail de thèse entre certains traits foliaires, la survie, et le potentiel de croissance (en lien avec les variations environnementales saisonnières) ne permet pas d'établir de lien causal direct entre les traits fonctionnels et le potentiel de croissance et de survie. Une étude menée à l'échelle interspécifique sur des graminées pérennes californiennes (Annexe : Balachowski et al. 2016) a montré que durant la saison propice à la croissance, c'est-à-dire avant le début de la sécheresse, les espèces exprimant une dormance estivale présentaient des valeurs de traits fonctionnels aériens et racinaires favorisant l'acquisition des ressources. De façon similaire, chez les populations méditerranéennes de dactyle, la dormance estivale et la tolérance à la déshydratation (qui favorisent la survie à la sécheresse durant la période estivale) ont été associées à des potentiels de croissance similaires (au printemps) et même supérieurs (à l'automne) aux potentiels de croissance des populations nordiques et tempérées (Chapitre 3, Figure 2). De plus, les populations les plus nordiques, possédant les valeurs de traits les plus caractéristiques de la stratégie d'acquisition des ressources, ont néanmoins exprimé la survie au gel la plus élevée (Chapitre 4). Ces résultats suggèrent qu'à l'échelle d'une année, les stratégies fonctionnelles des plantes peuvent fluctuer pour s'ajuster aux variations prévisibles (saisonnières) des conditions environnementales, et ainsi provoquer un découplage entre les valeurs de traits fonctionnels mesurées pendant la saison favorable à la croissance et la réponse au stress des plantes.

Perspectives

Les traits fonctionnels s'expriment au sein de tous les organes de la plante dans un assemblage complexe de liens directs et indirects (Laughlin, 2014; Kleyer & Minden, 2015), déterminant la performance de la plante dans un milieu donné. Dans le cadre de l'étude de la réponse des plantes face au stress hydrique, il pourrait être intéressant d'examiner d'autres traits fonctionnels pouvant expliciter à la fois le potentiel de croissance et la survie des plantes au stress. En particulier, les traits mesurant la conductivité hydraulique et la résistance à la cavitation sont très corrélés à la capacité des espèces ligneuses à survivre à des sécheresses sévères, mais également au gel (McDowell *et al.*, 2008), cependant ces traits ont été peu explorés chez les espèces herbacées (Lens *et al.*, 2013). En perspective de ce travail, explorer la relation entre les propriétés hydrauliques des populations de dactyle, devrait ainsi permettre d'améliorer notre compréhension des mécanismes contrôlant la relation entre potentiel de

croissance et survie au stress, et d'affiner les prédictions concernant la réponse des plantes face au changement climatique (Skelton *et al.*, 2015).

E. Traits fonctionnels et stratégies adaptives à la sécheresse

Stratégie d'évitement de la déshydratation et amélioration des prélèvements hydriques

Dans le chapitre 5, les traits racinaires exprimés par les différentes populations de dactyle ont été étudiés en conditions d'irrigation et en conditions de sécheresse. En mesurant la quantité d'eau consommée par les racines durant l'expérimentation, le but était de détecter les différentes stratégies d'utilisation de l'eau et de les mettre en rapport avec les syndromes de traits racinaires exprimés par les populations. Le dispositif utilisé pour l'expérimentation (des longs tubes de 2 m) est supposé avoir permis un développement optimal du système racinaire en profondeur, favorisant l'accès à la réserve en eau du sol pour les racines profondes. En moyenne, les populations ont ainsi atteint une profondeur racinaire maximale de 178 cm (± 17 cm) après 145 jours de croissance en tubes sous irrigation et 168 cm (± 22 cm) après 145 jours de croissance dont 45 jours de sécheresse. En conditions optimales de croissance, les différentes origines de dactyles se sont caractérisées par des syndromes de traits racinaires (partie C) et une consommation de la ressource en eau contrastés (Chapitre 5). Comme détaillé dans la section précédente, les populations nordiques et tempérées possédaient des valeurs de traits racinaires associées à une exploration extensive du milieu. De plus, elles ont consommé davantage d'eau sous sécheresse que les populations méditerranéennes (Chapitre 5, Figure 5), ce qui suggère que ces valeurs de traits favorisent l'exploitation de la ressource hydrique et pourraient ainsi améliorer l'évitement de la déshydratation (Rodrigues *et al.*, 1995; Qian *et al.*, 1997; Volaire *et al.*, 2009; Pineda-García *et al.*, 2015). Néanmoins, malgré un prélèvement en eau plus important, les productions de biomasse aérienne et racinaire des populations nordiques et tempérées ont été fortement impactées par la sécheresse. A l'opposé, les populations méditerranéennes qui ont exprimé des valeurs de traits racinaires favorisant la conservation des ressources ont consommé moins d'eau mais n'ont pas été impactées par la sécheresse. Ces résultats contredisent l'hypothèse (H2.3) formulée au début de ce travail de thèse qui postulait qu'un système racinaire améliorant l'accès à la réserve en eau du sol et l'exploitation de cette ressource pourrait favoriser l'évitement de la déshydratation et le maintien de la croissance sous stress hydrique.

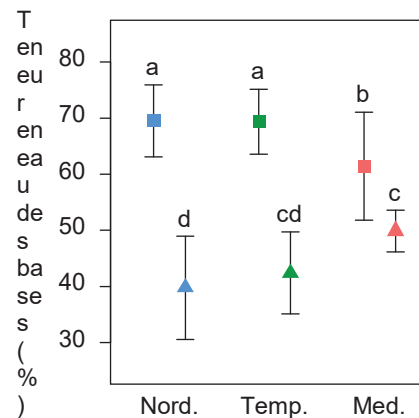


Figure E.1. Teneur en eau des bases de tiges (organes de survie situés à la base des feuilles) de 19 populations de D. glomerata à la fin de l'expérience n°4. Les teneurs en eau (%) ont été mesurées après une période d'irrigation (carrés) ou de sécheresse (triangles). Les populations sont rassemblées en fonction de leur origine (nordique en bleu, tempéré en vert, et méditerranéen en rouge). Les barres représentent l'écart type des valeurs moyennes entre populations. On remarque que la teneur en eau des bases des populations nordiques et tempérées a été plus impactée par la sécheresse que celle des populations méditerranéennes.

De plus, lors de cette expérimentation, une plasticité adaptative des racines soumises à la sécheresse était également attendue (H2.3). Cependant, aucune plasticité adaptative au stress hydrique n'a pu être détectée parmi les populations de dactyle, puisque la faible augmentation du ratio biomasse racinaire/biomasse aérienne mise en évidence chez les populations nordiques et tempérées en conditions de sécheresse a été principalement induite par la forte diminution de leur biomasse aérienne sous stress hydrique (Chapitre 5, Figure 4). Pourtant, au niveau racinaire, un déficit hydrique modéré provoque chez de nombreuses espèces une augmentation du ratio racine / parties aériennes, ainsi qu'une augmentation de la profondeur racinaire (par ex., Malik et al. 1979; Rodrigues et al. 1995; Pace et al. 1999; Asch et al. 2005), traduisant un investissement plus important de la plante vers les parties souterraines. Cette adaptation favorise la résistance de la plante à la sécheresse et l'évitement de la déshydratation en permettant à la plante d'aller chercher l'eau là où elle est encore disponible, c'est-à-dire en profondeur. Cependant, si la plasticité des traits aériens et racinaires avantage probablement le maintien de la croissance en période de déficit hydrique modéré, on remarque que la majorité des traits adaptatifs retrouvés chez les espèces adaptées aux climats arides ou semi-arides, et donc à des sécheresses sévères, sont constitutifs plutôt que consécutifs à la sécheresse (Chaves *et al.*, 2003).

Une combinaison de traits fonctionnels pour combiner les stratégies adaptatives

Alors que de nombreuses études ont déjà montré une relation entre la stratégie d'exploitation de la réserve en eau et l'évitement de la déshydratation (ex., Qian et al. 1997; Lelièvre et al. 2011), les résultats présentés dans le chapitre 5 soulignent que les valeurs de traits racinaires seules sont insuffisantes pour prédire la réponse des plantes face au stress hydrique. En effet, la stratégie d'évitement de la déshydratation repose sur un ensemble d'adaptations agissant au niveau des parties aériennes et racinaire de la plante (Blum, 1988). Un système racinaire profond avec une forte efficacité pour prélever la ressource en eau peut être avantageux pour maintenir la croissance et l'hydratation des tissus pendant la sécheresse et ainsi favoriser la stratégie d'évitement de la déshydratation (Volaire & Thomas, 1995; Volaire *et al.*, 2009; Zwicke *et al.*, 2015). Néanmoins, en l'absence de coordination avec des traits physiques et physiologiques aériens permettant de réguler l'évapotranspiration et donc la perte en eau, ce syndrome de traits racinaires n'a pas pu assurer l'évitement de la déshydratation chez les populations nordiques et tempérées de dactyle soumises à un stress hydrique croissant, puisque leur teneur en eau des bases de feuilles (talles) a été fortement impactée par la sécheresse (Figure E.1).

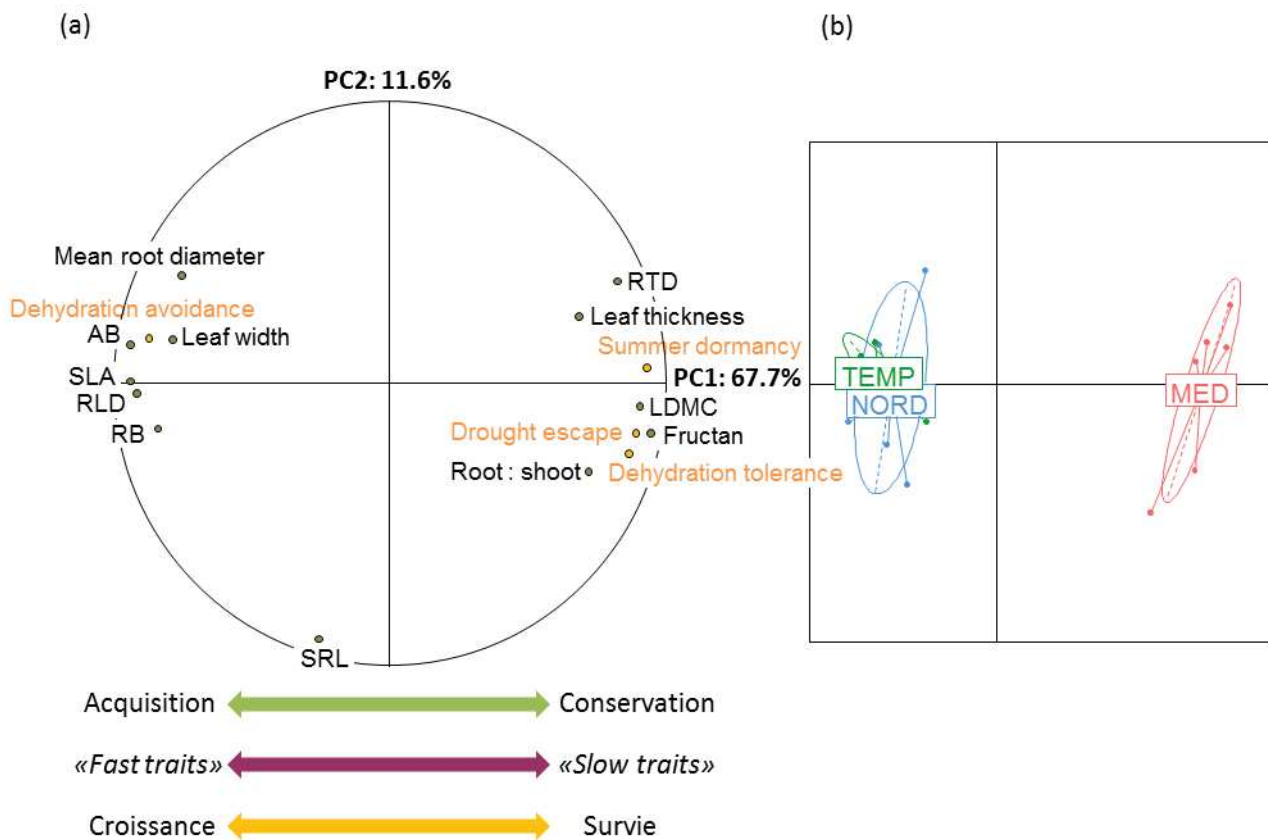


Figure E.2. Relation entre les syndromes de traits fonctionnels exprimés par les différentes origines de dactyles et les stratégies adaptatives à la sécheresse. Les traits aériens et racinaires utilisés pour l'analyse en composante principale sont identiques à ceux de la figure C.1. Les stratégies adaptatives ont été rajoutées en tant que variables supplémentaires et ne contribuent pas à l'analyse. La stratégie d'évitement de la déshydratation (« dehydration avoidance ») a été estimée à partir de la consommation en eau des populations soumises à la déshydratation (expérimentation n°4), la dormance estivale (« summer dormancy ») a été calculée comme l'inverse de du potentiel relatif de croissance estivale (expérimentation n°1), l'échappement de la sécheresse (« drought escape ») a été calculé comme l'inverse de la date de floraison (expérimentation n°5), et la tolérance à la déshydratation (« dehydration tolerance ») représente la survie à la sécheresse estivale des populations en pots (expérimentation n°2).

D'autres mécanismes peuvent être impliqués dans l'évitement de la déshydratation, comme la régulation de la conductance stomatique (Huang & Gao, 1999; Pankovic *et al.*, 1999; Pinheiro *et al.*, 2005), de l'efficacité d'utilisation de l'eau (Golluscio & Oosterheld, 2007; Lelièvre *et al.*, 2011), ou la régulation de la surface foliaire (Volaire *et al.*, 2009; Quiroga *et al.*, 2013). Ces mécanismes sont adaptatifs et caractéristiques des milieux pauvres en eau (Dudley, 1996). Plusieurs études ont montré que les adaptations aériennes diminuant la perte en eau et les adaptations racinaires améliorant l'accès à la réserve en eau sol contribuaient ensemble à la stratégie d'évitement de la déshydratation au sein des espèces (ex., Pinheiro *et al.* 2005; Pang *et al.* 2011; Pérez-Ramos *et al.* 2013). Par ailleurs, les résultats présentés dans le chapitre 5 montrent que les populations méditerranéennes, malgré une profondeur racinaire similaire, ont consommé beaucoup moins d'eau que les populations nordiques et tempérées. Cette faible consommation peut s'expliquer par la régulation de la surface foliaire (et donc la diminution des pertes) engendrée par la sénescence partielle ou totale liée à la dormance estivale (Volaire & Lelièvre, 1997; Volaire *et al.*, 2009). La dormance estivale peut ainsi être considérée comme une adaptation supplémentaire, qui vient s'ajouter chez ces populations à la tolérance à la déshydratation. Ces deux mécanismes assurent la viabilité des méristèmes qui est cruciale pour la survie de la plante en leur permettant de supporter, grâce à l'accumulation de carbohydrates, de forts déficits hydriques, et en prévenant, grâce à un contrôle hormonal, la croissance des méristèmes pendant la période défavorable (Volaire *et al.*, 2009; Sarath *et al.*, 2014; Gillespie & Volaire, 2017). De plus, les résultats présentés au cours de cette thèse (Chapitre 3, Figure 1) montrent que les populations méditerranéennes expriment également une date de floraison plus précoce que les populations nordiques ou tempérées, ce qui confirme les résultats de précédentes études (Volaire, 1995; Volaire & Lelièvre, 1997). Dans ce cas, une date de floraison précoce peut être considérée comme un indicateur de la stratégie d'échappement de la sécheresse. Cette troisième stratégie vient donc s'ajouter à la dormance estivale et à la tolérance à la déshydratation chez les populations de dactyle méditerranéennes (Figure E.2). En parallèle de ce travail de thèse, une telle coordination entre ces trois stratégies adaptatives au stress hydrique a également été montrée chez deux espèces de graminées pérennes, *Poa bulbosa* et *Poa secunda* (Annexe : Balachowski *et al.* 2016).

Cependant, les résultats présentés dans le Chapitre 5 suggèrent l'existence de contraintes fonctionnelles limitant la combinaison des stratégies de tolérance, d'échappement, et de dormance, avec la stratégie d'évitement de la déshydratation via l'exploitation de la

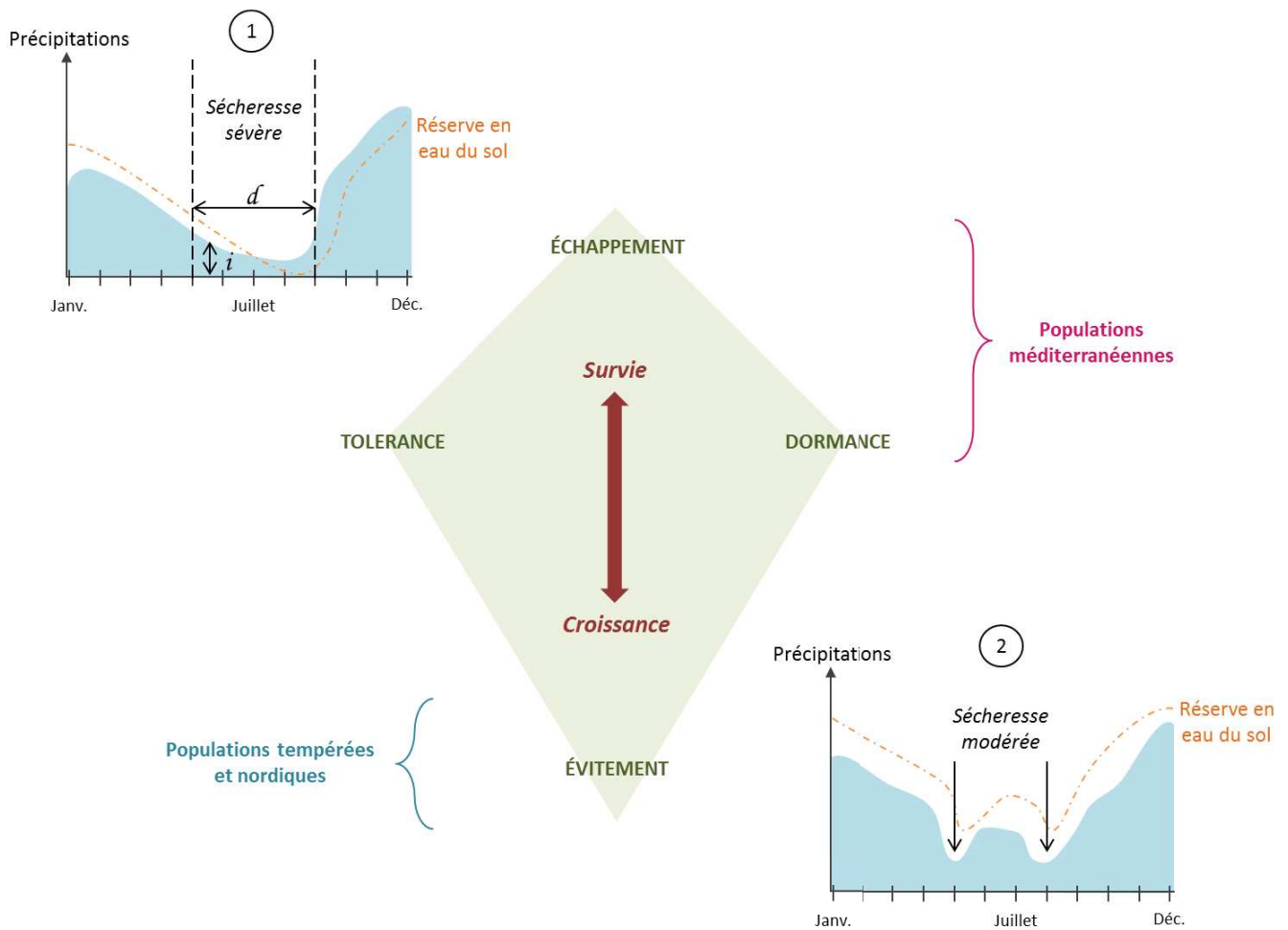


Figure E.3. Relation entre des profils hydriques illustrant deux types de sécheresses, et les stratégies adaptatives à la sécheresse des plantes. Le régime hydrique de type 1 (en haut, à gauche) est caractérisé par un déficit de précipitations estivales marqué, de longue durée (d) et de forte intensité (i). La réserve en eau du sol diminue drastiquement au cours du temps, c'est une sécheresse sévère. Dans ce cas, les stratégies de tolérance à la déshydratation, d'échappement de la sécheresse et/ou de dormance estivale améliorent la survie des plantes. Ce sont notamment les stratégies exprimées par les populations méditerranéennes de dactyle. Le régime hydrique de type 2 (en bas, à droite) est caractérisé par des déficits de précipitations occasionnels, de courte durée et de faible intensité. La réserve en eau du sol est peu impactée, la sécheresse est modérée. Dans ce cas, la stratégie d'évitement de la déshydratation s'avère efficace pour maintenir la croissance des plantes pendant le déficit de précipitations. Cette stratégie peut être exprimée par les populations nordiques et tempérées qui possèdent des traits racinaires favorisant l'exploitation de la ressource en eau du sol.

ressource en eau. En effet, la relation entre la consommation en eau et la tolérance à la déshydratation, préalablement mise en évidence en pots (Chapitre 4), représente un compromis entre l'expression de valeurs de traits favorisant l'exploitation de l'eau et la tolérance à la déshydratation (Chapitre 5, Figure 7). Ce résultat, récemment montré à l'échelle interspécifique (Pineda-García *et al.*, 2015), valide l'hypothèse (H2.4) formulée au début de ce manuscrit. La figure E.2 vient illustrer la relation entre les syndromes de traits fonctionnels aériens et racinaires et les stratégies adaptives à la sécheresse étudiés tout au long de ce travail de thèse. Les stratégies adaptives à la sécheresse sont très corrélées à l'axe principal de l'analyse en composante principale, qui représente le continuum entre acquisition et conservation des ressources, mais également l'opposition entre le potentiel de croissance et la survie au stress hydrique. Il est intéressant de noter que dans cette analyse, la stratégie d'évitement de la déshydratation liée à l'exploitation de la ressource en eau s'oppose aux stratégies de dormance estivale, d'échappement, et de tolérance à la sécheresse qui sont toutes les trois exprimées par les populations méditerranéennes. Plusieurs études ont déjà souligné l'existence de relations négatives entre la stratégie d'échappement et la stratégie d'évitement de la sécheresse (Geber & Dawson, 1997; McKay *et al.*, 2003), la sélection naturelle favorisant l'une ou l'autre des stratégies en fonction de l'intensité du stress abiotique (Franks, 2011). De même, une relation négative existe à l'échelle interspécifique entre les stratégies de tolérance à la déshydratation et de dormance et l'évitement de la déshydratation (Annexe : Balachowski *et al.* 2016). Un système racinaire profond et très développé est plus efficace pour maintenir le prélèvement de l'eau et donc la croissance lorsque le stress hydrique est peu intense et ne menace pas la survie des plantes (Zwicke *et al.*, 2015). Cependant, la tolérance à la déshydratation, l'échappement, et la dormance estivales sont plus efficaces pour assurer la survie lorsque le stress hydrique est sévère et peut potentiellement conduire à la mortalité des plantes (Sarath *et al.*, 2014; Norton *et al.*, 2016). Ainsi, comme illustré par la Figure E.3, les stratégies adaptives à la sécheresse sont chacune particulièrement adaptées à un type de sécheresse (Ludlow, 1989; Nakhforoosh *et al.*, 2016). Cette figure souligne que les stratégies adaptives et les syndromes de traits fonctionnels exprimés par les plantes doivent être en adéquation avec la fréquence et l'intensité du stress hydrique pour favoriser la résilience des écosystèmes naturels et agricoles. Cette information est particulièrement importante pour prédire la réponse des plantes face à l'augmentation du risque de sécheresse, et pour déterminer les stratégies à privilégier pour l'amélioration végétale (Tardieu, 2012).

Implications potentielles sur la réponse des populations face au changement climatique

Le patron d'opposition entre les stratégies d'utilisation des ressources et les stratégies adaptives à la sécheresse mis en évidence dans cette thèse suggère une coordination entre les traits fonctionnels et la réponse des plantes à la sécheresse optimisant la performance des plantes en fonction des contraintes environnementales. Les valeurs de traits aériens (Pérez-Ramos *et al.*, 2013) et racinaire (Chapitre 5) favorisant l'exploitation des ressources avantagent la croissance mais impliquent un coût en terme de survie face à un stress hydrique sévère. Par conséquent, si certaines stratégies adaptives à la sécheresse peuvent se combiner pour optimiser la survie des plantes, il existe des contraintes génétiques, physiques, ou physiologiques limitant la combinaison de certaines valeurs de traits fonctionnels déterminant le prélèvement et l'utilisation des ressources au sein d'un phénotype (Ackerly, 2004), et *in fine* conditionnant sa survie face au stress. Il est intéressant de constater que différentes stratégies adaptives peuvent néanmoins être exprimées au sein d'une même espèce. Chez le dactyle, les populations méditerranéennes sont adaptées à des sécheresses estivales marquées (Knight, 1973) qui ont probablement sélectionné une combinaison de stratégies adaptives contribuant ensemble à privilégier la persistance et la survie plutôt que la compétition pour les ressources. À l'opposé, les populations nordiques et tempérées sont issues -ou ont été sélectionnées pour- des environnements riches en ressource hydrique, où les épisodes de sécheresse sont courts et peu intense, et donc dans lesquels un système racinaire permettant l'accès à la réserve en eau du sol suffit pour maintenir la croissance et éviter la déshydratation durant le stress hydrique. En revanche, comme démontré dans cette thèse, ces caractéristiques n'améliorent pas la survie à la sécheresse lorsque le stress hydrique perdure. Alors que les différents scénarios concernant le changement climatique prévoient une augmentation du nombre et de l'intensité des sécheresses sévères (IPCC, 2014), notamment en Europe, les résultats présentés au cours de cette thèse suggèrent que les populations de dactyle méditerranéennes qui combinent déjà les trois stratégies adaptives les plus efficaces pour assurer la survie des populations face à des stress hydrique sévères pourraient endurer une augmentation des stress hydriques (ces populations sont adaptées à des précipitations estivales de l'ordre de quelques millimètres seulement, Chapitre 3, Tableau 1). En parallèle, les populations nordiques et tempérées seraient les plus sensibles et les plus impactées par une augmentation du risque de sécheresse. Les populations de dactyle méditerranéennes semblent pouvoir tolérer la déshydratation y compris lorsque le stress hydrique arrive à contre-saison (Chapitre 4). Une étude de Franks (2007) a montré que la descendance de populations de

Brassica rapa soumises à un stress hydrique saisonnier fleurissait plus tôt que les lignées parentales, probablement grâce à un développement plus rapide au printemps. Cette étude suggère que la stratégie d'échappement pourrait évoluer rapidement dans le cas où la période de sécheresse estivale deviendrait plus longue et/ou plus sévère. La dormance estivale quant à elle est induite par les variations de photopériode et de température. Alors que les variations phénologiques engendrées par le changement climatique ont déjà été documentées chez les espèces ligneuses (Fu *et al.*, 2015; Chuine *et al.*, 2016), à ma connaissance, aucune étude ne s'est encore intéressée au déplacement des dates d'inductions et de levées de dormance estivale qui pourraient être associées au changement climatique. En perspective de cette thèse, cette information se révèle cruciale pour anticiper la réponse de nombreuses herbacées pérennes face au changement climatique (Gillespie & Volaire, 2017).

F. Effet de la domestication : passé et futur

Impact de la sélection artificielle sur les syndromes de traits

En explorant la variabilité intraspécifique exprimée par des populations naturelles et cultivées de dactyle, les résultats attendus étaient un basculement, sous domestication, de la stratégie conservatrice des ressources vers une stratégie davantage acquisitive (H3.1), puisque la sélection artificielle des espèces fourragères vise essentiellement l'augmentation de leur productivité. Cette hypothèse a été partiellement vérifiée étant donné que les cultivars de dactyle méditerranéens se sont distingués en plusieurs points des populations natives méditerranéennes (Chapitre 3, Figure 2). Ces cultivars ont toutefois globalement montré des valeurs de traits fonctionnels plus conservatrices que les populations nordiques et tempérées (Chapitre 3, Figure 4). Parallèlement, aucune différence significative n'a été trouvée entre les valeurs de traits fonctionnels des cultivars tempérés ou nordique et leurs populations homologues natives, qui possédaient déjà un syndrome de traits fonctionnels optimisant l'acquisition des ressources.

Ainsi, les cultivars méditerranéens ont exprimé en moyenne un taux de croissance aérienne plus important, ainsi qu'une surface spécifique foliaire plus grande et une teneur en matière sèche des feuilles plus faible, de plus ils possédaient en été une concentration en fructanes moins importante dans leurs bases de talles (Chapitre 3, Figure 2) que les populations méditerranéennes natives. Leur production annuelle de biomasse, plus élevée que

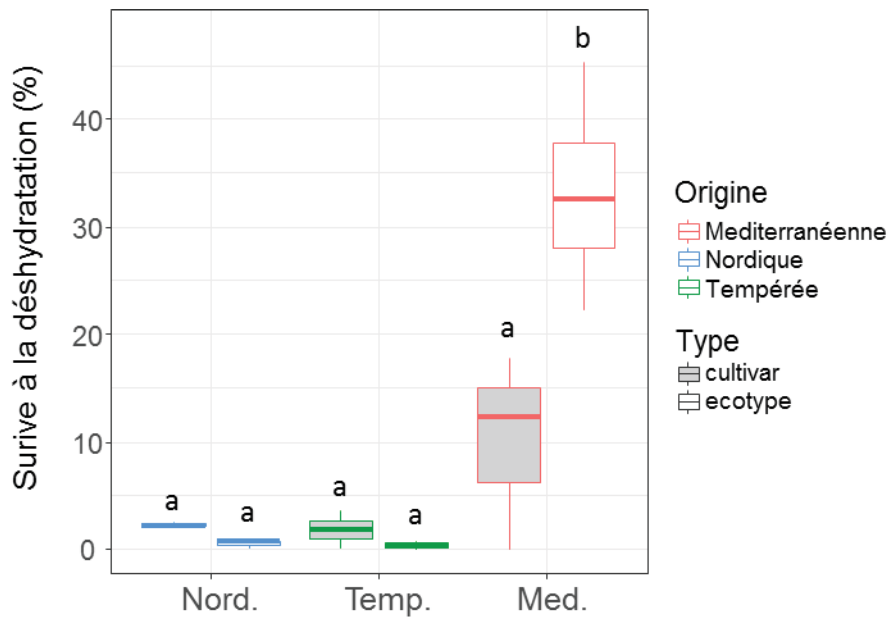


Figure F.1. *Survie à la déshydratation mesurée chez 19 populations de D. glomerata. La survie (%) est calculée d'après le pourcentage de talles vivants / le nombre de talles total compté sur chaque plante (expérimentation n°2). Les boîtes à moustaches représentent la distribution des données parmi les populations d'origine nordique (bleu), tempérées (vert) ou méditerranéennes (rouge), discriminées en fonction de leur type (écotypes, populations natives, en blanc ; et cultivars en gris). Les lettres indiquent les différences significatives entre les origines et les types (test de Tukey post hoc, $P < 0.05$).*

celle des populations natives, illustre le travail opéré par la sélection artificielle (Chapitre 3, Figure 1). Ces résultats suggèrent chez ces cultivars un basculement induit par la sélection vers des valeurs de traits davantage acquisitives que conservatrices (Milla *et al.*, 2015). Ils confirment les conclusions d'une étude récente (Vilela & González-Paleo, 2015) menées sur plusieurs espèces natives d'environnements arides démontrant un basculement des stratégies d'utilisation des ressources provoqué par la sélection artificielle. Si les populations méditerranéennes natives de dactyle optimisent la survie plutôt que la croissance dans le but de faire face à la sécheresse estivale, les cultivars qui présentent des traits favorisant la croissance et ainsi la productivité devraient être moins efficaces pour survivre à la sécheresse (H3.2 ; Reich *et al.* 1999; Mayrose *et al.* 2011; Reich 2014). La figure F.1 vérifie cette hypothèse puisque les cultivars méditerranéens de dactyle présentent une survie à la déshydratation estivale (expérimentation en pots) nettement plus faible que les populations natives (écotypes). À nouveau, ce résultat confirme la relation entre les stratégies fonctionnelles d'utilisation des ressources et la relation entre le potentiel de croissance et la survie au stress hydrique. On peut remarquer également que les cultivars méditerranéens, qui ont tout de même présentés des valeurs de traits plus conservatrices que les populations nordiques et tempérées (Chapitre 3, Figure 4), ont exprimé une survie à la déshydratation légèrement supérieure à ces populations.

Le chapitre 3 montre que les variations observées entre les valeurs de traits exprimées par les populations natives et cultivées diffèrent selon le trait considéré. Ainsi, sur plusieurs saisons, des différences de covariations entre traits ont pu être détectées entre les populations natives et cultivées. Ces différences peuvent être attribuées à une coordination des traits phénologiques et physiologiques au sein des populations natives méditerranéennes qui modulent leurs fonctions de croissance, survie, et reproduction par rapport à la sécheresse estivale, tandis que, comme l'illustre la faible accumulation de sucres solubles dans leurs organes de réserve (Chapitre 3, Figure 2), les cultivars n'ont pas exprimés d'adaptations à la sécheresse aussi marquées. Il est intéressant toutefois de noter que deux types de sélections peuvent avoir agi sur ces cultivars et diminué leur résistance à la sécheresse en favorisant une stratégie d'acquisition des ressources : la sélection artificielle pour la productivité, et la sélection naturelle qui continue d'opérer dans les milieux cultivés (Abbo *et al.*, 2014; Milla *et al.*, 2015), plus riches en ressources que les milieux naturels (Denison, 2012). D'autre part les conditions expérimentales (irrigation et fertilisation non-limitantes) n'ont peut-être pas permis l'expression des stratégies de résistance à la sécheresse des cultivars méditerranéens. En effet,

les cultivars peuvent présenter une plasticité des traits plus importante que les populations natives (Vilela & González-Paleo, 2015) qui leur permet d'optimiser l'exploitation des ressources disponibles dans un environnement favorable. Cependant, maintenir une certaine plasticité implique un coût (DeWitt *et al.*, 1998) qui pourrait contraindre l'évolution des populations natives issues de milieux où la contrainte environnementale est récurrente et prévisible (Valladares *et al.*, 2006), et dans lesquels la plasticité n'avantage pas la performance des populations en termes de survie et de reproduction. Par conséquent, en perspective de cette thèse, un travail complémentaire devrait être mené pour déterminer le rôle de la plasticité phénotypique dans les syndromes de traits fonctionnels exprimés par les cultivars.

Pistes pour l'amélioration végétale

Une grande variabilité intraspécifique des valeurs de traits exprimés par le dactyle a été mise en évidence au cours de cette thèse, aussi bien parmi les populations natives que cultivées. Cette variabilité peut fournir une base solide pour l'amélioration de la résistance à la sécheresse du dactyle. Il est aujourd'hui crucial de proposer des cultivars adaptés à produire dans des milieux pauvres en ressource (Norton *et al.*, 2016). Les projections climatiques pour les prochaines années prédisent une augmentation des sécheresses (Dai, 2011) qui menacent la productivité des agrosystèmes (Tebaldi & Lobell, 2008), et l'irrigation ne peut pas être envisagée comme une solution pérenne.

Sans surprise, dans cette thèse, l'étude des populations de dactyle, et particulièrement des cultivars, n'a pas révélé de population qui soit à la fois très productive en biomasse (forte croissance) et très tolérante au stress hydrique (forte survie au stress). Ce résultat renforce l'hypothèse de contraintes fortes agissant au-delà du phénotype et limitant les relations entre traits fonctionnels (Ackerly, 2004). Néanmoins, plusieurs conclusions de ce travail peuvent être mises à profit pour suggérer des améliorations en termes de sélection végétale pour obtenir du matériel à la fois productif et résistant au stress hydrique :

- (i) Certaines adaptations au stress hydrique (dormance et tolérance à la déshydratation notamment) ont été associées à un faible potentiel de croissance (Chapitre 4). Cependant les populations dormantes et tolérantes ont présenté de forts potentiels de croissance au printemps et à l'automne (Chapitre 3). Cette plasticité développementale permettant aux plantes de profiter des conditions propices à la croissance puis de basculer vers une stratégie favorisant la survie lorsque les

ressources deviennent limitantes pourrait être une piste intéressante pour améliorer la tolérance à la sécheresse des espèces cultivées, et en particulier des espèces pérennes, tout en préservant la production en dehors des périodes de sécheresse (Piano *et al.*, 2004; Dolferus, 2014).

- (ii) La coordination des valeurs de traits aériens et racinaires au sein d'une plante détermine sa performance dans un milieu donné. Par conséquent, l'amélioration conjointe de valeurs de traits aériens favorisant une diminution des pertes en eau (par ex., forte efficacité d'utilisation de l'eau et régulation de la conductance stomatique) et de valeurs de traits racinaires optimisant l'accès à la réserve en eau du sol pourrait permettre d'améliorer l'évitement de la déshydratation chez les populations de dactyle. De façon générale, une combinaison appropriée de valeurs de traits aériens et racinaires pourrait être la clé de l'amélioration de la résistance au stress hydrique chez de nombreuses espèces cultivées (Araújo *et al.*, 2015).
- (iii) Chacune des stratégies adaptatives à la sécheresse étudiée au cours de cette thèse est particulièrement efficace sous un régime de précipitation particulier (Figure E.3). Par conséquent, il convient de déterminer à quelles conditions hydrologiques devront faire face les cultivars et quels paramètres (croissance ou survie) devront être privilégiés, pour choisir les traits à cibler pour l'amélioration végétale (Tardieu, 2012). Dans le cas du dactyle, si la stratégie à améliorer est la survie face à des contraintes hydriques sévères, nos résultats suggèrent que seules les stratégies de tolérance, dormance et d'échappement de la déshydratation pourraient être efficaces. Il conviendrait alors de travailler parallèlement sur la plasticité développementale évoquée au paragraphe (i) afin d'obtenir du matériel productif à l'échelle d'une année et résistant au stress hydrique. Si le but est de maintenir la croissance durant les périodes de sécheresse courtes et peu intenses, alors les valeurs de traits favorisant la stratégie d'évitement de la déshydratation devraient être la cible des sélectionneurs.

Conclusion générale

Ce travail de thèse a révélé une grande variabilité intraspécifique des valeurs de traits fonctionnels et de performance exprimés par les populations de dactyles natives d'un large gradient latitudinal Européen, et par des cultivars sélectionnés pour des climats contrastés. Cette variabilité s'est traduite par une large gamme de potentiels de croissance et de survies au stress qui ont pu être associés à différents syndromes de traits fonctionnels représentant des stratégies d'utilisation des ressources opposées. Les populations de dactyle ont montré différentes réponses face au stress hydrique. En particulier, les populations méditerranéennes ont combiné trois grandes stratégies favorisant la survie à la déshydratation : la dormance estivale, la tolérance à la déshydratation, et l'échappement de la sécheresse. Ces adaptations à la sécheresse, et les syndromes de traits fonctionnels qui leur ont été associés, pourraient impliquer un coût en termes de potentiel de croissance. Cependant, la variabilité des valeurs prises par certains traits fonctionnels au cours d'une année et l'absence de relation négative entre le potentiel de croissance et la survie au printemps mis en évidence au cours de cette thèse suggèrent que, chez le dactyle, les réponses adaptatives au stress hydrique n'impliquent pas forcément un coût en terme de potentiel de croissance durant les saisons où il n'y a pas de sécheresse. Ce résultat bouscule l'idée d'un compromis stable entre le potentiel de croissance et la survie à la sécheresse et ouvre des perspectives intéressantes pour la sélection de cultivars à la fois productifs et résistants au stress hydrique. D'autre part, l'étude des traits fonctionnels aériens et racinaires des populations de dactyle souligne une coordination générale des traits à l'échelle de la plante entière, définissant une stratégie fonctionnelle globale. Des études complémentaires devront toutefois être menées sur davantage d'espèces, y compris de types biologiques différents (ex., dicotylédones, légumineuses), et possédant des distributions géographiques variées, afin de tester nos hypothèses. Ce travail de thèse permet d'améliorer notre compréhension des relations et compromis entre traits fonctionnels déterminant la réponse des plantes face au stress hydrique. En perspective, des expérimentations incluant d'avantage de traits fonctionnels liés à l'utilisation de l'eau, contrôlant précisément l'intensité du stress hydrique, et permettant de discriminer les sources de la variabilité intraspécifique seront nécessaire pour approfondir notre compréhension des mécanismes impliqués dans la relation entre le potentiel de croissance et la survie au stress hydrique des plantes.

Bibliographie

- Abbo S, Pinhasi van-Oss R, Gopher A, Saranga Y, Ofner I, Peleg Z. 2014.** Plant domestication versus crop evolution: A conceptual framework for cereals and grain legumes. *Trends in Plant Science* **19**: 351–360.
- Ackerly D. 2004.** Functional strategies of chaparral shrubs in relation to seasonal water deficit and disturbance. *Ecological Monographs* **74**: 25–44.
- Ackerly D, Dudley SA, Sultan SE, Schmitt J, Coleman JS, Randall Linder C, Sandquist DR, Geber MA, Evans AS, Dawson TE, et al. 2000.** The evolution of plant ecophysiological traits: recent advances and future directions? *Bioscience* **50**: 979–995.
- Aerts R, Chapin FS. 2000.** The Mineral Nutrition of Wild Plants Revisited: A Re-evaluation of Processes and Patterns. *Advances in Ecological Research* **30**: 1–67.
- Aitken SN, Yeaman S, Holliday J a., Wang T, Curtis-McLane S. 2008.** Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. *Evolutionary Applications* **1**: 95–111.
- Albert CH, Grassein F, Schurr FM, Vieilledent G, 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.
- Albert CH, Thuiller W, Yoccoz NG, Soudant A, Boucher F, Saccone P, Lavorel S. 2010.** Intraspecific functional variability: extent, structure and sources of variation. *Journal of Ecology* **98**: 604–613.
- Allen CD, Macalady AK, Chenchouni H, Bachelet D, McDowell N, Vennetier M, Kitzberger T, Rigling A, Breshears DD, Hogg EH (Ted., et al. 2010.** A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management* **259**: 660–684.
- Araújo SS, Beebe S, Crespi M, Delbreil B, González EM, Gruber V, Lejeune-Henaut I, Link W, Monteros MJ, Prats E, et al. 2015.** Abiotic Stress Responses in Legumes: Strategies Used to Cope with Environmental Challenges. *Critical Reviews in Plant Sciences* **34**: 237–280.
- Archibold OW. 1995.** *Ecology of World Vegetation*. Dordrecht: Springer Netherlands.
- Asch F, Dingkuhn M, Sow A, Audebert A. 2005.** Drought-induced changes in rooting patterns and assimilate partitioning between root and shoot in upland rice. *Field Crops Research* **93**: 223–236.
- Bacelar E, Correia CM, Moutinho-Pereira JM, Gonçalves BC, Lopes JI, Torres-Pereira JMG. 2004.** Sclerophylly and leaf anatomical traits of five field-grown olive cultivars growing under drought conditions. *Tree physiology* **24**: 233–239.
- Balachowski JA, Bristiel PM, Volaire FA. 2016.** Summer dormancy, drought survival and functional resource acquisition strategies in California perennial grasses. *Annals of Botany* **118**: 357–368.

- Bazzaz FA. 1979.** The Physiological Ecology of Plant Succession. *Annual Review of Ecology and Systematics* **10**: 351–371.
- Benavides R, Escudero A, Coll L, Ferrandis P, Gouriveau F, Hódar JA, Ogaya R, Rabasa SG, Granda E, Santamaría BP, et al. 2015.** Survival vs. growth trade-off in early recruitment challenges global warming impacts on Mediterranean mountain trees. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **17**: 369–378.
- Bielenberg DG. 2011.** Knowing when not to grow. *New Phytologist* **189**: 3–5.
- Billings WD, Mooney HA. 1968.** The ecology of arctic and alpine plants. *Biological Reviews* **43**: 481–529.
- Blonder B, Violle C, Enquist BJ. 2013.** Assessing the causes and scales of the leaf economics spectrum using venation networks in *Populus tremuloides* (H Cornelissen, Ed.). *Journal of Ecology* **101**: 981–989.
- Blum A. 1988.** *Plant breeding for stress environments*. CRC Press.
- Bodner G, Nakhforoosh A, Kaul HP. 2015.** Management of crop water under drought: a review. *Agronomy for Sustainable Development* **35**: 401–442.
- Bohnert HJ, Nelson DE, Jensen RJ. 1995.** Adaptations to Environmental Stresses. *the Plant Cell* **7**: 1099–1111.
- Bolnick DI, Amarasekare P, Araújo MS, Bürger R, Levine JM, Novak M, Rudolf VHW, Schreiber SJ, Urban MC, Vasseur DA. 2011.** Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends in ecology & evolution* **26**: 183–92.
- Boschma SP, Hill MJ, Scott JM, Rapp GG. 2003.** The response to moisture and defoliation stresses, and traits for resilience of perennial grasses on the Northern Tablelands of New South Wales, Australia. *Australian Journal of Agricultural Research* **54**: 903.
- Boureima S, Oukarroum A, Diouf M, Cisse N, Van Damme P. 2012.** Screening for drought tolerance in mutant germplasm of sesame (*Sesamum indicum*) probing by chlorophyll a fluorescence. *Environmental and Experimental Botany* **81**: 37–43.
- Bradshaw AD, Hardwick K. 1989.** Evolution and stress-genotypic and phenotypic components. *Biological Journal of the Linnean Society* **37**: 137–155.
- Brummer EC, Shah MM, Luth D, Smallwood M, Sidebottom C, Lillford P, Telford J, Holt C, Bowles D. 2000.** Reexamining the Relationship between Fall Dormancy and Winter Hardiness in Alfalfa. *Crop Science* **40**: 971.
- Canadell J, Jackson RB, Ehleringer JB, Mooney HA, Sala OE, Schulze E-D. 1996.** Maximum rooting depth of vegetation types at the global scale. *Oecologia* **108**: 583–595.
- Castonguay Y, Laberge S, Brummer EC, Volenec JJ. 2006.** Alfalfa Winter Hardiness: A Research Retrospective and Integrated Perspective. *Advances in Agronomy* **90**: 203–265.
- Cattivelli L, Rizza F, Badeck FW, Mazzucotelli E, Mastrangelo AM, Francia E, Marè C, Tondelli A, Stanca AM. 2008.** Drought tolerance improvement in crop plants: An integrated view from breeding to genomics. *Field Crops Research* **105**: 1–14.
- Chao WS, Foley ME, Horvath DP, Anderson J V. 2007.** Signals regulating dormancy in

vegetative buds. *International Journal of Plant Developmental Biology* **1**: 49–56.

Chapin FS. 1980. The Mineral Nutrition of Wild Plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* **11**: 233–260.

Chapin FSI. 1993. Functional role of growth forms in ecosystem and global processes. In: Ehrlinger J., In: Field C, eds. Scaling physiological processes: leaf to globe. San Diego: Academic Press, 287–312.

Chaves MM, Maroco JP, Pereira JS. 2003. Understanding plant responses to drought — from genes to the whole plant. *Functional Plant Biology* **30**: 239.

Chaves MM, Pereira JS. 1992. Water Stress, CO₂ and Climate Change. *Journal of Experimental Botany* **43**: 1131–1139.

Chaves MM, Pereira JS, Maroco J, Rodrigues ML, Ricardo CPP, Osorio ML, Carvalho I, Faria T, Pinheiro C. 2002. How plants cope with water stress in the field. Photosynthesis and growth. *Annals of Botany* **89**: 907–916.

Christensen J, Hewitson B, Busuioc A, Chen A, Gao X, Held I, Jones R, Kolli R, Kwon W-T, Laprise R, et al. 2007. Regional climate projections. In: Solomon S., In: Qin D., In: Manning M., In: Chen Z., In: Marquis M., In: Averyt K., In: Tignor M., In: HL M, eds. Climate change 2007: the physical science basis. Cambridge, UK&New York, NY, USA: Cambridge University Press, 847–890.

Chuine I, Bonhomme M, Legave J-M, García de Cortázar-Atauri I, Charrier G, Lacoite A, Améglio T. 2016. Can phenological models predict tree phenology accurately in the future? The unrevealed hurdle of endodormancy break. *Global Change Biology* **22**: 3444–3460.

Coley PD, Bryant JP, Chapin FS. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* **230**: 895–899.

Collins DBG, Bras RL. 2007. Plant rooting strategies in water-limited ecosystems. *Water Resources Research* **43**: 1–10.

Comas LH, Becker SR, Cruz VM V, Byrne PF, Dierig D a. 2013. Root traits contributing to plant productivity under drought. *Frontiers in plant science* **4**: 442.

Comas LH, Eissenstat DM. 2004. Linking fine root traits to maximum potential growth rate among 11 mature temperate tree species. *Functional Ecology* **18**: 388–397.

Comas LH, Mueller KE, Taylor LL, Midford PE, Callahan HS, Beerling DJ. 2012. Evolutionary Patterns and Biogeochemical Significance of Angiosperm Root Traits. *International Journal of Plant Sciences* **173**: 584–595.

Cooper JP. 1964. Climatic variation in forage grasses I. *Journal of Applied Ecology* **1**: 45–61.

Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, Diaz S, Buchmann N, Gurvich DE, Reich PB, Ter Steege H, Morgan HD, Van Der Heijden MGA, et al. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* **51**: 335–380.

- Craine JM. 2009.** *Resource strategies of wild plants*. Princeton : Princeton University Press.
- Craine JM, Froehle J, Tilman DG, Wedin DA, Chapin, III FS. 2001.** The relationships among root and leaf traits of 76 grassland species and relative abundance along fertility and disturbance gradients. *Oikos* **93**: 274–285.
- Culvenor R, Boschma S. 2005.** Evaluation of phalaris (*Phalaris aquatica* L.) germplasm for persistence under grazing on the North-West Slopes, New South Wales. http://www.publish.csiro.au/?act=view_file&file_id=AR04300.pdf.
- Cunniff J, Wilkinson S, Charles M, Jones G, Rees M, Osborne CP. 2014.** Functional Traits Differ between Cereal Crop Progenitors and Other Wild Grasses Gathered in the Neolithic Fertile Crescent (GW Crawford, Ed.). *PLoS ONE* **9**: e87586.
- Dai A. 2011.** Drought under global warming: A review. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Climate Change* **2**: 45–65.
- Denison RF. 2012.** *Darwinian Agriculture: How Understanding Evolution Can Improve Agriculture*. Princeton University Press.
- Denison RF, Kiers ET, West S a. 2003.** The Quarterly Review of Biology SOLUTIONS BEYOND THE REACH OF NATURAL SELECTION ? *Review Literature And Arts Of The Americas* **78**: 145–168.
- DeWitt TJ, Sih A, Wilson DS. 1998.** Costs and limits of phenotypic plasticity. *Trends in ecology & evolution* **13**: 77–81.
- Diaz S, Hodgson JG, Thompson K, Cabido M, Cornelissen JHC, Jalili a., Montserrat-Martí G, Grime JP, Zarrinkamar F, Asri Y, et al. 2004.** The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science* **15**: 295–304.
- Díaz S, Kattge J, Cornelissen JHC, Wright IJ, Lavorel S, Dray S, Reu B, Kleyer M, Wirth C, Prentice IC, et al. 2015.** The global spectrum of plant form and function. *Nature* **529**: 167–171.
- Dolferus R. 2014.** To grow or not to grow: a stressful decision for plants. *Plant science : an international journal of experimental plant biology* **229**: 247–261.
- Donovan LA, Maherali H, Caruso CM, Huber H, de Kroon H. 2011.** The evolution of the worldwide leaf economics spectrum. *Trends in ecology & evolution* **26**: 88–95.
- Dudley SA. 1996.** Differing Selection on Plant Physiological Traits in Response to Environmental Water Availability : A Test of Adaptive Hypotheses. *Society for the Study of Evolution* **50**: 92–102.
- Eagles CF, Østgård O. 1971.** Variation in growth and development in natural populations of *Dactylis glomerata* from norway and portugal. I-Growth analysis. *Journal of Applied Ecology* **8**: 367–381.
- Eckhart VM, Geber MA, McGuire CM. 2004.** Experimental Studies of Adaptation in *Clarkia xantiana* . I . Sources of Trait Variation across a Subspecies Border Author (s): Vincent M . Eckhart , Monica A . Geber and Christopher M . McGuire Published by : Society for the Study of Evolution Stable UR. *Evolution* **58**: 59–70.

- Eissenstat DM, Wells CE, Yanai RD, Whitbeck JL. 2000.** Building roots in a changing environment: Implications for root longevity. *New Phytologist* **147**: 33–42.
- Engelbrecht BMJ, Kursar TA, Tyree MT. 2005.** Drought effects on seedling survival in a tropical moist forest. *Trees* **19**: 312–321.
- Enquist BJ, Bentley LP. 2012.** Land Plants: New Theoretical Directions and Empirical Prospects. *Metabolic Ecology: A Scaling Approach*: 164–187.
- Escudero A, Valladares F. 2016.** Trait-based plant ecology: moving towards a unifying species coexistence theory: Features of the Special Section. *Oecologia* **180**: 919–922.
- Fajardo A, Piper FI. 2011.** Intraspecific trait variation and covariation in a widespread tree species (*Nothofagus pumilio*) in southern Chile. *New Phytologist* **189**: 259–271.
- Fajardo A, Siefert A. 2016.** Phenological variation of leaf functional traits within species. *Oecologia* **180**: 951–959.
- Fernandez RJ, Reynolds JF. 2000.** Potential growth and drought tolerance of eight desert grasses: lack of a trade-off? *Oecologia* **123**: 90–98.
- Finch-Savage WE, Leubner-Metzger G. 2006.** Seed dormancy and the control of germination. *New Phytologist* **171**: 501–523.
- Fischer RA, Wood JT. 1979.** Drought resistance in spring wheat cultivars, 3. Yield associations with morpho-physiological traits.
- Fitter A. 2002.** Characteristics and Functions of Root Systems. In: Waisel Y., In: Eschel A., In: Kafkafi U, eds. *Plant Roots, The hidden half*. New York: CRC Press, 15–32.
- Fonseca CR, Overton JM, Collins B, Westoby M. 2000.** Shifts in trait-combinations along rainfall and phosphorus gradients. *Journal of Ecology* **88**: 964–977.
- Fort F, Jouany C, Cruz P. 2013.** Root and leaf functional trait relations in Poaceae species: implications of differing resource-acquisition strategies. *Journal of Plant Ecology* **6**: 211–219.
- Fort F, Volaire F, Guillioni L, Barkaoui K, Navas M-L, Roumet C. 2017.** Root traits are related to plant water-use among rangeland Mediterranean species. *Functional Ecology*.
- Franke DM, Ellis AG, Dharjwa M, Freshwater M, Fujikawa M, Padron A, Weis AE. 2006.** A steep cline in flowering time for *Brassica rapa* in southern California: Population-level variation in the field and the greenhouse. *International Journal of Plant Sciences* **167**: 83–92.
- Franks SJ. 2011.** Plasticity and evolution in drought avoidance and escape in the annual plant *Brassica rapa*. *New Phytologist* **190**: 249–257.
- Franks SJ, Sim S, Weis AE. 2007.** Rapid evolution of flowering time by an annual plant in response to a climate fluctuation. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **104**: 1278–1282.
- De Frenne P, Graae BJ, Kolb A, Shevtsova A, Baeten L, Brunet J, Chabrerie O, Cousins SAO, Decocq G, Dhondt R, et al. 2011.** An intraspecific application of the leaf-height-seed ecology strategy scheme to forest herbs along a latitudinal gradient. *Ecography* **34**: 132–140.

- Freschet GT, Cornelissen JHC, van Logtestijn RSP, Aerts R. 2010.** Evidence of the ‘plant economics spectrum’ in a subarctic flora. *Journal of Ecology* **98**: 362–373.
- Freschet GT, Roumet C. 2017.** Sampling roots to capture plant and soil functions. *Functional Ecology*.
- Freschet GT, Valverde-Barrantes OJ, Tucker CM, Craine JM, McCormack ML, Violle C, Fort F, Blackwood CB, Urban-Mead KR, Iversen CM, et al. 2017.** Climate, soil and plant functional types as drivers of global fine-root trait variation. *Journal of Ecology*: 1–15.
- Fu YH, Piao S, Vitasse Y, Zhao H, De Boeck HJ, Liu Q, Yang H, Weber U, Hänninen H, Janssens IA. 2015.** Increased heat requirement for leaf flushing in temperate woody species over 1980-2012: effects of chilling, precipitation and insolation. *Global Change Biology* **21**: 2687–2697.
- Fuller DQ, Denham T, Arroyo-Kalin M, Lucas L, Stevens CJ, Qin L, Allaby RG, Purugganan MD. 2014.** Convergent evolution and parallelism in plant domestication revealed by an expanding archaeological record. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **111**: 6147–52.
- Garcia PMA, Asega AF, Silva EA, Carvalho MAM. 2011.** Effect of drought and re-watering on fructan metabolism in *Vernonia herbacea* (Vell.) Rusby. *Plant physiology and biochemistry : PPB* **49**: 664–70.
- Garnier E, Laurent G, Bellmann A, Debain S, Berthelier P, Ducout B, Roumet C. 2001a.** Consistency of species ranking based on functional leaf traits. : 69–83.
- Garnier E, Navas ML. 2012.** *A trait-based approach to comparative functional plant ecology: Concepts, methods and applications for agroecology. A review.*
- Garnier E, Shipley B, Roumet C, Laurent G. 2001b.** A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Functional Ecology* **15**: 688–695.
- Garrett KA, Zúñiga LN, Roncal E, Forbes GA, Mundt CC, Su Z, Nelson RJ. 2009.** Intraspecific functional diversity in hosts and its effect on disease risk across a climatic gradient. *Ecological Applications* **19**: 1868–1883.
- Gaston KJ. 2003.** *The structure and dynamics of geographic ranges.* Oxford University Press.
- Gaujour E, Amiaud B, Mignolet C, Plantureux S. 2012.** Factors and processes affecting plant biodiversity in permanent grasslands. A review. *Agronomy for Sustainable Development* **32**: 133–160.
- Gaur PM, Krishnamurthy L, Kashiwagi J. 2008.** Improving Drought-Avoidance Root Traits in Chickpea (*Cicer arietinum* L.) -Current Status of Research at ICRISAT. *Plant Production Science* **11**: 3–11.
- Geber MA, Dawson TE. 1997.** Genetic variation in stomatal and biochemical limitations to photosynthesis in the annual plant, *Polygonum arenastrum*. *Oecologia* **109**: 535–546.
- Gillespie LM, Voltaire FA. 2017.** Are winter and summer dormancy symmetrical seasonal adaptive strategies? The case of temperate herbaceous perennials. *Annals of Botany* **119**: 311–323.

- Givnish TJ. 1978.** Ecological aspects of plant morphology: leaf form in relation to environment. *Acta Biotheoretica* **27**: 83–142.
- Golluscio RA, Oesterheld M. 2007.** Water Use Efficiency of Twenty-Five Co-Existing Patagonian Species Growing under Different Soil Water Availability on JSTOR. *Oecologia* **154**: 207–217.
- Gowda VRP, Henry A, Yamauchi A, Shashidhar HE, Serraj R. 2011.** Root biology and genetic improvement for drought avoidance in rice. *Field Crops Research* **122**: 1–13.
- Graeber K, Nahabayashi K, Miatton E, Leubner-Metzger G, Soppe WJJ. 2012.** Molecular mechanisms of seed dormancy. *Plant, Cell & Environment* **35**: 1769–1786.
- Grime JP. 1977.** Evidence for the Existence of Three Primary Strategies in Plants and Its Relevance to Ecological and Evolutionary Theory. *The American Naturalist* **111**: 1169–1194.
- Grime JP. 1979.** *Plant strategies and vegetation processes*. Wiley.
- Grime JP. 2006.** Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: Mechanisms and consequences. *Journal of Vegetation Science* **17**: 255–260.
- Grime JP, Hunt R. 1975.** Relative growth rate: its range and adaptative significance in a local flora. *Journal of Ecology* **63**: 393–422.
- Grime JP, Thompson K, Hunt R, Hodgson JG, Cornelissen JHC, Rorison IH, Hendry GAF, Ashenden TW, Askew AP, Band SR, et al. 1997.** Integrated Screening Validates Primary Axes of Specialisation in Plants. *Oikos* **79**: 259.
- Grubb PJ. 1998.** A reassessment of the strategies of plants which cope with shortages of resources. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **1**: 3–31.
- Grubb PJ. 2016.** Trade-offs in interspecific comparisons in plant ecology and how plants overcome proposed constraints. *Plant Ecology & Diversity* **9**: 3–33.
- Hall MC, Willis JH. 2006.** Divergent Selection on Flowering Time Contributes To Local Adaptation in *Mimulus Guttatus* Populations. *Evolution* **60**: 2466–2477.
- Hamada EA, Reineking B, Münkemüller T. 2017.** Effects of plant functional traits on soil stability: intraspecific variability matters. *Plant and Soil* **411**: 359–375.
- Hare PD, Cress WA, Van Staden J. 1998.** Dissecting the roles of osmolyte accumulation during stress. *Plant, Cell and Environment* **21**: 535–553.
- Harlan JR. 1971.** Agricultural origins: centers and noncenters. *Science (New York, N.Y.)* **174**: 468–74.
- He S, Liu G, Yang H. 2012.** Water use efficiency by alfalfa: Mechanisms involving anti-oxidation and osmotic adjustment under drought. *Russian Journal of Plant Physiology* **59**: 348–355.
- Hendry G a F. 1993.** Evolutionary origins and natural functions of fructans – a climatological, biogeographic and mechanistic appraisal. *New Phytologist* **123**: 3–14.
- Hernández EI, Vilagrosa A, Pausas JG, Bellot J. 2010.** Morphological traits and water use strategies in seedlings of Mediterranean coexisting species. *Plant Ecology* **207**: 233–244.

- Heschel MS, Riginos C. 2005.** Mechanisms of selection for drought stress tolerance and avoidance in *Impatiens capensis* (Balsaminaceae). *American Journal of Botany* **92**: 37–44.
- Hincha DK, Livingston DP, Premakumar R, Zuther E, Obel N, Cacela C, Heyer AG. 2007.** Fructans from oat and rye: Composition and effects on membrane stability during drying. *Biochimica et Biophysica Acta - Biomembranes* **1768**: 1611–1619.
- Ho MD, Rosas JC, Brown KM, Lynch JP. 2005.** Root architectural tradeoffs for water and phosphorus acquisition. *Functional Plant Biology* **32**: 737.
- Hoekstra FA, Golovina EA, Buitink J. 2001.** Mechanisms of plant desiccation tolerance. *Trends in plant science* **6**: 431–8.
- Hoan K. 1968.** Summer dormancy in *Phalaris tuberosa*. *Australian Journal of Agricultural Research* **19**: 227.
- Hoepfner SS, Dukes JS. 2012.** Interactive responses of old-field plant growth and composition to warming and precipitation. *Global Change Biology* **18**: 1754–1768.
- Horvath DP, Anderson J V, Chao WS, Foley ME. 2003.** Knowing when to grow: signals regulating bud dormancy. *Trends in Plant Science* **8**: 534–540.
- Huang B, Eissenstat DM. 2000.** Linking Hydraulic Conductivity to Anatomy in Plants that Vary in Specific Root Length. *Journal of the American Society for Horticultural Science* **125**: 260–264.
- Huang B, Gao H. 1999.** Physiological responses of diverse tall fescue cultivars to drought stress. *HortScience* **34**: 897–901.
- 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**: 1–9.
- Inman-Narahari F, Ostertag R, Asner GP, Cordell S, Hubbell SP, Sack L. 2014.** Trade-offs in seedling growth and survival within and across tropical forest microhabitats. *Ecology and Evolution* **4**: 3755–3767.
- IPCC. 2014.** *Intergovernmental Panel on Climate Change 5th Assessment Report (AR5)- Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability*. Cambridge.
- Jones M., Turner NC, Osmond CB. 1981.** Mechanisms of drought resistance. In: Paleg LG., In: Aspinall D, eds. *Physiology and Biochemistry of Drought Resistance in Plants*. Sydney: Academic Press, 15–37.
- Joshi J, Schmid B, Caldeira MC, Dimitrakopoulos PG, Good J, Harris R, Hector A, Huss-Danell K, Jumpponen A, Minns A, et al. 2001.** Local adaptation enhances performance of common plant species. *Ecology Letters* **4**: 536–544.
- Jung V, Violle C, Mondy C, Hoffmann L, Muller S. 2010.** Intraspecific variability and trait-based community assembly. *Journal of Ecology* **98**: 1134–1140.
- Karamanos AJ, Papatheohari AY. 1999.** Assessment of Drought Resistance of Crop Genotypes by Means of the Water Potential Index. *Crop Science* **39**: 1792.
- Kattge J, Diaz S, Lavorel S, Prentice IC, Leadley P, Bönišch G, Garnier E, Westoby M,**

- Reich PB, Wright IJ, et al. 2011.** TRY - a global database of plant traits. *Global Change Biology* **17**: 2905–2935.
- Kazakou E, Violle C, Roumet C, Navas ML, Vile D, Kattge J, Garnier E. 2014.** Are trait-based species rankings consistent across data sets and spatial scales? *Journal of Vegetation Science* **25**: 235–247.
- Kleyer M, Minden V. 2015.** Why functional ecology should consider all plant organs: An allocation-based perspective. *Basic and Applied Ecology* **16**: 1–9.
- Knight R. 1962.** A comparison of seasonal plant growth in a northern European and a Mediterranean climate. Report of the Welsh Plant Breeding Station. University College of Wales, 102–114.
- Knight R. 1973.** The Climatic Adaptation of Populations of Cocksfoot (*Dactylis glomerata* L.) From Southern France. *The Journal of Applied Ecology* **10**: 1.
- Koehler K, Center A, Cavender-Bares J. 2012.** Evidence for a freezing tolerance-growth rate trade-off in the live oaks (*Quercus* series *Virentes*) across the tropical-temperate divide. *New Phytologist* **193**: 730–744.
- Koller D. 1969.** The physiology of dormancy and survival of plants in desert environments. *Symposia of the Society for Experimental Biology* **23**: 449–69.
- Kong RS, Henry HAL. 2016.** Prior exposure to freezing stress enhances the survival and recovery of *Poa Pratensis* exposed to severe drought. *American Journal of Botany* **103**: 1890–1896.
- Kong D, Ma C, Zhang Q, Li L, Chen X, Zeng H, Guo D. 2014.** Leading dimensions in absorptive root trait variation across 96 subtropical forest species. *New Phytologist* **203**: 863–872.
- Kooyers NJ. 2015.** The evolution of drought escape and avoidance in natural herbaceous populations. *Plant science : an international journal of experimental plant biology* **234**: 155–62.
- Köppen W. 1900.** Versuch einer Klassifikation der Klimate, vorzugsweise nach ihren Beziehungen zur Pflanzenwelt. *Geogr. Zeitschrift* **6**: 657–679.
- Kramer-Walter KR, Bellingham PJ, Millar TR, Smissen RD, Richardson SJ, Laughlin DC. 2016.** Root traits are multidimensional: specific root length is independent from root tissue density and the plant economic spectrum. *Journal of Ecology* **104**: 1299–1310.
- Laforest-Lapointe I, Martínez-Vilalta J, Retana J. 2014.** Intraspecific variability in functional traits matters: Case study of Scots pine. *Oecologia* **175**: 1337–1348.
- Lamb HH (Hubert H. 2011.** *Climate : present, past and future. Vol. 1, Fundamentals and climate now.* Routledge.
- Lang GA, Early JD, Martin GC, Darnell RL. 1987.** Endo-, para-, and ecodormancy: physiological terminology and classification for dormancy research. *HortScience* **22**: 371–377.
- Laughlin DC. 2014.** The intrinsic dimensionality of plant traits and its relevance to

community assembly. *Journal of Ecology* **102**: 186–193.

Lavorel S, Díaz S, Cornelissen JHC, Garnier E, Harrison SP, McIntyre S, Pausas JG, Pérez-Harguindeguy N, Roumet C, Urcelay C. 2007. Plant Functional Types: Are We Getting Any Closer to the Holy Grail? In: Diane E. Pataki LFP, ed. *Terrestrial Ecosystems in a Changing World*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 149–164.

Lavorel S, Garnier E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* **16**: 545–556.

Lecerf A, Chauvet E. 2008. Intraspecific variability in leaf traits strongly affects alder leaf decomposition in a stream. *Basic and Applied Ecology* **9**: 598–605.

Lelièvre F, Seddaiu G, Ledda L, Porqueddu C, Volaire F. 2011. Water use efficiency and drought survival in Mediterranean perennial forage grasses. *Field Crops Research* **121**: 333–342.

Lens F, Tixier A, Cochard H, Sperry JS, Jansen S, Herbette S. 2013. Embolism resistance as a key mechanism to understand adaptive plant strategies. *Current opinion in plant biology* **16**: 287–92.

Levins R. 1968. *Evolution in changing environments; some theoretical explorations*. Princeton University Press.

Levitt J (Jacob). 1980. *Responses of plants to environmental stresses*. Academic Press.

Lin BB. 2011. Resilience in Agriculture through Crop Diversification: Adaptive Management for Environmental Change. *BioScience* **61**: 183–193.

Lloyd DG. 1984. Variation strategies of plants in heterogeneous environments. *Biological Journal of the Linnean Society* **21**: 357–385.

Loehle C. 1998. Height growth rate tradeoffs determine northern and southern range limits for trees. *Journal of Biogeography* **25**: 735–742.

Ludlow MM. 1989. Strategies of response to water stress. *Structural and Functional Responses to Environmental Stress*: 269–81.

Ludlow MM, Muchow RC. 1990. A Critical Evaluation of Traits for Improving Crop Yields in Water-Limited Environments. 107–153.

Luo LJ. 2010. Breeding for water-saving and drought-resistance rice (WDR) in China. *Journal of Experimental Botany* **61**: 3509–3517.

MacColl D, Cooper JP. 1967. Climatic variation in forage grasses III. *Journal of Applied Ecology* **4**: 113–127.

Malik RS, Dhankar JS, Turner NC. 1979. Influence of soil water deficits on root growth of cotton seedlings. *Plant and Soil* **115**: 109–115.

Mapfumo E, Aspinwall D, Hancock T, Sedgley M. 1993. Xylem development in relation to water uptake by roots of grapevine (*Vitis vinifera* L.). *New Phytologist* **125**: 93–99.

Martin AR, Rapidel B, Roupsard O, Van den Meersche K, de M. Virginio Filho E, Barrios M, Isaac ME. 2016. Intraspecific trait variation across multiple scales: the leaf

economics spectrum in coffee. *Functional Ecology*.

May LH, Milthorpe FL. 1962. Drought resistance in crop plants. *Field Crop Abstract* **15**: 171–179.

Mayrose M, Kane NC, Mayrose I, Dlugosch KM, Rieseberg LH. 2011. Increased growth in sunflower correlates with reduced defences and altered gene expression in response to biotic and abiotic stress. *Molecular ecology* **20**: 4683–94.

McCormack LM, Adams TS, Smithwick EAH, Eissenstat DM. 2012. Predicting fine root lifespan from plant functional traits in temperate trees. *New Phytologist* **195**: 823–831.

McDowell N, Pockman WT, Allen CD, Breshears DD, Cobb N, Kolb T, Plaut J, Sperry J, West A, Williams DG, 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.

McElrone AJ, Pockman WT, Martínez-vilalta J, Jackson RB, McElrone AJ. 2004. Variation in xylem structure and function in stems and roots. *New Phytologist* **163**: 507–517.

McGill BJ, Enquist BJ, Weiher E, Westoby M. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in ecology & evolution (Personal edition)* **21**: 178–85.

McKay JK, Richards JH, Mitchell-Olds T. 2003. Genetics of drought adaptation in *Arabidopsis thaliana*: I. Pleiotropy contributes to genetic correlations among ecological traits. *Molecular Ecology* **12**: 1137–1151.

McKown AD, Guy RD, Azam MS, Drewes EC, Quamme LK. 2013. Seasonality and phenology alter functional leaf traits. *Oecologia* **172**: 653–665.

Messier J, McGill BJ, Enquist BJ, Lechowicz MJ. 2016. Trait variation and integration across scales: Is the leaf economic spectrum present at local scales? *Ecography* **39**: 1–13.

Messier J, McGill BJ, Lechowicz MJ. 2010. How do traits vary across ecological scales? A case for trait-based ecology. *Ecology Letters* **13**: 838–848.

Metzger J. 1996. A physiological comparison of vernalization and dormancy chilling requirement. In: Lang GA, ed. *Plant dormancy, physiology, biochemistry and molecular biology*. Wallingford, UK: CAB International, 147–156.

Meyer RS, DuVal AE, Jensen HR. 2012. Patterns and processes in crop domestication: an historical review and quantitative analysis of 203 global food crops. *The New phytologist* **196**: 29–48.

Milla R, Morente-Lopez J, Alonso-Rodrigo J, Martin-Robles N, Chapin III FS. 2014. Shifts and disruptions in resource-use trait syndromes during the evolution of herbaceous crops. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **281**: 20141429.

Milla R, Osborne CP, Turcotte MM, Violle C. 2015. Plant domestication through an ecological lens. *Trends in ecology & evolution* **30**: 463–469.

Mishra KB, Iannaccone R, Petrozza A, Mishra A, Armentano N, La Vecchia G, Trtílek M, Cellini F, Nedbal L. 2012. Engineered drought tolerance in tomato plants is reflected in chlorophyll fluorescence emission. *Plant Science* **182**: 79–86.

- Mitra J. 2001.** Genetics and genetic improvement of drought resistance in crop plants. *Current Science* **80**: 758–763.
- Molina-Montenegro MA, Gallardo-Cerda J, Flores TSM, Atala C. 2012.** The trade-off between cold resistance and growth determines the *Nothofagus pumilio* treeline. *Plant Ecology* **213**: 133–142.
- Mooney HA, Ehleringer JB, Berry JA. 1976.** High photosynthetic capacity of a winter annual in Death Valley. *Science* **194**: 322–324.
- Moran E V, Hartig F, Bell DM. 2016.** Intraspecific trait variation across scales: Implications for understanding global change responses. *Global Change Biology* **22**: 137–150.
- Muthoni J, Kabira J, Shimelis H, Melis R. 2014.** Regulation of potato tuber dormancy: A review. *Australian Journal of Crop Science* **8**: 754–759.
- Nakhforoosh A, Bodewein T, Fiorani F, 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**: 1–13.
- Nardini A, Casolo V, Dal Borgo A, Savi T, Stenni B, Bertoincin P, Zini L, McDowell NG. 2016.** Rooting depth, water relations and non-structural carbohydrate dynamics in three woody angiosperms differentially affected by an extreme summer drought. *Plant, Cell and Environment* **39**: 618–627.
- Niinemets Ü. 2001.** Global-Scale Climatic Controls of Leaf Dry Mass Per Area, Density, and Thickness in Trees and Shrubs. *Ecology* **82**: 453–469.
- Niinemets Ü. 2014.** 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*: 1–18.
- van Noordwijk AJ, de Jong G. 1986.** Acquisition and Allocation of Resources: Their Influence on Variation in Life History Tactics. *The American Naturalist* **128**: 137–142.
- Norton MRA, Lelièvre FB, Volaire FB. 2014.** Measuring dehydration tolerance in pasture grasses to improve drought survival. *Crop and Pasture Science* **65**: 828–840.
- Norton MR, Malinowski DP, Volaire F. 2016.** Plant drought survival under climate change and strategies to improve perennial grasses. A review. *Agronomy for Sustainable Development* **36**.
- Norton MR, Volaire F, Lelièvre F. 2006.** Summer dormancy in *Festuca arundinacea* Schreb.; the influence of season of sowing and a simulated mid-summer storm on two contrasting cultivars. *Australian Journal of Agricultural Research* **57**: 1267–1277.
- O 'Toole JC, Cruz RT. 1980.** Response of Leaf Water Potential, Stomatal Resistance, and Leaf Rolling to Water Stress. *Plant Physiol* **65**: 428–432.
- Ofir M, Kerem D. 1982.** The Effects of Temperature and Photoperiod on the Onset of Summer Dormancy in *Poa bulbosa* L. *Annals of Botany* **50**: 259–264.
- Ofir M, Kigel J. 1998.** Abscisic acid involvement in the induction of summer-dormancy in *Poa bulbosa*, a grass geophyte. *Physiologia Plantarum* **102**: 163–170.

- Ofir M, Kigel J. 2003.** Variation in onset of summer dormancy and flowering capacity along an aridity gradient in *Poa bulbosa* L., a geophytic perennial grass. *Annals of botany* **91**: 391–400.
- Ogbaga CC, Stepien P, Johnson GN. 2014.** Sorghum (*Sorghum bicolor*) varieties adopt strongly contrasting strategies in response to drought. *Physiologia plantarum*: 389–401.
- Oram RN. 1990.** *Register of australian herbage plant cultivars*. CSIRO Publishing.
- Ouédraogo DY, Mortier F, Gourlet-Fleury S, Freycon V, Picard N. 2013.** Slow-growing species cope best with drought: Evidence from long-term measurements in a tropical semi-deciduous moist forest of Central Africa. *Journal of Ecology* **101**: 1459–1470.
- Pace PF, Cralle HT, El-halawany SHM, Cothren JT, Senseman SA. 1999.** Drought-induced Changes in Shoot and Root Growth of Young Cotton Plants. *Methods* **187**: 183–187.
- Pang J, Yang J, Ward P, Siddique KHM, Lambers H, Tibbett M, Ryan M. 2011.** Contrasting responses to drought stress in herbaceous perennial legumes. *Plant and Soil* **348**: 299–314.
- Pankovic D, Sakac Z, Kevresan S, Plesnicar M. 1999.** Acclimation to long-term water deficit in the leaves of two sunflower hybrids: photosynthesis, electron transport and carbon metabolism. *Journal of Experimental Botany* **50**: 128–138.
- Partridge L, Harvey PH. 1988.** The Ecological Context of Life History Evolution. *Science* **241**: 1449–1455.
- Pate JS, Dixon KW. 1982.** *Tuberous, cormous and bulbous plants : biology of an adaptive strategy in Western Australia*. Nedlands, W.A. : University of Western Australia Press.
- Pavis N, Boucaud J, Prud'homme MP. 2001.** Fructans and fructan-metabolizing enzymes in leaves of *Lolium perenne*. *New Phytologist* **150**: 97–109.
- Pearson TRH, Burslem DFRP, Goeriz RE, Dalling JW. 2003.** Regeneration niche partitioning in neotropical pioneers: Effects of gap size, seasonal drought and herbivory on growth and survival. *Oecologia* **137**: 456–465.
- Peeters A, Hopkins A. 2010.** Climate change in european grasslands. *Grassland Science in Europe* **15**: 72–74.
- Pemán J, Voltas J, Gil-Pelegrin E. 2006.** Morphological and functional variability in the root system of *Quercus ilex* L. subject to confinement: consequences for afforestation. *Annals of Forest Science* **63**: 425–430.
- Pérez-Harguindeguy N, Diaz S, Garnier E, Lavorel S, Poorter H, Jaureguiberry P, Bret-Harte MS, Cornwell WK, Craine JM, Gurvich DE, et al. 2013.** New Handbook for standardized measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* **61**: 167–234.
- Pérez-Ramos IM, Roumet C, Cruz P, Blanchard A, Autran P, Garnier E. 2012.** Evidence for a 'plant community economics spectrum' driven by nutrient and water limitations in a Mediterranean rangeland of southern France (R Aerts, Ed.). *Journal of Ecology* **100**: 1315–1327.

- Pérez-Ramos IM, Volaire F, Fattet M, Blanchard A, Roumet C. 2013.** Tradeoffs between functional strategies for resource-use and drought-survival in Mediterranean rangeland species. *Environmental and Experimental Botany* **87**: 126–136.
- Petrů M, Tielbörger K, Belkin R, Sternberg M, Jeltsch F. 2006.** Life history variation in an annual plant under two opposing environmental constraints along an aridity gradient. *Ecography* **29**: 66–74.
- Peyraud J-L, Peeters A, Vlieghe A De. 2012.** Place et atouts des prairies permanentes en France et en Europe. *Fourrages* **211**: 195–204.
- Piano E, Pecetti L, Annicchiarico P, Carroni AM, Fornasier F, Romani M. 2004.** Combining drought tolerance and responsiveness to summer moisture availability in cocksfoot (*Dactylis glomerata* L.) germplasm grown in Mediterranean environments. *Australian Journal of Agricultural Research* **55**: 1197.
- Pineda-García F, Paz H, Meinzer FC, Angeles G. 2015.** Exploiting water versus tolerating drought: Water-use strategies of trees in a secondary successional tropical dry forest. *Tree Physiology* **36**: 208–217.
- Pinheiro HA, DaMatta FM, Chaves ARM, Loureiro ME, Ducatti C. 2005.** Drought tolerance is associated with rooting depth and stomatal control of water use in clones of *Coffea canephora*. *Annals of Botany* **96**: 101–108.
- Poirier M, Durand J-LL, Volaire F. 2012.** Persistence and production of perennial grasses under water deficits and extreme temperatures: Importance of intraspecific vs. interspecific variability. *Global Change Biology* **18**: 3632–3646.
- Pollock CJ, Cairns AJ. 1991.** GRASSES AND CEREALS.
- Poorter L, Bongers F. 2006.** Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology* **87**: 1733–1743.
- Poorter H, Niinemets Ü, Poorter L, Wright IJ, Villar R. 2009.** Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): A meta-analysis. *New Phytologist* **182**: 565–588.
- Prieto I, Litrico I, Violle C, Barre P. 2017.** Five species, many genotypes, broad phenotypic diversity: When agronomy meets functional ecology. *American Journal of Botany* **104**: 62–71.
- Prieto I, Roumet C, Cardinael R, Dupraz C, Jourdan C, Kim JH, Maeght JL, Mao Z, Pierret A, Portillo N, et al. 2015.** Root functional parameters along a land-use gradient: Evidence of a community-level economics spectrum. *Journal of Ecology* **103**: 361–373.
- Prudhomme MP, Gastal F, Belanger G, Boucaud J. 1993.** Temperature Effects on Partitioning of C-14 Assimilates in Tall Fescue (*Festuca-Arundinacea* Schreb). *New Phytologist* **123**: 255–261.
- Qian YL, Fry JD, Upham WS. 1997.** Rooting and drought avoidance of warm-season turfgrasses and tall fescue in Kansas. *Crop Science* **37**: 905–910.
- Quiroga RE, Fernández RJ, Golluscio RA, Blanco LJ. 2013.** Differential water-use strategies and drought resistance in *Trichloris crinita* plants from contrasting aridity origins. *Plant Ecology* **214**: 1027–1035.

- Reich PB. 2014.** The world-wide ‘fast-slow’ plant economics spectrum: A traits manifesto. *Journal of Ecology* **102**: 275–301.
- Reich PB, Ellsworth DS, Walters MB, Vose JM, Gresham C, Volin JC, Bowman WD. 1999.** Generality of Leaf Trait Relationships: a Test Across Six Biomes. *Ecology* **80**: 1955–1969.
- Reich PB, Luo Y, Bradford JB, Poorter H, Perry CH, Oleksyn J. 2014.** Temperature drives global patterns in forest biomass distribution in leaves, stems, and roots. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **111**: 13721–13726.
- Reich PB, Walters MB, Ellsworth DS. 1997.** From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **94**: 13730–13734.
- Reich PB, Wright IJ, Cavender-Bares J, Craine JM, Oleksyn J, Westoby M, Walters MB. 2003.** The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Sciences* **164**: S143–S164 ST–The evolution of plant functional.
- Richards R, Passioura J. 1989.** A breeding program to reduce the diameter of the major xylem vessel in the seminal roots of wheat and its effect on grain yield in rain-fed environments. *Australian Journal of Agricultural Research* **40**: 943.
- Ristic Z, Jenks M. 2002.** Leaf cuticle and water loss in maize lines differing in dehydration avoidance. *Journal of Plant Physiology* **159**: 645–651.
- Rodrigues ML, Pacheco CMA, Chaves MM. 1995.** Soil-Plant Water Relations, Root Distribution and Biomass Partitioning in *Lupinus-Albus L* under Drought Conditions. *Journal of Experimental Botany* **46**: 947–956.
- Rognli OA, Solberg ET, Schjelderup I. 1993.** Breeding Fodder Crops for Marginal Conditions. 18th Eucarpia Fodder Crops Section Meeting. Loen, Norway: Springer Science & Business Media, 330.
- Roucou A, Violle C, Fort F, Roumet P, Ecarnot M, Vile D. 2017.** Shifts in plant functional strategies over the course of wheat domestication. *Journal of Applied Ecology*.
- Roumet C, Birouste M, Picon-Cochard C, Ghestem M, Osman N, Vrignon-Brenas S, Cao K, 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.
- Rubel F, Kotteck M. 2010.** Observed and projected climate shifts 1901-2100 depicted by world maps of the Köppen-Geiger climate classification. *Meteorologische Zeitschrift* **19**: 135–141.
- Ryser P. 1996.** The Importance of Tissue Density for Growth and Life Span of Leaves and Roots: A Comparison of Five Ecologically Contrasting Grasses. *Functional Ecology* **10**: 717.
- Ryser P, Aeschlimann U. 1999.** Proportional dry-mass content as an underlying trait for the variation in relative growth rate among 22 Eurasian populations of *Dactylis glomerata* s.l. *Functional Ecology* **13**: 473–482.
- Ryser P, Lambers H. 1995.** Root and leaf attributes accounting for the performance of fast- and slow-growing grasses at different nutrient supply. *Plant and Soil* **170**: 251–265.

- Sack L, Grubb PJ. 2001.** Why do species of woody seedlings change rank in relative growth rate between low and high irradiance? *Functional Ecology* **15**: 145–154.
- Sanada Y, Takai T, Yamada T. 2006.** Ecotypic variation of water-soluble carbohydrate concentration and winter hardiness in cocksfoot (*Dactylis glomerata* L.). *Euphytica* **153**: 267–280.
- Sarath G, Baird LM, Mitchell RB. 2014.** Senescence, dormancy and tillering in perennial C4 grasses. *Plant Science* **217–218**: 140–151.
- Savage JA, Cavender-Bares J. 2013.** Phenological cues drive an apparent trade-off between freezing tolerance and growth in the family Salicaceae. *Ecology* **94**: 1708–1717.
- Schär C, Vidale PL, Lüthi D, Frei C, Häberli C, Liniger MA, Appenzeller C. 2004.** The role of increasing temperature variability in European summer. *Nature* **427**: 332–336.
- Schlichting CD. 1986.** The Evolution of Phenotypic Plasticity in Plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* **17**: 667–693.
- Van der Schoot C, Paul LK, Rinne PLH. 2014.** The embryonic shoot: a lifeline through winter. *Journal of Experimental Botany* **65**: 1699–1712.
- Serraj R, Kumar A, McNally K, Slamet-Loedin I, Bruskiewich R, Mauleon R, Cairns J, Hijmans R. 2009.** Improvement of Drought Resistance in Rice. *Advances in Agronomy* **103**: 41–99.
- Sheffield J, Wood EF. 2008.** Projected changes in drought occurrence under future global warming from multi-model, multi-scenario, IPCC AR4 simulations. *Climate Dynamics* **31**: 79–105.
- Sherrard ME, Maherali H. 2006.** The adaptive significance of drought escape in *Avena barbata*, an annual grass. *Evolution; international journal of organic evolution* **60**: 2478–89.
- Sherwood S, Fu Q. 2014.** A drier future? *Science* **343**: 737–739.
- Shipley B, De Bello F, Cornelissen JHC, Lalibert?? E, Laughlin DC, Reich PB. 2016.** Reinforcing loose foundation stones in trait-based plant ecology. *Oecologia* **180**: 923–931.
- Sibly R, Calow P. 1989.** A life-cycle theory of responses to stress. *Biological Journal of the Linnean Society* **37**: 101–116.
- Siefert A, Violle C, Chalmandrier L, Albert CH, Taudiere A, Fajardo A, Aarssen LW, Baraloto C, Carlucci MB, 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.
- Skelton RP, West AG, Dawson TE. 2015.** Predicting plant vulnerability to drought in biodiverse regions using functional traits. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **112**: 5744–5749.
- Stearns SC. 1976.** Life-history tactics: a review of the ideas. *The Quarterly review of biology* **51**: 3–47.
- Stearns SC. 1989.** Evolution in life-history Trade-offs. *Functional Ecology* **3**: 259–268.

- Stebbins GL. 1956.** Cytogenetics and evolution of the grass family. *American Journal of Botany* **43**: 890–905.
- Sterck FJ, Poorter L, Schieving F. 2006.** Leaf traits determine the growth-survival trade-off across rain forest tree species. *The American Naturalist* **167**: 759–765.
- Stott PA, Stone DA, Allen MR. 2004.** Human contribution to the European heatwave of 2003. *Nature* **432**: 610–4.
- Suc J-P. 1984.** Origin and evolution of the Mediterranean vegetation and climate in Europe. *Nature* **307**: 429–432.
- Taheri S, Saba J, Shekari F, Abdullah TL. 2011.** Physiological responses of tolerant spring wheat lines under water stress. *Journal of Food Agriculture & Environment* **9**: 545–551.
- Tardieu F. 2012.** Any trait or trait-related allele can confer drought tolerance: Just design the right drought scenario. *Journal of Experimental Botany* **63**: 25–31.
- Tebaldi C, Lobell DB. 2008.** Towards probabilistic projections of climate change impacts on global crop yields. *Geophysical Research Letters* **35**: 2–7.
- Thomas H. 1991.** Accumulation and consumption of solutes in swards of *Lolium perenne* during drought and after rewatering. *New Phytologist* **118**: 35–48.
- Tilman D. 1982.** *Resource competition and community structure*. Princeton University Press.
- Tjoelker MG, Craine JM, Wedin D, Reich PB, Tilman D. 2005.** Linking leaf and root trait syndromes among 39 grassland and savannah species. *New Phytologist* **167**: 493–508.
- Tubiello FN, Soussana J-F, Howden SM. 2007.** Crop and pasture response to climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **104**: 19686–90.
- Turesson G. 1922.** The Species and the Variety as Ecological Units. *Hereditas* **3**: 100–113.
- Valladares F, Sanchez-Gomez D, Zavala MA. 2006.** Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. *Journal of Ecology* **94**: 1103–1116.
- Valluru R, Van Den Ende W. 2008.** Plant fructans in stress environments: Emerging concepts and future prospects. *Journal of Experimental Botany* **59**: 2905–2916.
- Vasseur F, Violle C, Enquist BJ, Granier C, Vile D. 2012.** A common genetic basis to the origin of the leaf economics spectrum and metabolic scaling allometry. *Ecology Letters* **15**: 1149–1157.
- Vegis A. 1964.** Dormancy in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology* **15**: 185–224.
- Verslues PE, Agarwal M, Katiyar-Agarwal S, Zhu J, Zhu JK. 2006.** Methods and concepts in quantifying resistance to drought, salt and freezing, abiotic stresses that affect plant water status. *Plant Journal* **45**: 523–539.
- Vilela AE, González-Paleo L. 2015.** Changes in resource-use strategy and phenotypic plasticity associated with selection for yield in wild species native to arid environments. *Journal of Arid Environments* **113**: 51–58.

- Violle C, Enquist BJ, McGill BJ, Jiang L, Albert CH, Hulshof C, Jung V, Messier J. 2012.** The return of the variance: Intraspecific variability in community ecology. *Trends in Ecology and Evolution* **27**: 244–252.
- Violle C, Navas ML, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E. 2007.** Let the concept of trait be functional! *Oikos* **116**: 882–892.
- Violle C, Reich PB, Pacala SW, Enquist BJ, Kattge J. 2014.** The emergence and promise of functional biogeography. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **111**: 13690–13696.
- Vleeshouwers LM, Verhagen A. 2002.** Carbon emission and sequestration by agricultural land use: A model study for Europe. *Glob. Change Biol.* **8**: 519–530.
- Voilaire F. 1995.** Growth, carbohydrate reserves and drought survival strategies of contrasting *Dactylis glomerata* populations in a Mediterranean environment. *Journal of Applied Ecology* **32**: 56–66.
- Voilaire F. 2002.** Drought survival, summer dormancy and dehydrin accumulation in contrasting cultivars of *Dactylis glomerata*. *Physiologia plantarum* **116**: 42–51.
- Voilaire F. 2008.** Plant traits and functional types to characterise drought survival of pluri-specific perennial herbaceous swards in Mediterranean areas. *European Journal of Agronomy* **29**: 116–124.
- Voilaire F, Barkaoui K, Norton M. 2014.** Designing resilient and sustainable grasslands for a drier future: Adaptive strategies, functional traits and biotic interactions. *European Journal of Agronomy* **52**: 81–89.
- Voilaire F, Lelièvre F. 1997.** Production, persistence, and water-soluble carbohydrate accumulation in 21 contrasting populations of *Dactylis glomerata* L. subjected to severe drought in the south of France. *Australian Journal of Agricultural Research* **48**: 933.
- Voilaire F, Lelièvre F. 2001.** Drought survival in *Dactylis glomerata* and *Festuca arundinacea* under similar rooting conditions in tubes. *Plant and Soil* **229**: 225–234.
- Voilaire F, Norton M. 2006.** Summer dormancy in perennial temperate grasses. *Annals of Botany* **98**: 927–933.
- Voilaire F, Norton MR, Lelièvre F. 2009.** Summer Drought Survival Strategies and Sustainability of Perennial Temperate Forage Grasses in Mediterranean Areas. *Crop Science* **49**: 2386.
- Voilaire F, Thomas H. 1995.** Effects of drought on water relations, mineral uptake, water-soluble carbohydrate accumulation and survival of two contrasting populations of cocksfoot (*Dactylis glomerata* L.). *Annals of Botany* **75**: 513–524.
- Voilaire F, Thomas H, Bertagne N, Bourgeois E, Gautier MF, Lelièvre F. 1998a.** Survival and recovery of perennial forage grasses under prolonged Mediterranean drought: II. Water status, solute accumulation, abscisic acid concentration and accumulation of dehydrin transcripts in bases of immature leaves. *New Phytologist* **140**: 451–460.
- Voilaire F, Thomas H, Lelièvre F. 1998b.** Survival and recovery of perennial forage grasses under prolonged Mediterranean drought: I. Growth, death, water relations and solute content

in herbage and stubble. *New Phytologist* **140**: 439–449.

Wahl S, Ryser P. 2000. Root tissue structure is linked to ecological strategies of grasses. *New Phytologist* **148**: 459–471.

Walters MB, Reich PB. 1999. Low-light carbon balance and shade tolerance in the seedlings of woody plants: do winter deciduous and broad-leaved evergreen species differ? *New Phytologist* **143**: 143–154.

Wang G. 2005. Agricultural drought in a future climate: Results from 15 global climate models participating in the IPCC 4th assessment. *Climate Dynamics* **25**: 739–753.

Wang Y, Dong X, Wang H, Wang Z, Gu J. 2016. Root tip morphology, anatomy, chemistry and potential hydraulic conductivity vary with soil depth in three temperate hardwood species (D Epron, Ed.). *Tree Physiology* **36**: 99–108.

Wardle DA, Bonner KI, Barker GM. 2002. Linkages between plant litter decomposition, litter quality, and vegetation responses to herbivores. *Functional Ecology* **16**: 585–595.

Weemstra M, Mommer L, Visser EJW, Ruijven J, Kuiper TW, Mohren GMJ, Sterck FJ. 2016. Towards a multidimensional root trait framework: a tree root review. *New Phytologist*.

Weihner E, Van Der Werf A, Thompson K, Roderick M, Garnier E, Eriksson O. 1999. Challenging Theophrastus: a common core list of plant traits for functional ecology. *Journal of Vegetation Science* **10**: 609–620.

West CP, Wullschlegel SD. 1990. Osmotic adjustment in tissues of tall fescue in response to water deficit. *Environmental and Experimental Botany* **30**: 149–156.

Westoby M. 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil* **199**: 213–227.

Westoby M, Falster DS, Moles AT, Vesk P a., Wright IJ. 2002. Plant Ecological Strategies: Some Leading Dimensions of Variation Between Species. *Annual Review of Ecology and Systematics* **33**: 125–159.

Westoby M, Wright IJ. 2006. Land-plant ecology on the basis of functional traits. *Trends in Ecology and Evolution* **21**: 261–268.

White TA, Snow VO. 2012. A modelling analysis to identify plant traits for enhanced water-use efficiency of pasture. *Crop and Pasture Science* **63**: 63–76.

White F (Frank), Unesco., Association pour l'étude taxonomique de la flore d'Afrique tropicale., United Nations Sudano-Sahelian Office. 1983. *Vegetation of Africa: a descriptive memoir to accompany the Unesco/AETFAT/UNSO vegetation map of Africa.* Unesco.

Williams JL, Auge H, Maron JL. 2008. Different gardens, different results: Native and introduced populations exhibit contrasting phenotypes across common gardens. *Oecologia* **157**: 239–248.

Wolkovich EM, Cleland EE. 2014. Phenological niches and the future of invaded ecosystems with climate change. *AoB PLANTS* **6**: 1–16.

- Woodward FI, Lomas MR. 2004.** Vegetation dynamics – simulating responses to climatic change. *Biological Reviews* **79**: 643–670.
- Woodward FI, Lomas MR, Kelly CK. 2004.** Global climate and the distribution of plant biomes. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **359**: 1465–1476.
- Wright SJ, Kitajima K, Kraft NJB, Reich PB, Wright IJ, Bunker DE, Condit R, Dalling JW, Davies SJ, Díaz S, *et al.* 2010.** Functional traits and the growth-mortality trade-off in tropical trees. *Ecology* **91**: 3664–3674.
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M, Ackerly DD, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen JHC, Diemer M, *et al.* 2004.** The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* **428**: 821–827.
- Wu CA, Lowry DB, Nutter LI, Willis JH. 2010.** Natural variation for drought-response traits in the *Mimulus guttatus* species complex. *Oecologia* **162**: 23–33.
- Yang F, Feng Z, Wang H, Dai X, Fu X. 2017.** Deep soil water extraction helps to drought avoidance but shallow soil water uptake during dry season controls the inter-annual variation in tree growth in four subtropical plantations. *Agricultural and Forest Meteorology* **234–235**: 106–114.
- Zavaleta ES, Shaw MR, Chiariello NR, Thomas BD, Cleland EE, Field CB, Mooney HA. 2003.** Grassland responses to three years of elevated temperature, CO₂, precipitation, and N deposition. *Ecological Monographs* **73**: 585–604.
- Zhang J-Y, Broeckling CD, Blancaflor EB, Sledge MK, Sumner LW, Wang Z-Y. 2005.** Overexpression of WXP1, a putative *Medicago truncatula* AP2 domain-containing transcription factor gene, increases cuticular wax accumulation and enhances drought tolerance in transgenic alfalfa (*Medicago sativa*). *The Plant Journal* **42**: 689–707.
- Zhang JX, Nguyen HT, Blum A. 1999.** Genetic analysis of osmotic adjustment in crop plants. *Journal of Experimental Botany* **50**: 291–302.
- Zohary D. 2001.** Domestication of crop plants. *Encyclopedia of Biodiversity*. 217–227.
- Zwicke M, Picon-Cochard C, Morvan-Bertrand A, Prud’homme MP, Volaire F. 2015.** What functional strategies drive drought survival and recovery of perennial species from upland grassland? *Annals of Botany* **116**: 1001–1015.

Summer dormancy, drought survival and functional resource acquisition strategies in California perennial grasses

~

Dormance estivale, survie à la sécheresse et stratégies fonctionnelles d'acquisitions des ressources chez des graminées pérennes de Californie

Jennifer A. Balachowski, Pauline M. Bristiel, and Florence A. Volaire.

Publié dans *Annals of Botany*, 2016.

Summer dormancy, drought survival and functional resource acquisition strategies in California perennial grasses

Jennifer A. Balachowski^{1,*}, Pauline M. Bristiel² and Florence A. Volaire²

¹Department of Plant Sciences, University of California, Davis, CA 95616, USA and ²INRA USC 1338, CEFE UMR 5175, CNRS, Université de Montpellier, Université Paul-Valéry Montpellier, EPHE, 1919 Route de Mende, 34293 Montpellier cedex, France

*For correspondence. Present address: John Muir Institute of the Environment, University of California, Davis, CA 95616, USA. E-mail jbalachowski@ucdavis.edu

Received: 17 January 2016 Returned for revision: 29 March 2016 Accepted: 27 April 2016 Published electronically: 20 June 2016

- **Background and Aims** Evidence suggests drought severity is increasing due to climate change, but strategies promoting severe drought survival in perennial grasses have been seldom explored. This is particularly true of summer dormancy, an adaptation common in summer-dry Mediterranean-type climates. In addition, though theory predicts superior drought survival results in lower potential productivity, studies rarely measure both drought survival and growth under optimal conditions.
- **Methods** Physiological and functional ecological approaches were integrated to quantify interspecific variation in foliar and root traits in a suite of eight California perennial grass species. In a glasshouse experiment, summer dormancy, foliar functional trait variation, and seasonal growth and phenology under non-limiting water conditions and dehydration tolerance under progressive drought were quantified. In a second glasshouse study, root functional traits were quantified under non-limiting water conditions in rhizotrons.
- **Key Results** Summer dormancy was associated with higher dehydration tolerance, and negatively associated with traits conferring dehydration avoidance. Species with greater summer dormancy were characterized by greater springtime productivity, earlier reproduction, and a shallow and fine root system, which are indicative of dehydration escape. Summer dormancy was associated with an acquisitive, competitive functional strategy in spring, and a conservative strategy in summer.
- **Conclusions** Both the escape and acquisitive springtime strategies observed in summer dormant perennial taxa are typically associated with annual grasses. California grasslands were once dominated by perennial species, but have been overtaken by non-native Mediterranean annual grasses, which are expected to be further favoured by climate change. Owing to functional similarity with these exotic annuals, it is suggested that native summer dormant taxa may play an important ecological role in the future of both natural and restored California grasslands.

Key words: Poaceae, summer dormancy, dehydration tolerance, dehydration avoidance, drought escape, functional traits, root traits, California grasslands, perennial grasses.

INTRODUCTION

One of the anticipated effects of climate change is an increase in the frequency and intensity of extreme droughts (IPCC, 2014). In some regions, including in California, there is evidence that these changes are already beginning to occur (Diffenbaugh *et al.*, 2015). Of critical importance in this context is how increasingly severe episodes of drought will impact plant species in both natural and managed communities (Smith, 2011). The impact of climate change on biodiversity in grasslands is rapidly increasing across the world (Millennium Ecosystem Assessment, 2005), so further study of drought survival in native grassland species is a timely endeavour.

Functional ecological theory predicts a growth–survival trade-off, such that the species best able to persist through periods of resource limitation are expected to be more ‘conservative’, i.e. slower growing, less productive and less competitive when resources are not limiting (Grime, 2001; Wright *et al.*, 2004; Reich, 2014). In contrast, more ‘acquisitive’ species that are faster growing and better able to pre-empt available

resources are expected to exhibit poorer survival under resource limitation. Functional traits are strong indicators of conservative and acquisitive strategies (Reich *et al.*, 2003; Wright *et al.*, 2004; Violle *et al.*, 2007), and can be measured using standardized protocols (Cornelissen *et al.*, 2003; Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013) to identify the trade-offs governing resource allocation in both the foliar and root compartments (Freschet *et al.*, 2010). In addition, they offer promise as predictors of larger scale population-, community- or ecosystem-level responses to environmental change (Lavorel and Garnier, 2002; Diaz *et al.*, 2004; Shipley *et al.*, 2006).

Though developed specifically to account for nutrient and light resources, there is growing evidence that the growth–survival trade-off applies to water as well (Reich, 2014). This evidence is strongest in woody taxa (Reich, 2014), as fewer studies have explored the relationship in herbaceous species. Likewise, though herbaceous species are known to exhibit varied drought survival strategies that may entail different resource requirements, drought survival and functional traits under non-limiting water conditions are rarely assessed in the same studies

(Pérez-Ramos *et al.*, 2013; Zwicke *et al.*, 2015). Perennial herbaceous species from Mediterranean-type grasslands that experience a rainy and mild productive period followed by a yearly, severe summer drought are particularly interesting models for this type of study, as they are adapted to persist across seasons with highly contrasting resource availability.

Drought survival in perennial herbaceous species is achieved by combining the primary strategies of tolerance, avoidance and escape (Levitt, 1980; Ludlow, 1989). In addition, some herbaceous perennial taxa from Mediterranean-type climates also exhibit endogenous summer dormancy (Ofir and Koller, 1974; Volaire and Norton, 2006). The tolerance strategy is exemplified by plants that can withstand higher levels of tissue dehydration without additional water inputs, and is associated with the accumulation of water-soluble carbohydrates and proteins (Voltaire, 1995; Voltaire and Thomas, 1995). In contrast, avoidance is seen in taxa that are relatively sensitive to dehydration and must delay it through continued water uptake via a deep, efficient root system (Young *et al.*, 2010). Escape is typically used to describe annual taxa that grow quickly, reproduce early and die before experiencing dehydration. Summer dormancy may be an analogous strategy for Mediterranean-type perennials in which the risk of drought-induced mortality is reduced by a period of foliar senescence that begins in spring and is not released until the dry season is nearing its end (Hoen, 1968; Ofir and Kigel, 2010). It is defined by either the full or partial senescence of mature foliage (which is more sensitive to dehydration than young meristematic tissue), reduced or suspended leaf growth and, in the case of complete dormancy, endogenous meristematic dehydration. Because it is both induced and released by photoperiod and temperature, and is not a response to water deficit itself, it must be measured under non-limiting water conditions (Voltaire and Norton, 2006; Norton *et al.*, 2008).

Theory suggests that tolerance and avoidance should be associated with contrasting resource acquisition strategies and functional traits. Stress tolerance, including tolerance of drought, is expected to be associated with a conservative resource acquisition strategy (Grime, 2001). Conservative functional traits include denser leaves (leaf dry matter content, LDMC) and roots (root tissue density, RTD; root dry matter content, RDMC), delayed reproduction and lower productivity. On the other hand, avoidance mediated by extensive root development may be facilitated by acquisitive root traits, including faster elongation and production of longer roots with lower carbon investment (i.e. specific root length, SRL), due either to lower tissue density (i.e. lower RTD or RDMC) or to smaller diameter (Comas and Eissenstat, 2004; Hernández *et al.*, 2010; White and Snow, 2012; Pérez-Ramos *et al.*, 2013). An acquisitive root strategy may be promoted by an acquisitive foliar strategy (Pérez-Ramos *et al.*, 2013), which includes a larger, less dense photosynthetic surface (specific leaf area, SLA), higher leaf elongation rate and greater above-ground productivity.

Summer dormancy is an adaptation to strong seasonal variation in water availability; as a result, it may be associated with seasonally contrasting resource acquisition strategies. Because the onset of dormancy in spring may reduce the window available for growth and reproduction, we expect the most summer dormant taxa to grow acquisitively and reproduce early in spring, similarly to dehydration-escaping annuals. Summer dormant species exhibit conservative growth in summer, which we

expect to be associated with higher dehydration tolerance and lower investment in dehydration avoidance.

In the present study, we quantified degrees of summer dormancy and dehydration tolerance, as well as traits associated with dehydration avoidance, in eight species of California perennial grasses. We then related variation in these drought survival strategies to variation in functional traits indicative of conservative and acquisitive resource acquisition strategies. We asked the following questions. (1) Are more summer dormant species also more dehydration tolerant and less dehydration avoidant? (2) What are the seasonal patterns of growth and functional traits most associated with summer dormancy? In answering these questions, our aim is to develop a more holistic view of drought survival and associated functional strategies in wildland species from Mediterranean-type climates.

We also discuss the implications of our study in the context of perennial grassland ecology and management. In California's Mediterranean-type region, native perennial bunchgrasses have been almost completely replaced by non-native annual grasses and forbs (D'Antonio *et al.*, 2007), and management efforts now seek to preserve and restore native perennial grasslands. The success of non-native annuals may in part be due to their drought escaping strategy, in which they compete vigorously for resources in spring and 'survive' the summer drought as seed. Summer dormant native taxa may occupy a functionally similar role and, as a result, become more important for grassland management.

MATERIALS AND METHODS

Plant materials

We selected eight perennial grass species occurring in California's Mediterranean-type climate zone. Seven of these species are native to California, while one, *Poa bulbosa* L., is non-native but naturalized and widespread in California. Four of the native species – *Elymus glaucus* Buckley subsp. *glaucus*, *Melica californica* Scribn., *Poa secunda* J. Presl subsp. *secunda* and *Nassella pulchra* (Hitc.) Barkworth – were previously scored for dormancy by Laude (1953). In this earlier study, only *P. secunda* was found to retain no green tissue during summer drought. Both *M. californica* and *N. pulchra* retained some green tissue, but ceased vegetative growth, while *E. glaucus* continued to grow. The remaining three native species – *Elymus elymoides* (Raf.) Swezey, *Festuca idahoensis* Elmer and *Koeleria macrantha* (Ledeb.) Schult. – are common in California grasslands and are regarded as drought hardy, but their expression of summer dormancy has not been quantified. *Poa bulbosa* has been extensively studied in the context of summer dormancy and is known to express complete summer dormancy across its range (e.g. Ofir and Kigel, 2003). Because the level of summer dormancy expressed in California native grasses has seldom been explored, and to our knowledge has never been explored using the most current methods described in Norton *et al.* (2008), we included it as a reference species to ensure we captured functional trait values on at least one species that is known to express complete summer dormancy.

Seeds from all but three species were field collected in the early summer of 2012 from the University of California's Stebbins Cold Canyon and Quail Ridge Natural Reserves in the

foothills of the inner California Coast Range. Exceptions were *Elymus glaucus*, which was field collected in early summer 2011 from the UC Hopland Research and Extension Center, also in the interior Coast Range; *P. secunda*, which was obtained from a native seed grower (Hedgerow Farms, Winters, CA) after an initial field collection exhibited poor germination and survival; and *K. macrantha*, which was also obtained from Hedgerow Farms after a different field-collected species failed to germinate. Field-collected seed was obtained from 20–50 individual plants per species to avoid genetic uniformity.

Experimental design

Seeds of each species were sown in trays in winter 2013 at the CEFÉ-CNRS in Montpellier, France (43°38'N, 3°52'E). Upon germination, live tillers of each species were randomly assigned to either a (1) 'short pot' experiment to measure foliar traits and dehydration tolerance or (2) a rhizotron study to measure root and dehydration avoidance traits.

Short pot study design. On 21 May 2013, four plants of each species were transplanted into short pots (18 cm wide by 22 cm deep) filled with a similar quantity (2610–2634 g) of potting mixture composed of 50 % clay and 50 % local soil. Shallow pots are recommended when quantifying dehydration tolerance because they minimize differences in water use among species arising from variation in rooting depth, and thus minimize the expression of dehydration avoidance traits (Volaire *et al.*, 2014). From the time of transplant, pots were kept under full irrigation in a glass hoop-house on the CNRS campus to allow transplants to acclimate to ambient conditions and experience seasonal cues (temperature and photoperiod) necessary to induce summer dormancy. One pot per species was randomly assigned to each of 13 blocks. Positions of blocks and pots within blocks were re-randomized approximately every 2 weeks. One plant per pot was randomly selected and marked as the 'target' plant so that foliar traits could be measured on the same plant each season, and thus would represent change over time. Our unit of replication was the pot and, to maximize efficiency of limited resources, we elected not to measure leaf traits on multiple sub-sampled plants within pots. Seasonal biomass was measured on all plants in each pot and averaged so that values presented represent pot-level means. In June 2014, each short pot was randomly assigned to either a full summer irrigation treatment (three replicates per species) to assess summer dormancy or a progressive drought treatment (ten replicates) to quantify dehydration tolerance. We allocated more pots to the progressive drought treatment because it allowed us to assess drought recovery biomass (i.e. dehydration tolerance) at smaller increments of soil water depletion, which allows for clearer discrimination of critical dehydration thresholds and differences among species (see 'Recovery after progressive drought' below).

Rhizotron study design. On 6 February 2014, we transplanted one plant of each species into each of six long (6 cm in diameter by 1 m long), clear plastic tubes, or 'rhizotrons', filled with 3108 g of substrate composed of 75 % sand and 25 % local soil. Insulated tubes were kept in a greenhouse and fully irrigated throughout the observation period. Mean air temperature within

the greenhouse was maintained between 16.9 °C (March) and 20.6 °C (May), monthly mean relative humidity ranged from 46.7 % to 55.3 %, and radiation (photon flux) ranged from 42.7 to 86.7 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Rhizotrons were placed in random order along one wall in the greenhouse, and the order was re-randomized weekly. We positioned the rhizotrons at a slight angle (around 20°) from the vertical to encourage visible root growth against the tube walls.

Measurements

Foliar growth dynamics and functional traits under non-limiting water conditions (short pots). We measured aerial dry mass production and leaf elongation seasonally from autumn 2013 to autumn 2014. At the start of each season, all plants were clipped and their initial heights (all between 5 and 8 cm) recorded. The maximum vegetative height of the target plant was then measured two or three times each week, and these values (after subtracting the initial height) were used to estimate leaf elongation rates. After leaf elongation began to taper, plants were clipped again, and leaf elongation monitoring was recommenced. Maximum leaf elongation rates ($E_{\text{max leaf}}$) were estimated for each pot by regressing the length of the longest fully extended leaf on the number of growing days using a logistic growth function and solving for the maximum rate of increase.

From autumn 2013 to spring 2014, seasonal aerial biomass of the target plant was collected separately from that of the other three plants in each pot, and all plant biomass was oven-dried at 65 °C for 48 h (i.e. sufficient time to achieve constant weight). Cuts were performed on 15 October 2013 (autumn), 20 December 2013 (winter) and 6 March 2014 (early spring). Aerial productivity potential (APP) was calculated by dividing dry mass by the number of growing days. We calculated APP for the target plant only and as an average of all individual plants within each pot, and elected to present the latter.

In late spring, we monitored reproductive phenology, recording the dates on which reproductive culm elongation began and the first fully emerged inflorescence was observed for each target plant. Following emergence of the first full inflorescence, the number of culms was recorded two or three times each week. After culm elongation was observed in a target plant, leaf elongation measurements for that plant were stopped, as the plant had transitioned from the vegetative to reproductive stage of development. All pots of a species were clipped when roughly 50 % of elongating culms on target plants had fully emerged. Late spring clipping for the earliest flowering species (*P. bulbosa*) occurred on 16 April 2014, and had been completed for all species by 11 June 2014. To account for differences in reproductive phenology, we separated spring biomass clippings into vegetative and reproductive tissue components, and calculated APP using only vegetative tissues.

Leaf traits were measured on each target plant in autumn 2013 and spring 2014. The SLA (leaf area per unit leaf dry mass) and LDMC (leaf dry mass per unit leaf fresh mass) were determined for one fully expanded leaf from each target plant according to the protocols described by Garnier *et al.* (2001). Leaf area and width were measured with a ΔT area meter (model MK2, Cambridge, UK). All leaf samples were oven-dried at 65 °C for 48 h.

Root growth and functional traits under non-limiting water conditions (rhizotrons). We marked the depth of the deepest visible root tip on the surface of each rhizotron twice weekly. After elongation had ceased for most species, we destructively sampled 2–4 tubes per species on 19 May 2014 for further trait measurement. To sample, we carefully removed soil and roots from each tube, taking care not to disturb the depth distribution of roots in the column. We then cut each column into 25 cm segments and froze the segments in clear plastic bags. For *E. glaucus*, we further divided the 0–25 cm segment into two equal 12.5 cm segments for use in a concurrent study on intra-specific variability (trait values for *E. glaucus* were later averaged or summed, as appropriate). After the soil samples were completely frozen, we carefully washed the roots to remove as much soil as possible, and refroze the cleaned roots suspended in water.

Once frozen, cleaned root samples were prepared for trait analysis using WinRHIZO software (ver. 2003b, Regent Instruments Inc., Quebec, Canada). Frozen samples were thawed and a representative sub-sample of root tissue (with no roots exceeding 2 mm in diameter) was taken and scanned at 400 dpi (Bouma *et al.*, 2000). After thawing, all sub-samples used for WinRHIZO analysis were immediately weighed, scanned then oven-dried for 48 h at 65 °C, and reweighed. Remaining root tissue was immediately oven-dried and weighed. WinRHIZO was used to assess length, mean diameter, area and volume of fine root tissue. These values were then used to calculate specific root length (SRL; root length per unit dry root mass), specific root area (SRA; root area per unit of dry mass), RTD (the ratio of root dry mass to fresh volume) and RDMC (root dry mass per unit root fresh mass).

We estimated maximum root elongation rates ($E_{\max_{\text{root}}}$) by regressing the depth of the deepest visible root tip onto the number of growing days according to a logistic growth model and solving for the maximum rate of increase. We estimated the 95 % rooting depth for each tube by regressing the cumulative root dry mass recovered from each soil segment onto the square of the maximum depth of each segment. The regression coefficients were then used to solve for the depth above which 95 % of root biomass was located.

Summer growth dynamics (summer dormancy) under non-limiting water conditions (short pots). On all short pots assigned to the full summer irrigation treatment, we measured leaf elongation and seasonal vegetative dry matter production using the same methods as described above. We also recorded visual estimates of vegetative senescence twice per week. To assess summer dormancy, we calculated $E_{\max_{\text{leaf}}}$, APP, and relative summer growth potential (RSGP; summer dry mass standardized by species-specific spring dry mass production). We calculated RSGP in addition to APP to account for intrinsic interspecific variation in productivity. Summer dormancy is characterized by cessation or reduction of summer growth, so RSGP can be understood as its opposite.

Recovery after progressive drought (dehydration tolerance) (short pots). Short pots receiving the progressive drought treatment were watered once to full soil saturation on 11 June 2014 and weighed to obtain their initial soil water content (SWC). The field capacity of the substrate was reached at 66 % SWC,

while the wilting point was reached at 12 %. Pots were reweighed 1–3 times weekly to assess the percentage of soil moisture remaining. When approx. 12 % soil moisture remained, we rehydrated two pots per species at roughly 2 % SWC increments. Once rehydrated, pots were moved into a 20 °C glasshouse to break dormancy and facilitate new growth. Once a species stopped producing recovery biomass upon rehydration, we rehydrated all remaining pots of that species. To allow for relaxation of summer dormancy, biomass was harvested 35 d after rehydration for incompletely dormant species and 49 d after rehydration for completely dormant species. Dormancy was assessed by visual estimates of vegetative senescence under non-limiting water conditions; completely dormant species were *P. bulbosa*, *P. secunda* and *M. californica*. Biomass was collected for each plant individually and prepared and weighed as above. We used standardized recovery biomass (SRB; dry matter produced upon rehydration after drought divided by dry matter produced during the same time frame under non-limiting water conditions) as a measurement of dehydration tolerance.

Statistical analyses

All analyses were conducted in R (R Core Team, 2014). Species differences in growth and trait values under non-limiting water conditions were estimated using linear models followed by post-hoc tests using Tukey's correction for multiple comparisons in the lsmeans package (Lenth and Hervé, 2015). For both studies, species was included as a predictor. For the short pot study, block was never a significant predictor, and was excluded from final models. To conform to the assumptions of linear models, $E_{\max_{\text{leaf}}}$, APP, SLR, SLA, RTD and RDMC were log-transformed, and flowering phenology and autumn LDMC were square-root-transformed. For all growth and trait values measured from autumn to spring in the short pot study, there were 13 replicate measures taken per species (i.e. one target plant per pot in each of 13 blocks). For RSGP, which was measured in a sub-set of the short pots under non-limiting summer water conditions, there were three replicates per species (i.e. one target plant per pot in each of three blocks). For all root traits, all plants surviving in rhizotrons by the end of the experiment were sampled, resulting in between two and four replicate measures per species.

We evaluated SRB using a linear mixed effects model in the lme4 package (Bates *et al.*, 2014). Species and SWC at rehydration were included as fixed effects; SWC was measured as a continuous variable and thus was included in models as such. We measured SRB in ten replicate pots per species. Because we measured SRB on all four plants in each pot and not only on the target individual, we included pot as a random effect to account for sub-sampling within pots. We estimated SRB, and thus dehydration tolerance, at two thresholds: 9.3 % and 7.9 % soil moisture. The upper threshold is the lowest SWC at which there were data for all species, while the lower threshold is the lowest SWC achieved by a species with intermediate dormancy and SRB at 9.3 % SWC (*E. elymoides*). We present the lower threshold with the caveat that it requires projecting beyond the scope of our empirical data for some species. We lack data at lower SWC for some species because we elected to rehydrate

all remaining pots after a species consistently stopped recovering; because species consistently failing to recover at higher SWC are highly unlikely to recover at lower SWC, we feel that presenting the lower threshold is valid.

We also calculated pairwise and multivariate associations among traits. Pairwise correlations were calculated as Pearson's R, and multivariate associations were assessed with principal components analysis (PCA) in the vegan package (Oksanen *et al.*, 2015). Because our studies used different levels of replication, we used a matrix of species mean trait values for multivariate analysis. Thus, results of PCA are intended to aid in visualizing complex, multitrait syndromes, and were not used to make further statistical comparisons among individual species.

RESULTS

Foliar growth dynamics and functional traits measured during the growing season

Productivity (APP) differed significantly among species in all seasons except winter (Table 1). In autumn, APP ranged from 1.09 mg d⁻¹ in *E. elymoides* to 14.16 mg d⁻¹ in *K. macrantha*. In spring, the most productive species were *K. macrantha*, *P. bulbosa* and *P. secunda*, each producing >10 mg of dry mass per day. The Emax_{leaf} differed significantly among species in autumn and winter growing seasons, but not in spring. Average APP (calculated from autumn to spring) was strongly correlated with autumn APP, but not with winter or spring (Table 2).

The date of first inflorescence emergence was strongly correlated to the date at which 50 % of total inflorescences produced had fully emerged (Table 2). Interspecific variation in both measures was statistically significant (Table 1). The three most dormant species were among the earliest to flower by both metrics: *P. bulbosa* achieved 50 % inflorescence emergence by 12 March 2014, while *P. secunda* and *M. californica* were slightly later at 5 April and 11 April 2014, respectively. *Nassella pulchra*, the least dormant species, was also among the earliest to flower, achieving 50 % inflorescence emergence by 17 April.

Mean SLA ranged from 12.72 m² kg⁻¹ in *F. idahoensis* to 36.42 m² kg⁻¹ in *P. secunda* in autumn, and from 8.3 to 36.78 m² kg⁻¹ in *P. bulbosa* in spring (Table 1). Species differences in LDMC were not significant in autumn, but ranged from 245.13 mg g⁻¹ in *P. secunda* to 348.31 mg g⁻¹ in *N. pulchra*. In spring, LDMC ranged from 143.76 mg g⁻¹ in *F. idahoensis* to 298.57 mg g⁻¹ in *N. pulchra*. Autumn SLA and LDMC were negatively correlated, but spring measures of SLA and LDMC were not (Table 2).

Root growth dynamics and functional traits measured during the growing season

Variation among species was statistically significant for nearly all of the root traits measured (Table 3). The percentage of very fine roots varied greatly among species, ranging from roughly 48 % in *E. elymoides* to > 95 % in both *P. secunda* and *P. bulbosa*. Likewise, the average root diameter was roughly 0.12 mm in both *Poa* species, and around 0.25 mm in *E. elymoides* and *E. glaucus*. A greater percentage of very fine roots, and thus a lower average root diameter, was strongly correlated

TABLE 1. Species differences in foliar traits measured under non-limiting water conditions

	<i>Nassella pulchra</i>	<i>Koeleria macrantha</i>	<i>Elymus glaucus</i>	<i>Elymus elymoides</i>	<i>Festuca idahoensis</i>	<i>Melica californica</i>	<i>Poa secunda</i>	<i>Poa bulbosa</i>
SLA (m ² kg ⁻¹)	Autumn 14.49 ± 1.09 ^b Spring 21.51 ± 1.13 ^a	Autumn 19.73 ± 1.05 ^a Spring 20.15 ± 1.08 ^a	Autumn 23.76 ± 1.05 ^a Spring 24.87 ± 1.08 ^{ab}	Autumn 22.83 ± 1.14 ^a Spring 20.87 ± 1.08 ^a	Autumn 12.72 ± 1.05 ^b Spring 8.3 ± 1.08 ^c	Autumn 19.75 ± 1.05 ^a Spring 27.75 ± 1.08 ^b	Autumn 36.42 ± 2.19 ^c Spring 36.78 ± 1.13 ^d	Autumn 22.74 ± 1.14 ^a Spring 9.69 ± 1.13 ^c
LDMC (mg g ⁻¹)	Autumn 348.31 ± 18.22 n.s. Spring 298.57 ± 8.55 ^d	Autumn 302.75 ± 16.32 n.s. Spring 267.34 ± 8.22 ^{abd}	Autumn 317.18 ± 16.7 n.s. Spring 258.81 ± 8.22 ^{ab}	Autumn 291.03 ± 17.39 n.s. Spring 255.43 ± 8.22 ^a	Autumn 293.04 ± 16.05 n.s. Spring 143.76 ± 8.22 ^c	Autumn 302.37 ± 16.3 n.s. Spring 293.61 ± 8.22 ^{bd}	Autumn 245.13 ± 30.57 n.s. Spring 242.28 ± 8.55 ^a	Autumn 293.3 ± 17.46 n.s. Spring 147.97 ± 8.55 ^c
Emax _{leaf} (cm d ⁻¹)	Autumn 0.68 ± 0.04 ^b winter 0.3 ± 0.03 ^a	Autumn 0.58 ± 0.04 ^b Spring 0.34 ± 0.03 ^{ab}	Autumn 1.5 ± 0.11 ^a Spring 0.47 ± 0.04 ^{bc}	Autumn 2.03 ± 0.13 ^a Spring 0.39 ± 0.04 ^{ab}	Autumn 0.77 ± 0.05 ^b Spring 0.28 ± 0.03 ^a	Autumn 1.06 ± 0.07 ^c Spring 0.3 ± 0.03 ^a	Autumn — Spring 0.7 ± 0.07 ^c	Autumn 0.71 ± 0.05 ^b Spring 0.37 ± 0.04 ^{ab}
APP (mg d ⁻¹)	Autumn 13.5 ± 1.98 ^d Spring 6.4 ± 0.79 ^a	Autumn 14.16 ± 2.08 ^d Spring 5.24 ± 0.65 ^a	Autumn 4.1 ± 0.6 ^{ab} Spring 5.4 ± 0.67 ^a	Autumn 1.09 ± 0.16 ^c Spring 3.83 ± 0.47 ^a	Autumn 2.61 ± 0.38 ^a Spring 4.26 ± 0.53 ^a	Autumn 7.19 ± 1.06 ^b Spring 3.7 ± 0.48 ^a	Autumn 0.82 ± 0.06 n.s. Spring 6 ± 2.68 ^a	Autumn 0.55 ± 0.08 ^c Spring 4.87 ± 0.63 ^a
Flowers (Julian days)	First 98.09 ± 3.01 ^c 50 % 107.8 ± 1.83 ^c	First 155 ± 3.78 ^b 50 % 155 ± 2.19 ^b	First 118.77 ± 3.31 ^a 50 % 139.15 ± 2.08 ^a	First 119.21 ± 3.32 ^a 50 % 132.81 ± 2.03 ^a	First 146.03 ± 3.67 ^b 50 % 155 ± 2.19 ^b	First 101.34 ± 3.06 ^c 50 % 110.39 ± 1.85 ^c	First 94.94 ± 3.08 ^c 50 % 105.06 ± 1.88 ^c	First 66.07 ± 2.57 ^d 50 % 71.15 ± 1.55 ^d

Values are marginal means ± s.e.; letters indicate significant differences as determined by Tukey's post-hoc tests. SLA, specific leaf area; LDMC, leaf dry matter content; Emax_{leaf}, maximum leaf elongation rate; APP, aerial productivity potential.

TABLE 2. Correlations between foliar traits, drought recovery biomass (SRB) and relative summer growth potential (RSGP)

		SLA		LDMC		E _{max} leaf				APP				Flowers		SRB	
		Autumn	Spring	Autumn	Spring	Autumn	Winter	Spring	Summer	Autumn	Winter	Spring	Summer	Average	First	50 %	
SLA	Autumn																
(m ² kg ⁻¹)	Spring	0.7															
LDMC	Autumn	-0.81*	-0.38														
(mg g ⁻¹)	Spring	0.09	0.7	0.29													
E _{max} leaf	Autumn	0.56	0.38	-0.31	0.22												
(cm d ⁻¹)	Winter	0.93***	0.71*	-0.68	0.09	0.52											
	Spring	0.72*	0.28	-0.85**	-0.34	0.19	0.51										
	Summer	-0.4	0.12	0.57	0.67	0.66	-0.42	-0.57									
APP (mg d ⁻¹)	Autumn	-0.41	0.42	0.64	0.65	-0.54	-0.26	-0.68	0.24								
	Winter	0.17	0.2	0.25	0.19	-0.39	0.41	-0.34	-0.22	0.47							
	Spring	0.48	0.01	-0.65	-0.51	-0.58	0.52	0.42	-0.89**	-0.03	0.24						
	sum	-0.51	-0.18	0.59	0.32	-0.4	-0.36	-0.86**	0.31	0.81*	0.36	-0.03					
	Average	-0.44	-0.04	0.41	0.18	-0.75	-0.27	-0.59	-0.23	0.83*	0.46	0.51	0.88**				
Flowers	First	-0.37	-0.14	0.13	0.07	0	-0.31	-0.47	0.28	0.32	-0.32	0.06	0.64	0.49			
(Julian days)	50 %	-0.33	-0.08	0.16	0.12	0.16	-0.25	-0.48	0.37	0.24	-0.32	0.04	0.58	0.36	0.98***		
SRB	7.9 %	0.63	-0.22	-0.43	-0.43	-0.15	0.44	0.66	-0.66	-0.39	0.01	0.53	-0.38	0.11	0.42	0.44	
RSGP		-0.68	-0.2	0.75*	0.41	0.12	-0.54	-0.93***	0.74*	0.58	0.03	-0.53	0.79*	0.44	0.67	0.71*	0.76*

Significance of Pearson's *R*: ****P* < 0.001, ***P* < 0.01, **P* < 0.05.

SLA, specific leaf area; LDMC, leaf dry matter content; E_{max}leaf, maximum leaf elongation rate; APP, aerial productivity potential.

TABLE 3. Species differences in root traits measured under non-limiting water conditions

	<i>Nassella pulchra</i>	<i>Koeleria macrantha</i>	<i>Elymus glaucus</i>	<i>Elymus elymoides</i>	<i>Festuca idahoensis</i>	<i>Melica californica</i>	<i>Poa secunda</i>	<i>Poa bulbosa</i>
RTD (g cm ⁻³)	0.27 ± 0.05 ^{ab}	0.34 ± 0.04 ^a	0.16 ± 0.02 ^b	0.22 ± 0.02 ^{ab}	0.23 ± 0.03 ^{ab}	0.22 ± 0.03 ^{ab}	0.3 ± 0.04 ^{ab}	0.28 ± 0.03 ^a
RLD (cm cm ⁻³)	2.24 ± 1.04 ^{abc}	7.94 ± 2.14 ^a	3.12 ± 0.84 ^{ab}	0.77 ± 0.21 ^c	2.23 ± 0.74 ^{abc}	1.55 ± 0.51 ^{bc}	9.98 ± 3.3 ^a	1.06 ± 0.25 ^{bc}
RDMC (mg g ⁻¹)	227.74 ± 28.6 ^{abc}	185.61 ± 13.46 ^{ab}	208.25 ± 15.1 ^{abc}	198.44 ± 14.39 ^{abc}	193.27 ± 17.16 ^{abc}	164.55 ± 14.61 ^a	268.93 ± 23.88 ^{bc}	262.81 ± 16.5 ^c
SRL (m g ⁻¹)	88.67 ± 16.75 ^a	118.47 ± 12.92 ^a	116.73 ± 12.73 ^a	77.16 ± 8.42 ^a	98.84 ± 13.21 ^a	112.44 ± 15.02 ^a	337.41 ± 45.08 ^b	359.77 ± 33.99 ^b
Max depth (cm)	70 ± 15.86 ^{ab}	69.8 ± 6.46 ^a	48.12 ± 4.88 ^{abc}	46.96 ± 4.34 ^{abc}	43.42 ± 4.02 ^{bcd}	34.85 ± 5.58 ^{bcd}	28.89 ± 2.67 ^d	30.84 ± 3.12 ^{cd}
95 % depth (cm)	72.05 ± 7.87 ^a	45.44 ± 4.54 ^{abc}	48.72 ± 4.54 ^{abc}	52.02 ± 4.54 ^{ab}	31.09 ± 5.57 ^{bc}	35.48 ± 5.57 ^{bc}	25 ± 5.57 ^c	38.28 ± 3.94 ^{bc}
Very fine roots (%)	81.27 ± 4.19 ^{ab}	77.78 ± 2.42 ^a	51.47 ± 2.42 ^{cd}	48.01 ± 2.42 ^c	58.59 ± 2.97 ^{cd}	62.03 ± 2.97 ^d	95.72 ± 2.97 ^b	96.59 ± 2.1 ^b
Average diameter (mm)	0.19 ± 0.02 ^{abcd}	0.17 ± 0.01 ^{ab}	0.25 ± 0.01 ^c	0.26 ± 0.01 ^c	0.22 ± 0.01 ^{ac}	0.21 ± 0.01 ^{ac}	0.12 ± 0.01 ^{bd}	0.12 ± 0.01 ^d
Root:shoot dry mass	—	0.33 ± 0.03 ^a	0.12 ± 0.03 ^b	0.14 ± 0.03 ^{bc}	0.1 ± 0.04 ^b	0.16 ± 0.04 ^{bc}	0.29 ± 0.04 ^{ac}	0.02 ± 0.03 ^b
E _{max} root (cm d ⁻¹)	1.15 ± 0.1 ^{6a}	0.79 ± 0.09 ^{ab}	0.64 ± 0.09 ^{ab}	0.76 ± 0.09 ^{ab}	0.56 ± 0.11 ^{ab}	0.81 ± 0.11 ^{ab}	0.39 ± 0.11 ^b	0.95 ± 0.08 ^a

Values are marginal means ± s.e.

Letters indicate significant differences as determined by Tukey's post-hoc tests (*P* < 0.05).

RTD, root tissue density; RDMC, root dry matter content; SRL, specific root length; SRA, specific root area; E_{max}root, maximum root elongation rate.

TABLE 4. Correlations between root traits, select foliar traits, drought recovery biomass (SRB) and relative summer growth potential (RSGP)

	RTD	RDMC	SRL	Max root depth	95 % root depth	% very fine roots	Average diameter	Root:shoot dry mass	Emax _{root}
RTD (g cm ⁻³)									
RDMC (mg g ⁻¹)	0.28								
SRL (m g ⁻¹)	0.41	0.92**							
Max root depth (cm)	0.07	-0.53	0.71						
95 % root depth (cm)	-0.17	-0.27	-0.48	0.77*					
% very fine roots	0.73	0.75	0.91**	-0.53	-0.51				
Average diameter (mm)	-0.74	-0.73	-0.89**	0.54	0.54	-1.00***			
Root:shoot dry mass	0.6	-0.13	-0.09	0.38	-0.17	0.21	-0.24		
Emax _{root} (cm d ⁻¹)	0.09	-0.23	-0.05	0.03	0.42	-0.01	0.02	-0.41	
SRB 7.9 %	0.16	0.76	0.87*	-0.43	-0.02	0.73	-0.69	-0.37	0.55
RSGP	-0.25	-0.79*	-0.93**	0.90**	0.68	-0.80*	0.80*	0.15	0.05
SLA autumn (m ² kg ⁻¹)	0.21	0.68	0.63	-0.36	-0.33	0.51	-0.5	0.38	-0.44
LDMC autumn (mg g ⁻¹)	-0.44	-0.68	-0.65	0.47	0.58	-0.63	0.64	-0.4	0.53
Emax _{leaf} winter (cm d ⁻¹)	0.14	0.7	0.58	-0.29	-0.34	0.46	-0.45	0.38	-0.65
Emax _{leaf} spring (cm d ⁻¹)	0.11	0.66	0.80*	-0.92**	-0.73	0.65	-0.65	-0.11	-0.12
APP spring (mg d ⁻¹)	0.71	0.67	0.66	-0.14	-0.35	0.80*	-0.80*	0.39	-0.4
50 % Flowers (Julian days)	-0.1	-0.66	-0.82*	0.85*	0.42	-0.64	0.63	0.39	-0.32

Significance of Pearson's *R*: ****P* < 0.001, ***P* < 0.01, **P* < 0.05.

RTD, root tissue density; RLD, root length density; RDMC, root dry mass content; SRL, specific root length; SRA, specific root area; Emax_{root}, maximum root elongation rate; SLA, specific leaf area; LDMC, leaf dry mass content; Emax_{leaf}, maximum leaf elongation rate; APP, aerial productivity potential (summer dry mass/growing days); RSGP, relative summer growth potential (summer dry mass/spring dry mass); SRB, standardized recovery biomass (dry mass produced upon rehydration after drought/dry mass in irrigated controls).

TABLE 5. Species differences in summer growth dynamics under non-limiting water conditions and standardized drought recovery biomass (SRB) measured after progressive drought (shaded in grey)

		<i>Nassella pulchra</i>	<i>Koeleria macrantha</i>	<i>Elymus glaucus</i>	<i>Elymus elymoides</i>	<i>Festuca idahoensis</i>	<i>Melica californica</i>	<i>Poa secunda</i>	<i>Poa bulbosa</i>
Emax _{leaf} (cm d ⁻¹)	Summer	0.78 ± 0.12 ^a	0.48 ± 0.07 ^{ab}	0.7 ± 0.13 ^{ab}	0.92 ± 0.18 ^a	0.29 ± 0.06 ^b	0.77 ± 0.21 ^{ab}	0 ± 0 ^c	0 ± 0 ^c
APP (mg d ⁻¹)	Summer	10.4 ± 2.02 ^{bc}	13.56 ± 2.63 ^c	5.19 ± 1.01 ^{ab}	2.61 ± 0.51 ^a	5.25 ± 1.02 ^{abc}	0.19 ± 0.04 ^d	0 ± 0 ^c	0 ± 0 ^c
RSGP		0.76 ± 0.13 ^d	0.32 ± 0.05 ^c	0.17 ± 0.03 ^c	0.16 ± 0.03 ^c	0.15 ± 0.02 ^c	0.02 ± 0 ^b	0 ± 0 ^a	0 ± 0 ^a
SRB at 9.3 % SWC		0.00 ± 0.00 ^a	0.14 ± 0.12 ^{bc}	0.76 ± 0.82 ^{bc}	0.09 ± 0.07 ^{ab}	0.01 ± 0.01 ^{ab}	0.03 ± 0.02 ^{ab}	0.02 ± 0.02 ^{ab}	3.81 ± 2.99 ^c
SRB at 7.9 % SWC		0 ± 0 ^a	0.02 ± 0.01 ^{bc}	0.15 ± 0.12 ^{cd}	0 ± 0 ^{ab}	0 ± 0 ^{ab}	0.01 ± 0.01 ^{abc}	0.04 ± 0.07 ^{abcd}	2.85 ± 3.13 ^d
SWC depletion (% d ⁻¹)		-1.98 ± 0.07 ^{bc}	-2.66 ± 0.07 ^a	-2.19 ± 0.07 ^b	-1.43 ± 0.07 ^d	-1.74 ± 0.07 ^{cd}	-1.07 ± 0.08 ^e	-0.57 ± 0.09 ^f	-0.49 ± 0.09 ^f

Values are marginal means ± s.e.; letters indicate significant differences as determined by Tukey's post-hoc tests (*P* < 0.05).

Emax_{leaf}, maximum leaf elongation rate; APP, aerial productivity potential; RSGP, relative summer growth potential; SRB, standardized recovery biomass.

with SRL (Table 4). Both *Poa* species exhibited significantly higher SRL than all other species, and SRL and RDMC were correlated.

Interspecific variation in 95 % rooting depth was statistically significant (Table 3). The shallowest-rooting species was *P. secunda*, with an estimated 95 % rooting depth within the shallowest soil partition (0–25 cm) we collected. The deepest-rooting species was *E. elymoides*, with an estimated 95 % rooting depth deeper than 50 cm. Rooting depth was highly variable across tubes of most species.

Summer dormancy and dehydration tolerance

Interspecific variation in both RSGP and SRB was statistically significant (Table 5; Fig. 1). Both *P. bulbosa* and *P. secunda* expressed complete dormancy and produced no new biomass during summer. Complete senescence of all mature foliage had occurred by mid May in all individuals of

P. bulbosa, and by the first week in June for *P. secunda*. Regrowth in both species did not recommence until plants were moved to a glasshouse at 20 °C (optimal conditions to break summer dormancy). For *P. bulbosa*, the first individual broke dormancy on 17 July 2014, and most had green tissue by the end of the month. Only one out of three pots of *P. secunda* under full summer irrigation recovered from dormancy beginning on 25 July 2014. Dormancy in *M. californica* was nearly complete: all pots had senesced between 85 and 90 % of mature foliage by the end of June 2014. At least one individual plant per pot maintained a small amount of green tissue (approx. 2 % of spring growth potential, or 0–1 tillers per individual plant) throughout the duration of the summer growth period; more vigorous regrowth was noticeable shortly after plants were moved to the 20 °C glasshouse. All other species expressed incomplete dormancy, with RSGP ranging from 15 % in *F. idahoensis* to 76 % in *N. pulchra*, the least dormant species in our study.

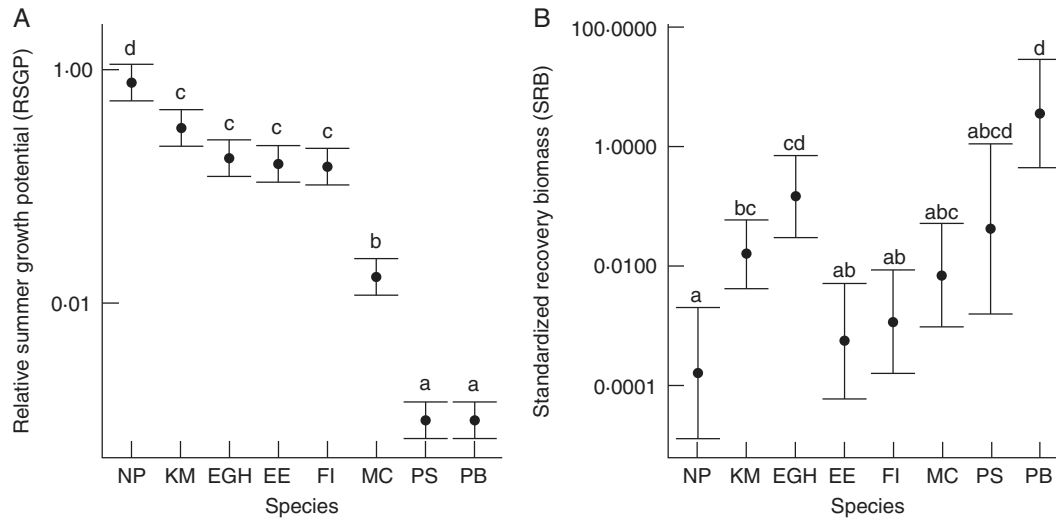


Fig. 1. Mean relative summer growth potential and standardized recovery biomass after dehydration to 7.9 % soil water content as predicted by linear model fit. Bars are 95 % confidence intervals; letters indicate significant differences among species corrected for multiple comparisons using Tukey's post-hoc test ($P < 0.05$). An RSGP of 1 indicates that summer productivity under non-limiting water conditions equalled optimal growing season productivity, while 0 indicates full summer dormancy. An SRB of 1 indicates that productivity after drought equalled productivity in non-water-limited pots of the same species. NP, *Nassella pulchra*; KM, *Koeleria macrantha*; EGH, *Elymus glaucus*; EE, *Elymus elymoides*; FI, *Festuca idahoensis*; MC, *Melica californica*; PS, *Poa secunda*; PB, *Poa bulbosa*.

In *P. bulbosa* exposed to progressive drought, SRB after rehydration predicted at both 9.6 and 7.9 % SWC was over twice as great as biomass produced by fully irrigated pots during the same growth period (Table 5). In contrast, *N. pulchra*, the least dormant species, did not recover at SWC < 10 %. Predicted mean SRB for *P. secunda* was among the highest in our study, but was much more variable than *P. bulbosa*, and in five of the nine rehydrated pots no plants recovered. *Melica californica* had relatively low SRB; however, all plants recovered in nine out of ten pots.

Associations between growing season and summer growth dynamics and functional traits

A negative correlation between SRB and RSGP was statistically significant (Table 2). Correlations between RSGP, SRB and foliar traits are presented in Table 2; correlations between root traits, selected foliar traits, SRB and RSGP are presented in Table 4. Because *P. secunda* exhibited poor survival in both fully irrigated and progressive drought treatments, it was excluded from calculations of pairwise correlations with SRB.

Later flowering phenology was correlated with RSGP, while spring $E_{\max_{\text{leaf}}}$ was negatively correlated with RSGP (Fig. 2). The root traits SRL, RDMC and the percentage of very fine roots were all negatively correlated with RSGP, while average root diameter and RSGP were positively correlated (Table 4). SRL was also correlated with higher SRB and spring $E_{\max_{\text{leaf}}}$, and negatively correlated to the time to 50 % flowering.

In a PCA including growing season and summer growth traits, the first two axes explained 67 % of the total variance (Fig. 3). The first axis (PC1, accounting for 48 % of variance) opposed RSGP and SRB, indicating a trade-off between summer growth and dehydration tolerance. Higher spring $E_{\max_{\text{leaf}}}$, spring APP and autumn SLA all loaded positively onto the first

axis with higher dehydration tolerance (SRB). In contrast, higher autumn LDMC loaded negatively with summer activity (RSGP, summer $E_{\max_{\text{leaf}}}$). In the root compartment, higher SRB and summer dormancy were associated with high SRL, while deeper roots with a larger diameter were associated with summer activity.

DISCUSSION

Large variation in summer dormancy is associated with higher dehydration tolerance

We found strong variation in dehydration tolerance, which was associated with increasing summer dormancy. The species in our study are all native to or (in the case of *P. bulbosa*) naturalized in California, and all plant materials were obtained from extremely summer-dry interior grasslands or woodlands, so it is not surprising that dehydration tolerance in our study was high. For example, at the 12 % wilting point, survival was near 100 % in our species (305 of 312 total plants). In contrast, survival at 12 % SWC plummeted in populations of *Dactylis glomerata* from the Mediterranean Basin (F. A. Voltaire, pers. comm.), with its less drought-severe summers (Clary, 2008). Nevertheless, dehydration tolerance at very low soil moisture content varied significantly among our species (see Fig. 1), ranging from full recovery after prolonged drought approaching 7 % SWC in *P. bulbosa*, to lower SRB (but still, high survival) at roughly 10 % SWC in *N. pulchra*.

In our study, summer dormancy under non-limiting water conditions was associated with higher dehydration tolerance. This result confirms the existence of the classical trade-off between allocation to growth during a given period (here summer) and ability to survive stress during the same period (Sibly and Calow, 1989; Reich, 2014). Drought recovery biomass (SRB) produced by the most dormant species, *P. bulbosa*, exceeded

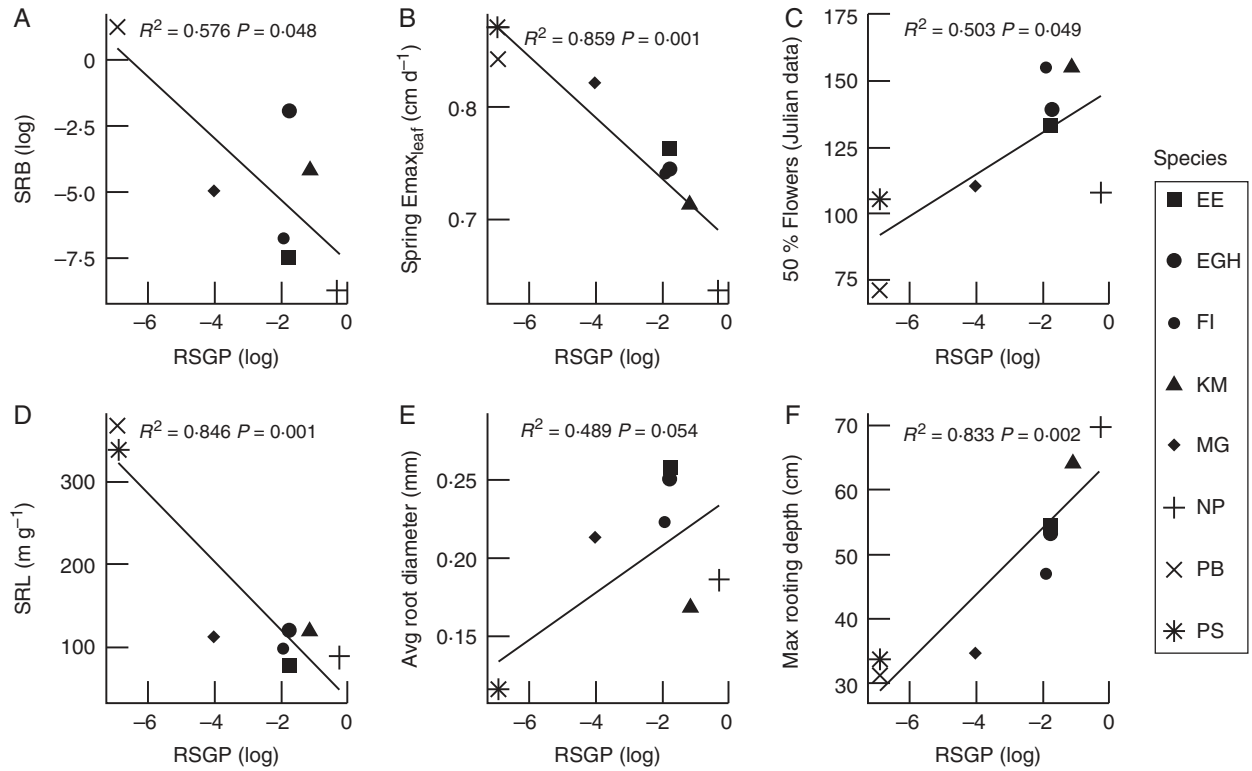


FIG. 2. Trait correlations with relative summer growth potential. Traits include drought recovery biomass (SRB), summer $E_{max_{leaf}}$ (an indicator of summer dormancy), springtime growth dynamics (spring $E_{max_{leaf}}$ and date of 50 % inflorescence emergence) and root traits (SRL and average root diameter). NP, *Nassella pulchra*; KM, *Koeleria macrantha*; EGH, *Elymus glaucus*; EE, *Elymus elymoides*; FI, *Festuca idahoensis*; MC, *Melica californica*; PS, *Poa secunda*; PB, *Poa bulbosa*.

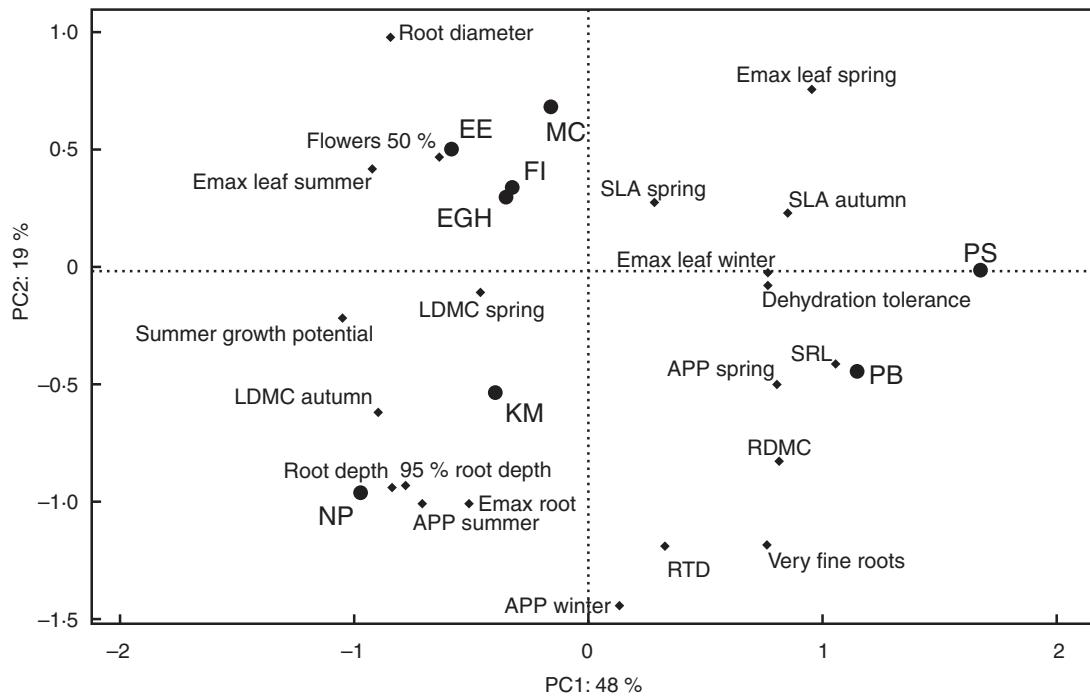


FIG. 3. Principal components analysis of foliar and root functional traits and seasonal growth dynamics under non-limiting water conditions. Both SRB and RSGP were log-transformed prior to analysis. NP, *Nassella pulchra*; KM, *Koeleria macrantha*; EGH, *Elymus glaucus*; EE, *Elymus elymoides*; FI, *Festuca idahoensis*; MC, *Melica californica*; PS, *Poa secunda*; PB, *Poa bulbosa*. For other abbreviations and units, see Tables 1 and 3.

that produced by all other species (Fig. 1). Likewise, the least dehydration-tolerant species, *N. pulchra*, was also the least summer dormant, which expressed a summer growth potential similar to its growth potential in spring.

In *P. secunda*, SRB was highly variable (Fig. 1): while recovery biomass was high in surviving plants, many plants in both summer drought and full irrigation treatments did not survive. It is possible that *P. secunda* requires different conditions to break dormancy. However, an early study using *P. secunda* (then called *P. scabrella*) demonstrated that rapid release of summer dormancy can be achieved under similar conditions up to 20 months after induction (Laude, 1953). We propose that summer water abundance, rather than deficit, may explain high variability in *P. secunda* recovery. Laude (1953) noted that summer dormancy release in *P. scabrella* was slower in plants receiving summer irrigation. Our initial field collection of *P. secunda* experienced high mortality, probably induced by summer overwatering (see the Materials and Methods); our control pots were fully irrigated during summer and SWC in pots of *P. secunda* under progressive drought decreased slowly relative to other species. In addition, to ensure nutrient retention during our 2 year study, we used a potting substrate with relatively high clay content, causing SWC to decline at a slower rate than anticipated. We suspect that if SWC more closely matched field conditions, SRB for *P. secunda* would be more consistent, and dehydration tolerance would be higher.

Summer dormancy is associated with an acquisitive strategy in spring, and is not associated with dehydration avoidance traits

Summer dormancy was associated with an acquisitive foliar strategy in spring characterized by faster springtime vegetative growth and earlier reproduction (see Fig. 2). Some individuals of fully dormant *P. bulbosa* began reproduction as early as late March, and all individuals of *P. bulbosa* and *P. secunda* were completely dormant by mid May when most other species were only beginning to flower. In multivariate analysis, higher SLA was also associated with summer dormancy, indicating that during the growing season summer dormant taxa exhibit a more resource acquisitive growth strategy (see Fig. 3). This trend was driven by *P. secunda*, but had SLA been measured earlier in *P. bulbosa* (i.e. prior to the start of foliar senescence), we would anticipate a significant correlation between spring SLA and summer dormancy.

Stress tolerance is expected to confer lower growth rates and productivity (Grime, 1977), but, in our study, this trade-off was not apparent. We did not find dehydration tolerance or summer dormancy to be associated with lower seasonal productivity or $E_{\max_{\text{leaf}}}$, though *P. bulbosa* did exhibit relatively low productivity in autumn (Table 1), perhaps suggesting that a less productive autumn compensates for rapid springtime growth. Whether this relationship was true in *P. secunda* could not be determined in our study due to high mortality during the first summer after sowing.

Summer dormancy was also associated with an acquisitive below-ground strategy, including higher SRL and greater percentage of very fine roots in the upper soil layer (Comas and Eissenstat, 2004; Tjoelker et al., 2005). Notably, SRL of both *P. bulbosa* and *P. secunda* was substantially higher than for all

other species, exceeding that of the next highest species by $> 200 \text{ m g}^{-1}$ (see Table 3). Roots with high SRL achieve greater length with lower carbon investment, either via reduced carbon investment per unit fresh matter (RDMC) or volume (RTD), or by producing thinner roots (Pérez-Harguindeguy et al., 2013). In our study, higher SRL resulted from thinner roots, not lower RTD or RDMC (see Table 4).

That summer dormancy was associated with an acquisitive foliar strategy in spring and a shallow root system with efficient, acquisitive fine root traits is consistent with the expectation that it is analogous to drought escape, the strategy most often associated with annual taxa adapted to severe, yet predictable, Mediterranean summer droughts (Volaire and Norton, 2006). Fine root traits, including high SRL, indicate that both *P. bulbosa* and *P. secunda* are adapted to forage and compete optimally for water and nutrients in spring, prior to the onset of drought when resources are plentiful (Fort et al., 2014). In these species, efficient foraging and soil moisture uptake in spring coupled with rapid springtime vegetative growth facilitate a quick progression to reproductive maturity before the transition into summer dormancy. While Mediterranean annuals escape the summer drought as seed, summer dormant perennials escape via a high dehydration tolerance of meristematic tissues, while senescing all foliar tissue (and, thus, ceasing water uptake) until dormancy is released (Volaire et al., 2009).

Our study suggests that summer dormant taxa do not rely strongly on dehydration avoidance. They invested relatively little in traits that would promote access to deep soil moisture during summer drought, including a deep root system, which may in part be facilitated by thicker roots with greater soil penetration ability (Chimungu et al., 2015). In contrast, the most summer active species had deeper, thicker roots and lower dehydration tolerance. Though our rhizotron study did not include a drought treatment, these traits suggest that more summer active species rely on access to deep soil moisture, lending further support to a tolerance-avoidance trade-off (Ludlow, 1989). Our results are in agreement with earlier studies finding that both *N. pulchra* and *E. glaucus* maintain some green foliage and continue to access deep soil moisture during the summer drought (Holmes and Rice, 1996). The same study also found that *N. pulchra* and *E. glaucus* allocate more root biomass to deep soil layers during dry years than in wet years. To determine the extent of reliance on continued water uptake during drought (and, thus, dehydration avoidance), uptake and root plasticity should be measured in conditions allowing for full root system expression, and under both limiting and non-limiting water conditions.

Ecological implications for California's Mediterranean-type grasslands

In California's Mediterranean climate grasslands, native perennial bunchgrasses have been almost completely supplanted by exotic (and often invasive) annual species, many of which originated in the Mediterranean Basin (D'Antonio et al., 2007). Dominance of non-native annuals has been attributed, in part, to increasing drought severity. A field survey of California grasslands found that native perennial cover declined (and, thus, exotic annual cover increased) as one moved away from the

milder coast toward the harsher inland Central Valley (Clary, 2012). Similarly, a greenhouse study found that California perennial grasses were physiologically intermediate to perennial and annual grasses originating in the Mediterranean Basin (Vaughn *et al.*, 2011). The authors attributed the intermediacy to the relative severity of California's summer droughts, which are similar in intensity to regions in the Mediterranean Basin that support more annuals than perennials (Clary, 2008). Several of our species were among those included in this earlier comparison, and our study demonstrates that, particularly when considering summer dormancy, there is a range of drought survival strategies and expression of 'annual-like' habits within the broader guild of California wildland perennials.

Drought-escaping perennial species that are more 'annual like' (i.e. that have acquisitive traits in spring and are more summer dormant) should be better adapted to regions with more severe drought stress, and may be better competitors against functionally similar invasive annual grasses. Indeed, in the arid Great Basin east of California, native perennial grasses (including *P. secunda* and *Elymus multisetus*) with more 'annual-like' phenology have been shown to be more effective competitors against the highly invasive and noxious annual grass, *Bromus tectorum* (Goergen *et al.*, 2011). In contrast, *N. pulchra*, which is commonly assumed to have been dominant in California's harsh interior grasslands prior to agricultural conversion and invasion (but see Holstein, 2001), would seem to have less functional similarity to annuals. This may in part explain the poor performance of *N. pulchra* observed in competition with exotic annual species (Dyer and Rice, 1997).

Both temperature and drought stress are expected to increase in California as a result of climate change (Cayan *et al.*, 2008; Diffenbaugh *et al.*, 2015). A recent analysis of California native grass species found that the distributions of species with higher SLA are highly correlated with higher temperatures, suggesting that invasive exotic annuals will probably further replace native perennial grasses (Sandel and Dangremond, 2012). Our study suggests that more summer dormant native perennials may be better suited to withstand both the changing climate and associated increases in invasion pressure. Management of California grasslands would benefit from further studies of competitive dynamics between summer dormant perennial species such as *P. secunda* and *M. californica*, and non-native annual grasses.

CONCLUSION

This study demonstrates the importance of analysing functional traits and adaptive plant strategies taking into account seasonal patterns. While grasses with complete summer dormancy actively acquire nutrients and light in spring, they conserve the water resource during summer when a severe drought is expected. In contrast, Mediterranean grasses with lower summer dormancy have less contrasting seasonal growth patterns, and exhibit a more opportunistic strategy, growing at any time when the resources are available owing in particular to their ability to avoid dehydration. Lastly, owing to their acquisitive functional strategy in spring and, thus, their similarity to annual taxa, our study suggests that the most summer dormant native perennial grasses may be better suited to the changing climate than others, and may become more abundant in future native plant communities.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank Pascal Chapon for his dedicated technical help, and the 'Terrain d'experience' platform at CEFÉ-CNRS for providing all facilities and technical support. Thanks to Jeffrey Clary and Taraneh Emam for providing seeds, Tom Hare and Christie Smith for assistance collecting data, and Truman Young and Kevin Rice for helpful comments on the manuscript. This work was supported by LabEx CeMEB, Mediterranean Centre for Environment and Biodiversity, www.labex-cemeb.org; a Fulbright fellowship [to J. B.]; and a travel award from the National Science Foundation REACH Integrative Graduate Education and Research Traineeship (NSF-DGE#0801430) [to J. B.].

LITERATURE CITED

- Bates D, Maechler M, Bolker BM, Walker S. 2014. lme4: linear mixed-effects models using Eigen and S4. *Journal of Statistical Software* **67**: 1–48.
- Bouma TJ, Nielsen KL, Koutstaal B. 2000. Sample preparation and scanning protocol for computerised analysis of root length and diameter. *Plant and Soil* **218**: 185–196.
- Cayan DR, Maurer EP, Dettinger MD, Tyree M, Hayhoe K. 2008. Climate change scenarios for the California region. *Climatic Change* **87**: 21–42.
- Chimungu JG, Loades KW, Lynch JP. 2015. Root anatomical phenes predict root penetration ability and biomechanical properties in maize (*Zea mays*). *Journal of Experimental Botany* **66**: 3151–3162.
- Clary J. 2008. Rainfall seasonality determines annual/perennial grass balance in vegetation of Mediterranean Iberian. *Plant Ecology* **195**: 13–20.
- Clary J. 2012. Determinants of perennial and annual grass distribution in Mediterranean-climate California. *Plant Ecology* **213**: 1203–1208.
- Comas LH, Eissenstat DM. 2004. Linking fine root traits to maximum potential growth rate among 11 mature temperate tree species. *Functional Ecology* **18**: 388–397.
- Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, *et al.* 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* **51**: 335.
- D'Antonio CM, Malmstrom C, Reynolds S, Gerlach J. 2007. Ecology of invasive non-native species in California grasslands. In: Stromberg MR, Corbin JD, D'Antonio CM, eds. *California grasslands: ecology and management*. Berkeley, CA: University of California Press, 67–86.
- Diaz S, Hodgson JG, Thompson K, *et al.* 2004. The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science* **15**: 295–304.
- Diffenbaugh NS, Swain DL, Touma D. 2015. Anthropogenic warming has increased drought risk in California. In: *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* **112**: 3931–3936.
- Dyer AR, Rice KJ. 1997. Intraspecific and diffuse competition: the response of *Nassella pulchra* in a California grassland. *Ecological Applications* **7**: 484–492.
- Fort F, Cruz P, Jouany C. 2014. Hierarchy of root functional trait values and plasticity drive early-stage competition for water and phosphorus among grasses. *Functional Ecology* **28**: 1030–1040.
- Freschet GT, Cornelissen JHC, van Logtestijn RSP, Aerts R. 2010. Evidence of the 'plant economics spectrum' in a subarctic flora. *Journal of Ecology* **98**: 362–373.
- Garnier E, Shipley B, Roumet C, Laurent G. 2001. A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Functional Ecology* **15**: 688–695.
- Goergen EM, Leger EA, Espeland EK. 2011. Native perennial grasses show evolutionary response to *Bromus tectorum* (cheatgrass) invasion. *PLoS One* **6**: e18145. doi:10.1371/journal.pone.0018145.
- Grime JP. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist* **111**: 1169–1194.
- Grime JP. 2001. *Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties*. New York: John Wiley and Sons.
- Hernández EI, Vilagrosa A, Pausas JG, Bellot J. 2010. Morphological traits and water use strategies in seedlings of Mediterranean coexisting species. *Plant Ecology* **207**: 233–244.
- Hoen K. 1968. Summer dormancy in *Phalaris tuberosa*. *Australian Journal of Agricultural Research* **19**: 227–239.

- Holmes TH, Rice KJ. 1996. Patterns of growth and soil-water utilization in some exotic annuals and native perennial bunchgrasses of California. *Annals of Botany* **78**: 233–243.
- Holstein. 2001. Pre-agricultural grassland in central California. *Madrono* **48**: 253–264.
- IPCC. 2014. *Climate change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge and New York: Cambridge University Press.
- Laude HM. 1953. The nature of summer dormancy in perennial grasses. *Botanical Gazette* **114**: 284–292.
- Lavorel S, Garnier E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* **16**: 545–556.
- Lenth R, Hervé M. 2015. Ismeans: least-squares means.
- Levitt J. 1980. *Responses of plants to environmental stresses*. New York: Academic Press.
- Ludlow MM. 1989. Strategies of response to water stress. In: Kreeb KH, Richter H, Hinckley TM, eds. *Structural and functional responses to environmental stress*. The Hague, The Netherlands: SPB Academic Publishing, 269–281.
- Millennium Ecosystem Assessment. 2005. *Ecosystems and human well-being: synthesis*. Washington, DC, Island Press.
- Norton MRA, Lelièvre FB, Fukai SC, Volaire FB. 2008. Measurement of summer dormancy in temperate perennial pasture grasses. *Australian Journal of Agricultural Research* **59**: 498–509.
- Ofir M, Kigel J. 2003. Variation in onset of summer dormancy and flowering capacity along an aridity gradient in *Poa bulbosa* L., a geophytic perennial grass. *Annals of Botany* **91**: 391–400.
- Ofir M, Kigel J. 2010. Ecotypic variation of summer dormancy relaxation associated with rainfall gradient in the geophytic grass *Poa bulbosa*. *Annals of Botany* **105**: 617–625.
- Ofir M, Koller D. 1974. Relationship between thermoinduction and photoinduction of flowering and dormancy in *Hordeum bulbosum* L., a perennial grass. *Australian Journal of Plant Physiology* **1**: 259–270.
- Oksanen J, Blanchet FG, Kindt R, et al. 2015. *vegan: Community ecology package. R package*.
- Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Lavorel S, et al. 2013. New handbook for standardized measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* **61**: 167–234.
- Pérez-Ramos IM, Volaire F, Fattet M, Blanchard A, Roumet C. 2013. Tradeoffs between functional strategies for resource-use and drought-survival in Mediterranean rangeland species. *Environmental and Experimental Botany* **87**: 126–136.
- R Core Team. 2014. *R: a language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Reich PB. 2014. The world-wide ‘fast-slow’ plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology* **102**: 275–301.
- Reich PB, Wright IJ, Cavender-Bares J, et al. 2003. The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Sciences* **164**: S143–S164.
- Sandel B, Dangremond EM. 2012. Climate change and the invasion of California by grasses. *Global Change Biology* **18**: 277–289.
- Shipley B, Vile D, Garnier E. 2006. From plant traits to plant communities: a statistical mechanistic approach to biodiversity. *Science* **314**: 812–814.
- Sibly RM, Calow P. 1989. A life-cycle theory of responses to stress. *Biological Journal of the Linnean Society* **37**: 101–116.
- Smith MD. 2011. The ecological role of climate extremes: current understanding and future prospects. *Journal of Ecology* **99**: 651–655.
- Tjoelker M, Craine J, Wedin D, Reich P, Tilman D. 2005. Linking leaf and root trait syndromes among 39 grassland and savannah species. *New Phytologist* **167**: 493–508.
- Vaughn KJ, Biel C, Clary JJ, et al. 2011. California perennial grasses are physiologically distinct from both Mediterranean annual and perennial grasses. *Plant and Soil* **345**: 37–46.
- Violle C, Navas M-L, Vile D, et al. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* **116**: 882–892.
- Voltaire F. 1995. Growth, carbohydrate reserves and drought survival strategies of contrasting *Dactylis glomerata* populations in a Mediterranean environment. *Journal of Applied Ecology* **32**: 56–66.
- Voltaire F, Norton M. 2006. Summer dormancy in perennial temperate grasses. *Annals of Botany* **98**: 927–933.
- Voltaire F, Thomas H. 1995. Effects of drought on water relations, mineral uptake, water-soluble carbohydrate accumulation and survival of two contrasting populations of Cocksfoot (*Dactylis glomerata* L.). *Annals of Botany* **75**: 513–524.
- Voltaire F, Norton MR, Lelièvre F. 2009. Summer drought survival strategies and sustainability of perennial temperate forage grasses in Mediterranean areas. *Crop Science* **49**: 2386.
- Voltaire F, Barkaoui K, Norton M. 2014. Designing resilient and sustainable grasslands for a drier future: adaptive strategies, functional traits and biotic interactions. *European Journal of Agronomy* **52**: 81–89.
- White TA, Snow VO. 2012. A modelling analysis to identify plant traits for enhanced water-use efficiency of pasture. *Crop and Pasture Science* **63**: 63–76.
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M, et al. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* **428**: 821–827.
- Young SL, Kyser GB, Barney JN, Claassen VP, DiTomaso JM. 2010. Spatio-temporal relationship between water depletion and root distribution patterns of *Centaurea solstitialis* and two native perennials. *Restoration Ecology* **18**: 323–333.
- Zwicke M, Picon-Cochard C, Morvan-Bertrand A, Prud’homme M-P, Voltaire F. 2015. What functional strategies drive drought survival and recovery of perennial species from upland grassland? *Annals of Botany* **116**: 1001–1015.

Résumé

Les risques de sécheresse sévère augmentent sous l'effet du changement climatique. Mieux comprendre les stratégies adaptatives des plantes au stress hydrique est ainsi l'un des défis majeurs de la recherche écologique et agronomique. Cette thèse explore la survie à la sécheresse d'une graminée herbacée pérenne (*Dactylis glomerata* L.) en étudiant la variabilité intraspécifique des traits aériens et souterrains d'une quinzaine de populations natives et cultivées issues d'un gradient latitudinal allant de la Scandinavie au Maroc. Une caractérisation des populations en conditions optimales sur une année a montré une coordination phénologique des traits aériens en relation avec les limitations saisonnières de croissances liées à l'origine des populations. Le rythme de croissance au printemps et à l'automne ne discrimine pas les origines, alors que la dormance estivale des populations méditerranéennes s'oppose à la dormance hivernale des populations scandinaves. Ces résultats suggèrent l'existence d'un compromis entre survie à une déshydratation sévère (sécheresse, gel) et potentiel de croissance. Alors que ce compromis a été vérifié en été (sécheresse sévère à Montpellier) et en hiver (gel en Norvège), la survie à une déshydratation de contre-saison au printemps n'est pas corrélée au potentiel de croissance des populations. Les résultats invalident donc l'existence d'un compromis constant entre survie au stress et potentiel de croissance aérienne. Ce découplage chez le dactyle permet d'envisager la sélection artificielle, à partir de la variabilité intraspécifique existante, de variétés à la fois productives et tolérantes au stress hydrique. L'imposition d'une déshydratation édaphique sévère en pots limitant l'expansion du système racinaire a montré que les populations méditerranéennes survivent mieux que les populations tempérées ou nordiques. L'association de ces résultats avec ceux issus d'une expérimentation en longs tubes favorisant le développement potentiel des racines révèle un compromis entre les stratégies d'évitement de la déshydratation (acquisition de l'eau et maintien de la croissance) et de tolérance à la déshydratation (faible croissance et forte survie à la sécheresse) qui pourrait limiter la combinaison de stratégies adaptatives au sein d'un même phénotype. Cette thèse contribue à améliorer notre compréhension des compromis fonctionnels, peu étudiés à l'échelle intraspécifique, mais qui sous-tendent la réponse des plantes à la sécheresse.

Abstract

Drought risk increases with climate change. Improving our understanding of the adaptive mechanisms of plants response to drought has thus become one of the major challenges of ecological and agronomical research. This work investigates the drought survival of a perennial herbaceous species (*Dactylis glomerata* L.) through the intraspecific variability of above and below ground traits expressed by fifteen native and cultivated populations originating from a large latitudinal gradient, from Scandinavia to Morocco. Population traits characterization across one year under optimal growth conditions showed phenological coordination of above ground traits associated with seasonal growth limitations according to the origins of the populations. The spring growth rhythm does not discriminate origins while the summer dormancy of Mediterranean population contrasts with the winter dormancy of Scandinavian populations. These results suggested a growth-dehydration stress survival trade-off. Although this trade-off was confirmed in summer (severe drought in Montpellier) and winter (severe frost in Norway), no correlation was found between an off-season (spring) drought stress survival and populations' growth potential. The result invalidates the existence of a constant trade-off between stress survival and aerial growth potential. This apparent decoupling in cocksfoot could be considered to produce new cultivars with both high productivity and high drought tolerance, from existent intraspecific variability. A severe dehydration stress imposed on plants grown in short pots, limiting roots expansion, showed that Mediterranean populations survived better than temperate or Nordic populations. In association with a long tube experiment allowing full expression of roots development, this result revealed a functional trade-off between dehydration avoidance (water acquisition and growth maintenance) and dehydration tolerance (low growth and high drought survival) which could limit the combination of adaptive strategies in a single phenotype. This work contribute to improve our knowledge about functional trade-offs, few studied within species, that underpin plant response to drought stress.