

Université de Montréal

À la racine des traits fonctionnels : comprendre l'influence de la fertilité des sols sur la distribution des traits racinaires et l'impact de cette association sur la distribution des espèces végétales.

Par
Xavier Guilbeault-Mayers

Département de Sciences biologiques
Institut de recherche en biologie végétale
Faculté des Arts et Sciences

Thèse présentée en vue de l'obtention du grade de
doctorat en sciences biologiques

Août 2023
© Xavier Guilbeault-Mayers, 2023

Université de Montréal
Département de sciences biologiques, Faculté des arts et des sciences

Cette thèse intitulée
À la racine des traits fonctionnels : comprendre l'influence de la fertilité des sols sur la distribution des traits racinaires et l'impact de cette association sur la distribution des espèces végétales.

Présenté par
Xavier Guilbeault-Mayers

A été évaluée par un jury composé des personnes suivantes

Frédéric Pitre
Président-rapporteur

Daniel Boisclair
Directeur de recherche

Pierre-Luc Chagnon
Co-directeur de recherche

Christopher Cameron
Membre du jury

Fiona Soper
Examinatrice externe

Résumé

Les plantes se distribuent dans des habitats présentant une disponibilité variable en nutriment et s'y adaptent en ajustant leur taux de croissance relatif. Les espèces adaptées aux habitats infertiles, affichent un taux de croissance plus faible que celles adaptées aux habitats fertiles. Les adaptations expliquant cette distribution ont été identifiées, premièrement, au niveau des feuilles. Un fort taux de fixation du carbone et d'allocation de ce dernier à la croissance sont favorisés en investissant davantage dans des tissus foliaires contenant des enzymes photosynthétiques riches en azote, par rapport aux tissus structuraux riches en carbone. Inversement, les feuilles favorisant une croissance lente présentent une plus grande quantité de tissus structuraux que de tissus riches en enzymes photosynthétiques, ce qui prolonge leur longévité, mais restreint leur taux d'assimilation du carbone. Étant donné que les adaptations foliaires dépendent de l'utilisation des nutriments acquis par les racines, les adaptations de ces dernières sont essentielles pour comprendre la distribution des plantes.

Le fonctionnement des racines est influencé par les mêmes variations dans le ratio entre les tissus à forte teneur en protéines riches en azote et les tissus structuraux. Les fortes valeurs de ce ratio améliorent l'acquisition des nutriments et soutiennent une croissance rapide, tandis que les faibles valeurs prolongent la longévité des racines, mais restreignent leur taux d'acquisition. Cependant, les racines doivent également explorer le sol dû à la mobilité limitée des nutriments. Cette fonction est réalisée en établissant des relations symbiotiques avec des champignons ou par l'allongement de leurs racines. Cependant, contrairement aux adaptations foliaires, la relation entre ces adaptations racinaires et la disponibilité des nutriments présente des résultats contradictoires. De plus, ces adaptations n'influencent pas l'acquisition des nutriments non directement disponibles, comme les nutriments organiques, qui peuvent représenter une proportion importante des nutriments du sol. Cela limite notre compréhension de la nutrition des plantes et entrave notre compréhension des mécanismes expliquant leur distribution.

Afin de mieux comprendre la nutrition des plantes, des feuilles et des racines furent échantillonnées le long de gradients de fertilité. Les résultats ont montré que l'utilisation de nutriments organiques par le biais d'enzymes hydrolytiques augmentait à mesure que la fertilité des sols diminuait. De plus, une forte corrélation entre cette adaptation et les adaptations racinaires liées aux taux

d'acquisition des nutriments a été observée, mais aucune corrélation n'a été constatée avec celles liées à l'exploration du sol. En revanche, dans un autre système d'étude, les résultats ont indiqué que les adaptations racinaires liées à l'exploration du sol, plutôt que celles associées aux taux d'acquisition des nutriments, s'alignaient avec la variation de la disponibilité des nutriments et se coordonnaient avec les adaptations foliaires qui permettent d'expliquer en partie la distribution des plantes. Dans l'ensemble, ces études ont approfondi notre compréhension de la nutrition des plantes et ont révélé différentes relations entre la variation de la disponibilité des nutriments et les adaptations racinaires influençant l'acquisition des nutriments et l'exploration du sol. Cela suggère qu'une généralisation des adaptations racinaires répondant systématiquement aux demandes nutritionnelles des feuilles est peu probable.

Mots-clés : Écologie basée sur les traits, Stratégie végétale, Compromis fondamental, Gradient de fertilité, Adaptations racinaires et foliaires, Espace économique racinaire, Gradient de collaboration, Gradient de conservation, Spectre économique foliaire, Colonisation mycorhizienne, Activité des phosphatases, Exsudation de carboxylates.

Summary

Plants are distributed across habitats of varying nutrient availability and adapt by adjusting, notably, their relative growth rates. Species adapted to nutrient-poor habitats exhibit lower growth rates than those adapted to nutrient-rich habitats. The adaptations explaining this distribution have been identified, first and foremost, at the leaf level. Leaves promoting rapid growth enhance net carbon assimilation by investing more in nitrogen-rich photosynthetic enzymes compared to carbon-rich structural tissues. This extends their lifespan, enhances their nutrient-use efficiency but limits carbon assimilation. Given that foliar adaptations depend on the utilization of nutrients acquired by roots, root adaptations are essential to understanding plant distribution.

Plants possess also the ability to modify the ratio between nitrogen-rich protein tissues and carbon-rich structural tissues in their roots. Similarly to leaf functioning, increasing this ratio enhances the efficiency of nutrient acquisition while minimizing carbon investment, enabling optimal carbon allocation for growth. On the other hand, they can decrease this ratio to prioritize nutrient conservation, which extends their longevity but restricts nutrient acquisition rate. However, roots must also explore the soil due to the limited mobility of nutrients. Soil exploration is achieved by establishing symbiotic relationships with fungi or through the elongation of their roots. Unlike leaf adaptations, the relationship between these root adaptations and nutrient availability yields contradictory results. Additionally, these adaptations do not directly influence the acquisition of non-readily available soil nutrients, such as organic nutrients, which can represent a significant proportion of the total nutrient pool. Thus, our understanding of plant nutrition is limited, impeding our understanding of the mechanisms explaining their distributions.

To contribute to an enriched understanding of plant nutrition, leaves and roots were sampled along strong fertility gradients. The results revealed an increase in the utilization of organic nutrients through hydrolytic enzymes as the availability of directly accessible nutrients declined. Furthermore, a strong correlation between this adaptation and root adaptations related to nutrient acquisition rates has been observed, but no correlation was found with adaptations related to soil exploration. On the other hand, in another study system, the results indicated that root adaptations related to soil exploration, rather than those associated with nutrient acquisition rates, aligned with the variation in nutrient availability and coordinated with foliar adaptations influencing net carbon

assimilation. As a result, a high degree of mycorrhizal symbiosis was associated with leaves favoring rapid growth in fertile soil. Overall, roots displaying a high density of structural tissues and a high degree of symbiotic association were associated with fertile soil across two different study systems. Altogether, these results have deepened our understanding of plant nutrition and revealed different possible relationships between nutrient availability variation and root adaptations influencing nutrient acquisition and soil exploration. This suggests that generalizing root adaptations that consistently meet the nutrient demands of leaves is unlikely.

Keywords: Trait-based ecology, Plant strategy, Fundamental trade-off, Fertility gradient, Root and leaf adaptations, Root economic space, Collaboration gradient, Conservation gradient, Leaf economic spectrum, Mycorrhizal colonization, Phosphatase activity, Carboxylate exudation

Table des matières

Résumé	3
Summary.....	5
Table des matières	7
Liste des tableaux	10
Liste des figures.....	12
Liste des sigles et abréviations	17
Remerciements	18
Chapitre 1 - Introduction	20
<i>1.1. Introduction générale : Distribution des plantes, utilisation et acquisition des ressources.....</i>	<i>20</i>
<i>1.2. Traits fonctionnels</i>	<i>25</i>
1.2.1. Traits fonctionnels foliaires	26
1.2.2. Traits fonctionnels racinaires.....	27
1.2.3. Les pertes de ressources et la longévité des organes d'acquisitions.....	30
<i>1.3. Revue de littérature</i>	<i>31</i>
1.3.1. Stratégie écologiques, compromis écologiques et variation interspécifique	31
1.3.2. Variation interspécifique et fertilité des sols	42
1.3.3. Facteurs confondants et sites d'étude	46
1.3.3.1. Phylogénie.....	47
1.3.3.2. Les types d'associations mycorhiziennes.....	48
1.3.3.3. L'abondance des espèces : valeur de traits et disponibilité des nutriments	51
1.3.3.4. Hétérogénéité des sols et phosphore non-directement disponibles	52
1.3.3.5. Sites d'étude et mitigation des facteurs confondants	58
<i>1.4. Justification de la recherche et structure de la thèse</i>	<i>59</i>
1.4.1. Justification de la recherche.....	59
1.4.2. Structures des chapitres centraux de la thèse.....	60
Chapitre 2 - Greater root phosphatase activity of tropical trees at low phosphorus despite strong variation among species.....	63
2.1. Abstract.....	64
2.2. Introduction	65
2.3. Material and methods.....	68
2.3.1. Study site	68

2.3.2. Root phosphomonoesterase activity assay.....	69
2.3.3. Statistical analysis.....	71
2.4. <i>Results</i>	71
2.5. <i>Discussion</i>	75
2.5.1. Higher root phosphatase activity under low soil P supply	75
2.5.2. Phosphomonoesterase activity among N-fixing strategies	76
2.5.3. Phosphomonoesterase activity and root order	77
2.5.4. Within-community variation among co-occurring species.....	77
2.6. <i>Conclusions</i>	79
2.7. <i>Acknowledgments</i>	80

Chapitre 3 - Root phosphatase activity is coordinated with the root conservation gradient across a phosphorus gradient in a lowland tropical forest..... 81

3.1. <i>Abstract</i>	82
3.2. <i>Introduction</i>	83
3.3. <i>Material and methods</i>	87
3.3.1. Study site	87
3.3.2. Root PME activity assay.....	88
3.3.3. Root functional traits	89
3.3.5. Statistical analysis.....	90
3.4. <i>Results</i>	91
3.5. <i>Discussion</i>	94
3.5.1 Relationship between the collaboration gradient and soil P availability	95
3.5.2 Relationship between the conservation gradient and soil P availability.....	97
3.5.3. Diagnostic indicators of soil P availability.....	98
3.6. <i>Conclusion</i>	99
3.7. <i>Acknowledgments</i>	100

Chapitre 4 - Coordination among leaf and fine root traits across a strong natural soil fertility gradient 102

4.1. <i>Abstract</i>	103
4.2. <i>Introduction</i>	104
4.3. <i>Materials and methods</i>	107
4.3.1. Study site	107
4.3.2. Soil chemical analyses.....	108

4.3.3. Leaf and root sampling.....	108
4.3.4. Leaf functional traits.....	108
4.3.5. Root functional traits	109
4.3.7. Statistical analyses	110
<i>4.4. Results.....</i>	<i>111</i>
4.4.1. Interspecific variation in root and leaf traits.....	111
4.4.2. Root and leaf traits variation in relation to nutrient availability gradient.....	113
4.4.3. Leaf and root traits coordination.....	117
<i>4.5. Discussion.....</i>	<i>117</i>
4.5.1. Interspecific variation in root and leaf traits.....	118
4.5.2. Root and leaf traits variation in relation to nutrient availability gradient.....	119
4.5.3. Root and leaf traits coordination along a nutrient availability gradient.	120
4.5.4. Challenging a single ‘fast-slow’ spectrum at whole plant scale.....	121
<i>4.6. Conclusion.....</i>	<i>122</i>
<i>4.7. Acknowledgements.....</i>	<i>122</i>
<i>4.8. Supporting information</i>	<i>124</i>
Chapitre 5 - Discussion générale	131
<i>5.1. Retour sur la problématique et les objectifs.....</i>	<i>131</i>
<i>5.2. Retour sur les résultats principaux.....</i>	<i>134</i>
<i>5.3. Rétrospectives de recherche</i>	<i>137</i>
5.3.1. Absence de corrélation entre l'activité des phosphatases et la longueur racinaire spécifique..	138
5.3.2. Gradient de collaboration : Symbiose mycorhizienne et disponibilité des nutriments	142
5.3.3. Relation entre le gradient de conservation et la disponibilité des nutriments	145
<i>5.4. Recherches futures.....</i>	<i>150</i>
5.4.1. Influence des réserves.....	150
5.4.2. Carboxylates, racines fines ‘rapides’ et faible disponibilité en nutriment.....	152
5.4.3. Généralisation des résultats: les fonctions chevauchantes des symbioses.....	154
<i>5.5. Conclusions</i>	<i>158</i>
Références bibliographiques.....	164
Annexe 1. Autres réalisations lors de mes études en sciences biologiques.....	207

Liste des tableaux

Tableau 1.1. Traits fonctionnels foliaires, définitions, approximation de la fonctionnalité chez l'organisme et références associées	27
Tableau 1.2. Traits fonctionnels racinaires, définitions, approximation de la fonctionnalité chez l'organisme et références associées	29
Table 2.1. Species names, number of individuals, N-fixing strategies, mean soil concentrations of exchangeable phosphorus and the mean annual precipitation for each site.	69
Table 3.1. Species names, number of individuals, mean and range of soil concentrations of exchangeable phosphorus, soil total nitrogen concentration, soil inorganic nitrogen and the mean annual precipitation for each site.	88
Table 4.1. Associations between root traits defining the collaboration gradient (<i>i.e.</i> , diameter and specific root length) and soil fertility among studies. Positive signs (+) indicate that high values of this trait were associated with high nutrient availability, while negative signs (-) indicate that low values of this trait were associated with the same condition.	106
Table S4.1: Mean and range of topsoil (0-20 cm) characteristics across the chronosequence. ..	124
Table S4.2. Species sampled across the Warren chronosequence, showing for each species the mean and range of relative cover (%) per chronosequence stage. The last line of the table shows the mean and range of the cumulative relative cover of species. The last two columns show the total number of composite samples taken and the change in mycorrhizal strategy. Strategy abbreviations: AM: Arbuscular Mycorrhizal, ECM: Ectomycorrhizal, ERM: Ericoid Mycorrhizal and NM: Non-Mycorrhizal.	125
Table S4.3. Strategies of species sampled across the Warren chronosequence, showing for each strategy the absolute count and mean relative cover (%) per chronosequence stage. For strategy abbreviation see Table S4.2.....	126
Table S4.4. Growth forms sampled across the Warren chronosequence, showing for each growth form the absolute count and mean relative cover (%) per chronosequence stage.	126
Table S4.5. Contingence table of species growth forms and strategies. For abbreviation, see Table S4.2.	126
Table S4.6. Significant root trait loadings in principal component analysis. Trait loadings in bold explain more variance than the broken sticks distribution. Trait abbreviations: RTD: root tissue density, SRL: specific root length, BrInt: branching intensity, D: root diameter, AM:	

arbuscular mycorrhizal colonization, ECM: ectomycorrhizal colonization, ERM: ericoid colonization, RHL: root hair length and RHD: root hair density.127

Table S4.7. Significant leaf trait loadings in principal component analysis. Trait loadings in **bold** explain more variance than the broken sticks distribution. Trait abbreviations: SLA: specific leaf area, Thick: leaf thickness, P: leaf phosphorus concentration, N: leaf nitrogen concentration, Mn: leaf manganese concentration, LTD: leaf tissue density.....127

Liste des figures

Figure 1.1. Schématisation de l'espace fonctionnel des traits et des axes de spécialisation. Les corrélations entre les traits reflètent les compromis fondamentaux, c'est-à-dire les compromis qui induisent la minimisation de la valeur d'un trait lorsque le trait y étant négativement corrélé est maximisé. Par exemple, l'axe de spécialisation B résulte du compromis entre la maximisation des valeurs du trait 1 ou du trait 2. La position, l'orientation et les corrélations entre les traits dans cet espace représentent la distribution des traits. Bien que non illustré, le positionnement des espèces est intuitif et correspond à leur emplacement dans cet espace des traits. Le positionnement des espèces induit la distribution des traits et ils sont donc structurellement indissociables.....32

Figure 1.2. Schématisation du spectre de l'économie foliaire. Sur l'image, les photographies de coupes transversales de feuilles (grossissement X200) proviennent de la même espèce (*Agonis flexuosa*). La feuille 'conservative' d'*A. flexuosa* provient d'un sol extrêmement pauvre, tandis que la feuille favorisant la croissance provient d'un sol à haute teneur en nutriments. Abréviations : SLA : leaf specific area; LTD : leaf tissue density; N : concentration en azote foliaire; P : concentration en phosphore foliaire et C : carbone. Figure inspirée de Weemstra et al. (2016).33

Figure 1.3. Stratégies d'économie des ressources : l'hypothèse d'un spectre unique 'rapide-lent' décrivant la variation interspécifique non contrainte. Valeurs des traits fonctionnels foliaires et racinaires hypothétiques associés à une stratégie d'acquisition ou de conservation des ressources dans le spectre de l'économie foliaire et racinaire. Abréviations : SLA : specific leaf area; LTD : leaf tissue density; SRL : specific root length; N : concentration en azote foliaire ou racinaire; P : concentration en phosphore foliaire ou racinaire and RTD : root tissue density. Dans la figure, les images de racines proviennent de McCormack et al. (2015). Figure et légende inspirées de Weemstra et al. (2016).35

Figure 1.4. Traits racinaires clés constituant le spectre de l'économie racinaire unidimensionnel et les dimensions indépendantes de l'espace économique racinaire multidimensionnel. Abréviations : RESpectrum: root economics spectrum; RESpace: root economic space; SRL : spécifique root length; D : diameter; N et [N] : root nitrogen concentration; P : root phosphorus concentration; RTD : root tissue density et AM%: arbuscular mycorrhizal colonization. Légende et figure modifiées de Wen et al. (2022).38

Figure 1.5. Stratégies d'économie des ressources : l'hypothèse d'un spectre unique 'rapide-lent' décrivant la variation interspécifique contrainte par la fertilité des sols et qui pourrait expliquer les différences de taux de croissance relatif entre les espèces adaptées aux habitats fertiles et infertiles. Abréviations: L[N] : leaf nitrogen concentration; LTD : leaf tissue density; R[N] :

root nitrogen concentration; RTD : *root tissue density*; SRL : *specific root length* et AM : *arbuscular mycorrhizal colonization*. Figure inspirée de Weigelt et al. (2021).....40

Figure 1.6. Résultats de la revue de 59 articles sous forme de diagrammes circulaires. Abréviations: LN: *leaf nitrogen concentration*; LP: *leaf phosphorus concentration*; LTD: *leaf tissue density*; Lth: *leaf thickness*; LMA: *leaf mass area*; RN: *root nitrogen concentration*; RP: *root phosphorus concentration*; RTD: *root tissue density*; RD: *root diameter* et SRL: *specific root length*. Noter que 1/LMA est égal à SLA: *specific leaf area*. Légende circulaire: gris: pourcentage d'études affichant des relations non significatives, bleu: pourcentage d'études affichant des corrélations négatives significatives, vert: pourcentage d'études présentant des corrélations positives significatives. Figure modifiée et légende (traduite et simplifiée) tirée de Weigelt et al. (2021).41

Figure 1.7. Stratégies d'économie des ressources : en a) hypothèse d'un spectre unique 'rapide-lent' décrivant la variation interspécifique contrainte par la fertilité des sols et en b) hypothèse selon laquelle la parité fonctionnelle entre l'espace économique racinaire et foliaire est incohérente pour décrire la variation conjointe des traits foliaires et racinaires lorsque contrainte par la fertilité des sols. Figure inspirée de Weigelt et al. (2021).44

Figures 1.8. Structures fongiques spécifiques a) aux champignons ectomycorhiziens et b) aux champignons mycorhiziens arbusculaires. Photographie a), manteaux fongiques ectomycorhiziens recouvrant la surface des coiffes racinaires et s'étendant le long des racines fines de premier ordre (grossissement X100). Photographie b), à gauche, un arbuscule, la structure d'échange servant d'interface entre le champignon mycorhizien et la plante et à droite, une vésicule (grossissement X400).51

Figure 1.9. Évolutions des formes et des quantités de phosphore dans les sols à travers le temps. Abréviations : P_{Ca} : forme minérale de phosphore inorganique extractible par voie acide (e.g., l'apatite); P_o : phosphore organique; P_T : phosphore total. Figure et légende modifiée et traduite de Walker & Syers (1996).55

Figure 2.1. Differences in phosphatase activity expressed a) on root length basis and b) on root area basis between sites of contrasting P availability. Error bars represent the 95% confidence intervals; letters above each mean represent Tukey honest significant difference (HSD) groupings ($P \leq 0.05$). Mean values were calculated from 27 species across three plots at each contrasting exchangeable P status.72

Figure 2.2. Differences in phosphatase activity expressed on a) root length basis and b) on root area basis between fixing legume, non-fixing legume and non-fixing non-legume tree species in sites of contrasting P availability. Error bars represent the 95% confidence intervals; letters above each mean represent Tukey honest significant difference (HSD) groupings ($P \leq 0.05$).

Mean values were calculated from 27 species across three plots at each contrasting exchangeable P status.	72
Figure 2.3. Differences in the rate of decline of phosphatase activity expressed on root area basis with increasing root order for 15 species.....	73
Figure 2.4. Differences in the rate of decline of phosphatase activity expressed on root length basis with increasing root order for 15 species.....	73
Figure 2.5. Differences among species in phosphatase activity expressed on root length basis. For each P status (low P or high P), species are ordered according to their relative basal area; basal area per species decreases from left to right. Error bars represent the 95% confidence intervals; letters above each mean represent Tukey honest significant difference (HSD) groupings ($P \leq 0.05$). Mean values were calculated for 14 species in each P status and from at least two individuals per species in general except for species without error bars.....	74
Figure 2.6. Hierarchical partitioning of the variance in root phosphatase activity expressed on root length basis between sites, N-fixing strategy, and species.	75
Figure 3.1. Projection of species in a Mahalanobis space. Abbreviations: Pase: root tips phosphomonoesterase activity, P: root phosphorus concentration, N: root nitrogen concentration, RTD: root tissue density, D: diameter, BrInt: branching intensity, Arbus: arbuscule by length and SRL: specific root length.....	91
Figure 3.2. Differences in root functional traits between sites of contrasting P availability. Error bars represent the 95% confidence intervals; letters above each mean represent Tukey's honestly significant difference (HSD) groupings ($P \leq 0.05$). Mean expected values (in red) were calculated from 18 species, totaling 44 aggregate samples across three plots at each contrasting exchangeable P site.....	92
Figure 3.3. Differences in AM colonization among plots of contrasting P availability. Error bars represent the 95% confidence intervals; letters above each mean represent Tukey's honestly significant difference (HSD) groupings ($P \leq 0.05$). Mean expected values (in red) were calculated from 18 species, totaling 44 aggregate samples across three plots at each contrasting exchangeable P site.....	93
Figure 3.4. Pearson correlation among root functional traits. Stars are intended to indicate the levels of significance for four of the most commonly used levels. (*) = $P < 0.05$, (**) = $P < 0.01$, (***) = $P < 0.001$. Abbreviations: RTD: root tissue density, SRL: specific root length, D: diameter, Pase: root tips phosphomonoesterase activity, Hair_index: root hair length x root hair density, N: root N concentration, BrInt: branching intensity and Arbus: arbuscule by	

length. Correlation coefficients were derived from 18 species, totaling 44 aggregate samples across three plots at each contrasting exchangeable P site.94

Figure 3.5. Differences in root morphology between two co-occurring species in P-poor soil. a) *Aspidosperma spruceanum* displaying thick, poorly branched roots in the mineral horizon (between 10 and 20 cm approximatively) and b) *Tapirira guinanensis* displaying small diameter, highly branched roots in topsoil (between 1 and 5 cm approximatively). White bars represent the selection threshold for fine roots based on root orders.96

Figure 4.1. Projection of species in a Mahalanobis space formed by the two first principal components. Permanova results are annotated in the top left corner. Panel (a) principal component analysis performed on root functional traits, panel (b) performed on leaf functional traits and panel (c) distance-based analysis results. Abbreviations: SLA: specific leaf area, Thick: leaf thickness, P: leaf phosphorus concentration, N: leaf nitrogen concentration, Mn: leaf manganese concentration, LTD: leaf tissue density, RTD: root tissue density, SRL: specific root length, BrInt: branching intensity, D: root diameter, AM: arbuscular mycorrhizal colonization, ECM: ectomycorrhizal colonization, ERM: ericoid colonization, RHL: root hair length and RHD: root hair density. Strategy abbreviations: AM: arbuscular mycorrhizal host, ECM: ectomycorrhizal host, AM-ECM: dual arbuscular mycorrhizal and ectomycorrhizal host, ERM: ericoid mycorrhizal host and NM: non-mycorrhizal. 112

Figure 4.2. Fourth-corner analysis produced on the vegetation cover (Hellinger transformation), leaves (a) and roots (b) functional traits (normalized) within a cumulative relative cover of 75% and soil descriptors (normalized). For trait abbreviations, see Figure 4.1. The stars indicate the level of significance: (.) = $P < 0.1$, (*) = $P < 0.05$, (**) = $P < 0.01$ and (***) = $P < 0.001$ 114

Figure 4.3. Community-weighted mean (CWM) values, common species trait values and overall strategies mean relative cover (%) across chronosequence stages 1 to 5. a) CWM leaf trait values, b) *Agonis flexuosa* leaf trait values, c) CWM root trait values, panel d) *Agonis flexuosa* root trait values and e) overall mean relative cover of mycorrhizal types across the chronosequence. No linear analyses were performed on CWM, since these analyses were performed in the fourth-corner analysis. Error bars in panel e) represent represent the 95% confidence intervals; letters above each mean represent Tukey honest significant difference (HSD) groupings ($P \leq 0.05$). For trait and strategy abbreviations, see Figure 4.1. 116

Figure 4.4. Leaf economic spectrum and root economic spectrum coinertia. RV coefficient is high when both structures vary along a similar axis, regardless of direction, and low when they vary independently. For unweighted root and leaf traits a) and for leaf and root traits weighted by

relative cover b). Green is associated with foliar traits and brown with root traits. For trait abbreviations, see Figure 4.1. 117

Figure S4.1. Dual representation of principal component analysis individual component inertia performed on observed and permuted data. Blue lines correspond to inertia axis values between the 5% and 95% quantiles based on 10,000 permutations and red to the observed inertia. a) root traits and b) leaf traits. 128

Figure S4.2. Overall mean a) leaf trait and b) root trait values by strategy. Strategy abbreviations: AM: arbuscular mycorrhizal association, ECM: ectomycorrhizal association, ERM: ericoid association and NM: Non-mycorrhizal. For trait abbreviations, see Table S4.6 and S4.7. For strategy abbreviation see Table S4.2. In panels, error bars represent normalized standard deviation. 128

Figure S4.3. Normalized root and leaf traits of aggregated stage 3 samples. In figures, 0 represents the overall chronosequence mean. For trait abbreviations, see Table S4.6 and S4.7. For strategy abbreviation see Table S4.2. 129

Figure S4.4. Normalized root and leaf traits of aggregated stage 5 samples. In figures, 0 represents the overall chronosequence mean. For trait abbreviations, see Table S4.6 and S4.7. For strategy abbreviation see Table S4.2. 130

Figure 5.1. Schématisation des patrons de corrélations entre l'activité des phosphatases, la concentration d'azote racinaire et la longueur racinaire spécifique en fonction de la variation du ratio entre le phosphore organique et inorganique du sol. Il convient de noter que la longueur des vecteurs associés aux phosphatases ne reflète pas la magnitude de leur activité. Le manque de standardisation dans la mesure de l'activité des phosphatases limite les comparaisons entre les études. Abréviations : P_o : phosphore organique; P_i : phosphore inorganique; SRL : *specific root length*; N: *root nitrogen concentration* and Pase : activité des phosphatases. 139

Liste des sigles et abréviations

A_n: Nutrient productivity relative to carbon assimilation

AIC: Akaike information criterion

Al³⁺: Aluminum cation

AM: Arbuscular mycorrhizal

AM-ECM: Dual arbuscular mycorrhizal - ectomycorrhizal

Arbus: arbuscule by length

ATP: Adénosine triphosphate

BrInt: branching intensity

C: Carbon

Ca²⁺: Calcium cation

CO₂: Carbon dioxide

CWM: Community-weighted mean

D: Diameter

DOI: Digital object identifier

et al.: And collaborators

ECM: Ectomycorrhizal

ERM: Ericoid mycorrhizal

Fe³⁺: Ferric cation

GLM: Generalized linear model

GLS: Generalized least square

Hair_index: Root hair index

HSD: Honest significant difference

H₂SO₄: Sulfuric acid

K⁺: Potassium cation

KOH: Potassium Hydroxide

LM: Linear model

LES: Leaf economic spectrum

LTD: Leaf tissue density

Mg²⁺: Magnesium cation

Mn: Manganese

[Mn]: Manganese concentration

N: Nitrogen

[N]: Nitrogen concentration

Na⁺: Sodium cation

NUE: Nutrient use efficiency

Org C: Organic carbon

P: Phosphorus

[P]: Phosphorus concentration

Pase: Phosphatase activity

PC: Principal component

PCA: Principal component analysis

P_i: Relative abundance of species_i

PME: Phosphomonoesterase

Resin P: Directly available phosphorus

RES: Root economic space

RHD: Root hair density

RHL: Root hair length

RTD: Root tissue density

RV: Shared inertia coefficient

SLA: Specific leaf area

SRL: Specific root length

Sqs: Squares

Thick: Thickness

T_i: Species trait _i

Tr: Nutrient residence time

Remerciements

Mes premiers remerciements sont dédiés aux étudiant·e·s qui, au cours de leur parcours, m'ont apporté une aide inestimable en laboratoire ou sur le terrain. Pour obtenir les données nécessaires à la complétion de ma thèse, j'ai dû mener plusieurs campagnes d'échantillonnage dans des milieux reculés et dans des conditions extrêmement difficiles. Je tiens à remercier de tout cœur David Poissant et Caroline Fink, qui ont accepté de séjourner 4 mois dans le 'bush' australien en supportant les piqûres et les morsures d'insectes. Je tiens également à exprimer ma profonde gratitude envers Arca Arguelles-Caouette, qui a acceptée de passer 3 mois en forêt tropicale en supportant les attaques incessantes des acariens. Sans vous, la taille de mon échantillonnage aurait été insignifiante. Je tiens également à exprimer toute ma gratitude envers les étudiant·e·s qui m'ont apporté leur aide dans l'extraction de mes données en laboratoire : Madeleine Trickey Massé, Renaud Boulec, Léa Gagnon-Labrosse et Mathilde Sirlin. Votre contribution a été d'une importance cruciale pour le succès de ma thèse. Je tiens également à remercier le *Smithsonian Tropical Research Institute* de m'avoir permis d'échantillonner sur leur réseau de parcelles en forêt tropicale, ainsi que l'*University of Western Australia* de m'avoir offert l'opportunité d'échantillonner sur la chronoséquence de sol de Warren. J'étends mes remerciements à Dayana Agudo, Aleksandra Bielnicka, Julio Rodriguez, Hans Lambers, Greg Cawthray et Pauline Yeung, qui m'ont apporté bénévolement une aide inestimable lors de mes séjours à l'étranger. Je tiens à remercier spécialement deux personnes d'une générosité hors du commun : Sharyn et Shaun Cody. Vous avez été comme une deuxième famille lors de mon séjour en Australie, et vos qualités humaines resteront toujours pour moi un objectif à atteindre.

Je remercie également mes collègues académiques devenus de bons ami·e·s : Vlad Parasquive, Fabien Cichonski, Élisée Emmanuel Dabré, Érik L'Heureux et Maria Juliana Losada. Nos discussions ont enrichi ma compréhension de l'écologie végétale et votre aide fut inestimable. Merci à mes ami·e·s en dehors du monde académique : Julie, Olivier et Hélène. Le tact avec lequel vous avez soutenu mes longs monologues lors de mes moments d'excitation était d'un charme incroyable.

Je tiens à souligner l'importante contribution de différents organismes gouvernementaux et privés qui ont soutenu financièrement mon travail, du baccalauréat au doctorat, à travers différentes

bourses d'études et prix : le Fonds de recherche du Québec – Nature et technologie (FRQNT), le Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada (CRSNG), le *Smithsonian Tropical Research Institute* (STRI), le Centre de la science de la biodiversité du Québec (CSBQ), l'Institut de recherche en biologie végétale (IRBV), la Faculté des études supérieures et postdoctorales (FESP) et la Faculté des arts et des sciences (FAS) de l'Université de Montréal. Merci pour votre engagement continu envers la relève étudiante en recherche. Je tiens également à remercier Daniel Boisclair pour avoir facilité mon changement de directeur de recherche et pour son soutien financier. Finalement, je tiens à exprimer toute ma gratitude envers ma tante Michelle Leduc et mon oncle André Mayers pour leur soutien financier. Cette aide a représenté non seulement un appui crucial, mais également un encouragement symbolique de grande importance pour moi.

Chapitre 1 - Introduction

1.1. Introduction générale : Distribution des plantes, utilisation et acquisition des ressources

La distribution des espèces végétales est fortement influencée par la disponibilité en lumière, en CO₂, en eau et en nutriments minéraux, lesquels sont acquis par leurs organes servant d'interface directe avec les ressources : les feuilles et les racines. Étant donné que la disponibilité des ressources varie à travers le temps et l'espace, les espèces végétales peuvent ajuster leur forme et leur fonctionnement global, y compris celui de leurs organes dédiés à l'acquisition, afin d'optimiser l'utilisation et l'acquisition des ressources. Cependant, les espèces présentent des limites biophysiques différentes concernant la modification globale de leur forme et de leur fonctionnement, ainsi que celle de leurs organes d'acquisitions (Weiher et al., 1999). Il en résulte que leur survie, leur croissance, leur reproduction et donc leur distribution sont influencées par ces contraintes biophysiques. Par exemple, à l'échelle globale, le climat représente le facteur ayant le plus d'impact sur la distribution des plantes (Chapin, Matson, & Vitousek, 2011). Les variations climatiques le long d'un gradient altitudinal induisent, toutefois, des variations dans les facteurs édaphiques, tels que le taux de dégradation de la matière organique (Kirschbaum, 1995). Ces variations du taux de dégradation de la matière organique et les variations de la disponibilité des nutriments y résultant, à l'échelle globale, ont un impact également significatif sur le fonctionnement des végétaux et, par conséquent, sur leur distribution (Read, 1991; Read & Perez-Moreno, 2003; Soudzilovskaia et al., 2019; Steidinger et al., 2019). D'autre part, à des échelles spatiales de plus en plus réduites – à l'intérieur des types de végétation induits par le climat – la disponibilité des nutriments exerce un impact prépondérant sur le fonctionnement des végétaux et leur distribution (Chapin, Matson, & Vitousek, 2011; Woodward, 1987).

L'une des caractéristiques qui a été reconnue comme jouant un rôle clé dans notre capacité à distinguer les espèces se distribuant le long de gradients de disponibilité en nutriments réside dans les gains en biomasse par unité de biomasse totale et de temps - le taux de croissance relatif (Chapin, 1980; Craine, 2009; Grime, 1977; Lambers & Poorter, 1992; Tilman, 1988). Les espèces adaptées aux habitats favorables, où les nutriments abondent, affichent un taux de croissance relatif plus élevé que celles adaptées aux habitats défavorables où la disponibilité des nutriments est limitée (Chapin, 1980; Poorter & Remkes, 1990; Vicca et al., 2012). La disponibilité des nutriments

du sol, en particulier de l'azote et du phosphore, représente le facteur principal influençant le taux de croissance relatif et donc la distribution des plantes. La disponibilité des nutriments est essentielle pour appréhender les variations des taux de croissance, car ils sont des constituants cellulaires importants (*e.g.*, membranes, acides nucléiques et enzymes) (Lambers & Oliveira, 2019). Lorsque les nutriments sont en quantité limitée dans les sols, cela restreint la capacité des plantes à produire de nouvelles cellules, faute de pouvoir assurer l'acquisition d'une quantité suffisante de nutriments pour garantir leur fonctionnement. En revanche, lorsque les nutriments du sol sont abondants, ces derniers ne limitent pas la production de nouvelles cellules. Dans ce contexte, les plantes allouent une quantité importante de nutriments à la croissance, et c'est généralement le carbone, dans cette situation, qui limite leur croissance (Lambers & Poorter, 1992; Vicca et al., 2012). Le carbone joue également un rôle crucial dans la croissance, cependant, son intégration dans la plante, son utilisation au cours de la respiration cellulaire et la synthèse de diverses molécules organiques, pour lesquelles il sert de composant structurel, dépendent de l'utilisation de l'azote et du phosphore par les plantes (Lambers & Oliveira, 2019).

Le phosphore et l'azote, en tant que constituants cellulaires clés, sont également impliqués dans l'ensemble des processus biochimiques soutenant la croissance, tels que la fixation du carbone et leurs propres acquisitions par les racines. L'azote est le principal constituant des batteries d'enzymes qui soutiennent, par exemple, la photosynthèse, processus utilisant l'énergie lumineuse et le CO₂ pour synthétiser des sucres, ainsi que le processus de respiration cellulaire qui emploient l'énergie lumineuse emmagasinée dans les sucres pour accomplir d'autres fonctions métaboliques (Lambers & Oliveira, 2019). Le phosphore joue un rôle clé dans la synthèse des enzymes (Lambers & Oliveira, 2019) et, de manière similaire à l'une des fonctions du carbone, sert de devise énergétique pour l'ensemble des processus métaboliques (Doerner, 2008). La demande en énergie, que celle-ci provienne de la lumière ou des sucres où elle a été subséquentement emmagasinée, se situe généralement dans une localité différente de celle où le processus fournissant l'énergie a eu lieu. Par exemple, lors de la photosynthèse, la synthèse de l'adénosine triphosphate (ATP), une molécule riche en phosphore, permet d'emmagasiner l'énergie lumineuse sous forme de liaisons moléculaires. Cette molécule sert ensuite de source d'énergie lors des réactions indépendantes de la lumière (Lambers & Oliveira, 2019). Par ailleurs, une fois l'énergie de la lumière emmagasinée dans les sucres et transloquée vers les racines, l'ATP synthétisée au cours de la respiration cellulaire

sert également de devise énergétique pour soutenir, par exemple, l'acquisition active des nutriments du sol via des transporteurs transmembranaires (Lambers & Oliveira, 2019). Dans cette perspective, une concentration élevée en azote et en phosphore, tant au niveau foliaire que racinaire, pourrait indiquer que leurs tissus renferment une forte abondance de cellules métaboliquement actives, qui, par exemple, assimilent le carbone ou acquièrent les nutriments du sol rapidement (Lambers & Oliveira, 2019; Reich et al., 2008; Tjoelker et al., 2005).

La relation entre la concentration en nutriments des organes d'acquisition, le taux de fixation du carbone et leur propre taux d'acquisition, et comme il le sera montré ci-dessous, de concert avec la relation inverse entre l'allocation en nutriments et en carbone lors de leur construction (Westoby et al., 2002; Westoby & Wright, 2006), suggèrent que des principes économiques sont à l'origine de ces schémas d'allocations. À ce titre, cela offre également un cadre dans lequel les patrons d'allocation des ressources dans les organes d'acquisition permettent de rationaliser le taux de croissance des espèces ainsi que leur distribution le long de gradients de disponibilité en nutriments (Lambers & Poorter, 1992). Théoriquement, lorsque les nutriments du sol sont abondants, la valeur adaptative des plantes dépend de la maximisation de l'allocation des ressources dans la croissance. Pour y parvenir, les plantes maximisent l'allocation des nutriments tout en minimisant les investissements initiaux en carbone lors de la construction de leurs organes d'acquisitions (Chapin, 1980; Lambers & Poorter, 1992; Westoby et al., 2002; Westoby & Wright, 2006). Cette stratégie renforce le taux auquel elles fixent et acquièrent les ressources, augmentant ainsi leur capacité à allouer du carbone afin de soutenir une croissance rapide, et à rivaliser pour la ressource la plus limitante, qu'il s'agisse d'une ressource aérienne ou souterraine (Campbell et al., 1991; Reynolds & D'Antonio, 1996).

En cas de disponibilité réduite en nutriments, en revanche, les plantes optimisent leur valeur adaptative en maximisant l'allocation du carbone, en minimisant l'allocation des nutriments dans la construction de leurs organes d'acquisitions et en restreignant la production de nouvelles cellules. Cette allocation préférentielle du carbone dans la défense ou la conservation de la faible concentration en nutriments dans les organes d'acquisitions prolonge le temps de résidence des nutriments, améliorant ainsi l'efficacité de leur utilisation (Chapin, 1980; Westoby et al., 2002). Optimiser cette dernière, en termes de temps de résidence, reflète la capacité à maintenir le

métabolisme cellulaire (*e.g.*, taux d'assimilation et d'acquisition des ressources) à faible concentration en nutriments sur le long terme, mais entraîne inévitablement une réduction de la vitesse de ces processus à l'échelle de l'organe (Berendse & Aerts, 1987; Vitousek, 2006). Ce faible taux d'assimilation du carbone, cependant, a peu d'impact sur la valeur adaptative des plantes car ce sont les nutriments et non le carbone qui limitent la croissance dans de telles conditions (Chapin, 1980). Ces schémas opposés d'allocations des ressources, notamment du carbone, dans ces puits alternatifs (*i.e.*, la croissance ou la conservation des nutriments), représentent un compromis écologique fondamental (Chapin, Schulze, & Mooney, 1990) et forment un axe de spécialisation écologique, le long duquel chaque position correspond à une stratégie végétale.

Identifier ces axes de spécialisation, qui généralisent la réponse des végétaux face aux variations des conditions environnementales, est particulièrement important. Tout d'abord, ces axes nous allouent la capacité de mieux comprendre le fonctionnement des végétaux. Deuxièmement, si les changements de fonction des espèces le long de ces axes sont parallèles et coïncident avec les changements abiotiques le long de gradients environnementaux, ils pourraient permettre de prédire la distribution des plantes (Laughlin, 2014; Laughlin et al., 2012; Laughlin & Laughlin, 2013). L'axe de spécialisation décrivant l'économie des ressources, c'est-à-dire le compromis entre la croissance et la conservation des nutriments, s'est avéré être un cadre théorique cohérent pour décrire les variations du fonctionnement des feuilles en réponse à la disponibilité des nutriments (Ordoñez et al., 2009) et les taux de croissance relatifs qui y sont associés (Poorter & Bongers, 2006; Poorter & Remkes, 1990; Reich, Walters & Ellsworth, 1997). Ce même axe de spécialisation, cependant, ne semble pas être en mesure de capturer l'ensemble de la variation du fonctionnement des racines influençant l'acquisition des nutriments (Weemstra et al., 2016). Cela est probablement dû au fait que les racines sont en interface avec un environnement complètement différent de celui des feuilles (Weemstra et al., 2016). D'une part, les ressources aériennes sont plus mobiles (Laliberté, 2017), ce qui signifie que les feuilles n'ont pas besoin d'explorer l'atmosphère pour les acquérir. Les ressources aériennes se présentent sous une seule forme, par exemple le CO₂ est présent sous forme gazeuse uniquement, ce qui contraste avec les ressources souterraines. Ces dernières sont présentes sous une diversité de formes, incluant les formes organiques, inorganiques et même récalcitrantes (Weil & Brady, 2017). Par conséquent, par opposition aux racines, les feuilles n'ont pas besoin de déployer diverses stratégies pour acquérir des ressources sous

différentes formes. De plus, contrairement au sol, l'atmosphère n'est pas le siège d'une vaste communauté de microorganismes avec lesquels les plantes peuvent être en compétition pour l'acquisition des nutriments (Freschet et al., 2021), voire même avec lesquels elles peuvent établir des relations symbiotiques (Basiru, Ait Si Mhand & Hijri, 2023). Ces relations symbiotiques ou ces interactions compétitives sont susceptibles de modifier les stratégies déployées par les racines afin d'acquérir les nutriments (Laliberté, 2017; Nasto et al., 2014; Weemstra et al., 2016).

Lorsqu'une racine se développe dans un sol pauvre ou dans un sol riche où la concurrence pour les ressources est élevée, les plantes peuvent modifier leurs systèmes racinaires de diverses manières afin d'acquérir les nutriments du sol (Raven et al., 2018). Les plantes peuvent favoriser une plus grande exploration du volume du sol en modifiant l'architecture et la morphologie de leurs racines (Lynch, 2019; Eissenstat, 1992), ainsi que l'activité métabolique de leurs racines, notamment le taux d'acquisition des nutriments, par le biais d'une haute concentration racinaire en phosphore et en protéines riches en azote, tels que les transporteurs transmembranaires (Freschet et al., 2021). Les plantes sont également aptes à synthétiser des enzymes hydrolytiques telles que les phosphatases, qui clivent les liaisons ester du phosphore organique, libérant du phosphore inorganique directement accessible pour les plantes (Duff, Sarath, & Plaxton, 1994), et à exsuder des acides organiques tels que des carboxylates qui entrent en concurrence avec le phosphore pour les sites d'échange des particules du sol, augmentant ainsi sa disponibilité (Lambers et al., 2011; Wen et al., 2022). Alternativement, les plantes peuvent également externaliser l'acquisition des ressources en établissant des relations symbiotiques avec des partenaires mycorhiziens ou bactériens, leur permettant ainsi d'accéder à différents bassins de nutriments (*i.e.*, inorganiques, organiques, récalcitrants ou gazeux) au-delà de la rhizosphère (Smith & Read, 2008), et même de l'atmosphère en ce qui concerne la fixation biologique du diazote (Cleveland et al., 1999). Tous ces ajustements de l'architecture et de la morphologie des racines, du degré de symbiose mycorhizienne et de la synthèse d'exsudats racinaires, communément appelés traits fonctionnels, améliorent l'acquisition des ressources du sol et permettent aux plantes d'accéder à différents bassins de nutriments de manière contrastée, vraisemblablement avec des coûts et des avantages différents (Laughlin et al., 2021; Raven et al., 2018; Eissenstat, 1992; McCormack & Iversen, 2019). **Les questions centrales de ma thèse sont les suivantes : comment les traits racinaires sont-ils reliés à la variation de la disponibilité des nutriments ? Comment covarient-ils avec**

les traits foliaires à travers un tel gradient, et est-ce que leur variation conjointe peut s'inscrire à l'intérieur du cadre conceptuel de l'économie des ressources : le compromis entre la croissance et la conservation des nutriments ?

1.2. Traits fonctionnels

Pour accéder directement au fonctionnement des organes végétaux, plusieurs mesures laborieuses et coûteuses en temps sont nécessaires, telles que l'activité photosynthétique, la respiration cellulaire, le taux de renouvellement et la longévité des organes d'acquisition, la translocation du carbone des feuilles vers les racines, le taux d'acquisition des nutriments du sol, etc. Cependant, l'échantillonnage d'un grand nombre d'espèces dans plusieurs communautés le long de forts gradients environnementaux est nécessaire pour étudier le fonctionnement des plantes et son impact sur leur distribution. Cela est problématique, car il est inconcevable d'inclure l'ensemble de ces mesures sur un grand nombre d'échantillons en raison de contraintes de temps. Les traits fonctionnels offrent une approche puissante pour atténuer cette problématique, car ils fournissent une alternative aux mesures directes mentionnées précédemment, permettent de les approximer et sont relativement moins coûteux en termes de temps.

Les traits fonctionnels des organes d'acquisition sont définis comme des caractéristiques physiologiques, morphologiques, chimiques, symbiotiques et architecturales ayant un impact sur l'acquisition et l'utilisation des ressources (Violle et al., 2007). L'acquisition et l'utilisation des ressources étant centrale pour le bon fonctionnement des organismes, les traits fonctionnels influencent directement la valeur adaptative des plantes en impactant leur survie, leur croissance et leur reproduction (Violle et al., 2007; Violle & Jiang, 2009). L'étude des traits fonctionnels est une approche très prometteuse en écologie des communautés, car elle permet d'apporter une composante mécanistique aux prédictions écologiques concernant la distribution des végétaux et l'assemblage des communautés (Shipley, 2010; Webb et al., 2010; Laughlin & Laughlin, 2013). En portant l'attention sur la fonction plutôt que sur l'identité des végétaux, les traits fonctionnels permettent d'aborder le fonctionnement des végétaux dans un cadre théorique commun et de généraliser la relation entre les plantes et la disponibilité des ressources, ce qui permet d'extrapoler cette relation d'une région à l'autre, et ce, sans la coïncidence de leurs espèces (McGill et al., 2006; Webb et al., 2010; Laughlin, 2014).

1.2.1. Traits fonctionnels foliaires

Les traits fonctionnels foliaires peuvent être classés en différentes catégories : traits morphologiques, chimiques et physiologiques (Tableau 1.1). Dans cette thèse, seuls les traits morphologiques et chimiques foliaires seront abordés, car les traits physiologiques, tels que l'activité photosynthétique, peuvent être approximés par les autres traits (Wright et al., 2004). Les traits morphologiques, tels que la surface foliaire spécifique, l'épaisseur des feuilles et la densité des tissus foliaires, ainsi que les traits chimiques comme la concentration en azote et en phosphore, permettent de décrire le fonctionnement des feuilles en raison de leurs influences sur les interactions avec les ressources aériennes. À titre illustratif, une feuille qui maximise sa surface foliaire spécifique, sa concentration en azote et en phosphore, tout en minimisant son épaisseur et sa densité tissulaire. Résulte en une feuille mince et large et présentant une concentration plus élevée de mésophylle riche en azote, reflétant une abondance marquée de chloroplastes plutôt que de tissus structurels riches en carbone, tels que les fibres et les parois cellulaires. Ces valeurs de traits, ou syndrome de traits, ont une influence positive sur l'interception de la lumière (feuille large) par les chloroplastes (forte concentration en azote et phosphore), ainsi que sur la diffusion du CO₂ vers les sites photosynthétiques (feuille mince). Cela conduit à un impact positif sur le taux de fixation du carbone et son rendement, en raison de l'investissement initial réduit en carbone (faible densité tissulaire et forte surface foliaire spécifique) lors de la construction d'une telle feuille (Reich, Walters, & Ellsworth, 1997; Westoby et al., 2002). La concentration en manganèse foliaire permet d'approximer une adaptation racinaire, car elle reflète la concentration des carboxylates mobilisant le phosphore dans le sol. Le manganèse permet d'estimer cet effet, car tout comme le phosphore, il est mobilisé par ces derniers, mais s'accumule dans les vacuoles foliaires, ainsi, mesurer sa concentration permet d'approximer la mobilisation du phosphore (Lambers et al., 2015a).

Tableau 1.1. Traits fonctionnels foliaires, définitions, approximation de la fonctionnalité chez l'organisme et références associées

Traits foliaires		
Traits architecturaux et morphologiques		
Surface spécifique foliaire ($m^2 g^{-1}$)	Surface d'interception de la lumière et du CO_2 par unité de carbone investi.	Westoby et al. 2002 Wright et al. 2004
Épaisseur des feuilles (mm)	Approximation du ratio des tissus structuraux riche en carbone : mésophylle riche en azote.	Reich et al. 1999
Densité des tissus foliaires ($g v^{-1}$)		Westoby et al. 2002
Traits chimiques		
Concentration en azote foliaire ($mg kg^{-1}$)	L'azote foliaire est impliqué dans tous les processus métaboliques liés à l'assimilation du carbone, mais il augmente la palatabilité des feuilles et, par conséquent, accroît leur susceptibilité à l'herbivorie.	Tjoelker et al. 2005 Westoby et al. 2002 Wright et al. 2004
Concentration en phosphore foliaire ($mg kg^{-1}$)	Représente la devise énergétique de la grande majorité des réactions biochimiques dans les feuilles.	Westoby et al. 2002 Wright et al. 2004
Concentration en manganèse foliaire ($mg kg^{-1}$)	Approximation de la mobilisation du phosphore par l'effet de l'exsudation de carboxylates.	Lambers, Hayes, et al., 2015

1.2.2. Traits fonctionnels racinaires

Les organes souterrains sont morphologiquement différents des feuilles, notamment en raison de leurs ramifications prononcées. Cette caractéristique entraîne un manque de standardisation lors de la mesure des traits fonctionnels racinaires, contrairement à la mesure standardisée des traits foliaires, où les fonctions du limbe et du pétiole peuvent être facilement différenciées. Le défi méthodologique découle de la difficulté à distinguer les différentes fonctions remplies par un vaste système racinaire, telles que l'ancrage, le transport et l'acquisition des nutriments, ce qui conduit à une absence de mesure standardisée en ce qui concerne les traits fonctionnels racinaires. Pour cibler la fonction d'acquisition des nutriments, les traits fonctionnels racinaires sont donc généralement mesurés sur les racines les plus distales du tronc, communément désignées comme les racines fines, car ces dernières sont reconnues pour assumer principalement la fonction d'acquisition des nutriments (Freschet, Roumet, & Treseder, 2017; McCormack et al., 2015). Selon une nomenclature basée sur les ordres racinaires - où les racines les plus distales du tronc sont désignées comme des racines d'ordre 1, et les racines de plus en plus près du tronc sont qualifiées d'ordre 2, 3, 4, 5, etc. - il a été suggéré, entre autres, afin de permettre la comparaison des résultats entre les études, de mesurer les traits à l'intérieur des premiers ordres racinaires (Freschet, Roumet, & Treseder, 2017; McCormack et al., 2015).

Les traits fonctionnels des racines fines peuvent être regroupés selon une classification similaire à celle des traits foliaires, auxquels s'ajoutent les traits symbiotiques (Tableau 1.2). Les traits

chimiques, tels que la concentration en azote et en phosphore des tissus racinaires permettent d'approximer l'activité métabolique des racines, reliée majoritairement au taux d'acquisition des nutriments (Freschet et al., 2021; Reich et al., 2008; Tjoelker et al., 2005). Les traits physiologiques, tels que l'activité des phosphatases racinaires, permettent de libérer le phosphore inorganique directement accessible par les plantes à partir des formes organiques (Duff, Sarath, & Plaxton, 1994; Richardson et al., 2005). Les nutriments du sol, toutefois, particulièrement le phosphore, se diffusent relativement lentement dans le sol (Lambers et al., 2006). En raison de cette lente diffusion, leur acquisition par les racines fines engendre la formation d'une coque de diffusion qui délimite la zone d'influence des racines fines et à l'intérieur de laquelle la disponibilité des nutriments est appauvrie (Chapin, Matson, & Vitousek, 2011).

Pour limiter l'impact de ces zones d'appauvrissement sur leur capacité d'acquérir les nutriments, les plantes peuvent déployer des traits racinaires architecturaux et morphologiques qui leur permettent d'explorer la matrice du sol. La longueur racinaire spécifique, le diamètre et la densité des tissus racinaires décrivent l'étendue de cette exploration par unité de carbone investi, tandis que l'intensité de ramification racinaire, lorsque mesurée par unité de longueur de racines fines totales, permet de déterminer si cette exploration est locale ou à longue distance (Freschet et al., 2021). Les racines fines peuvent également déployer des traits leur permettant d'étendre la taille de cette coque de diffusion, précédemment mentionnée, ou d'acquérir les nutriments au-delà de celle-ci. Les racines fines peuvent développer des excroissances à partir de leurs cellules épidermiques : les poils racinaires. La longueur de ces poils permet d'étendre la zone d'influence des racines fines, tandis que leur densité accroît la surface d'échange avec le sol (Lynch & Ho, 2005). Ensemble, la densité et la longueur des poils racinaires contribuent également à stabiliser les nutriments dans la zone d'influence des racines fines (Hallett et al., 2022). Les traits symbiotiques mycorhiziens, dépendant du type d'association, allouent aux plantes l'accès aux diverses formes de nutriments au-delà de la zone d'appauvrissement en nutriment des racines fines (Smith & Read, 2008). Les champignons mycorhiziens arbusculaires améliorent l'accès aux nutriments inorganiques, tandis que les champignons ectomycorhiziens et éricoïdes donnent accès aux nutriments organiques et récalcitrants (Albornoz, Dixon, & Lambers, 2021; Smith & Read, 2008; Ward et al., 2022). Cependant, notre compréhension de la relation entre la disponibilité des nutriments du sol et ces différents patrons de déploiement des traits racinaires reste relativement limitée (Weemstra et al.,

2016; Laliberté, 2017; Weigelt et al., 2021; Laughlin et al., 2021), et cela restreint notre capacité à comprendre le fonctionnement des différents organes, et donc le fonctionnement des plantes dans leur ensemble et leur distribution dans divers environnements.

Tableau 1.2. Traits fonctionnels racinaires, définitions, approximation de la fonctionnalité chez l'organisme et références associées

Traits racinaires	Rationalisations	Références
Traits architecturaux et morphologiques		
Longueur spécifique racinaire ($m\ g^{-1}$)	Longueur racinaire par unité de carbone investie. Approxime les coûts en carbone liés à l'exploration du sol.	Eissenstat, 1992 Freschet et al. 2021 Ostonen et al. 2007 Ryser, 2006
Intensité de ramification racinaire (coiffes longueur racinaire totale ⁻¹)	Une intensité de ramification plus élevée augmente l'exploitation locale du sol, tandis qu'une intensité de ramification plus faible pourrait permettre l'exploration du sol sur de longues distances	Eissenstat et al. 2015 Lynch et al. 2019
Diamètre (mm)	Les racines fines plus épaisses produisent une pression de croissance plus forte ; elles pénètrent généralement mieux les sols denses. De plus, les racines épaisses fournissent un habitat plus adéquat aux champignons mycorhiziens arbusculaires.	Comas, Callahan, & Midford, 2014 Eissenstat et al., 2015 Kong et al., 2014 Liu et al., 2015 Materchera et al. 1992
Densité des tissus racinaires ($g\ v^{-1}$)	Augmente la durée de vie des racines, renforce la résistance mécanique, et diminue la palatabilité des racines. De plus, la réduction de la densité des tissus due à la formation d'aérenchymes peut également réduire les coûts métaboliques associés à l'acquisition du phosphore.	Fan et al. 2003 Lynch, 2019 Ryser, 1996 Ryser, 2006
Longueur des poils racinaires (mm)	Augmentent la surface d'absorption, l'acquisition des nutriments, notamment le phosphore, au-delà de la zone d'influence des racines fines et stabilisent les nutriments dans cette zone.	Bates & Lynch, 2000 Hallett et al. 2022
Densité des poils racinaires (poil m^{-1})		Jungk, 2001
Traits chimiques		
Concentration en azote racinaire ($mg\ kg^{-1}$)	L'azote racinaire est impliqué dans tous les processus métaboliques liés à l'acquisition de nutriments, mais il augmente la palatabilité des racines fines et, par conséquent, accroît leur susceptibilité à l'herbivorie. De plus, il est associé au transport des nutriments et aux composés de défense.	Freschet et al. 2021 Reich et al. 2008 Tjoelker et al. 2005
Concentration en phosphore racinaire ($mg\ kg^{-1}$)	Représente la devise énergétique dans la vaste majorité des réactions biochimiques dans les racines fines.	Doerner, 2008
Traits symbiotiques		
Colonisation mycorrhizienne arbusculaire (AM) (%)	Les champignons AM permettent l'acquisition du phosphore au-delà de la zone d'épuisement en nutriments des racines fines. Les champignons ECM et ERM permettent d'accéder aux formes organiques et récalcitrantes du phosphore ou de l'azote.	Lambers et al. 2006 Philippis et al. 2013
Colonisation ectomycorhizienne (ECM) (%)		Read, 1991
Colonisation mycorrhizienne éricoïde (ERM) (%)		Read & Perez-Moreno 2003
Trait physiologique		
Activité des phosphatases racinaires (Pase; $\mu mol\ mm^{-1}\ h^{-1}$)	Mobilise le phosphore inorganique des formes organiques de ce dernier	Duff, Sarath, & Plaxton, 1994 Richardson et al. 2005

1.2.3. Les pertes de ressources et la longévité des organes d'acquisitions

Pour conclure cette section, l'importance d'un trait clé, non directement mesuré dans cette thèse, à savoir la longévité des organes d'acquisition, sera abordée. Ce trait est crucial pour rationaliser les pertes en ressources liées aux traits foliaires et racinaires promouvant la croissance ou la conservation des nutriments. Le taux métabolique élevé résultant d'une forte teneur en tissus riches en azote métaboliquement actifs par rapport aux tissus structuraux riches en carbone est généralement associé à une longévité réduite, en raison du taux élevé de respiration cellulaire requis pour soutenir une telle activité (Reich et al., 2008; Tjoelker et al., 2005). De plus, ce fort ratio azote : carbone tissulaire induit une réduction des défenses mécaniques (faible densité de tissus structuraux), accroissant la vulnérabilité aux intempéries physiques ainsi qu'une augmentation de la palatabilité des tissus (haute concentration en azote), augmentant la susceptibilité à l'herbivorie. Ces valeurs de traits réduisent davantage la longévité des organes d'acquisition et entraînent des pertes importantes en nutriments par rapport au carbone lors de la sénescence des feuilles et des racines fines (Freschet et al., 2021; Weigelt et al., 2021). Inversement, un faible ratio azote : carbone induit des effets opposés en termes de défenses mécaniques, de palatabilité et d'activités métaboliques, ce qui engendre une longévité étendue, accompagnée de pertes significatives en carbone par rapport aux nutriments lors de la sénescence des organes d'acquisitions (Gu et al., 2011; McCormack et al., 2012; Reich, Walters, & Ellsworth, 1992; Weigelt et al., 2021). Il est pertinent de noter que, bien que la longévité racinaire soit fortement corrélée avec l'axe de spécialisation opposant une forte concentration en azote racinaire et une densité élevée de tissus riches en carbone, elle est également influencée, dans une moindre mesure, par un autre axe de spécialisation (McCormack et al., 2012). Cet axe oppose les racines fines à fort diamètre à celles présentant une forte valeur de longueur racinaire spécifique (Bergmann et al., 2020). Le long de cet axe, les racines fines de grand diamètre sont plus longévives que celles présentant une forte longueur racinaire spécifique (McCormack et al., 2012). Ainsi, tout au long de cette thèse, lorsqu'il sera question des pertes de ressources à travers les différentes stratégies racinaires et foliaires, cela fera référence à leurs traits respectif et au contraste de longévité qu'ils induisent.

1.3. Revue de littérature

1.3.1. Stratégie écologiques, compromis écologiques et variation interspécifique

Les traits fonctionnels étant apte à décrire les compromis écologiques, tels que celui décrivant le compromis entre la croissance et la conservation des nutriments, on ne s'attend pas à ce qu'ils varient indépendamment, mais covarient de manière coordonnée, formant des axes de spécialisation écologique. L'existence de ces axes de spécialisation résulte de l'action d'une pression de contre-sélection sur des combinaisons particulières de valeurs de traits fonctionnels (Donovan et al., 2011; McCormack & Iversen, 2019) et affecte le positionnement des espèces dans un espace formé par les traits (Figure 1.1). Des techniques d'ordination qui utilisent des transformations mathématiques modifiant les coordonnées qui décrivent la position d'objets (*e.g.*, les espèces), dans un espace multidimensionnel permettent de construire un tel espace (Legendre & Legendre, 2012). Ces coordonnées modifiées permettent de représenter les espèces dans un espace réduit comptant seulement deux dimensions. Ces dimensions sont sélectionnées de manière à capturer le plus de variance possible, c'est-à-dire les deux axes qui traversent les distances les plus longues dans un nuage d'objets multidimensionnels tout en étant perpendiculaires l'un à l'autre (Legendre & Legendre, 2012). Les descripteurs (*i.e.*, les traits fonctionnels) des objets, étant structurellement associés à la position des objets, sont affectés par les mêmes transformations que celles subies par les objets pour être représentés dans cet espace réduit. Par conséquent, leurs positions et orientations sont également modifiées. Les descripteurs se superposant aux dimensions expliquant le plus de variance et étant les plus longs sont ceux qui contribuent plus fortement à la construction des axes de spécialisation. Les espèces n'occupent pas entièrement cet espace, les traits fonctionnels peuvent être négativement corrélés en raison des pressions de contre-sélection, reflétant ainsi l'existence de stratégies opposées le long de ces axes de spécialisation (Díaz et al., 2016). Par exemple, les ressources ne peuvent pas être allouées dans la construction d'une feuille de manière à afficher simultanément une forte densité de tissus structurels et une abondance élevée de tissus métaboliquement actifs, car une densité élevée de tissus structurels pourrait limiter la diffusion du CO₂ vers les sites photosynthétiques (Reich & Walters, 1994; Reich, Walters, & Ellsworth, 1997). Les espèces se distribuent le long de ces axes de spécialisation, et chaque position occupée par les espèces représentent une stratégie écologique pouvant être récurrente à l'intérieur comme à travers les biomes (Laughlin, 2014; Laughlin & Laughlin, 2013).

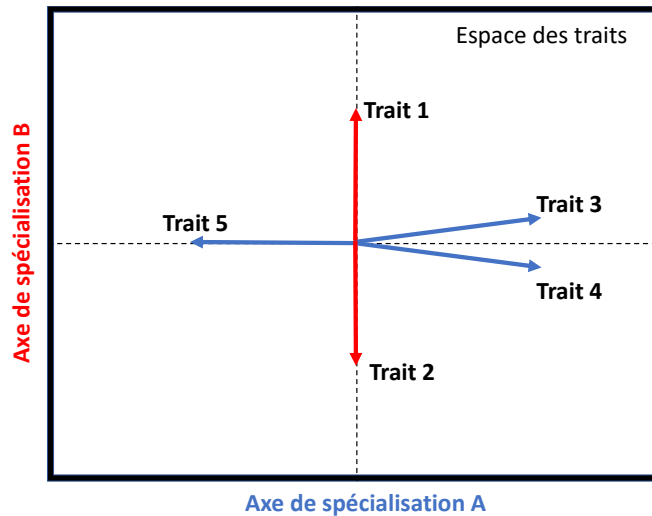


Figure 1.1. Schématisation de l'espace fonctionnel des traits et des axes de spécialisation. Les corrélations entre les traits reflètent les compromis fondamentaux, c'est-à-dire les compromis qui induisent la minimisation de la valeur d'un trait lorsque le trait y étant négativement corrélé est maximisé. Par exemple, l'axe de spécialisation B résulte du compromis entre la maximisation des valeurs du trait 1 ou du trait 2. La position, l'orientation et les corrélations entre les traits dans cet espace représentent la distribution des traits. Bien que non illustré, le positionnement des espèces est intuitif et correspond à leur emplacement dans cet espace des traits. Le positionnement des espèces induit la distribution des traits et ils sont donc structurellement indissociables.

L'un des compromis les plus importants pour décrire et comprendre les spectres de stratégies déployées par les végétaux en réponse à la variation des ressources est celui qui oppose un taux de croissance relatif élevé à un taux de croissance lent et à la conservation des nutriments à l'échelle de la plante entière et au sein des organes d'acquisitions (Chapin, 1980; Craine, 2009; Grime, 1977; Lambers & Poorter, 1992; Tilman, 1982). Ce compromis entre la croissance et la persistance a été largement rapporté par différentes études sur les traits foliaires, à travers et au sein des biomes (Reich, Ellsworth & Walters, 1998; Reich, Walters, & Ellsworth, 1992; Reich, Walters, & Ellsworth, 1997; Reich, Walters, Tjoelker et al., 1998; Reich et al., 1999; Wright et al., 2004). Un taux de croissance relatif élevé dépend des valeurs des traits foliaires qui favorisent la minimisation des pertes en carbone par rapport aux nutriments, tandis qu'un taux de croissance relatif faible ou la persistance des organes dépend des valeurs de traits qui favorisent la minimisation des pertes en nutriments (*i.e.*, une meilleure efficacité de leur utilisation) par rapport au carbone (Chapin, 1980; Craine, 2009; Lambers & Poorter, 1992).

Le spectre de stratégies écologiques défini par l'axe de spécialisation reflétant l'utilisation des nutriments au sein des feuilles, et qui oppose la croissance à la conservation des nutriments, est nommé le spectre de l'économie foliaire (Wright et al., 2004). Ce spectre représente un continuum de stratégies végétales foliaires, allant des feuilles à haut rendement net cumulé en carbone par unité de surface foliaire aux feuilles à faible rendement (Figure 1.2). À l'extrémité favorisant le haut rendement, les feuilles se caractérisent par une surface foliaire spécifique élevée, une concentration élevée en azote et en phosphore, une faible densité de tissu foliaire et une longévité réduite (Westoby et al., 2002; Wright et al., 2004). Ces valeurs de traits garantissent que le taux de fixation du carbone compense rapidement le faible investissement initial en carbone lors de la construction des feuilles, et notamment leur longévité réduite limite l'impact négatif des coûts en carbone liés à la respiration cellulaire de maintenance sur le rendement en carbone (Westoby et al., 2002; Wright et al., 2004). Ces traits entraînent également des pertes massives en nutriments par rapport au carbone lors de la sénescence des feuilles, ce qui leur confère une valeur adaptative élevée dans les milieux riches en nutriments où le carbone, et non les nutriments, limite la croissance, car elles assurent une forte allocation en carbone dans la croissance (Lambers & Poorter, 1992; Wright et al., 2004).

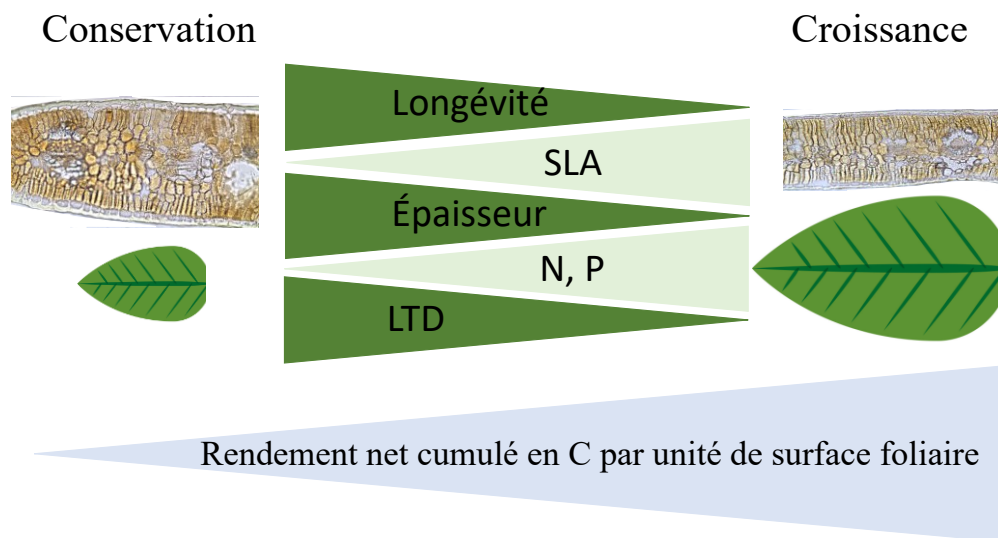


Figure 1.2. Schématisation du spectre de l'économie foliaire. Sur l'image, les photographies de coupes transversales de feuilles (grossissement X200) proviennent de la même espèce (*Agonis flexuosa*). La feuille 'conservative' d'*A. flexuosa* provient d'un sol extrêmement pauvre, tandis que la feuille favorisant la croissance provient d'un sol à haute teneur en nutriments. Abréviations : SLA : leaf specific area; LTD : leaf tissue density; N : concentration en azote foliaire; P : concentration en phosphore foliaire et C : carbone. Figure inspirée de Weemstra et al. (2016).

À l'autre extrémité de ce spectre, les feuilles affichent une forte densité tissulaire, une longévité accrue, une faible surface foliaire spécifique et une faible concentration en azote et phosphore (Wright et al., 2004) (Figure 1.2). Le faible ratio entre l'investissement en azote et celui en carbone lors de la construction de ces feuilles induit de manière inhérente une faible activité photosynthétique et une défense mécanique accrue, respectivement. Cela a un impact négatif sur le rendement en carbone, car le taux de fixation de carbone ne compense pas efficacement le fort investissement initial en carbone et son allocation dans la respiration cellulaire de maintenance (Westoby et al., 2002; Wright et al., 2004). Ces valeurs de traits, cependant, favorisent une meilleure efficacité de l'utilisation des nutriments en raison de leur longévité accrue et du temps de résidence élevé des nutriments. Cette efficacité d'utilisation des nutriments permet aux feuilles de persister et de maintenir un rendement plus faible sur une plus longue période de temps (Westoby et al., 2002; Wright et al., 2004). Ce faible rendement, toutefois, entraîne des pertes massives de carbone, mais limite les pertes en nutriments lors de la sénescence des feuilles. Ensemble, ces valeurs de traits confèrent à ces feuilles une valeur adaptative importante dans les sols pauvres, où ce sont les nutriments et non le carbone qui limitent la croissance, car elles favorisent la conservation des nutriments acquis (Lambers & Poorter, 1992; Wright et al., 2004). Le retour sur les investissements initiaux, est central à l'articulation du spectre de l'économie foliaire, si bien que le spectre de l'économie foliaire est communément référé au spectre 'rapide-lent' en termes de retour en carbone par rapport à son investissement initial (Wright et al., 2004).

Théoriquement, que ce soit pour soutenir un taux de croissance relatif élevé ou faible, l'impact des valeurs de traits fonctionnels racinaires devraient refléter celui des valeurs de traits fonctionnels pour éviter un déséquilibre entre les coûts en ressources relatifs à l'utilisation et l'acquisition des nutriments (Reich, 2014). À cet égard, les traits fonctionnels racinaires, qui influencent l'acquisition des nutriments, devraient refléter l'impact des traits fonctionnels foliaires en favorisant des pertes élevées en nutriments par rapport au carbone en milieux fertiles et des pertes élevées en carbone par rapport aux nutriments en milieu infertile. Conformément à cette hypothèse, on a longtemps supposé que la variation des traits racinaires suivait un continuum unidimensionnel de stratégies écologiques similaires à celui structurant le spectre de l'économie foliaire : le spectre de l'économie racinaire (Reich, 2014; Weemstra et al., 2016). À l'intérieur de ce spectre de l'économie racinaire, chaque trait foliaire était supposé avoir son équivalent racinaire, avec lequel

une corrélation positive était attendue : concentration en azote foliaire - concentration en azote racinaire, densité des tissus foliaires - densité des tissus racinaires, et surface foliaire spécifique - longueur racinaire spécifique (Figure 1.3). De plus, étant donné que les traits racinaires étaient considérés comme les reflets fonctionnels des traits foliaires, le même compromis fondamental entre la maximisation des différentes valeurs des traits structurant le spectre de l'économie foliaire était supposé conduire à des patrons de corrélations identiques au sein de ce spectre de l'économie racinaire, à travers les traits racinaires inclus dans les paires précédemment mentionnées (Figure 1.3) (Freschet et al., 2010; Holdaway et al., 2011; Liu et al., 2010; Pérez-Ramos et al., 2012; de la Riva et al., 2016; Roumet et al., 2016). Notamment, considérant que la dernière paire de traits mentionnée ci-dessus a une incidence similaire sur la variation de la surface d'échange biologique (*i.e.*, surface foliaire et longueur racinaire) par unité de carbone investi pour remplir cette fonction. Cette paire de traits a été conceptualisée comme étant la mieux adaptée pour se coordonner à l'échelle de la plante et expliquer les variations du taux de croissance entre les espèces végétales (Reich, 2014; Weemstra et al., 2016).

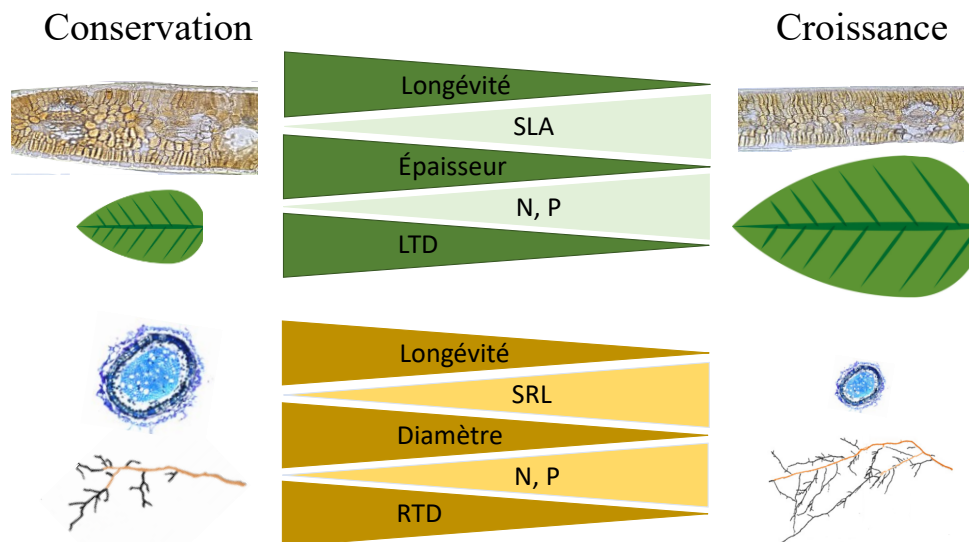


Figure 1.3. Stratégies d'économie des ressources : l'hypothèse d'un spectre unique 'rapide-lent' décrivant la variation interspécifique non contrainte. Valeurs des traits fonctionnels foliaires et racinaires hypothétiques associés à une stratégie d'acquisition ou de conservation des ressources dans le spectre de l'économie foliaire et racinaire. Abréviations : SLA : *specific leaf area*; LTD : *leaf tissue density*; SRL : *specific root length*; N : concentration en azote foliaire ou racinaire; P : concentration en phosphore foliaire ou racinaire and RTD : *root tissue density*. Dans la figure, les images de racines proviennent de McCormack et al. (2015). Figure et légende inspirées de Weemstra et al. (2016).

Le cadre théorique qui supposait l'existence d'un spectre d'économie racinaire reflétant les compromis fondamentaux structurant le spectre d'économie foliaire, cependant, confondait en une seule dimension les traits liés à l'acquisition des nutriments et le seul trait lié à l'exploration du sol intégré, à l'époque, dans l'espace économique racinaire : la longueur racinaire spécifique (*specific root length*, SRL). Suivant ce même cadre, les valeurs élevées de cette dernière étaient conceptualisées comme étant 'rapides'. De plus, étant donné que l'on extrait le diamètre (D) moyen d'un échantillon de racines fines d'une longueur (L) donnée, la variation des autres caractéristiques décrivant leur forme générale (i.e., masse (m) et volume (v)), et donc la variation de leur densité tissulaire (*root tissue density*, RTD), sont soumises aux mêmes contraintes que celles d'un cylindre. Cela implique que le diamètre est structurellement en corrélation négative avec la longueur racinaire spécifique, car les variations de cette dernière sont inversement proportionnelles au carré du diamètre racinaire (Équation 1). Il en résulte qu'un fort diamètre constituait par défaut une valeur de trait 'lente' (Figure 1.3). Cependant, un fort diamètre racinaire, puisqu'il fournit un habitat approprié pour les champignons mycorhiziens arbusculaires, est généralement associé à une colonisation intensive par ces derniers (Comas, Callahan, & Midford, 2014; Kong et al., 2014, Ma et al., 2018). Ainsi, la variation des valeurs des traits le long de l'axe formé par les variations du diamètre et de la longueur racinaire spécifique s'est révélée ne pas être fonctionnellement liée aux schémas opposés de pertes de ressources (i.e., nutriments vs carbone), mais plutôt associée à l'exploration du sol. De plus, pour que les variations des traits racinaires puissent être réduites à une seule dimension, la concentration en azote racinaire était supposée corrélérer positivement et invariablement avec la longueur racinaire spécifique. Cependant, à travers un nombre croissant d'études, la longueur racinaire spécifique s'est avérée indépendante de la concentration en azote racinaire (Weemstra et al., 2016), contrastant avec la constance avec laquelle la surface foliaire spécifique corrèle positivement avec la concentration en azote foliaire (Wright et al., 2004).

$$RTD = \frac{m}{v} \text{ où } v = \frac{\pi \times L \times D^2}{4} \text{ et donc, } RTD = \frac{m \times 4}{\pi \times L \times D^2} \text{ où } m = \frac{\pi \times L \times D^2 \times RTD}{4}$$

$$\text{Ainsi, } SRL = \frac{L}{m} = \frac{4}{\pi \times RTD \times D^2} \quad (\text{Équation 1})$$

L'absence de corrélation entre la concentration en azote racinaire et la longueur racinaire spécifique, ainsi que l'intégration lente de la symbiose mycorhizienne, ont soulevé des doutes quant

à la validité du concept selon lequel la variation des traits racinaires pourrait être résumée en une seule dimension. Ce cadre théorique a progressivement été abandonné à la lumière des preuves issues d'études menées sur un nombre relativement restreint d'espèces (Kramer-Walter et al., 2016; Wang et al., 2018), de revues de littérature exhaustives (Weemstra et al., 2016; Weigelt et al., 2021), et grâce à l'utilisation de vastes bases de données de traits racinaires (Bergmann et al., 2020; Kong et al., 2019; Ma et al., 2018; McCormack & Iversen, 2019; Weigelt et al., 2021). L'ensemble de ces études a démontré que l'espace des traits racinaires était multidimensionnel, contrairement à celui défini par les traits foliaires. La différence de dimensionnalité entre l'espace économique racinaire et le spectre de l'économie foliaire est principalement attribuable au fait que les feuilles et les racines sont en interface avec des environnements radicalement différents (Weemstra et al., 2016). La principale distinction réside dans le taux auquel les ressources diffusent vers les surfaces d'échanges biologiques : tandis que le CO₂ diffuse sans résistance significative, les nutriments du sol diffusent plus lentement, créant ainsi une zone d'appauvrissement en nutriments dans le sol entourant les racines fines : la rhizosphère (Chapin, Matson, & Vitousek, 2011; Eissenstat & Yanai, 1997; Laliberté, 2017). Conséquemment, les racines doivent explorer la matrice du sol pour compenser la formation de ces zones d'épuisement en nutriment. Dans ce contexte, un spectre unidimensionnel, tel que celui définissant le spectre d'économie foliaire, ne suffit pas, à lui seul, à rendre compte de la variation des traits racinaires influençant l'acquisition des nutriments (Chapin, Matson, & Vitousek, 2011; Eissenstat & Yanai, 1997; Laliberté, 2017). L'espace économique racinaire contient deux dimensions indépendantes permettant aux espèces de construire des racines fines 'rapides' ou 'lentes' avec différentes stratégies d'exploration du sol.

La dimension à travers laquelle les espèces, à l'échelle globale, se différencient de manière la plus marquée est celle décrivant un spectre de stratégies liées à l'exploration de la matrice du sol : le gradient de collaboration avec les champignons mycorhiziens arbusculaires (i.e., l'axe diamètre - longueur racinaire spécifique) (Figure 1.4) (Bergmann et al., 2020). Ce spectre de collaboration s'étend des espèces qui externalisent l'exploration du sol en établissant des relations symbiotiques avec des champignons mycorhiziens arbusculaires aux espèces autonomes explorant le sol par l'intermédiaire de racines fines présentant des valeurs élevées de longueur racinaire spécifique (Bergmann et al., 2020). Les espèces 'collaboratrices', en investissant une grande quantité de carbone par unité de longueur de racines fines - ce qui se traduit par un diamètre important - créent

un environnement propice à une colonisation extensive par les champignons mycorhiziens arbusculaires (Comas, Callahan, & Midford, 2014; Eissenstat et al., 2015; Kong et al., 2014; Liu et al., 2015, Ma et al., 2018). Alors que les espèces autonomes dans l'acquisition des nutriments allouent une quantité relativement faible de carbone par unité de longueur de racines fines, pour remplir la même fonction. Par contre, que les plantes favorisent l'externalisation de l'exploration du sol ou qu'elles privilégient l'autonomie dans cette fonction, l'ajustement de la longévité et du taux renouvellement des organes d'acquisitions, qu'ils soient d'origine végétale ou fongique, demeure le mécanisme le plus important par lequel l'allocation en carbone liée à l'exploration du sol peut être ajustée (Chapin, Matson, & Vitousek, 2011; O'Brien, Brown & Moll, 2007). Conséquemment, à long terme, il devient difficile de prédire quelle stratégie est la plus économique en termes de carbone.

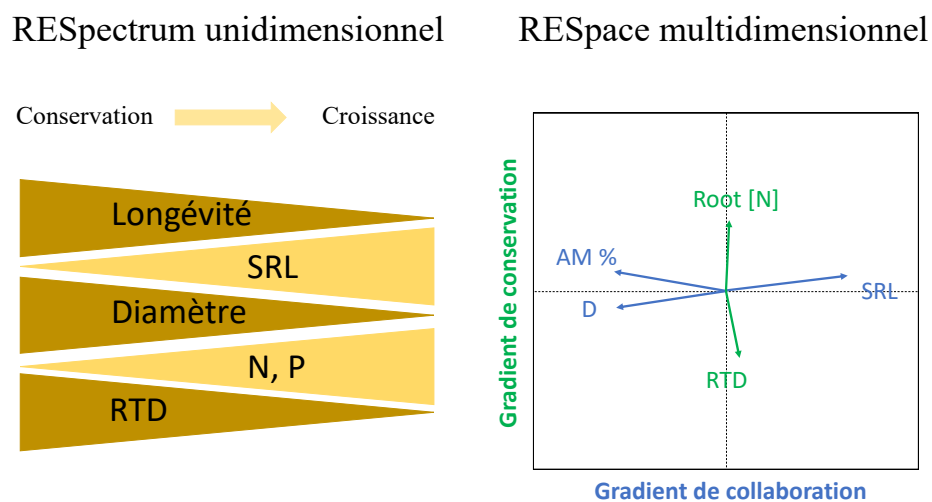


Figure 1.4. Traits racinaires clés constituant le spectre de l'économie racinaire unidimensionnel et les dimensions indépendantes de l'espace économique racinaire multidimensionnel. Abréviations : RESpectrum: *root economics spectrum*; RESpace: *root economic space*; SRL : *specifique root length*; D : *diameter*; N et [N] : *root nitrogen concentration*; P : *root phosphorus concentration*; RTD : *root tissue density* et AM%: *arbuscular mycorrhizal colonization*. Légende et figure modifiées de Wen et al. (2022).

La difficulté de prédire les bénéfices nets de ces différentes stratégies, c'est-à-dire la relation entre les coûts absolus et les bénéfices bruts, est la principale raison sous-tendant la difficulté d'appréhender leurs bilans en carbone. Les hyphes mycorhiziens arbusculaires requièrent moins de carbone par unité de longueur que les racines fines lors de leur construction (Fitter, 1991; Raven et al., 2018). Cependant, en tenant compte de la faible longévité des champignons hyphes acquisitifs

des mycorhiziens arbusculaires – étant de 20 à 100 fois inférieure à la longévité des racines fines (Friese & Allen, 1991; Burke & Raynal, 1994; Staddon et al., 2003; McCormack et al., 2012) – ainsi que de la forte respiration cellulaire (Jakobsen & Rosendahl, 1990) associée à un taux élevé d'acquisition de nutriments (Jakobsen, Abbott, & Robson, 1992), et au déploiement et au maintien d'un réseau étendu d'hyphes. Cela conduit les racines fines colonisées à recevoir en moyenne de 4 % à 20 % plus de carbone que les racines fines non colonisées (Smith & Read, 2008). Ce coût en carbone plus élevé, cependant, pourrait s'accompagner de bénéfices bruts plus importants. Le taux d'acquisition de phosphore par unité de longueur des hyphes est de 2 à 4 fois supérieur à celui par unité de longueur des racines fines (Jakobsen, Abbott, & Robson, 1992). Cette différence pourrait entraîner une translocation accrue du phosphore vers les feuilles, modifiant ainsi le taux d'assimilation du carbone et exerçant potentiellement une influence positive sur le bilan carbone associé à l'exploration externe du sol (Smith et al., 2011). La difficulté de prédire quelle stratégie est la plus économique en termes de carbone est davantage illustrée par le fait qu'un haut degré de colonisation a été associé aux espèces à croissance rapide dans une étude menée en milieu naturel (Roumet, Urcelay & Díaz, 2006), tandis qu'une autre étude, également conduite en milieu naturel, n'a pas observé de relation entre le taux de colonisation et le taux de croissance relatif des plantes (Comas & Eissenstat, 2004). Cette difficulté est d'autant plus mise en évidence par la proposition de l'existence d'un continuum de relations symbiotiques allant du parasitisme, indiquant un impact négatif sur la croissance de la plante, au mutualisme, indiquant un effet positif sur la croissance de la plante (Johnson, Graham, & Smith, 1997).

La deuxième dimension est fonctionnellement analogue au spectre de l'économie foliaire et a été identifiée comme le gradient de conservation des ressources (*i.e.*, l'axe concentration en azote - densité des tissus racinaires) (Bergmann et al., 2020) (Figure 1.4). Le long de ce continuum de stratégies, les racines fines longévives qui maximisent l'efficacité de l'utilisation des nutriments s'opposent aux racines fines acquisitives à faible longévité (Bergmann et al., 2020). Cette opposition entre ces syndromes de traits, sépare de manière similaire au spectre de l'économie foliaire, les racines fines 'rapides' et 'lentes' en fonction de la variation du ratio carbone : azote tissulaire (Bergmann et al., 2020; Weigelt et al., 2021). De hautes valeurs de ce ratio indiquent une forte densité tissulaire et une faible concentration en azote, ce qui favorise la défense mécanique mais réduit la capacité d'acquisition des nutriments, tandis que de faibles valeurs de ce ratio

réduisent les défenses mécaniques en faveur d'une forte capacité d'acquisition des nutriments (Bergmann et al., 2020; Freschet et al., 2021). Les variations de ce ratio, allant des valeurs les plus basses aux plus élevées, peuvent également refléter la minimisation des pertes en carbone au détriment des pertes en nutriments, favorisant l'allocation du carbone à la croissance et allouant potentiellement aux racines une valeur adaptative importante dans les sols riches, d'une part. D'autre part, la minimisation des pertes en nutriments au dépend des pertes en carbone, pourrait conférer aux racines une valeur adaptative importante dans les sols pauvres où les nutriments limitent la croissance plutôt que le carbone (Craine, 2009). L'identification du gradient de conservation a conduit à celle des spectres 'rapide-lent' à l'échelle des feuilles et des racines qui pourraient se coordonner à l'échelle de la plante, et ce en dépit de la différence de dimensionnalité intrinsèque entre ces espaces des traits. Conformément à la parité fonctionnelle attendue entre le fonctionnement des feuilles et des racines (Reich, 2014), les extrémités 'rapides' du spectre de l'économie foliaire et du gradient de conservation racinaire devraient être associées et leur coordination devrait constituer un spectre unique 'rapide-lent' (Reich, 2014) (Figure 1.5).

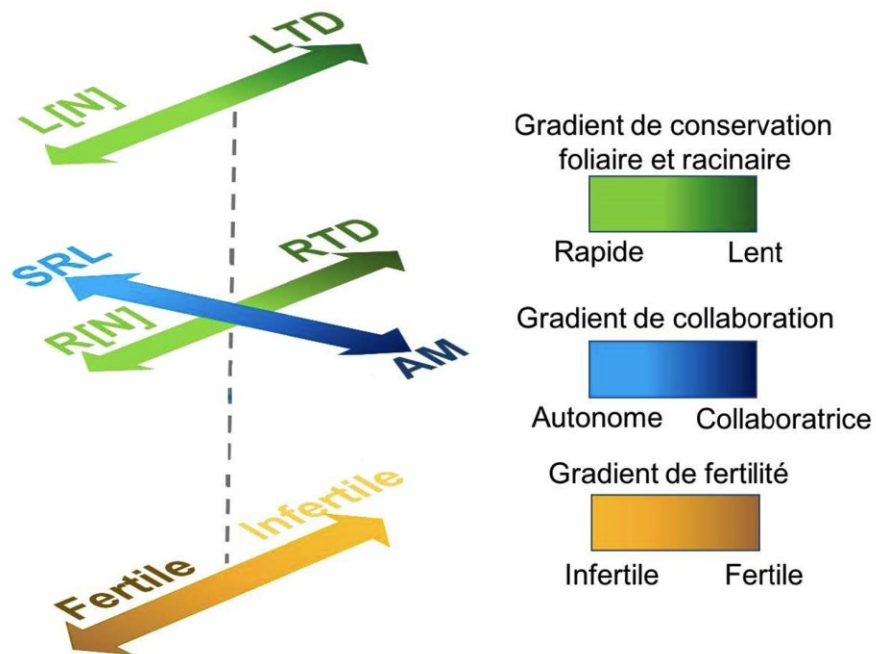


Figure 1.5. Stratégies d'économie des ressources : l'hypothèse d'un spectre unique 'rapide-lent' décrivant la variation interspécifique contrainte par la fertilité des sols et qui pourrait expliquer les différences de taux de croissance relatif entre les espèces adaptées aux habitats fertiles et infertiles. Abréviations: L[N] : *leaf nitrogen concentration*; LTD : *leaf tissue density*; R[N] : *root nitrogen concentration*; RTD : *root tissue density*; SRL : *specific root length* et AM : *arbuscular mycorrhizal colonization*. Figure inspirée de Weigelt et al. (2021).

La revue de littérature la plus récente portant sur la coordination entre les traits racinaires et foliaires (Weigelt et al., 2021), s'appuyant sur 59 études, a montré que la fréquence à laquelle les traits du spectre de l'économie foliaire et ceux du gradient de conservation corrélaient ensemble, de telle sorte que la concentration en azote foliaire et racinaire était positivement corrélée, était bien supérieure à celle observée avec les traits racinaires structurant le gradient de collaboration (Figure 1.6). Ce résultat a fourni des évidences supportant la coordination entre le spectre de l'économie foliaire et le gradient de conservation des ressources racinaires (*i.e.*, l'axe concentration en azote - densité des tissus racinaires) (Weigelt et al., 2021), ainsi que l'existence d'un spectre unique 'rapide-lent' à l'échelle de la plante (Reich, 2014) (Figure 1.5). Les études de Wright et al. (2004), Bergmann et al. (2020) et Weigelt et al. (2021) ont apporté d'importantes contributions en étudiant, sur un nombre impressionnant d'espèces, la variation interspécifique des traits foliaires, racinaires et leur coordination, respectivement. Cependant, afin de confirmer la validité d'un cadre théorique capable d'expliquer les différences de taux de croissance relatif entre les espèces adaptées aux habitats fertiles et infertiles, et qui renforce nos connaissances relatives à la distribution des plantes, il est essentiel d'étudier l'association entre chaque dimension de l'espace des traits foliaires et racinaires et la variation de la disponibilité des nutriments.

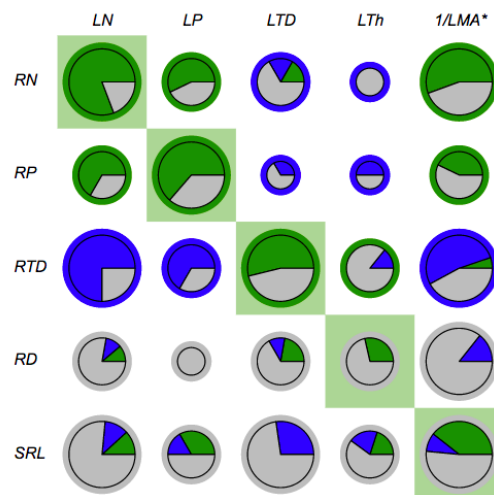


Figure 1.6. Résultats de la revue de 59 articles sous forme de diagrammes circulaires. Abréviations: LN: *leaf nitrogen concentration*; LP: *leaf phosphorus concentration*; LTD: *leaf tissue density*; Lth: *leaf thickness*; LMA: *leaf mass area*; RN: *root nitrogen concentration*; RP: *root phosphorus concentration*; RTD: *root tissue density*; RD: *root diameter* et SRL: *specific root length*. Noter que 1/LMA est égal à SLA: *specific leaf area*. Légende circulaire: gris: pourcentage d'études affichant des relations non significatives, bleu: pourcentage d'études affichant des corrélations négatives significatives, vert: pourcentage d'études présentant des corrélations positives significatives. Figure modifiée et légende (traduite et simplifiée) tirée de Weigelt et al. (2021).

Les études précédemment mentionnées ont examiné la variation interspécifique des traits à l'aide de bases de données mondiales, ce qui a principalement révélé les différences fonctionnelles en termes morphologiques, physiologiques et chimiques entre les espèces au sein et entre les biomes. Cependant, la fréquente absence de métadonnées dans ces banques, telles que la disponibilité en nutriments, entraîne que le lien entre les traits fonctionnels et le contexte environnemental n'est pas clairement explicité. Autrement dit, les différences fonctionnelles observées au sein des espèces distribuées aux extrémités des axes de spécialisation, déduites de la variation interspécifique non contrainte, ne coïncident pas nécessairement avec les différences fonctionnelles observées au sein des espèces distribuées aux extrémités d'un gradient de disponibilité des nutriments. Plus spécifiquement, les axes de spécialisation identifiés à l'aide des banques de données mondiales ne se coordonnent pas nécessairement avec les gradients environnementaux, tels que ceux capturant la variation de la fertilité des sols, c'est-à-dire qu'ils ne se superposent pas nécessairement à ces derniers. Dès lors, à supposer que les espèces étaient contraintes d'être ordonnées en fonction de leur position le long d'un gradient de fertilité, la distribution des traits dans les espaces des traits foliaires et racinaires pourrait potentiellement former des axes de spécialisation différents. L'intégration de la fertilité des sols est fondamentale pour comprendre la distribution des plantes, car la variation interspécifique non contrainte des traits pourrait se limiter à décrire les différences fonctionnelles entre espèces ou groupes d'espèces, sans être en mesure de décrire les stratégies pouvant être récurrentes à des positions relativement précises le long des gradients de disponibilité des nutriments. Par conséquent, des études supplémentaires sont nécessaires pour comprendre l'effet de la disponibilité des nutriments sur la distribution des traits racinaires et foliaires et leur coordination. Améliorer notre compréhension de l'alignement des axes de spécialisation, identifiés à l'aide de bases de données mondiales, à la variation de la disponibilité des nutriments est essentiel pour renforcer nos connaissances relatives à la distribution des plantes. Par conséquent, une partie des objectifs des chapitres 3 et 4 de cette thèse consistera à déterminer si ces axes de spécialisation, qui reflètent les différences fonctionnelles globales entre espèces, sont également cohérents pour décrire les différences fonctionnelles entre espèces adaptées aux habitats fertiles et infertiles.

1.3.2. Variation interspécifique et fertilité des sols

En théorie, la relation entre la disponibilité des nutriments et le compromis entre la croissance et la conservation des nutriments est bien rationalisée. Les espèces végétales répondent à un compromis

fondamental entre la maximisation de leur croissance dans des sols riches et la conservation des nutriments dans un contexte environnemental moins favorable (Chapin, 1980; Craine, 2009; Grime, 1977; Lambers & Poorter, 1992; Poorter & Remkes, 1990). Une étude réalisée à l'aide d'une base de données mondiales comprenant 49 forêts de types différents (feuillus, conifères et mixtes) dans différentes zones climatiques (boréales, tempérées et tropicales) a confirmé cette relation (Vicca et al., 2012). Les forêts situées sur des sols riches en nutriments (*i.e.*, phosphore, azote et eau) allouent une plus grande proportion du carbone fixé annuellement à la production nette de biomasse que les forêts situées sur des sols pauvres (*i.e.*, 58% et 42% respectivement) (Vicca et al., 2012). Par contre, une autre étude combinant 14 expériences de fertilisation sur un réseau de parcelles en forêt tropicale présentant une disponibilité contrastée en nutriments a rapporté qu'après 15 ans d'ajouts chroniques de nutriments, leurs résultats n'ont fourni pratiquement aucune évidence que les nutriments limitent la croissance des arbres (Wright et al., 2018). Cependant, les réponses des plantes et des communautés variaient, allant d'une augmentation du métabolisme (*e.g.*, photosynthèse et conductance stomacale) à une augmentation de la production de litière, de la biomasse et des taux de renouvellement des racines fines (Wright et al., 2018), indiquant un changement général vers une stratégie 'rapide'.

Les connaissances sur la relation entre la variation des stratégies écologiques au niveau des feuilles et la disponibilité des nutriments du sol a atteint un consensus. C'est-à-dire que le positionnement des espèces le long du spectre de l'économie foliaire, décrivant les différences fonctionnelles foliaires entre les espèces, coïncide avec leur position le long du gradient de disponibilité des ressources. En ce sens, les stratégies végétales 'rapides' ou 'lentes' peuvent être directement prédites à partir des traits foliaires (Wright et al., 2004), et ces mêmes stratégies, lorsque définies avec les traits foliaires, sont concrètement associées aux sols riches et pauvres, respectivement (Jager et al., 2015; Ordoñez et al., 2009) et au taux de croissance relatif des espèces (Poorter & Bongers, 2006; Poorter & Remkes, 1990; Reich, Walters, & Ellsworth, 1997). Cependant, les connaissances parallèles sur les combinaisons particulières de traits fonctionnels racinaires représentant des stratégies récurrentes à travers des gradients de disponibilité en nutriments sont moins bien établies. Par exemple, la réponse du gradient de conservation des ressources racinaires (l'axe concentration en azote - densité des tissus racinaires) à la disponibilité des nutriments semble généralement stable, de telle sorte que les concentrations élevées d'azote racinaire sont couramment

associées aux sols plus fertiles (Craine et al., 2001; Ding et al., 2020; Hendricks et al., 2000; Holdaway et al., 2011; Kramer-Walter et al., 2016; Li et al., 2019). Cependant, Prieto et al., (2015) n'ont trouvé aucune relation entre la fertilité des sols et la concentration en azote racinaire. De plus, Roumet et al. (2016) ont mis en évidence une corrélation entre l'augmentation de la concentration en azote racinaire et une réduction du pH du sol, cette baisse de pH étant généralement liée à une diminution de la disponibilité des nutriments (Barrow & Hartemink, 2023). De manière similaire, Wen et al. (2022) ont suggéré, en se basant sur les stratégies déployées par les espèces adaptées aux habitats à très faible disponibilité en nutriments, que l'augmentation de la concentration en azote racinaire peut être associée à une diminution de la fertilité. Ces espèces, appartenant aux familles des Proteaceae, Cyperaceae, Pinaceae ou Salicaceae, se distinguent par leur forte concentration en azote racinaire, qui est liée à leurs stratégies d'acquisition des nutriments. Cette stratégie implique le relâchement rapide d'exsudats mobilisant les nutriments (*e.g.*, carboxylates et composés favorisant la minéralisation de l'azote par les microorganismes), ce qui nécessite un métabolisme rapide et une augmentation des transporteurs transmembranaires riches en azote (Funayama-Noguchi et al., 2021; Lambers et al., 2015b; Shane et al., 2004). Ensemble, cela suggère que des stratégies racinaires 'rapides', caractérisées par une forte capacité d'acquisition, pourraient être avantageuses à la fois en milieu riche et en milieu pauvre en nutriments, remettant ainsi en question la cohérence d'un spectre unique 'rapide-lent' à l'échelle de la plante (Figure 1.7).

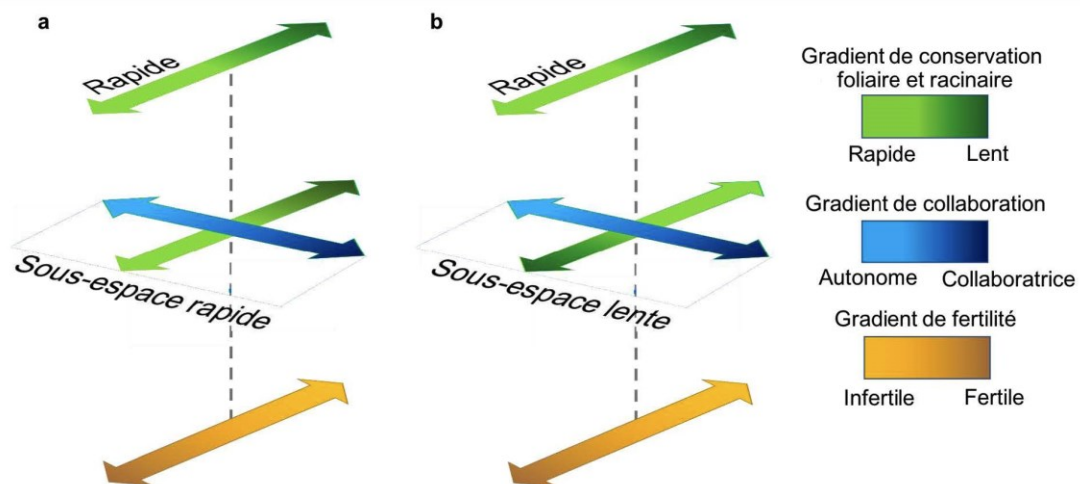


Figure 1.7. Stratégies d'économie des ressources : en a) hypothèse d'un spectre unique 'rapide-lent' décrivant la variation interspécifique contrainte par la fertilité des sols et en b) hypothèse selon laquelle la parité fonctionnelle entre l'espace économique racinaire et foliaire est incohérente pour décrire la variation conjointe des traits foliaires et racinaires lorsque contrainte par la fertilité des sols. Figure inspirée de Weigelt et al. (2021).

Les traits clés structurant le gradient de collaboration (*i.e.*, l'axe diamètre - longueur racinaire spécifique), pour leur part, ont montré des réponses drastiquement contrastées à la disponibilité des nutriments. Plusieurs études ont rapporté une réponse positive du diamètre et une réponse négative de la longueur racinaire spécifique face à l'accroissement de la fertilité (Eissenstat et al., 2015; Erktan et al., 2018; Holdaway et al., 2011; Kramer-Walter et al., 2016; Lugli et al., 2021; Ostonen et al., 2007; Prieto et al., 2015; Schippers & Olf, 2000; Ushio et al., 2015; Zangaro et al., 2008), tandis que d'autres ont trouvé des évidences supportant une relation inverse (Comas & Eissenstat, 2004; Craine et al., 2001; de la Riva et al., 2016; Fort et al., 2016; Freschet et al., 2013; Li et al., 2019; Yavitt et al., 2011). Ces résultats contradictoires suggèrent une indépendance entre le gradient de collaboration et la variation de la disponibilité en nutriments, ce qui appuie les deux scénarios de coordination proposés entre les espaces des traits racinaires et foliaires (Figure 1.7). En ce sens, ces résultats contradictoires permettent également de proposer que chaque stratégie écologique répartie le long du gradient de collaboration permet la translocation des nutriments du sol répondant à la demande autant des feuilles 'rapides' ou 'lentes' avec des niveaux d'investissement en carbone différents. Autrement dit, les différentes valeurs que les traits peuvent prendre le long du gradient de collaboration pourraient potentiellement égaliser les bénéfices à tous points d'un gradient de disponibilité en nutriment. Ce qui ramène à la difficulté de prédire les différences de bénéfices nets à travers les stratégies allant de l'externalisation des ressources à l'autonomie le long du gradient de collaboration (Section 1.3.1).

Alternativement, les résultats contradictoires relatifs à la relation entre les deux dimensions de l'espace économique racinaire et la disponibilité des nutriments pourraient suggérer que, contrairement au spectre de l'économie foliaire, la distribution des traits au sein de l'espace économique racinaire, même lorsque contrainte par la fertilité des sols, pourrait être principalement influencée par les types d'associations mycorhiziennes, les formes de croissance ou la phylogénie (angiospermes basales vs angiospermes récemment divergées) plutôt que par la relation trait-nutriment du sol (Ding et al., 2020; Fort & Freschet, 2020; Freschet et al., 2017; Ma et al., 2018; Valverde-Barrantes et al., 2017; Valverde-Barrantes et al., 2016; Valverde-Barrantes, Smemo, & Blackwood, 2015). Finalement, ces résultats contradictoires pourraient être symptomatiques du fait que les espèces ciblées lors de l'échantillonnage ne sont peut-être pas celles qui sont le mieux adaptées aux formes de nutriments les plus abondantes dans le sol. À travers les deux processus

clés régissant l'assemblage des communautés – les filtres environnementaux et la limitation par similarité – les espèces les plus abondantes devraient, d'une part, ayant passé par une suite de filtres environnementaux, afficher des valeurs de traits à forte valeur adaptative en ce qui concerne l'acquisition des nutriments les plus abondants. D'autre part, la limitation par similarité, quant à elle, devrait induire chez les espèces moins abondantes des valeurs de traits fonctionnels distantes de celles des espèces les plus abondantes, permettant ainsi le partitionnement des ressources et la coexistence des espèces sur site local (Götzenberger et al., 2012; Keddy, 1992; Laughlin et al., 2012; Shipley, 2010). En accord avec les processus d'assemblage des communautés, les espèces moins abondantes pourraient occuper une niche spécialisée, par exemple, dans des sols riches, en déployant des valeurs de traits adaptées à l'acquisition de nutriments moins abondants, tels que les nutriments organiques. Par contraste, ces valeurs de traits pourraient être avantageux et favoriser une abondance élevée chez les espèces qui les déploient dans les sols pauvres, où les nutriments organiques constituent une part significative du bassin total des nutriments (Turner et al., 2013; Walker & Syers, 1976). Il en résulte que ne pas prendre en compte l'abondance des espèces lors de l'échantillonnage pourrait limiter les conclusions relatives aux associations entre les valeurs des traits et la disponibilité des nutriments le long d'un fort gradient de fertilité.

À travers cette section, aucune preuve n'a suggéré que les axes de spécialisation observés à l'aide de bases de données mondiales ne sont pas conservés lorsque la variation des traits fonctionnels est contrainte par la variation de la disponibilité des nutriments. Plus spécifiquement, seule la direction de l'alignement de ces axes par rapport à la variation de la disponibilité des nutriments présentait des réponses contradictoires entre les différentes études. Dans cette perspective, la section suivante examinera l'ensemble des facteurs confondants qui pourraient susciter de telles réponses contradictoires, plutôt que d'explorer ceux pouvant générer des axes de spécialisation différents de ceux observés à l'aide de bases de données mondiales.

1.3.3. Facteurs confondants et sites d'étude

Des facteurs tels que la phylogénétique, les formes de croissance et l'histoire évolutive (*e.g.*, les types d'associations mycorhiziens) sont susceptibles de déterminer la variation des traits racinaires et donc l'acquisition des ressources du sol davantage que la disponibilité des nutriments du sol en soi. Des évidences grandissantes ont montré que le spectre de l'économie foliaire était faiblement

structuré par les relations phylogénétiques ou par une histoire évolutive commune, indiquant que les traits foliaires sont évolutivement mobiles, contrairement aux traits racinaires structurant l'espace économique racinaire (Flores et al. 2014; Donovan et al. 2011; Valverde-Barrantes et al. 2017; Gu et al. 2014; Kong et al. 2014; Comas & Eissenstat, 2009). Quels que soient les facteurs qui sous-tendent le conservatisme des traits racinaires, tels que les types d'associations mycorhiziennes, les formes de croissance, la phylogénie, ou des facteurs confondants tels que la relation entre l'abondance des espèces et la forme la plus abondante des nutriments des sols, ces derniers sont importants à considérer, car ils peuvent générer des stratégies racinaires récurrentes à travers les biomes ou entraîner des réponses contradictoires entre études.

1.3.3.1. Phylogénie

Plusieurs études ont démontré que les valeurs des traits fonctionnels racinaires définissant l'espace économique racinaire sont phylogénétiquement contraintes. Par exemple, les angiospermes basales affichent généralement un plus grand diamètre et sont plus dépendantes des associations avec les champignons mycorhiziens arbusculaires que les angiospermes récemment divergées (Brundrett, 2002; Comas et al., 2012; Freschet et al., 2017; Gu et al., 2014; Ma et al., 2018; Valverde-Barrantes et al., 2017). Comme preuve supplémentaire, une étude menée par Ma et al. (2018) sur 104 espèces réparties dans 7 biomes à travers 3 continents a révélé un conservatisme des traits racinaires parmi les formes de croissance. Leurs résultats suggèrent que la variation de la longueur racinaire spécifique, un trait composite déterminé par la variation du diamètre et de la densité des tissus des racines fines (longueur racinaire spécifique = $4/(\pi \times \text{densité} \times \text{diamètre}^2)$), est principalement contrôlée par la variation du diamètre chez les espèces herbacées récemment divergées. En revanche, chez les espèces ligneuses, une tendance opposée a été observée.

Il est important de noter, cependant, qu'à l'intérieur des bases de données globales, l'absence de métadonnées telles que la disponibilité des nutriments et l'abondance relative des espèces ne permet pas de lier la valeur des traits d'un individu à sa valeur adaptative. Dans ce contexte, accorder la priorité à la phylogénie en tant que facteur influençant la position des espèces dans l'espace des traits est justifié. Cette justification repose sur la conceptualisation selon laquelle toute influence environnementale sur les valeurs des traits des plantes échantillonnées peut être assimilée à une proportion de la variance non expliquée au sein de la relation entre parenté phylogénétique et les

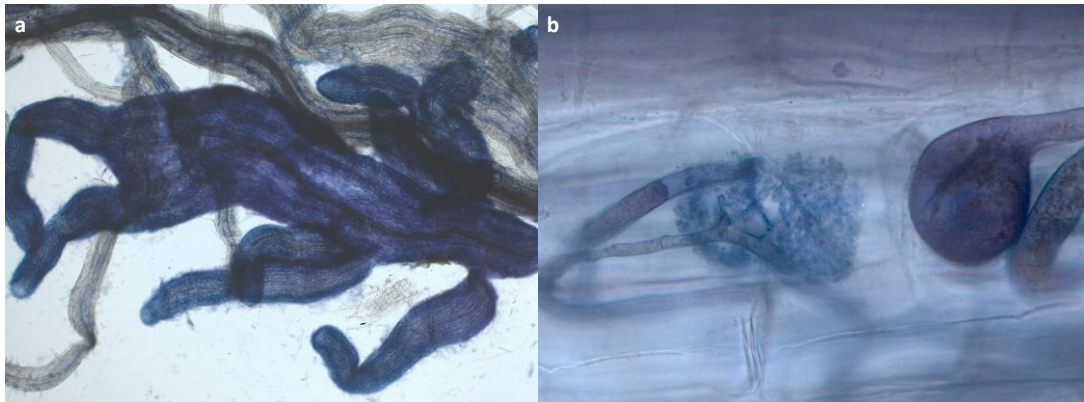
valeurs des traits des plantes (*i.e.*, une partie des résidus) (Westoby, Leishman, & Lord, 1995). En revanche, les valeurs des traits mesurées sur des espèces échantillonnées le long de gradients de fertilité connus peuvent être fonctionnellement associées à des stratégies écophysiologiquement cohérentes en lien avec la disponibilité des nutriments du sol. Ceci s'explique par le fait que la valeur de ces traits représente le résultat de l'impact d'une série de filtres environnementaux qui ont influencé leur occurrence et particulièrement l'abondance relative des espèces qui les déploient (Götzenberger et al., 2012; Keddy, 1992). Dans cette situation, des corrections phylogénétiques pourraient également être appliquées afin de prendre en compte la parenté phylogénétique. Cependant, il convient de noter que la parenté phylogénétique entre les espèces ne doit pas être considérée comme un biais nécessitant une correction (de Bello et al., 2015), ni que les corrections phylogénétiques représentent un ajustement pour supprimer des erreurs (Westoby, Leishman, & Lord, 1995). Bien que ces corrections puissent entraîner une perte d'association entre une valeur de trait et l'environnement, cela n'invalide pas les conclusions pouvant être tirées, avant correction, de cette association dans une région donnée (de Bello et al., 2015; Westoby, Leishman, & Lord, 1995). Parallèlement, la relation entre une valeur de trait et l'environnement n'invalide pas la possibilité que la parenté phylogénétique puisse influencer la valeur des traits à l'intérieur d'une lignée (Westoby, Leishman, & Lord, 1995). Ce sont deux aspects complémentaires de la recherche en écologie, et la parenté phylogénétique ne sera pas abordée de manière détaillée dans cette thèse, car elle se concentre spécifiquement sur les relations traits-environnement.

1.3.3.2. Les types d'associations mycorhiziennes

La distribution des traits, en plus d'être influencée par la phylogénie, pourrait être induite par les types d'associations mycorhiziennes. Les associations entre les champignons mycorhiziens arbusculaires et les premières plantes terrestres remontent à plus de 450 millions d'années (Brundrett & Tedersoo, 2018) et facilitent principalement l'acquisition du phosphore inorganique en échange de carbone (Smith & Read, 2008). Les associations avec les champignons éricoïdes et ectomycorhiziens sont plus récentes, datant d'environ 117 et 150 millions d'années, respectivement (Brundrett & Tedersoo, 2018; Leopold, 2016). Ces champignons minéralisent et transfèrent principalement l'azote sous forme organique aux plantes via, entre autres, des enzymes lignocellulolytiques vraisemblablement issues de leurs ancêtres saprotrophes (Leopold, 2016; Pellitier & Zak, 2018) en échange de carbone (Smith & Read, 2008).

On considère généralement que la symbiose avec les champignons mycorhiziens arbusculaires facilite principalement l'acquisition directe des nutriments inorganiques (Bardgett, Mommer, & De Vries, 2014; Smith & Read, 2008). Cependant, bien que certaines études aient montré une capacité saprotrophique, c'est-à-dire une capacité à minéraliser les nutriments à partir de formes organiques (*e.g.*, Hodge & Fitter, 2010; Koide & Kabir, 2002; Leigh, Hodge, & Fitter, 2009), on ne s'attend pas à ce que cela ait un impact significatif sur le taux de minéralisation des nutriments, car les champignons mycorhiziens arbusculaires ne sont pas reconnus pour être en concurrence avec les saprotrophes (Read & Perez-Moreno, 2003; Smith & Read, 2008). Tandis que les champignons ectomycorhiziens et éricoïdes ont tendance à ralentir la minéralisation des nutriments, car ils entrent en compétition avec d'autres saprotrophes pour l'utilisation de la matière organique. C'est-à-dire, que ces champignons, ainsi que les autres saprotrophes, brisent les liens de la matière organique afin d'acquérir des nutriments inorganiques (Phillips, Brzostek & Midgley, 2013; Read, 1991; Ward et al., 2022). Sur la base de ces constatations, il a été avancé que la haute teneur en nutriments inorganiques, induite par un taux de minéralisation plus élevé, pourrait stabiliser les valeurs des traits des espèces hôtes des champignons mycorhiziens arbusculaires à l'intérieur de syndromes de traits qualifiés comme 'rapides'. Parallèlement, la valeur des traits des espèces hôtes des champignons ectomycorhiziens et éricoïdes se stabiliserait, quant à elle, à l'intérieur de syndromes de traits caractérisés comme 'lents', et les interactions plantes-sols renforceraient et stabiliseraient d'autant plus cette association (Phillips, Brzostek, & Midgley, 2013; Read, 1991; Ward et al., 2022). Les interactions plantes-sols sont reconnues pour stabiliser, par l'intermédiaire de boucles de rétroactions positives, l'association entre les valeurs des traits 'rapides' et la forte disponibilité des nutriments, ainsi que stabiliser l'association entre les valeurs des traits 'lents' et la faible disponibilité des nutriments par des boucles de rétroactions négatives (Hendrick & Pregitzer, 1993; Vitousek, 2006). Les feuilles et racines fines 'rapides' sont moins denses et plus riches en azote, et donc plus palatables et se décomposent plus rapidement, ce qui accroît d'autant plus la disponibilité des nutriments qui avait préalablement induit les valeurs des traits 'rapides'. En revanche, les feuilles et racines fines 'lentes' sont plus denses et moins palatables, se décomposent plus lentement, réduisant encore plus significativement la disponibilité des nutriments qui avait auparavant induit les valeurs des traits 'lents' (Hendrick & Pregitzer, 1993; Vitousek, 2006).

L'utilisation de bases de données mondiales exhaustives a fourni un soutien pratiquement indiscutable à ces relations. Le long d'un gradient latitudinal où les différences de taux de minéralisation des nutriments sont fortement marquées, les espèces hôtes des champignons mycorhiziens arbusculaires et ectomycorhiziens se répartissent respectivement dans les écosystèmes de basses et hautes latitudes (Soudzilovskaia et al., 2019; Steidinger et al., 2019). De plus, ces espèces ont montré des variations systématiques en termes de valeur de traits racinaires et foliaires 'rapides' et 'lents' le long de ce même gradient (Averill et al., 2019). Lorsque leurs variations intraspécifiques sont étudiées, elles peuvent également montrer des réponses opposées en ce qui concerne la longueur racinaire spécifique sur un gradient édaphique s'étendant sur quelques mètres (Parasquive et al., 2023). Dans l'ensemble, cela soutient que les facteurs édaphiques expliquent en grande partie leurs contributions à la distribution des traits dans l'espace économique racinaire, et qu'une part significative de la variance des traits racinaires peut être attribuée à leurs différences inhérentes, comme cela fut le cas pour l'intensité de la ramification racinaire (Liese, Alings, & Meier, 2017). En effet, étant donné que les structures fongiques ectomycorhiziennes, tel que le manteau fongique, se forment à la surface des coiffes racinaires (Figure 1.8), une ramification racinaire plus importante pourrait permettre de soutenir davantage de champignons ectomycorhiziens (Brundrett, 2002; Comas, Callahan, & Midford, 2014). En contrepartie, les hôtes des champignons mycorhiziens arbusculaires, produisent des structures fongiques appelées arbuscules à l'intérieur des cellules corticales (Figure 1.8). Conséquemment, ils ne tirent aucun bénéfice en termes de taux de colonisation en augmentant l'intensité de leur ramification racinaire, et les racines fines colonisées par ces champignons présentent généralement une ramification moins prononcée que celles des hôtes des champignons ectomycorhiziens (Comas, Callahan, & Midford, 2014; Eissenstat et al., 2015). En tenant compte de cette perspective, une attention particulière sera accordée, dans le chapitre 4 de cette thèse, à la contribution de ces stratégies mycorhiziennes à la construction des axes de spécialisation.



Figures 1.8. Structures fongiques spécifiques a) aux champignons ectomycorhiziens et b) aux champignons mycorhiziens arbusculaires. Photographie a), manteaux fongiques ectomycorhiziens recouvrant la surface des coiffes racinaires et s'étendant le long des racines fines de premier ordre (grossissement X100). Photographie b), à gauche, un arbuscule, la structure d'échange servant d'interface entre le champignon mycorhizien et la plante et à droite, une vésicule (grossissement X400).

1.3.3.3. L'abondance des espèces : valeur de traits et disponibilité des nutriments

Comme mentionné dans la section précédente, les observations contradictoires concernant l'association entre les extrémités des axes de spécialisation racinaire de l'espace des traits des racines fines et la variation de la disponibilité des nutriments pourraient être liées à l'abondance des espèces ciblées lors de l'échantillonnage. Échantillonner des espèces présentes dans un milieu donné, mais étant extrêmement peu abondantes, pourrait entraîner une inadéquation entre les valeurs des traits observées et les formes de nutriments les plus abondantes. Ne pas considérer la proportion d'espèces très peu abondantes sur un site d'étude donné pourrait générer des mesures de traits qui ne sont pas représentatives des adaptations spécifiquement liées au profil des formes de nutriments et, surtout, à la concentration respective des différentes formes de nutriments dans le sol. En effet, l'adéquation des valeurs de traits aux nutriments les plus abondants devrait conférer un avantage en termes de taux d'acquisition et entraîner une plus grande abondance chez les espèces qui les expriment (Laliberté, Shipley, et al., 2012, Shipley, Vile, & Garnier, 2006). Ce phénomène de partitionnement des ressources a été observé en ce qui concerne l'azote dans les communautés végétales de l'Arctique. Les plantes les plus abondantes utilisent principalement les formes d'azote les plus disponibles (*i.e.*, azote inorganique), tandis que les espèces plus rares utilisent l'azote sous forme organique, qui est moins abondant dans les sols (McKane et al., 2002). Les valeurs des traits déployées par les espèces moins abondantes dans le contexte mentionné ci-dessus pourraient cependant théoriquement conférer un avantage significatif influençant l'abondance des espèces qui

les déploient, lorsque les nutriments organiques sont plus abondants que les nutriments inorganiques (Turner, 2008). Il en découle que ne pas tenir compte de l'abondance des espèces lors de l'échantillonnage pourrait restreindre la portée des conclusions concernant les associations entre les traits et la disponibilité des nutriments le long d'un fort gradient de fertilité.

Un large spectre de combinaisons de valeur de traits, ou syndromes de traits, peut être déployé en réponse à un niveau donné de disponibilité des nutriments (Marks & Lechowicz, 2006; Raven et al., 2018, Lambers et al., 2018). Ces combinaisons particulières de valeur de traits entraînent des coûts absolus et des bénéfices bruts différents (Raven et al., 2018), influençant la valeur adaptative des plantes et, par conséquent, leurs abondances relatives (Laliberté, Shipley, et al., 2012, Shipley, Vile, & Garnier, 2006). Des syndromes de traits peuvent induire un taux d'acquisition des nutriments et une efficacité de production du carbone tout juste suffisants pour assurer la survie, ou être particulièrement élevés, permettant aux espèces d'investir du carbone dans des puits de carbone à haute valeur adaptative. Confondre les espèces les plus abondantes avec les espèces les moins abondantes en considérant qu'elles déploient toutes des valeurs de traits fonctionnelles homogènes, ou d'assumer que les espèces moins abondantes déploient les mêmes patrons de valeurs de traits que les espèces plus abondantes mais avec une magnitude inférieure, pourraient être des sources de confusions importantes. Ainsi, lorsqu'on étudie les relations entre les axes de spécialisation racinaire et la variation de la disponibilité des nutriments, les études devraient soit se concentrer sur les espèces les plus abondantes, comme dans le chapitre 3 de cette thèse, fournir des métadonnées sur l'abondance des espèces, partitionner les formes de nutriments et lier les stratégies racinaires à la forme de nutriments qu'elles ciblent, ou effectuer des transformations mathématiques qui donnent plus de poids aux espèces les plus abondantes et illustrer la relation entre les valeurs des traits à l'échelle de la communauté et la disponibilité des ressources en utilisant le signal à l'échelle des espèces, comme c'est le cas dans le chapitre 4 de cette thèse.

1.3.3.4. Hétérogénéité des sols et phosphore non-directement disponibles

Il y a près de vingt ans, Pregitzer (2002) a déclaré que la variation des traits racinaires pouvait être “*a royal pain to study*”, et dans l'état actuel de nos connaissances, cela est toujours d'actualité. En plus des facteurs mentionnés ci-dessus, la distribution des traits à l'intérieur de l'espace économique racinaire pourrait être influencée par les environnements hétérogènes avec lesquels

les racines fines sont en interface (Weemstra et al., 2016). La diversité des formes de nutriments est particulièrement importante car une fraction non négligeable des nutriments du sol est sous forme organique ou inorganique récalcitrante et ne sont pas directement disponible par les racines fines (Katznelson, 1977; Turner et al., 2013; Vitousek et al., 2010; Wander, 2004; Weil & Brady, 2017). Cela pourrait suggérer que les dimensions de l'espace économique racinaire (*i.e.*, le gradient de collaboration – l'axe diamètre - longueur racinaire spécifique – et le gradient de conservation des ressources – l'axe concentration en azote - densité des tissus racinaires) qui représentent le spectre de stratégies liées à l'exploration de la matrice du sol et le spectre de stratégies liées au taux d'acquisition des nutriments, respectivement, pourraient ne pas être en mesure de capturer complètement la variation des traits racinaires qui influencent l'acquisition des nutriments. Les traits définissant ces gradients sont des traits étant à même d'influencer l'acquisition des nutriments inorganiques, mais pas des traits requis lorsque les racines fines entrent en interaction avec une forme de nutriment qui n'est pas directement accessible par les plantes.

La prise en compte des formes non directement disponibles de nutriments, notamment du phosphore organique ou inorganique occlus, est essentielle en raison de leurs contributions importantes au bassin total du phosphore (Lambers et al., 2006) et particulièrement suivant l'âge des sols (Peltzer et al., 2010; Turner et al., 2013; Vitousek, 2004; Walker & Syers, 1976). Cela explique pourquoi la croissance des plantes est généralement limitée par le phosphore dans les vieux sols des écosystèmes de basse latitude telles que les forêts tropicales (Vitousek et al., 2010). Ces écosystèmes de basse latitude n'ont pas été influencés par les cycles de glaciations du Pléistocène et les processus qui leur sont associés, tels que la mise à nu du matériel parental par le biais de l'érosion du sol sous l'action du retrait des glaciers, les dépôts de loess ou de limons, qui enrichissent les sols en phosphore (Vitousek et al., 2010). En l'absence de tels processus, la recharge en phosphore des sols est nulle car tous les nutriments acquis par les plantes, à l'exception de l'azote qui est fixé biologiquement, proviennent presque entièrement de l'altération physique et chimique du matériel parental (Vitousek, 2004; Walker & Syers, 1976). Par conséquent, la disponibilité du phosphore diminue avec le temps en raison de son lessivage dans un premier temps puis de son occlusion médiée par un changement de minéralogie causé par un lessivage préférentiel des autres nutriments (Chadwick et al., 1999; Walker & Syers, 1976).

Le lessivage du phosphore à lui seul ne permet pas d'expliquer la diminution marquée de sa disponibilité dans les vieux sols, tels que celui des écosystèmes tropicaux (Chadwick et al., 1999; Peltzer et al., 2010; Walker & Syers, 1976). L'un des facteurs les plus importants impactant sa disponibilité est un changement de minéralogie causé par la pédogenèse qui se déroule sur des échelles de temps géologiques (*i.e.*, dizaine, voire centaine de milliers d'années) (Jenny, 1994; Weil & Brady, 2017). Bien que plusieurs facteurs tels que le climat, la température et les espèces en place puissent accélérer ou ralentir le processus de formation des sols, au cours de leur évolution, la susceptibilité différentielle des nutriments au lessivage entraîne un remplacement des cations les plus abondants dans le sol (Jenny, 1994; Weil & Brady, 2017). Les cations non acides tels que le Ca^{2+} , le Na^+ , le K^+ et le Mg^{2+} , en raison de leurs faibles charges et de leur plus grande taille par rapport aux cations acides Al^{3+} et Fe^{3+} , sont faiblement adsorbés aux colloïdes du sol (*i.e.*, petites particules de sol < 0.0001 mm) et sont plus rapidement lessivés (Chadwick et al., 1999; Chapin, Matson, & Vitousek, 2011; Peltzer et al., 2010; Weil & Brady, 2017).

La conséquence principale de la réduction de l'abondance relative des cations non acides est l'acidification des sols, résultant de la diminution de la capacité des sols à neutraliser son acidité. Cette diminution du tamponnage de l'acidité des sols est attribuable à la capacité des minéraux renfermant des cations non acides, tels que le calcite (CaCO_3), à consommer des protons (H^+) lorsqu'ils se dissolvent (Chadwick & Chorover, 2001). Cette capacité, cependant, diminue en réponse au lessivage des cations non acides (Chadwick & Chorover, 2001; Slessarev et al., 2016). La réduction de la capacité des sols à tamponner leur acidité accélère l'altération des minéraux contenant de l' Al^{3+} (Porder & Chadwick, 2009), et l'accumulation de l' Al^{3+} accentue davantage l'acidification du sol par le biais de son hydrolyse (*i.e.*, formation d'oxydes d'aluminium : $\text{Al}_x(\text{OH})_z$, impliquant des molécules d'eau) qui libère des ions H^+ , ou sous l'effet de leur précipitation (*i.e.*, formation d'hydroxyde d'aluminium $\text{Al}(\text{OH})_3$, impliquant des ions hydroxydes (OH^-)) qui, évidemment, consomme des ions OH^- (Chadwick & Chorover, 2001; Weil & Brady, 2017). À ce stade de la formation des sols, le phosphore, ayant une susceptibilité au lessivage se situant entre les cations non acides et acides, même s'il n'est pas complètement lessivé des sols, il est presque entièrement immobilisé par les oxydes minéraux (Chapin, Matson, & Vitousek, 2011; Peltzer et al., 2010; Walker & Syers, 1996). Bien que le phosphore soit également immobilisé dans les jeunes sols en raison de sa précipitation avec les ions Ca^{2+} , sa concentration plus élevée à ce stade de la

formation des sols entraîne qu'une partie du bassin total de phosphore demeure en solution, et donc mobile et accessible par les plantes (Walker & Syers, 1996). En revanche, à mesure que les sols vieillissent et s'acidifient, la diminution de la concentration en phosphore due à son lessivage et l'accumulation des cations acides Al^{3+} et de Fe^{2-3+} favorisent l'adsorption presque complète du phosphore sur les oxydes minéraux (*e.g.*, $Fe(OH)_3$) en solution ou étant à la surface des colloïdes du sol, puis son occlusion (Figure 1.9) (Peltzer et al., 2010; Walker & Syers, 1976), rendant le phosphore inaccessible aux plantes, quelle que soit la stratégie déployée (Schubert, Steffens & Ashraf, 2020).

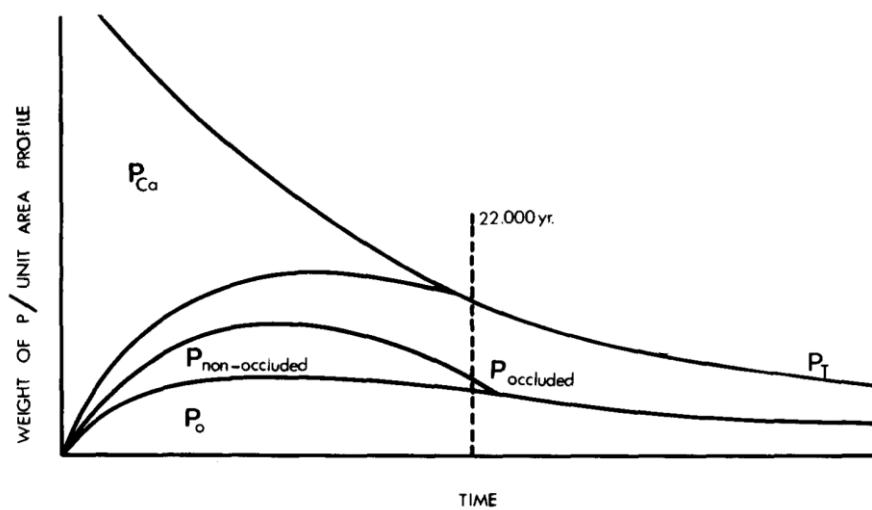


Figure 1.9. Évolutions des formes et des quantités de phosphore dans les sols à travers le temps. Abréviations : P_{Ca} : forme minérale de phosphore inorganique extractible par voie acide (*e.g.*, l'apatite); P_o : phosphore organique; P_T : phosphore total. Figure et légende modifiée et traduite de Walker & Syers (1996).

Ensemble, le lessivage et l'occlusion du phosphore entraînent que la vaste majorité du phosphore dans les vieux sols, est soit immobilisée sous forme organique (*i.e.*, microbes et détritux végétaux) ou sous forme inorganique occluse ou récalcitrante (*e.g.*, phosphore adsorbé aux oxydes minéraux) (Turner et al., 2013; Walker & Syers, 1976). Ainsi, dans ces écosystèmes, les adaptations racinaires permettant l'utilisation de ces formes non directement disponibles du phosphore, tels que l'activité des phosphatases des coiffes racinaires et l'exsudation de carboxylates, qui permettent respectivement de mobiliser le phosphore des formes organiques et récalcitrantes, sont essentielles pour comprendre la nutrition des végétaux (Lambers et al., 2008; Lambers et al., 2006). Or, ces traits sont rarement étudiés en milieu naturel, et encore moins sur des sites présentant de forts

contrastes en disponibilité de phosphore permettant d'isoler les adaptations spécifiques liées à l'acquisition du phosphore. En outre, les schémas de corrélations entre les adaptations racinaires spécifiques à l'utilisation du bassin de phosphore non directement accessible par les plantes et les grands axes de variation racinaires (*i.e.*, le gradient de collaboration et conservation racinaire) ont été rarement étudiés le long de forts gradients de fertilité et présentent des résultats contradictoires (Bi, Yin, & Hao, 2023; Han et al., 2022; Sell et al., 2022; Sun et al., 2021; Wen et al., 2019; Williams et al., 2022; Yaffar et al., 2021).

En ce qui concerne l'activité des phosphatases, Bi, Yin, & Hao (2023) ont apporté des éléments de preuve suggérant une corrélation positive entre celle-ci et la concentration en azote racinaire, ainsi qu'une corrélation négative avec la densité des tissus racinaires, et une indépendance entre l'activité des phosphatases et les traits clés structurant le gradient de collaboration (*i.e.*, l'axe diamètre - longueur racinaire spécifique). Inversement, Wen et al. (2019) et Yaffar et al. (2021) ont observé une corrélation positive entre l'activité des phosphatases et le diamètre racinaire, une corrélation négative avec la longueur racinaire spécifique, et une indépendance avec les traits clés structurant le gradient de conservation racinaire (*i.e.*, l'axe concentration en azote - densité des tissus racinaires). Tandis que Han et al. (2022) ont également mis en évidence une indépendance entre l'activité des phosphatases et le gradient de conservation racinaire, mais un schéma de corrélations opposé avec les traits définissant le gradient de collaboration racinaire. Les patrons de corrélations entre les axes de spécialisation racinaire et l'exsudation des carboxylates sont tout aussi évanescent. Les seules études ayant spécifiquement mesuré l'exsudation des carboxylates dans l'objectif de déterminer leurs corrélations avec les traits clés de l'espace économique racinaire ont suggéré une corrélation positive entre celle-ci et le diamètre racinaire, ainsi qu'une corrélation négative avec la longueur racinaire spécifique (Honvault et al., 2021; Wen et al., 2019). Or, les études investiguant l'ensemble des exsudats organiques racinaires (*e.g.*, carboxylates, acides aminés, sucres, enzymes extracellulaires), ont proposé une corrélation positive entre les exsudats organiques racinaires et la longueur racinaire spécifique (Han et al., 2020; Meier et al., 2020; Wang et al., 2021) ou une corrélation positive avec la concentration en azote racinaire (Sell et al., 2022; Sun et al., 2021; Williams et al., 2022). Le seul consensus qui résiste à ces résultats contradictoires est que le degré d'exsudation des carboxylates et l'activité des phosphatases sont plus élevés dans les sols des écosystèmes où la productivité est limitée par le phosphore, en particulier dans les sols

extrêmement pauvres en ce dernier (Allison et al., 2007; Lambers et al., 2008; Lambers et al., 2018; Lambers et al., 2006; Margalef et al., 2017).

Les associations avec les champignons ectomycorhiziens et éricoïdes devraient également être intégrées en raison de leurs capacités saprotrophiques qui s'accroissent des ectomycorhiziens vers les éricoïdes (Read & Perez-Moreno, 2003; Ward et al., 2022). La plupart des plantes vasculaires (78%) forment des associations avec des champignons mycorhiziens arbusculaires (Brundrett & Tedersoo, 2018), justifiant ainsi leurs prépondérances dans l'espace économique racinaire. Cependant, même si seulement 2% des plantes vasculaires s'associent à des champignons ectomycorhiziens (Brundrett & Tedersoo, 2018), environ 60% des arbres à l'échelle mondiale sont des plantes hôtes de champignons ectomycorhiziens (Steidinger et al., 2019). De plus, les espèces hôtes des champignons mycorhiziens éricoïdes, qui ne représentent que 1.4% des plantes vasculaires (Brundrett & Tedersoo, 2018), peuvent occuper, en termes de couverture végétale, une grande partie de la biomasse végétale de sous-bois des forêts tropicales, boréales et tempérées (Ward et al., 2022).

Conformément à ce qui a été mentionné au début de cette sous-section, la multidimensionnalité de l'espace économique racinaire, telle que définie par Bergmann et al. (2020), tient à l'ajout d'une dimension par rapport au spectre de l'économie foliaire, étant à même de compenser les limitations encourues par la lente diffusion des nutriments, mais n'inclut aucun trait spécifique à l'utilisation du bassin de nutriment non directement disponible par les plantes. Ainsi, en l'absence d'évidences cohérentes montrant une forte corrélation entre les traits spécifiques à l'utilisation des nutriments non directement disponibles et les deux dimensions de l'espace économique racinaire, ces dernières pourraient ne pas être suffisantes pour appréhender l'ensemble de la variation des traits racinaires responsables de l'acquisition des nutriments. Sous cette perspective, la dimensionnalité de l'espace économique racinaire pourrait augmenter en intégrant les traits liés à l'utilisation des nutriments non directement disponibles par les plantes. Il est donc impératif d'étudier de manière approfondie la magnitude à laquelle les plantes dépendent de l'activité des phosphatases le long de gradient de fertilité naturel, comme c'est le cas pour le chapitre 2 de cette thèse. De plus, il est nécessaire d'examiner davantage sa relation avec les dimensions de l'espace économique racinaire, comme c'est le cas pour le chapitre 3 de cette thèse. Par ailleurs, il convient d'explorer plus amplement la

relation entre l'exsudation de carboxylates, les associations symbiotiques avec les champignons ectomycorhiziens et éricoïdes, et les dimensions de l'espace économique racinaire le long de gradients de fertilité naturels, comme c'est le cas pour le chapitre 4 de cette thèse.

1.3.3.5. Sites d'étude et mitigation des facteurs confondants

Pour réduire l'influence de ces facteurs de confusion, il devient impératif d'étudier la variation des traits fonctionnels dans des systèmes d'étude qui capturent la diversité des types d'associations mycorhiziennes et des formes de croissance, et qui présentent un fort gradient de fertilité tout en minimisant la variation d'autres facteurs importants influençant la distribution des traits fonctionnels. Cependant, il est difficile d'étudier l'influence unique de la fertilité des sols sur les communautés végétales en milieu naturel, car la fertilité des sols covarie généralement avec plusieurs autres facteurs environnementaux importants tels que le climat, la température, le matériel parental et la topographie (Jenny, 1994). Une approche puissante pour y remédier est l'étude des chronoséquences de sols. Les chronoséquences de sols sont des séries de sols adjacents qui diffèrent en âge mais qui sont formées sous des conditions environnementales similaires (Harden, 1982; Huggett, 1998; Laliberté, Turner, et al., 2012). Ces sites donnent lieu à des gradients de fertilité naturels causés par la pédogenèse, réduisant ainsi la réponse des plantes face aux autres facteurs environnementaux. Cependant, ces sites sont peu répandus à l'échelle mondiale et sont rarement situés à proximité des centres de recherche. Cela limite considérablement la mesure des traits qui sont méthodologiquement complexes nécessitant des échantillons frais ainsi que des équipements spécifiques, tels qu'un lecteur de microplaques en fluorescence, comme c'est le cas pour l'activité des phosphatases des coiffes racinaires. Parallèlement à l'utilisation de chronoséquences de sols où les gradients de disponibilité en nutriments sont causés par la pédogenèse à travers des échelles de temps géologique, l'utilisation de sites au sein d'un même biome, mais situés sur des sols à géologies différentes, peut également engendrer des gradients de fertilité naturels (Condit et al., 2013). Le vaste réseau de parcelles de forêt tropicale du *Smithsonian Tropical Research Institute* permet de sélectionner des sites d'études affichant le plus fort contraste de disponibilité en phosphore, le nutriment limitant en forêt tropicale (Vitousek et al., 2010), tout en minimisant la variation d'autres facteurs tels que les précipitations annuelles, la température, l'élévation et la concentration en azote du sol.

1.4. Justification de la recherche et structure de la thèse

1.4.1. Justification de la recherche

Les changements environnementaux globaux entraînent des transformations rapides et sans précédent des écosystèmes terrestres (Galvani et al., 2016). L'un des impacts les plus significatifs de ces changements sur les écosystèmes est l'altération de la distribution des végétaux et donc de la structure des communautés végétales (Chapin, Matson, & Vitousek, 2011). De tels changements dans la composition des communautés altèrent davantage le fonctionnement des écosystèmes, car ces fonctions sont notamment imputables aux attributs fonctionnels des végétaux (de Bello et al., 2010; Lavorel & Garnier, 2002). Bien que les variations climatiques aient un impact marqué sur la distribution des végétaux, l'étude de l'influence de la fertilité des sols est tout aussi importante dans le contexte des changements environnementaux globaux. Le climat interagit avec la fertilité des sols, par exemple, en impactant le taux de minéralisation des nutriments (Chapin, Matson, & Vitousek, 2011) d'une part et d'autre part en raison de l'eutrophisation des écosystèmes terrestres liée à la pollution anthropique (Smith, Tilman, & Nekola, 1999). Conséquemment, comprendre les mécanismes à l'origine de ces effets et être en mesure de prédire la manière dont la biodiversité végétale réagit face à ces changements de fertilité des sols est d'une importance cruciale.

Suite à la revue de littérature, plusieurs lacunes dans les connaissances sur la nutrition minérale des plantes impactant leurs distributions ont été identifiées. Une lacune majeure concerne le manque d'études investiguant les adaptations racinaires spécifiques à l'acquisition du phosphore dans ses formes non directement disponibles, lorsque celles-ci peuvent constituer une partie importante du bassin de nutriments du sol. Spécifiquement, un manque de connaissance persiste concernant la manière dont varie l'activité des phosphatases racinaires entre et à l'intérieur des communautés végétales situées sur des sols affichant une disponibilité contrastée en phosphore directement disponible. Une lacune associée à la précédente est le manque d'études évaluant la coordination entre l'activité des phosphatases racinaires et les dimensions de l'espace économique racinaire. Comblé cette lacune permettra d'adresser un autre point d'incertitude important : le manque de cohérence dans la réponse des dimensions de l'espace économique racinaire face à la variation de la disponibilité des nutriments du sol. En d'autres termes, un important fossé de connaissances

subsiste quant à savoir quelle dimension répond de manière similaire à l'activité des phosphatases face aux variations de la disponibilité des nutriments.

Finalement, la dernière lacune abordée dans cette thèse concerne le manque de connaissance relatif à la coordination entre les axes de spécialisation foliaires et racinaires le long de gradients de fertilité des sols. Les incohérences dans la réponse des axes de spécialisations racinaires face à la variation de la disponibilité en nutriments contrastent avec la stabilité de la réponse de l'axe de spécialisation foliaire aux mêmes variations. Ce contraste soulève des incertitudes quant à la possibilité que l'un des axes de spécialisation décrivant le fonctionnement des racines, qui acquièrent les nutriments, décrivent également le fonctionnement des feuilles, qui utilisent les nutriments, le long de gradients de fertilité des sols. En d'autres termes, le fossé de connaissance identifié concerne la validité potentielle du cadre de l'économie des ressources (i.e., le compromis entre la croissance et la conservation des nutriments) et, par conséquent, celle d'un spectre unique 'rapide-lent' (Figure 1.7) pour décrire conjointement la variation des traits fonctionnels racinaires et foliaires, ainsi que pour comprendre et prédire la distribution des plantes.

1.4.2. Structures des chapitres centraux de la thèse

Afin de participer aux efforts pour combler ces lacunes, les trois prochains chapitres de cette thèse aborderont ces aspects :

- 1- Bien que le phosphore inorganique soit la seule forme de phosphore que les plantes peuvent acquérir directement par leurs racines fines, le phosphore organique peut constituer une part significative du bassin total de phosphore dans les sols, notamment au sein des forêts tropicales. Par conséquent, il est essentiel d'approfondir nos connaissances concernant les adaptations racinaires permettant aux plantes d'accéder à cette réserve de phosphore organique. La synthèse de phosphatases racinaires qui libèrent le phosphore inorganique à partir du phosphore organique est une stratégie largement employée pour améliorer l'acquisition du phosphore chez les microorganismes et les plantes. Cependant, l'activité des phosphatases racinaires a rarement été mesurée en milieu naturel présentant un fort gradient de disponibilité en phosphore. Par conséquent, des incertitudes persistent quant à la manière dont l'activité des phosphatases varie au sein et entre les communautés végétales localisées sur des sols présentant une disponibilité contrastée en phosphore directement accessible.

- 2- Comment se coordonne l'activité des phosphatases racinaires avec les deux dimensions indépendantes de l'espace économique racinaire qui influencent l'acquisition des nutriments inorganiques ? Une attention particulière sera portée à deux aspects spécifiques : 1) Quelle dimension de l'espace économique racinaire est plus étroitement liée à la variation de la disponibilité du phosphore et est davantage apte à décrire des stratégies à l'échelle des communautés, par opposition à la description de stratégies alternatives au niveau local ? 2) Étant donné que les études en forêt tropicale ont révélé une corrélation positive entre la longueur racinaire spécifique et l'activité des phosphatases, existe-t-il un compromis entre l'acquisition des nutriments inorganiques via la symbiose mycorhizienne arbusculaire et l'utilisation du phosphore organique via l'exploration du sol, impliquant ainsi une activité élevée des phosphatases et des racines à haute valeur de longueur racinaire spécifique ?
- 3- Les dimensions de l'espace économique racinaire ont été identifiées grâce à une base de données mondiales. Dans ces conditions, les espèces ou groupes d'espèces ont été ordonnés en fonction de leurs principales différences, créant ainsi un schéma de distribution spécifique des traits qui forme des axes de spécialisation. Cependant, les preuves actuelles ne sont pas suffisantes pour conclure si ces axes de spécialisation sont conservés lorsque la fertilité des sols représente potentiellement la source de variation la plus importante. De plus, s'ils sont conservés, les preuves manquent également quant à la manière dont ces axes s'alignent avec la variation de la disponibilité des nutriments du sol. Les principaux objectifs sont les suivants : 1) déterminer si la disponibilité des nutriments du sol a une plus grande influence sur la distribution des traits racinaires que les formes de croissance ou les types de symbiose mycorhizienne. Cela sera accompli en incluant des traits rarement mesurés, tels que les associations mycorhiziennes arbusculaires, éricoïdes et ectomycorhiziennes, ainsi qu'un trait estimant l'exsudation des carboxylates. 2) Déterminer si l'association entre les traits et la disponibilité des nutriments est plus forte lorsque l'abondance des espèces est prise en compte. 3) Déterminer comment les traits foliaires et racinaires covarient le long d'un gradient de fertilité. Enfin, 4) il sera tenté de conclure si l'existence d'un spectre unique 'rapide-lent' à l'échelle de la plante est un concept cohérent pour décrire la variation conjointe des traits foliaires et racinaires en réponse à la variation de la disponibilité des nutriments.

Le deuxième chapitre se concentrera sur la variation de l'activité des phosphatases racinaires et examinera son importance quant à la distribution des arbres et à l'assemblage des communautés locales d'arbres tropicaux, à travers un fort gradient de disponibilité de phosphore directement accessible. Notamment, ce chapitre aura comme objectif d'évaluer si une allocation plus importante d'azote par les arbres fixateurs d'azote dans la synthèse d'enzymes riches en azote, tels que les phosphatases, pourrait expliquer la distribution des arbres fixateurs d'azote. En particulier, quelles adaptations racinaires leur permettent d'être relativement abondants dans les forêts tropicales où le phosphore limite la croissance des arbres, en dépit du fait que leur valeur adaptative devrait être plus importante dans des conditions où la concentration en azote est limitante. Le troisième chapitre évaluera la coordination entre l'activité des phosphatases des coiffes racinaires et les axes majeurs de variation des traits fonctionnels le long d'un gradient en phosphore directement disponible. Ce chapitre examinera si l'un des axes de spécialisation racinaire répond de manière plus coordonnée à la variation de la disponibilité du phosphore, et si cette coordination résulte en des stratégies racinaires uniformes à l'échelle des communautés, en opposition à de multiples stratégies d'acquisition alternative du phosphore sur site local.

Le quatrième chapitre évaluera la validité d'un spectre unique 'rapide-lent' pour décrire la variation des traits à l'échelle de la plante entière. Plus spécifiquement, abordera la coordination entre les traits foliaires et racinaires sera étudiée en incluant des traits rarement mesurés tels qu'une approximation du degré d'exsudation des carboxylates, la colonisation par les champignons mycorhiziens arbusculaires, éricoïdes et ectomycorhiziens. Dans ce chapitre, les réponses contradictoires des axes de spécialisation racinaire face à la variation de la disponibilité des nutriments seront réévaluées à la lumière de l'utilisation d'une chronoséquence de sols. De plus, une perspective nouvelle, intégrant les composantes de l'économie des ressources, sera présentée pour expliquer ces réponses contradictoires ainsi que les schémas de coordinations qui en découlent et qui peuvent remettre en question l'existence d'un spectre unique 'rapide-lent' à l'échelle de la plante. **En somme, cette thèse a pour objectif d'explorer les adaptations racinaires influençant l'acquisition des nutriments du sol et de comprendre comment ces adaptations se coordonnent avec les adaptations foliaires décrivant l'utilisation des ressources aériennes. L'objectif globale est de mieux comprendre la nutrition minérale des plantes ainsi que leur distribution à travers les gradients édaphiques naturels.**

Chapitre 2 - Greater root phosphatase activity of tropical trees at low phosphorus despite strong variation among species

Xavier Guilbeault-Mayers, Benjamin L. Turner and Etienne Laliberté

Published as: Guilbeault-Mayers, X., Turner, B. L., & Laliberté, E. (2020),
Ecology, 101(8), e03090

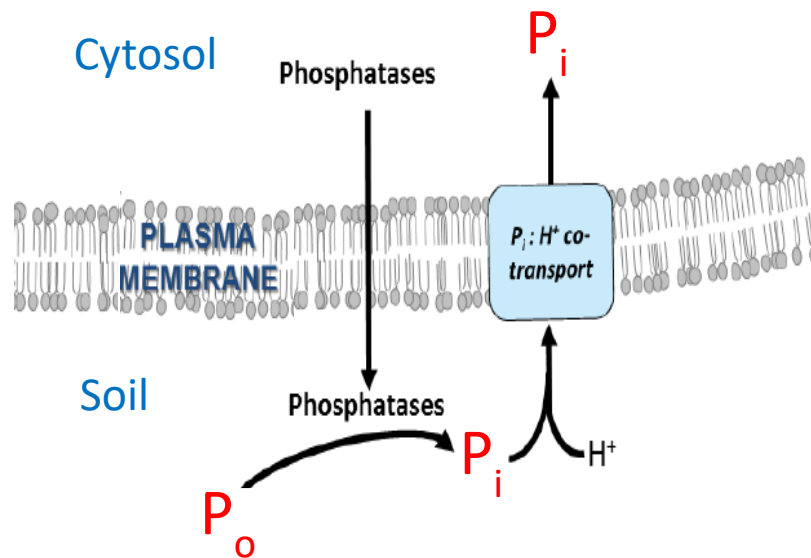


Image modifiée de Lambers et al. (2006)

2.1. Abstract

Soil phosphorus (P) availability in lowland tropical rainforests influences the distribution and growth of tropical tree species. Determining the P-acquisition strategies of tropical tree species could therefore yield insight into patterns of tree beta-diversity across edaphic gradients. In particular, the synthesis of root phosphatases is likely to be of significance given that organic P represents a large pool of potentially available P in tropical forest soils. It has also been suggested that a high root phosphatase activity in putative nitrogen (N)-fixing legumes might explain their high abundance in lowland neotropical forests under low P supply. Here, we measured phosphomonoesterase (PME) activity on the first three root orders of co-occurring tropical tree species differing in their N fixation capacity, growing on soils of contrasting P availability in Panama. Our results show that root PME activity was higher on average in P-poor than in P-rich soils, but that local variation in PME activity among co-occurring species within a site was larger than that explained by differences in soil P across sites. Legumes expressed higher PME activity than non-legumes, but nodulated legumes (i.e., actively fixing nitrogen) did not differ from legumes without nodules, indicating that PME activity is unrelated to N fixation. Finally, PME activity declined with increasing root order, but the magnitude of the decline varied markedly among species, highlighting the importance of classifying fine roots into functional groups prior to measuring root traits. Our results support the hypothesis that low-P promotes a high root PME activity, although the high local variation in this trait among co-occurring species points toward a high functional diversity in P-acquisition strategies within an individual community.

Keywords

Legumes, Lowland tropical forests, Organic phosphorus, Phosphorus availability, Resource partitioning, Root phosphatase

2.2. Introduction

Spatial variation in soil properties influences the composition of tropical tree communities (John et al., 2007; Palmiotto et al., 2004). Phosphorus (P) availability is of particular significance, because it is related to the distribution and growth of tropical tree species (Condit et al., 2013; Turner, Brenes-Arguedas, & Condit, 2018). Indeed, P is often a limiting resource since broad regions within tropical forests are underlain by strongly weathered soils with low concentrations of total and easily-exchangeable inorganic P (Turner, Brenes-Arguedas, & Condit, 2018; Vitousek et al., 2010). While inorganic P is the only form of P that plants can directly acquire via their roots (Richardson et al., 2005) organic P can represent a large P pool in soils, including under lowland tropical forests (Turner & Engelbrecht, 2011). Therefore, root adaptations enabling plants to access this soil organic P pool could provide insights into the mineral nutrition of tropical trees, as well as their distribution and growth across edaphic gradients.

Plants display several root strategies to improve P acquisition in low-P ecosystems including symbiotic associations with mycorrhizal fungi, exudation of carboxylates, formation of cluster roots, and production of extracellular phosphatase enzymes (Lambers et al., 2006). Among these mechanisms, the synthesis of root phosphatases that cleave phosphate from ester-bonded organic phosphates is a widespread strategy for improving P acquisition (Duff, Sarath, & Plaxton, 1994; Turner, 2008; Wang, Houlton, & Field, 2007). However, only a few studies have measured root phosphatase activity in tropical trees (Batterman et al., 2018, 2013; Cabugao et al., 2017; Kitayama, 2013; Lugli et al., 2019; Nasto et al., 2014; Treseder & Vitousek, 2001; Zalamea et al., 2016), probably due to the considerable logistical difficulties associated with sampling fine roots of large canopy trees in dense, clay-rich soils. For that reason, measurements of phosphatase activity have been mostly conducted on soil samples collected under species of interest (Allison, Nielsen, & Hughes, 2006; Houlton et al., 2008; Keller et al., 2013; Nasto et al., 2014; Nuruzzaman et al., 2006), making it difficult to evaluate the extent to which phosphatase activity is of plant origin. Phosphatase activity has also been measured on seedling roots of selected species in greenhouse experiments (Batterman et al., 2013; Zalamea et al., 2016), whereas *in situ* field measurements are less common.

Despite these methodological difficulties, most results suggest that root phosphatase activity is reduced by experimental P addition under both field and controlled conditions (Batterman et al., 2013; Nasto et al., 2014; Treseder & Vitousek, 2001; Zalamea et al., 2016) and is increased when P demand is strengthened by N addition (Treseder & Vitousek, 2001). On the other hand, some studies have found no clear relationship between phosphatase activity and P availability under field conditions (Batterman et al., 2018; Kitayama, 2013). Perhaps the lack of a significant relationship is due to the limited range of available P use in field studies, or the use of community average values provided by measurements made on all roots from soil cores. Alternatively, it could also be due to the fact that PME was assayed on fine root of mixed orders. Therefore, the nature of the relationship between phosphatase activity and plant P demand remains unclear for tropical tree species. Clarifying this relationship requires the study of many individual species across strong P gradients.

On the basis that phosphatases, like all enzymes, are N-rich molecules, it has been hypothesised that greater N allocation to P acquisition via root phosphatases could explain why N-fixing trees can be abundant in tropical rainforests on P-poor soils (Houlton et al., 2008; Marklein & Houlton, 2011). However, evidence for greater root phosphatase activity in N-fixing species is equivocal; although Fabaceae tend to have higher phosphatase activity than co-occurring non-legumes (Marklein & Houlton, 2011), there is considerable variation among legume species, and phosphatase activity does not appear to be related to either N or P availability (Marklein & Houlton, 2011). It therefore remains unclear whether high phosphatase activity in the Fabaceae is a direct consequence of N fixation or a conserved phylogenetic trait (Batterman et al., 2018; Nasto et al., 2014; Png et al., 2017).

A more general issue concerns the lack of standardisation in root sampling and root trait measurements (Freschet, Roumet, & Treseder, 2017). This is potentially problematic because root functional trait values and their link to root function are strongly influenced by root order (McCormack et al., 2015). Generally, acquisitive roots have been defined based on an arbitrary diameter-based threshold (i.e., roots ≤ 2 mm diameter), below which root function is assumed to be primarily related to soil resource acquisition (McCormack et al., 2015). However, nutrient acquisition mainly occurs through first-order roots, as evidenced by a decrease in both root nitrogen

concentration and specific root length, and an increase in root diameter and carbon concentration with increasing root order (Huang et al., 2010; Pregitzer et al., 2002). Given the diameter variation of the functionally acquisitive part of the root system among species (Guo et al., 2008), a diameter-based threshold for root sampling might not reflect the potentially high functional diversity of fine-root orders within and between species (McCormack et al., 2015).

In this study, we measured phosphatase activity on roots of co-occurring trees across sites in central Panama differing strongly in total and exchangeable P (Condit et al., 2013; Turner, Brenes-Arguedas, & Condit, 2018). Our objectives were to determine how root phosphatase activity varied among (i) forests of contrasting P availability, (ii) N-fixing legumes, non-N-fixing legumes, or non-legume species, and (iii) root orders within species. To do so, we measured the phosphomonoesterase (PME) activity of first-order roots for 27 tropical tree species distributed across high- and low-P soils, and of the first three root orders for a subset of 15 species. We first hypothesised that PME activity would be greater for trees growing on low-P soils, since the expression of root phosphatase is a ubiquitous response of plants to P stress. We further predicted that legume species would express greater PME activity than non-legume species, based on the hypothesis that N-fixing trees can invest additional N in phosphatase to enable them to acquire P from organic compounds (Houlton et al., 2008). In addition, since PME activity might be linked to phylogeny rather than N fixation (Batterman et al., 2018, 2013; Nasto et al., 2014; Png et al., 2017), we expected no differences between legumes that actively fix N (*i.e.*, presence of active nodules) and those that do not. Finally, we expected a general decline in PME activity with increasing root order, since first-order roots are generally assumed to be primary involved in the uptake function (Rejmánková & Macek, 2008). However, we expected the rate of decline to vary among species since there is a potential high interspecific functional diversity within fine-root orders. Overall, our study aimed to improve our understanding of the P-acquisition strategies displayed by co-occurring tropical tree species to better explain their distributions across edaphic gradients.

2.3. Material and methods

2.3.1. Study site

We sampled fine roots from October to December 2017 on selected tree species within six 1-ha plots that are part of a tropical rainforest plot network in central Panama (Table 2.1; Condit et al. 2013). The four to five most abundant non-legume species were sampled in three plots within each site in function of their basal area. Legume species were selected based also on their basal area and data from Werner et al. (2014). To ensure a proper discrimination between non-fixing and fixing legumes direct field observations of the presence or absence of nodules over a large segment of the root system were performed. At least 3 individuals within each N-fixing strategy were sampled within each site. Plot selection was made to capture the broadest possible range in soil P availability across the region (Condit et al. 2013; Turner & Engelbrecht 2011; Turner, Brenes-Arguedas, & Condit, 2018). Three plots were classified as ‘low P’, having an exchangeable P concentration of $< 2 \text{ mg P kg}^{-1}$ (range: $0.77 - 1.39 \text{ mg P kg}^{-1}$), while the other three plots were classified as ‘high P’, having an exchangeable P concentration $> 10 \text{ mg P kg}^{-1}$ (range: $13.14 - 22.80 \text{ mg P kg}^{-1}$) (Table 2.1). The 2 mg P kg^{-1} threshold used to select low-P sites has ecological significance, as it is associated with differences in tree community composition and a marked change in soil phosphatase activity that indicates P limitation of microbial activity (Condit et al., 2013; Shelldrake et al., 2017; Turner, Brenes-Arguedas, & Condit, 2018). The relative abundance of Fabaceae species based on tree basal area ranged from 1.78% to 19.45% in the selected plots, with an average relative abundance of 12.14% and 4.57% in the low-P and high-P plots, respectively. There was little variation in annual rainfall (2153 to 2481 mm) (Table 2.1) or elevation (30 to 180 m above sea level) among plots.

Table 2.1. Species names, number of individuals, N-fixing strategies, mean soil concentrations of exchangeable phosphorus and the mean annual precipitation for each site.

Site	Species	N-fixing strategies	Number of individuals	Resin P (mg kg ⁻¹)	Annual precipitation (mm a ⁻¹)
High P	<i>Gustavia superba</i>	Non-legume	9	19.43 [13.14 : 22.80]	2265 [2153 : 2481]
	<i>Cavanillesia platanifolia</i>	Non-legume	2		
	<i>Attalea butyraceae</i>	Non-legume	5		
	<i>Brosimum alicastrum</i>	Non-legume	3		
	<i>Trichilia tuberculata</i>	Non-legume	2		
	<i>Bursera simaruba</i>	Non-legume	2		
	<i>Manilkara zapota</i>	Non-legume	1		
	<i>Pittoniotis trichantha</i>	Non-legume	2		
	<i>Zuelania guidonia</i>	Non-legume	1		
	<i>Swartzia simplex</i>	Non-fixing legume	4		
	<i>Cojoba rufescens</i>	Non-fixing legume	1		
	<i>Inga vera</i>	Fixing legume	1		
	<i>Inga sapindoides</i>	Fixing legume	1		
	<i>Inga ruiziana</i>	Fixing legume	1		
Low P	<i>Terminalia amazonia</i>	Non-legume	3	1.13 [0.77 : 1.39]	2329 [2311 : 2352]
	<i>Tapirira guianensis</i>	Non-legume	7		
	<i>Tabebuia guayacan</i>	Non-legume	1		
	<i>Welfia regia</i>	Non-legume	2		
	<i>Lindackeria laurina</i>	Non-legume	3		
	<i>Trattinnickia aspera</i>	Non-legume	3		
	<i>Pourouma bicolor</i>	Non-legume	2		
	<i>Tetragastris panamensis</i>	Non-legume	1		
	<i>Oenocarpus mapora</i>	Non-legume	2		
	<i>Aspidosperma spruceanum</i>	Non-legume	1		
	<i>Gustavia superba</i>	Non-legume	1		
	<i>Copaifera aromatica</i>	Non-fixing legume	2		
	<i>Vatairea erythrocarpa</i>	Non-fixing legume	3		
	<i>Tachigali versicolor</i>	Fixing legume	6		

2.3.2. Root phosphomonoesterase activity assay

We measured the activity of root PME since the soil organic P pool is dominated by phosphomonoesters in these forests (Turner & Engelbrecht, 2011), and because PMEs are the predominant phosphatase enzymes synthesized by plants (Condrón, Turner, & Cade-Menun, 2005; Turner, 2008). The PME activity was measured on four root tips individually (mean length = 3.94 mm) for each individual tree in each plot, following two rinses with deionised water. The same procedure was performed on second- and third-order root segments for 15 species. Root tips were identified with a magnifying glass or stereomicroscope for the finest roots. Root phosphatase

activity was determined using 4-methylumbelliferyl phosphate as a phosphomonoester analog. Root tips were incubated in 100 μ L of 50 mM acetate buffer adjusted to pH 5 and 100 μ L of 100 μ M substrate for 30 minutes at 30 °C. The reaction was terminated by the addition of 50 μ L of 0.1 M modified universal buffer (Tabatabai, 1994) at pH 12. Fluorescence of 4-methylumbelliferone was determined on a Fluostar Optima (BMG Labtech, Ortenberg, Germany) with excitation at 360 nm and emission at 460 nm. Individual roots tips were weighed after drying at 60 °C for a minimum of three days. Following this measurement, root tips were rehydrated in deionised water for 30 min and then digitised to obtain root length and surface area using WinRhizo Pro software (Regent Instruments Inc, Québec, Canada). Although it is possible that differences in rehydration efficiency among species might have influenced our results, we consider this effect to be negligible because the phosphatase assays were performed on root tips which are known not to produce secondary growth. Therefore, all root tips across species should not have highly lignified or suberized cells limiting water absorption as shown by Guo et al. (2008).

Due to difficulties in obtaining accurate dry mass measurements from very small root tips of some species, root phosphatase activity is reported on either a length or surface-area basis. In addition, root phosphatase activity reported on a length basis was favoured because the discrepancy between PME expressed in length and surface area basis originates from variation in first order roots diameter. Variation in first order roots diameter could be related to other factors such as increasing the degree of arbuscular mycorrhizal (AM) colonization. Guo et al. (2008) have shown an increasing in the root stele:root diameter ratio as root order increases which was related to greater AM colonisation in lower root orders. Thus, root order diameter variation could be linked to the optimization of other root functions and not only the variation in phosphatase per unit area. Since it is difficult to distinguish whether the variation in first root order diameter is a functional response solely related to PME activity, we primarily present our results as a function of length. Furthermore, since it is the amount of PME expressed at the root surface that influences the magnitude of its activity, only parameters related to root exchange surface (*i.e.*, length and diameter as they contribute to surface) were presented, as root mass does not directly impact root surfaces.

2.3.3. Statistical analysis

Differences in PME activity among soil P availability classes (i.e., low vs. high P), functional groups (N-fixing legume, non-N fixing legume and non-legume) and individual species in this study were assessed with generalised least squares (gls) models from ‘nlme’ package (Pinheiro et al., 2020) or with generalized linear model (glm) from ‘stats’ package (R Core Team, 2020). Linear mixed-effects (lme) models from the package ‘nlme’ were used to partition the variance within a nested model in which P availability classes, functional group and species were treated as random factors. The assumptions of homogeneity of variance and normally distributed residuals were ascertained by visual inspection. The models were modified as needed with an appropriate variance function to effectively deal with heteroscedasticity, when present (Zuur, Ieno, & Elphick, 2010; Zuur et al., 2009). Data were log-transformed prior to analyses when different variance structures did not yield better residuals structure. If the residual structure showed little difference between several models, the selection was made by comparing the AICs. In figures, letters used to denote differences among groups were based on Tukey HSD and were generated using the ‘emmeans’ packages (Lenth, 2020).

2.4. Results

Overall, PME activity was significantly greater in P-poor sites than in P-rich sites; this was true whether PME activity was expressed on a length ($P < 0.001$) or on a surface area ($P = 0.003$) basis (Fig. 2.1 a and b). Comparisons among functional groups and soil P status revealed that legumes consistently expressed greater PME activity per unit length than non-legume species (Fig. 2.2 a). The trend was maintained when expressed in surface area basis, but less apparent at low P (Fig. 2.2 b). On the other hand, PME activity of N-fixing legumes did not differ significantly from that of non-N-fixing legumes ($P > 0.05$) (Fig. 2.2 a). The same result was found when PME activity was expressed on an area basis ($P > 0.05$) (Fig. 2.2 b).

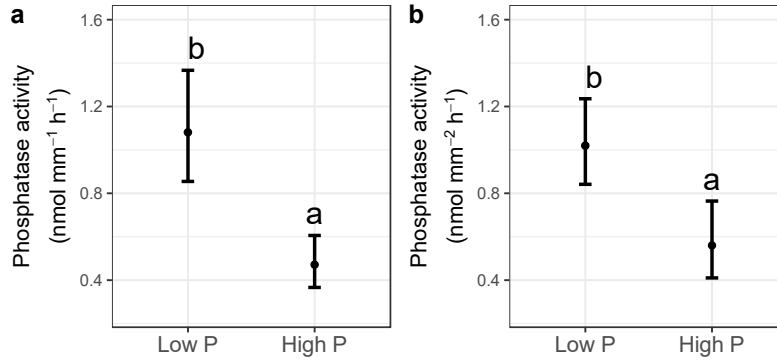


Figure 2.1. Differences in phosphatase activity expressed a) on root length basis and b) on root area basis between sites of contrasting P availability. Error bars represent the 95% confidence intervals; letters above each mean represent Tukey honest significant difference (HSD) groupings ($P \leq 0.05$). Mean values were calculated from 27 species across three plots at each contrasting exchangeable P status.

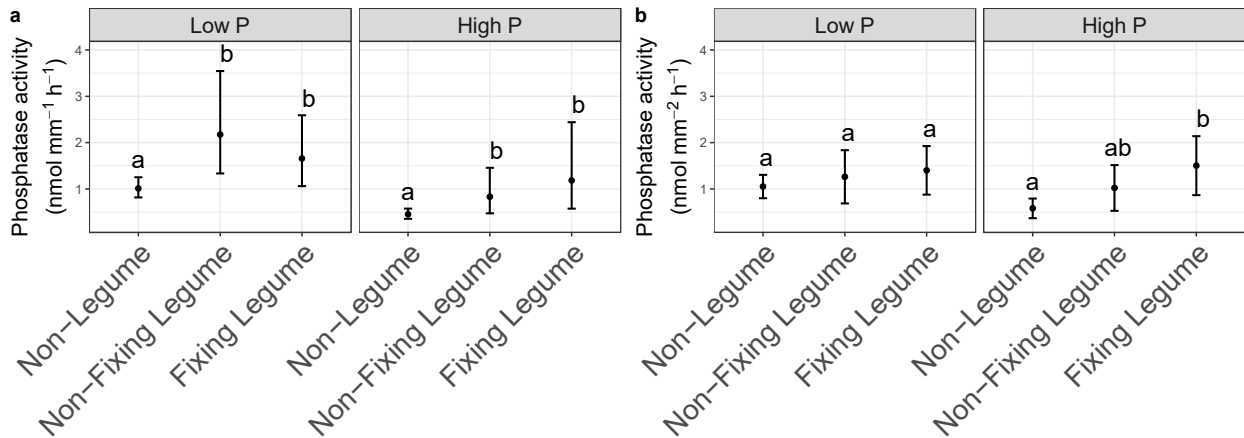


Figure 2.2. Differences in phosphatase activity expressed on a) root length basis and b) on root area basis between fixing legume, non-fixing legume and non-fixing non-legume tree species in sites of contrasting P availability. Error bars represent the 95% confidence intervals; letters above each mean represent Tukey honest significant difference (HSD) groupings ($P \leq 0.05$). Mean values were calculated from 27 species across three plots at each contrasting exchangeable P status.

For all 15 species for which we measured root PME activity among root orders, PME activity declined with increasing root order when PME activity was expressed on an area basis. However, the rate of decline in PME with increasing root order varied considerably among species (Fig. 2.3). For most species, PME activity measured on third-order roots was almost undetectable, notably in *Tachigali versicolor*, *Terminalia amazonia*, *Zuelania Guidonia*, *Gustavia superba* and *Trattinnickia aspera*. However, no constant decrease was observed when the PME activity was

expressed on the basis of root length. Indeed, PME activity on a root length basis was highly variable among root orders and even more for the same root order among species (Fig. 2.4).

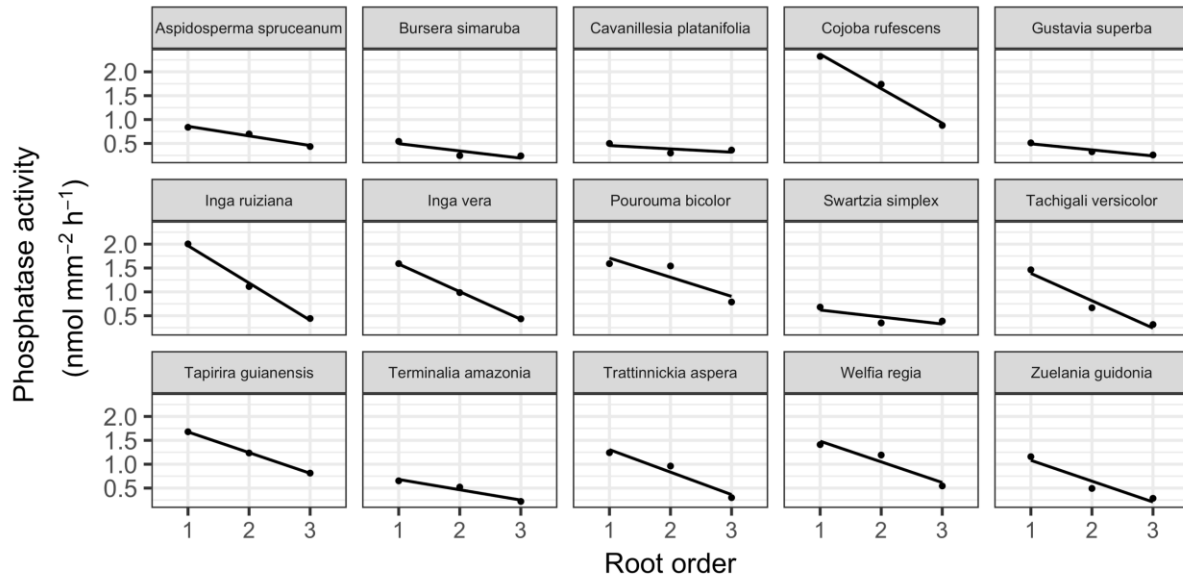


Figure 2.3. Differences in the rate of decline of phosphatase activity expressed on root area basis with increasing root order for 15 species.

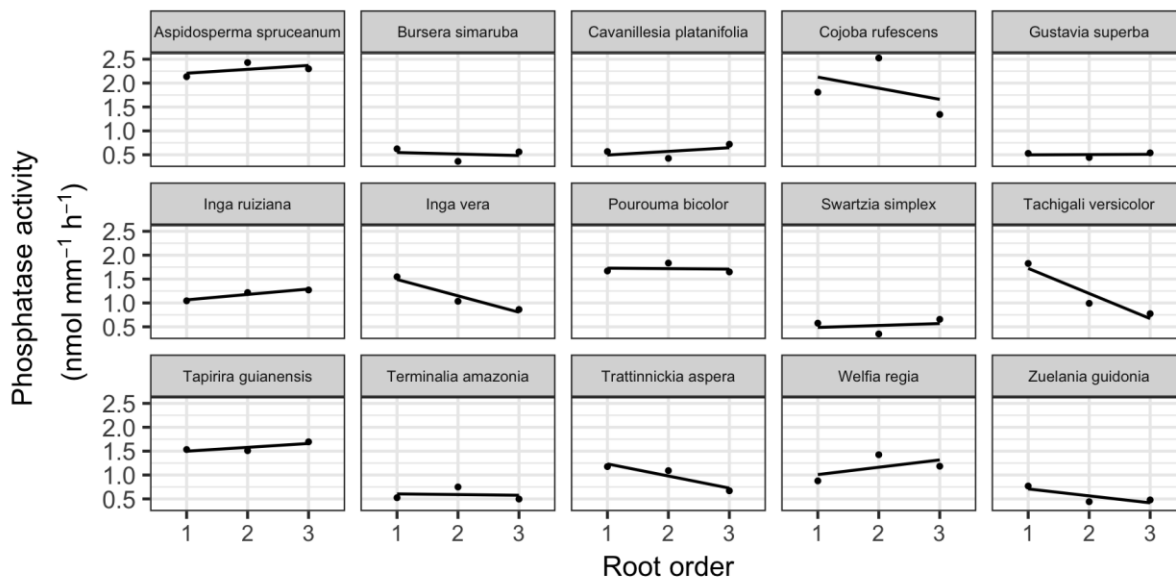


Figure 2.4. Differences in the rate of decline of phosphatase activity expressed on root length basis with increasing root order for 15 species.

Species-specific root PME activities revealed that in low-P sites, more abundant tree species did not express a greater PME activity than less abundant species (Fig. 2.5). In fact, at low soil P, root PME activities of the more abundant tree species were consistently low, whereas less abundant species showed high activity but also high variation among species. Importantly, most of the variance in PME activity was found among co-occurring species and among their respective N-fixing strategies within a given site (35.4% and 28.7% respectively; Fig. 2.6). In particular, PME activities of non-legumes were highly variable among species at low P, and less so at high P (Fig. 2.5).

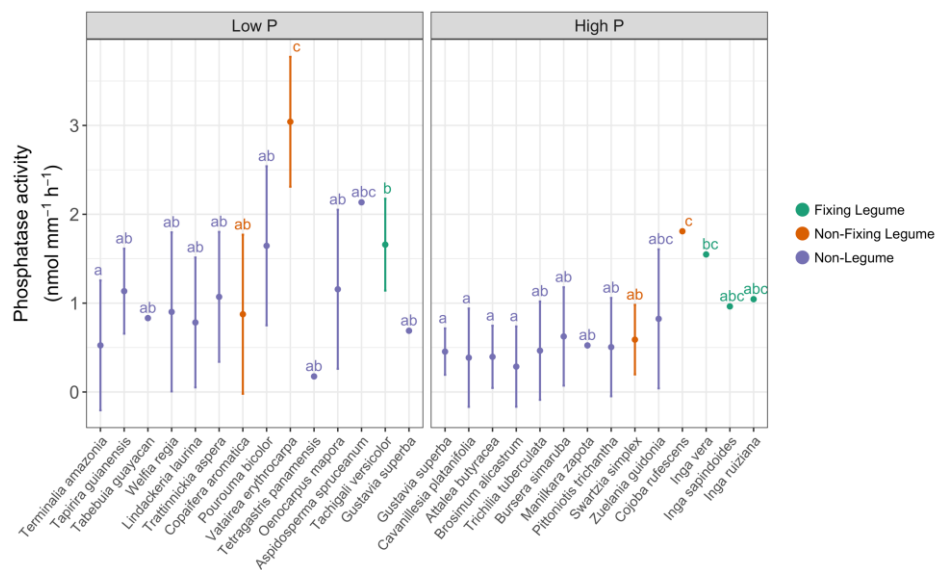


Figure 2.5. Differences among species in phosphatase activity expressed on root length basis. For each P status (low P or high P), species are ordered according to their relative basal area; basal area per species decreases from left to right. Error bars represent the 95% confidence intervals; letters above each mean represent Tukey honest significant difference (HSD) groupings ($P \leq 0.05$). Mean values were calculated for 14 species in each P status and from at least two individuals per species in general except for species without error bars.

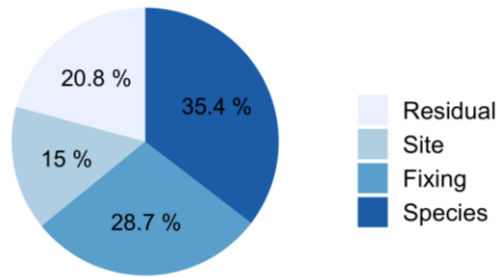


Figure 2.6. Hierarchical partitioning of the variance in root phosphatase activity expressed on root length basis between sites, N-fixing strategy, and species.

2.5. Discussion

Our results support our main hypothesis that root PME activity of tropical lowland rainforest trees were greater in P-poor than P-rich soils. However, root PME activities varied more among co-occurring tree species within a single site than across sites of widely contrasting soil P availability. This result points toward high local functional diversity in P-acquisition strategies among tropical tree species. Much of the local diversity in PME activity among co-occurring tree species was driven by the very high activity of legumes relative to non-legumes, although we found no differences in PME activity between N-fixing and non-N-fixing legumes. Together, these findings support the recent suggestion that the high PME activity of legumes is a phylogenetically conserved trait, rather than one directly linked to their N-fixing capacity (Batterman et al., 2018; Png et al., 2017). Furthermore, we found high interspecific variability in the magnitude (expressed on area basis) and direction (expressed on length basis) in PME activity along root orders, highlighting the importance of sampling roots of similar order and/or function when comparing species. Overall, our study points to a large variation in PME activity within co-occurring species within a given site, suggesting the coexistence of alternative P-acquisition strategies, and a potential role for P partitioning among species (Turner, 2008), especially under low P supply.

2.5.1. Higher root phosphatase activity under low soil P supply

We found evidence that low soil P availability leads to higher root PME activities, as previously observed in a variety of ecosystems (Allison et al., 2007; Cabugao et al., 2017; Hofmann, Heuck, & Spohn, 2016; Houlton et al., 2008; Li, Shinano, & Tadano, 1997; Marklein & Houlton, 2011; Nuruzzaman et al., 2006; Olander & Vitousek, 2000; Treseder & Vitousek, 2001). Our results show root phosphatase follows a similar pattern to soil phosphatase across the P gradient studied here

(Turner, Brenes-Arguedas, & Condit, 2018), and results from experimental P addition on pioneer species in the region (Zalamea et al., 2016). However, our results contrast with those from a study conducted in Bornean tropical rainforests, which showed that root PME activity was not greater under low P availability (Kitayama, 2013). This discrepancy between our results could stem from the fact that our study system covered a greater range in soil readily available P, which is able to separate low and high P plant communities, resulting in a significant change in soil (Turner, Brenes-Arguedas, & Condit, 2018) and plant phosphatase activity. This significant change in trees PME activity across high- and low-P soils suggests that low P supply generally favours the use of the organic P pool via high PME activity.

2.5.2. Phosphomonoesterase activity among N-fixing strategies

Our results provide further evidence that legume species have higher root phosphatase activity than non-legume species irrespective of soil P availability (Allison, Nielsen, & Hughes, 2006; Giardina et al., 1995; Keller et al., 2013; Nasto et al., 2014; Nuruzzaman et al., 2006; Png et al., 2017; Venterink, 2011). In addition to a higher activity of legumes compared to non-legumes in general, we also found that the PME activity of fixing and non-fixing legume functional groups did not differ, regardless of soil P availability. These results are consistent with three recent studies that showed (1) no difference in PME activity with higher N fixation capacity (*i.e.*, density of nodules) for the Fabaceae species *Inga punctata* in Panama (Batterman et al., 2013), (2) that N-fixing actinorhizal species showed a similarly low PME activity as non-fixing non-legume species, both of which were lower than legumes (Png et al., 2017), and (3) that phosphatase activity of four N-fixing species was greater than co-occurring non-legumes but did not increase with rates of N fixation (Batterman et al., 2018). Together, these results suggest that the higher phosphatase activity of legumes is not directly related to N-fixation capacity, but is instead a phylogenetically conserved trait in this family. Furthermore, our results show that legumes express a higher PME activity than non-legumes, and this difference is maintained at low and high P availability. This differs from the findings of Png et al. (2017), who showed that the difference between legumes and non-legumes increased with the decline in P supply along a 2-million year soil chronosequence. We interpret our results as further evidence for the idea that PME activity is most likely a phylogenetically preserved trait in the Fabaceae. In our study, PME activity of non-fixing and fixing legumes did not differ. A possible explanation for this is that non-fixing legumes could rely

on different pathways of fixation such as N-fixing endophytes or the rhizosphere microbial complex to increase their N-uptake in order to optimize their P-uptake through the synthesis of phosphatases (Dobbelaere, Vanderleyden, & Okon, 2003; Elmerich & Newton, 2007), although we have no evidence for these possibilities. High PME activity within legume species, reflecting a higher demand for P, could be linked to the early-successional status of many tropical legume tree species, following disturbances such as gap dynamics. A high concentration of P is required to support rapid growth (McKey, 1994). However, given the marked variation in phosphatase activity found among legume species (Batterman et al., 2018), studies targeting a greater range of species are required to draw firm conclusions.

2.5.3. Phosphomonoesterase activity and root order

Phosphomonoesterase activity declined consistently with increasing root order when expressed on an area basis, but the rate of this decline varied markedly among species. This highlights the importance of using order- or function-based classification of fine roots for comparative analyses rather than arbitrary diameter-based classifications (Freschet, Roumet, & Treseder, 2017; McCormack et al., 2015). Furthermore, several species showed little or no PME activity on second and third order roots, demonstrating the importance of focusing on first-order roots in comparative studies. In addition, this provides confidence in our methodology by indicating that phosphatases of soil or microbial origin make a negligible contribution to measured activity. Furthermore, the large differences in PME activity among root orders suggest that pooling roots of different orders might confound comparison of PME activity among species. For instance, combining the three first root orders of *Inga ruiziana*, *Inga vera*, *Tachigali versicolor* and *Cojoba rufescens* would reduce PME activity markedly because these species show strong declines in root PME activity with increasing root order. This could explain, for example, inconsistent across-species comparisons of PME activity found in some previous studies that assayed fine root samples of mixed orders (e.g., Zalamea et al., 2016).

2.5.4. Within-community variation among co-occurring species

Root PME activities varied more among co-occurring tree species within a site than among sites with contrasting P availability. This indicates that community-wide differences are concealed by high species-specific variation, with potential implications for understanding the tree community

assembly of lowland tropical forests. Indeed, tree species within each N-fixing strategy might have evolved distinct P niches, as they could be functionally different to reduce interspecific competition in highly diverse communities. For example, irrespective of their group, abundant species in P-poor sites exhibited lower PME activity than rarer species, suggesting that resource partitioning might be important at low P by allowing co-occurring species to exploit inorganic and organic P forms of differing availability (Turner, 2008). This is analogous to resource partitioning for nitrogen in Arctic plant communities, where the most abundant plants predominantly used the most available inorganic N forms while rarer species used organic N forms (McKane et al., 2002).

The resource partitioning signal for P could have been induced by confounding factors such as strong allocation plasticity (Freschet, Swart, & Cornelissen, 2015). Indeed, it is possible that more abundant species could enhance the mineralization of organic P through PME activity by increasing the intensity of root branching, allowing them to optimize the production of root tips by unit of length. Since we did not measure fine root allocation, we cannot exclude this possibility. Other possibilities are that abundant tree species promote organic P acquisition by exuding C-rich compounds (*e.g.*, sugars) that stimulate enzyme activities of soil microbes (Spohn, Ermak, & Kuzyakov, 2013), or by using different phosphatase enzymes to acquire other forms of organic P, such as phytic acid or phosphodiesteres (Turner, 2008).

The similarity in root phosphatase activity between N-fixing and non-N-fixing legume species could be a consequence of our coarse method of classifying N-fixation strategy for two reasons. Our results are linked to the classification of legumes into nodulating species (*i.e.*, actively fixing N) and those without nodules (putative non-fixers), which may have resulted in the sampling of facultative N-fixing species or nodulated species which were not actively fixing. Facultative N-fixing species may not have produced nodules during the sampling period, because species-specific nutrient demands must be coordinated with the energetic cost of fixation to generate an efficient and competitive economical strategy (Gutschick, 1981; McKey, 1994). Species subject to this selective pressure could modify their functional N-fixation strategy across time and space to some extent to alleviate the economic disequilibrium between nutrient demands and nutrient uptake cost (Gutschick, 1981; McKey, 1994). For instance, interspecific variation within legumes, such as efficiency in N utilisation or physiological ability to perceive changes in soil nutrients (Barron, Purves, & Hedin, 2011) could have induced a downregulation of nodulation during the sampling

period. This could explain the lack of nodules observed in the putative non-fixers and might have led to the similarity in the PME activity among legumes. In addition, nodulated species could have senescent nodules or nodules in which nitrogenase activity has been downregulated (Barron, Purves, & Hedin, 2011). Since we have no data on the activity of nitrogenases and our sampling was done at single times and locations, we cannot rule out that our crude classification approach might explain the lack of difference in PME activity among fixing and non-fixing legumes.

Our results show marked differences in PME activity among co-occurring species, particularly at low P. This suggests a robust tendency of resource partitioning for P via diverse belowground strategies, which has the potential to facilitate the coexistence of plant populations in low-P environments. Indeed, our results point toward a high functional diversity in phosphatase-mediated P acquisition strategies, as reported previously for belowground strategies related to P acquisition, including diverse types of fungal symbiosis and different root functional types (*e.g.*, sand-binding root, dauciform root and non-mycorrhizal strategy) in old, P-impooverished soils in Australia (Zemunik et al., 2015) and Brazil (Zemunik et al., 2018). Future measurements of other ecologically-relevant fine root traits will help to unravel the extent of functional diversity within lowland tropical forests in relation to P acquisition, such as modification of root morphology and architecture for efficient acquisition, the synthesis of other phosphatases (*e.g.*, phytase, phosphodiesterase), or via symbiotic associations with mycorrhizal fungi (Lambers et al., 2006).

2.6. Conclusions

In accordance with our main hypothesis, we found that PME activity was higher in soils with low P availability. Furthermore, our study supports previous evidence that high phosphatase activity within legumes is not related to N-fixation, since no difference was observed between species that actively fix and those that do not. In addition, we observed that the rate of decrease in PME activity with increasing root order differed significantly between species, which illustrates the importance of sampling roots of analogous function for comparative analyses. Our study highlights the large variation in PME activity within co-occurring species at a given site, indicating a high functional diversity in P-acquisition strategies. Future studies should explore the potential importance of such partitioning for P in terms of tree species coexistence in these species-rich tropical forests.

2.7. Acknowledgments

We thank Dayana Agudo, Aleksandra Bielnicka and Julio Rodriguez from the soil laboratory of the Smithsonian Tropical Research Institute and Madeleine Trickey-Massé and Arca Arguelles-Caouette from the University of Montreal for field and laboratory assistance. We are also grateful for helpful comments and suggestions from three anonymous reviewers and the Editor Dr Benjamin Houlton. Funding was provided by a Discovery Grant from Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC; Grant number RGPIN-2014-06106). XGM received support from scholarships of the Smithsonian Tropical Research Institute and from the Fonds de recherche du Québec - Nature et technologies.

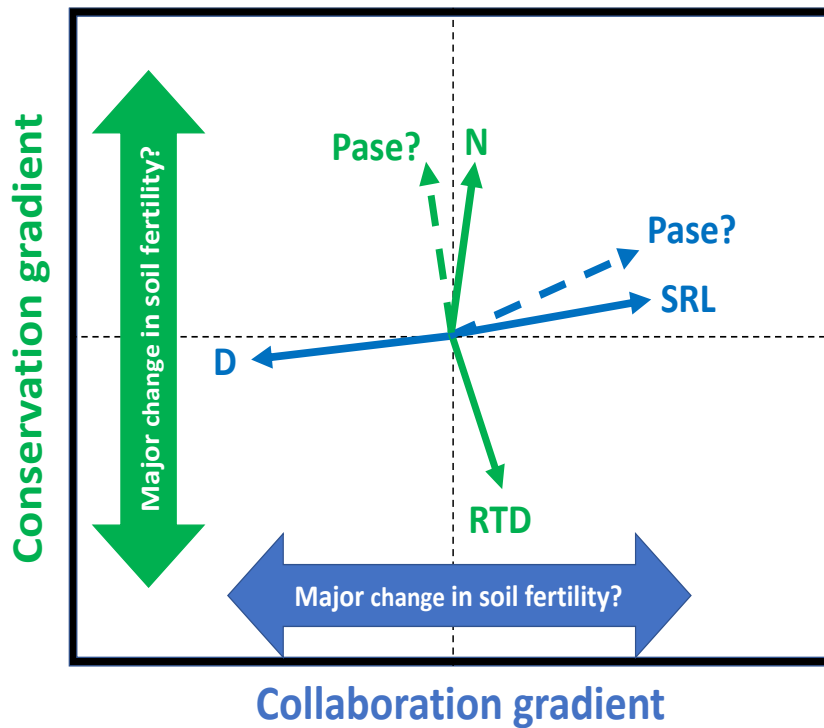
Author contributions

EL, BLT and XGM conceived the ideas and BLT, EL and XGM designed methodology; XGM collected the data; XGM analysed the data; EL, BLT and XGM interpreted the results; XGM led the writing of the manuscript. EL, BLT and XGM contributed critically to the drafts and all authors gave their final approval for publication.

Chapitre 3 - Root phosphatase activity is coordinated with the root conservation gradient across a phosphorus gradient in a lowland tropical forest

Xavier Guilbeault-Mayers and Etienne Laliberté

As submitted to New Phytologist: Guilbeault-Mayers, X., and Laliberté, E. (2023). Root phosphatase activity is coordinated with the root conservation gradient across a phosphorus gradient in a lowland tropical forest.



3.1. Abstract

Soil phosphorus (P) is a growth-limiting nutrient in tropical ecosystems, driving diverse P-acquisition strategies among plants. Particularly, mining for inorganic P through phosphomonoesterase (PME) activity is essential, given the substantial proportion of organic P in soils. Yet the relationship between PME activity and other P-acquisition root traits remains unclear.

We measured root PME activity and commonly-measured root traits, including root diameter, specific root length (SRL), root tissue density (RTD), and nitrogen concentration ([N]) in 18 co-occurring tree species across soils with varying P availability to better understand trees response to P supply.

Root [N] and RTD were inversely related, and that axis was related to soil P supply. Indeed, both traits correlated positively and negatively to PME activity, which responded strongly to P supply. Conversely, root diameter was inversely related to SRL, but this axis was not related to P supply.

This suggests that limiting similarity influenced variation along the diameter-SRL axis, explaining high local trait diversity. Meanwhile, environmental filtering tended to impact trait values along the root [N]-RTD axis. Overall, P availability indicator traits like PME activity and root hairs only tended to be associated with these axes, highlighting limitations of these axes in describing convergent adaptations at local sites.

Keywords

Phosphorus availability, Root economic space, Local variation, Limiting similarity, Environmental filtering

3.2. Introduction

Tropical forests occur across a wide range of geological deposits (Turner & Engelbrecht, 2011). This leads to high soil nutrient heterogeneity on a large scale (Townsend et al., 2008), which might allow high tree species diversity (Wright, 2002) and high root trait variation (Ma et al., 2018). Part of this root trait variation, however, may be found within local sites since multiple trait syndromes may coexist (Chen et al., 2013; Lugli et al., 2019; Dallstream et al., 2022). High local diversity in nutrient-acquisition strategies may suggest that potentially one of root economic space (RES) dimensions defined by Bergmann et al. (2020) may be limited to describe strategies among species locally, rather than community-wide strategies reflecting convergent adaptation to particular environmental conditions such as soil fertility. For instance, the opposite strategies along the root collaboration gradient (i.e., high diameter and high specific root length (SRL)) (Bergmann et al., 2020) may not necessarily provide similar benefits at both ends of an environmental gradient (Laughlin et al., 2021), such as a soil fertility gradient. Instead, these opposing strategies could be functionally equivalent in terms of their consequences for plant fitness in the same local environment. Therefore, improving our knowledge on alternative phosphorus (P) acquisition strategies and those displaying functional convergence across species within communities in response to soil P availability should lead to a better understanding of tropical trees distribution across edaphic gradients.

Phosphorus availability is considered a key limiting factor for plant productivity in the majority of tropical and subtropical forests (Vitousek et al., 2010). These forests are characterized by old and strongly weathered soils that result in generally low P availability. However, tropical rainforest soils can display significant variability in P availability, depending on the nature of geological deposits (Vitousek et al., 2010; Cleveland et al., 2011; Turner et al., 2018). As a result, various morphological, chemical and physiological root adaptations to improve P acquisition are found in tropical soils (Tarafdar & Claassen, 1988; Lambers et al., 2008; Zemunik et al., 2018). For instance, the synthesis of phosphomonoesterases (PME) (that release ester-linked phosphates) is a common physiological adaptation in response to P limitation by tropical soil microbes (Turner et al., 2018) and plants (Vance et al., 2003; Marklein & Houlton, 2011; Guilbeault-Mayers et al., 2020). Only a few studies, however, have addressed how root PME activity coordinates with other morphological and chemical root adaptations across P availability gradients. Although relatively

understudied, a consistent positive correlation between PME activity and SRL was observed (Ushio et al., 2015; Cabugao et al., 2021; Lugli et al., 2019, 2021; Han et al., 2022). High SRL is often associated with an ‘autonomous’ nutrient acquisition strategy, which opposes, along the collaboration gradient, a ‘collaborating’ trait syndrome involving roots of larger diameter and higher arbuscular mycorrhizal (AM) colonization (Bergmann et al., 2020). Therefore, a positive correlation between PME activity and SRL might indicate a potential trade-off between nutrient uptake beyond the root nutrient depletion zone through AM symbiosis and P mining through soil exploration involving high PME activity and high SRL. However, the response of AM colonization to increasing P availability has been proposed to display both a consistently negative (Treseder, 2004; Ma et al., 2021) and a hump-shaped pattern (Treseder & Allen, 2002), contrasting with the consistently negative linear response of PME activity to the same gradient (Allison et al., 2007; Margalef et al., 2017). This raises questions about the consistency of this trade-off along a strong soil P gradient.

Soil PME activity tends to increase with declining soil P supply (Allison et al., 2007; Margalef et al., 2017). Similarly, mycorrhizal plant species are expected to follow a general pattern whereby they rely more heavily on mycorrhizal partners for nutrient acquisition as P supply declines (Treseder, 2004; Ma et al., 2021). Phosphomonoesterase activity should, therefore, exhibit a positive correlation with root diameter rather than SRL, as both PME activity and diameter/AM colonization are expected to be high in P-depleted soil and decrease as P availability increases. Arbuscular mycorrhizal colonization response to the soil fertility gradient, however, has also been suggested to be hump-shaped (Treseder & Allen, 2002), with AM colonization being low in P-depleted soil due to nutrient limitations impacting both plant and fungal growth, as well as being low in P-rich soil owing to a decrease in plant carbon (C) allocation towards AM symbiosis. This hump-shaped pattern, when compared with the negative linear relationship between PME activity to the same gradient, suggests that the tradeoff between P uptake through AM symbiosis and P mining through roots of high PME activity might only occur within a limited range of P availability variation (*i.e.*, from P-depleted to P-moderate soils). Furthermore, the general pattern whereby plants rely more strongly on AM colonization in P-depleted soils has been challenged by studies showing that extra-radical fungal biomass and scavenging may decline in P-depleted soils (Lambers & Teste, 2013; Teste et al., 2016). Meanwhile, given that plants could display a wide

range of strategies deviating from both patterns mentioned above in P-depleted soils (Zemunik et al., 2015; Lambers et al., 2018; Wen et al., 2019; Zemunik et al., 2018), it remains unclear which functional root traits can be used predominantly as diagnostic indicators of low P availability as conclusively as PME activity (Duff et al., 1994; Margalef et al., 2017; Guilbeault-Mayers et al., 2020).

A potential explanation for the coexistence of multiple root strategies, including those related to P acquisition, within individual communities is that several different root traits or trait syndromes could be functionally equivalent in terms of nutrient acquisition and consequences on plant fitness (Marks & Lechowicz, 2006; Raven et al., 2018; Laughlin et al., 2021), at any given level of P availability. For example, in low-P soils, the greater the number of root cortical cells, the greater the probability of being colonized by AM fungi, which explains why colonization tends to be positively correlated with root diameter (Comas et al., 2014; Kong et al., 2014, Ma et al., 2018). On the other hand, for species with low mycorrhizal dependency, a larger root diameter could arise from the loss of metabolically active parenchyma cells in favor of the formation of metabolically inert aerenchyma and sclerenchyma cells to reduce metabolic and respiration costs and prevent roots from collapsing, respectively (Fan et al., 2003; Ryser, 2006). Meanwhile, P released from parenchyma cells during aerenchyma formation could facilitate meeting the P requirements of newly produced fine roots, reducing nutrient cost associated to P nutrition (Fan et al., 2003). Alternatively, roots with a smaller diameter could explore a greater soil volume by reducing biomass allocation in finer roots with high SRL values (Eissenstat, 1992), whereas coarser roots could be favored to enhance root growth pressure to compensate for the mechanical impedance of denser soils (Materrechera et al., 1991). Altogether, these alternative morphological-related P uptake strategies within local sites might constitute a significant source of root trait variation. Therefore, this suggests that a portion of the root trait variation captured by the RES may be better suited to describe local assembly processes rather than specific patterns of trait convergence across fertility gradients.

Inconsistent root diameter responses to nutrient gradients in tropical ecosystems support that variations in morphological P-foraging traits might be more related to within-community than across community variation. For example, Yavitt et al. (2011) reported a negative correlation

between fine root diameter and soil fertility, whereas others found the opposite pattern (Zangaro et al., 2008; Ushio et al., 2015; Lugli et al., 2021). Meanwhile, Wurzbürger & Wright (2015) found no significant variation in root diameter in a P and nitrogen (N) fertilization study. These contradictory results may suggest that convergent adaptations in trait values along the root collaboration gradient (*i.e.*, diameter - SRL axis) are unlikely at local sites along a P availability gradient. Rather, it is possible that variation along the diameter - SRL axis may be unrelated to the major changes in soil fertility, including P availability. This would hold true if alternative P-acquisition root strategies are functionally equivalent in terms of P acquisition and effect on fitness - a requirement of niche differences often referred to as limiting similarity (Chesson, 2000). If so, PME activity may be more consistently linked to traits that enhance the stabilization of organic matter in the rhizosphere, thereby reducing its leaching (Hallett et al., 2022), extend the size of the root's influence zone, and increase surface area (Lynch & Ho, 2005), such as root hairs, in order to improve P mining efficiency. Meanwhile, both PME activity and root hairs may correlate positively and more strongly with traits favoring rapid metabolic activity along the other dimension of the RES, known as the conservation gradient (*i.e.*, root N concentration ([N]) – root tissue density (RTD) axis) (Bergmann et al., 2020), such as high root [N], to ensure fast P acquisition (Freschet et al., 2021). Overall, the RES dimensions (*i.e.*, conservation gradient and collaboration gradient) were identified using a global database (Bergmann et al., 2020), but which does not consider the influence of environmental factors on trait distribution and the relative impact of a given root strategy on plant fitness under specific environmental conditions, such as soil P supply levels. Clarifying which dimension is more closely related to soil P variation would, therefore, require studies conducted on the most abundant species along a strong P availability gradient.

To evaluate how inorganic and P-mining acquisition traits coordinate and their relation to soil P availability, our study adds key root traits of the RES and less commonly measured traits such as root branching intensity, root hair length and density to previously measured PME activity on the most abundant co-occurring trees across sites in central Panama differing strongly in total and exchangeable P (Guilbeault-Mayers et al., 2020). Our objectives were to determine (i) how soil P availability gradient is related to the root collaboration and conservation gradient (Bergmann et al., 2020) and (ii) how PME activity is related to the key fine root traits defining the RES and (iii) which root traits represent key diagnostic indicators of P availability, as opposed to root traits that

vary strongly within local communities. We predicted that AM colonization would display no difference between site of contrasting P availability, since AM symbiosis benefits have been suggested to be low in both P-depleted and P-rich soils (Treseder & Allen, 2002; Lambers & Teste, 2013). Instead, we hypothesized that variation in P availability should impact root trait distribution, with low-P soil being associated with roots having high [N], thereby reflecting higher PME activity and/or rapid P acquisition as a strategy to compete microorganisms (Liu et al., 2010; Freschet et al., 2017). Given that root [N] is negatively correlated with RTD along the conservation gradient (Bergmann et al., 2020), following this hypothesis, we hypothesized that low-P soils should be associated with roots of low RTD, since low-P supply should not favor long-lived roots with high maintenance costs (Laliberté et al., 2015). We further predicted that given the high ratio between P acquisition capacity of root hairs and C cost related to their production and maintenance (Bates & Lynch, 2000; Jungk, 2001), root hair length and density should increase significantly at low P supply. Overall, our study aimed to improve our understanding of P-acquisition strategies deployed by co-occurring tropical tree species, focusing on P acquisition traits that may represent diagnostic indicators of fertility, in order to better explain tropical tree species distributions across edaphic gradients.

3.3. Material and methods

3.3.1. Study site

We sampled fine roots from October to December 2017 by tracing them back to individuals of selected tree species within six 1-ha plots that are part of a tropical rainforest plot network in central Panama (Table 3.1; Condit et al., 2013; Guilbeault-Mayers et al., 2020). Fine roots of the 18 most abundant tree species, determined by the highest cumulative stem basal area, were sampled in three plots at each site, resulting in a total of 44 aggregate samples at the individual scale (Table 3.1). If individuals of one of the most abundant species were very difficult to sample or not accessible (*e.g.*, root systems cluttered with dead trees), the next most abundant species was sampled. Sampling effort was similar between individuals of different species, however, sampling fine roots on large individuals was more time consuming, resulting in an unequal number of individuals per species per plot (*i.e.*, 1 to 8 at the sites scale; Table 3.1). Plots were selected to cover the widest possible range of soil P availability across the plot network in central Panama (Condit et al., 2013;

Turner et al., 2018). Three plots were classified as ‘low P’, with an exchangeable [P] (resin P) below 2 mg P kg⁻¹ ranging from 0.77 to 1.39 mg P kg⁻¹, while the other three plots were classified as ‘high P’, with an exchangeable [P] well above 2 mg P kg⁻¹ (Table 3.1). The 2 mg P kg⁻¹ threshold used to distinguish between low- and high-P sites is ecologically relevant as it has been shown to be able to separate plant communities with low and high affinity to soil [P] (Condit et al., 2013; Sheldrake et al., 2017; Turner et al., 2018). Elevation varied from 30 to 180 m above sea level, and annual rainfall varied from 2264 to 2328 mm a⁻¹. Although soil [N] (both total and inorganic) tended to be higher in high-P site it did not differ significantly between the low-P and high-P sites (Table 3.1). Since soil [N] variation is not significant and varies in the same direction as soil [P], the effect of soil [N] could hardly be interpreted.

Table 3.1. Species names, number of individuals, mean and range of soil concentrations of exchangeable phosphorus, soil total nitrogen concentration, soil inorganic nitrogen and the mean annual precipitation for each site.

Site	Species	Family	Number of individuals	Resin P (mg kg ⁻¹)	Total N (%) P = 0.068	Inorganic N (mgkg ⁻¹) P = 0.079	Annual precipitation (mm a ⁻¹)
High P	<i>Attalea butyracea</i>	Arecaceae	3	19.43 [13.14 : 22.80]	57 [33 : 83]	5.22 [4.21 : 6.34]	2264.79 [2153.04 : 2481.24]
	<i>Brosimum alicastrum</i>	Moraceae	3				
	<i>Bursera simaruba</i>	Burseraceae	2				
	<i>Cavanillesia platanifolia</i>	Malvaceae	1				
	<i>Gustavia superba</i>	Lecythidaceae	8				
	<i>Manilkara zapota</i>	Sapotaceae	1				
	<i>Pittonotis trichantha</i>	Rubiaceae	2				
	<i>Trichilia tuberculata</i>	Meliaceae	2				
	<i>Zuelania guidonia</i>	Salicaceae	1				
Low P	<i>Aspidosperma spruceanum</i>	Apocynaceae	1	1.13 [0.77 : 1.39]	22 [19 : 27]	2.98 [2.15 : 4.43]	2328.80 [2311.03 : 2352.04]
	<i>Lindackeria laurina</i>	Achariaceae	2				
	<i>Oenocarpus mapora</i>	Arecaceae	1				
	<i>Pourouma bicolor</i>	Urticaceae	1				
	<i>Tabebuia guayacan</i>	Bignoniaceae	1				
	<i>Tapirira guianensis</i>	Anacardiaceae	7				
	<i>Terminalia amazonia</i>	Combretaceae	3				
	<i>Tratinnickia aspera</i>	Burseraceae	3				
		<i>Welfia regia</i>	Arecaceae				

3.3.2. Root PME activity assay

Phosphomonoesterase activity was measured on four root tips individually (mean length = 3.94 mm) for each individual tree in each plot following two rinses with deionized water. Root PME activity was determined using 4-methylumbelliferyl phosphate as a phosphomonoester analog. Root tips were incubated in 100 µl of 50 mM acetate buffer solution adjusted to pH 5 and 100 µl of 100 µM substrate for 30 minutes at 30 °C. The reaction was terminated by the addition of 50 µl

of 0.1 M modified universal buffer (Tabatabai, 1994) at pH 12. Fluorescence of 4-methylumbelliferone was determined on a Fluostar Optima (BMG Labtech, Ortenberg, Germany) with excitation at 360 nm and emission at 460 nm. Individual roots tips were weighed after drying at 60 °C for seven days. Following this measurement, root tips were hydrated in deionized water for 30 minutes and then digitized to obtain root length using WinRhizo Pro software (Regent Instruments Inc, Québec, Canada). Further details of root PME assay methods can be found in our previous study at the same sites (Guilbeault-Mayers et al., 2020).

3.3.3. Root functional traits

Root functional traits were measured on fine roots which were distinguished using a root order-based threshold (McCormack et al., 2015). For each species, the threshold was determined using morphological characteristics (*i.e.*, variation in color, texture, diameter and rigidity). This typically resulted in the sampling of the first 2-3 root orders. All root traits were measured on these root orders, with the exception of fine root PME activity, which had previously been measured on the first root order (Guilbeault-Mayers et al., 2020). Specific root length, root diameter, root tips per unit of total fine root length (hereafter, branching intensity) and RTD were obtained using WinRhizo Pro software (Régent Instruments Inc, Quebec, Canada). Dry mass measurement was obtained by drying fine roots at 60 °C for 72 h to complete the measurement of SRL and RTD. Root hair density was measured on 10 segments of approximately 1 mm across 10 randomly sampled first order roots. Root hair length was measured on one randomly sampled root hair per first order root previously sampled for root hair density, using images captured with a Zeiss Axio Imager 2 microscope (software: AxioVison, Jena, Germany). A root hair index was obtained by multiplying root hair length by root hair density, generating a trait describing root hair length per unit of first order root length, as performed by Holdaway et al. (2011). Root [N] was measured using an elemental analyzer (Vario Micro tube; Elementar, New Jersey, United States).

Mycorrhizal colonization

Fine roots were cut into sections of approximately 1 cm long and then bleached in modified syringes (Claassen & Zasoski, 1992) using KOH (10% v/v) at 90 °C. The roots were removed from the KOH and acidified with diluted acetic acid for five minutes. After acidification, roots were stained in Sheaffer Black ink and vinegar (5% v/v acetic acid) solution for 4 minutes (Vierheilig et

al., 1998). Afterwards, roots were conserved in a lactoglycerol solution for 48 hours to remove excess staining. Finally, roots were mounted on a microscope slide with glycerol.

Among all fungal structures, we specifically chose to only report arbuscules by root length (hereafter AM colonization) to avoid misdiagnosis of AM structures (Brundrett, 2009) and since this structure is directly responsible for resource exchanges between symbiotic partners (Smith & Read, 2008). As was reported in another study conducted in another subtropical ecosystem in Brazil (Zemunik et al., 2018), many root segments in our samples were intensively colonized by dark septate endophytes and other non-mycorrhizal hyphae with regularly septation. To obtain a quantitative estimate of AM colonization intensity, all arbuscules were counted in approximately 300 mm of root fragments per segments of roughly 0.15 mm and divided this number by total root length analyzed by individual.

3.3.5. Statistical analysis

Major axes of root trait variation were assessed using principal component analysis (PCA) with the `rda` function from ‘`vegan`’ package (Oksanen et al., 2020). Pairwise Pearson correlation coefficients among root traits were calculated using the `chart.Correlation` function from the ‘`PerformanceAnalytics`’ package (Peterson & Carl, 2020). Differences in functional root traits and soil descriptors among soil P availability classes were assessed with linear models (`lm`), generalized linear models (`glm`) from the ‘`stats`’ package (R Core Team, 2020) and generalized least squares (`gls`) from the ‘`nlme`’ package (Pinheiro et al., 2020). Models were modified with an appropriate variance function or appropriate family distribution to minimize heteroscedasticity and maximize normality of models’ residuals and selected based on visual inspection of residual distributions and on the Akaike information criterion (AIC) (Zuur et al., 2009; Zuur et al., 2010). Post-hoc Tukey HSD tests were conducted using the ‘`emmeans`’ (Lenth, 2020) and ‘`multcomp`’ (Hothorn et al., 2008) packages. Finally, linear mixed-effects models including species as random effect were not conducted due limited replication of species’ individuals and analyses were conducted directly on the raw data instead of using species trait means. Individuals of the same species often did not occur in the same plots, and when they did, their fine roots were not necessarily exposed to the same soil condition. Soil nutrient concentrations are known to vary by an order of 2 to 3 over a few

centimeters (Chapin, 1980); therefore, all trait measurements were considered independent from each other.

3.4. Results

Principal component analysis revealed that variation in root [N] and RTD was coordinated with soil exchangeable P, such that roots of higher root [N] were associated with P-poor soils and roots of high RTD were associated with P-rich soils. Meanwhile, variation in root diameter, AM colonization and SRL was unrelated to the soil P gradient (Fig. 3.1). The first two principal component (PC) axes represented relatively similar amounts of root trait variation (PC1 = 32.0%, PC2 = 24.0%) (Fig. 3.1).

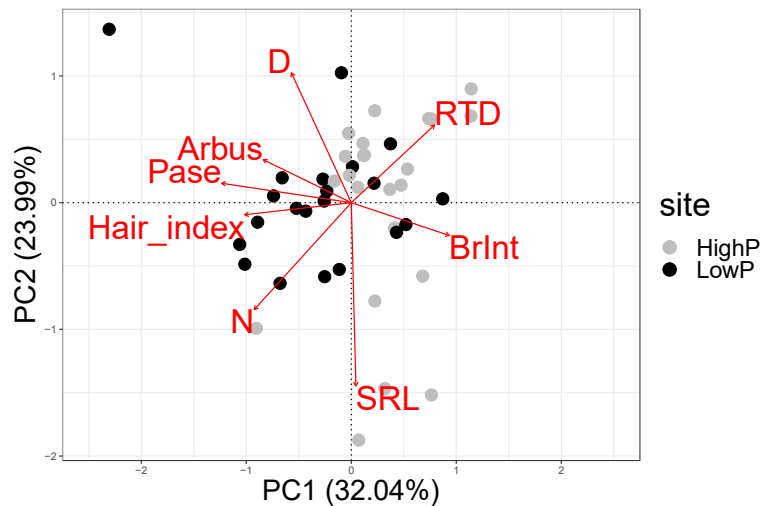


Figure 3.1. Projection of species in a Mahalanobis space. Abbreviations: Pase: root tips phosphomonoesterase activity, P: root phosphorus concentration, N: root nitrogen concentration, RTD: root tissue density, D: diameter, BrInt: branching intensity, Arbus: arbuscule by length and SRL: specific root length.

Linear models revealed that among root traits, only three root traits differed significantly among sites. Indeed, root branching intensity was higher in P-rich sites than in P-poor sites ($P = 0.015$), while root tip PME activity and root hair index were greater in P-poor sites than in P-rich sites ($P < 0.001$ and $P < 0.0001$, respectively) (Fig. 2). Arbuscular mycorrhizal colonization did not differ among sites of varying soil P availability ($P > 0.05$) (Fig. 3.2) and did not differ among plots within each site ($P > 0.05$) (Fig. 3.3).

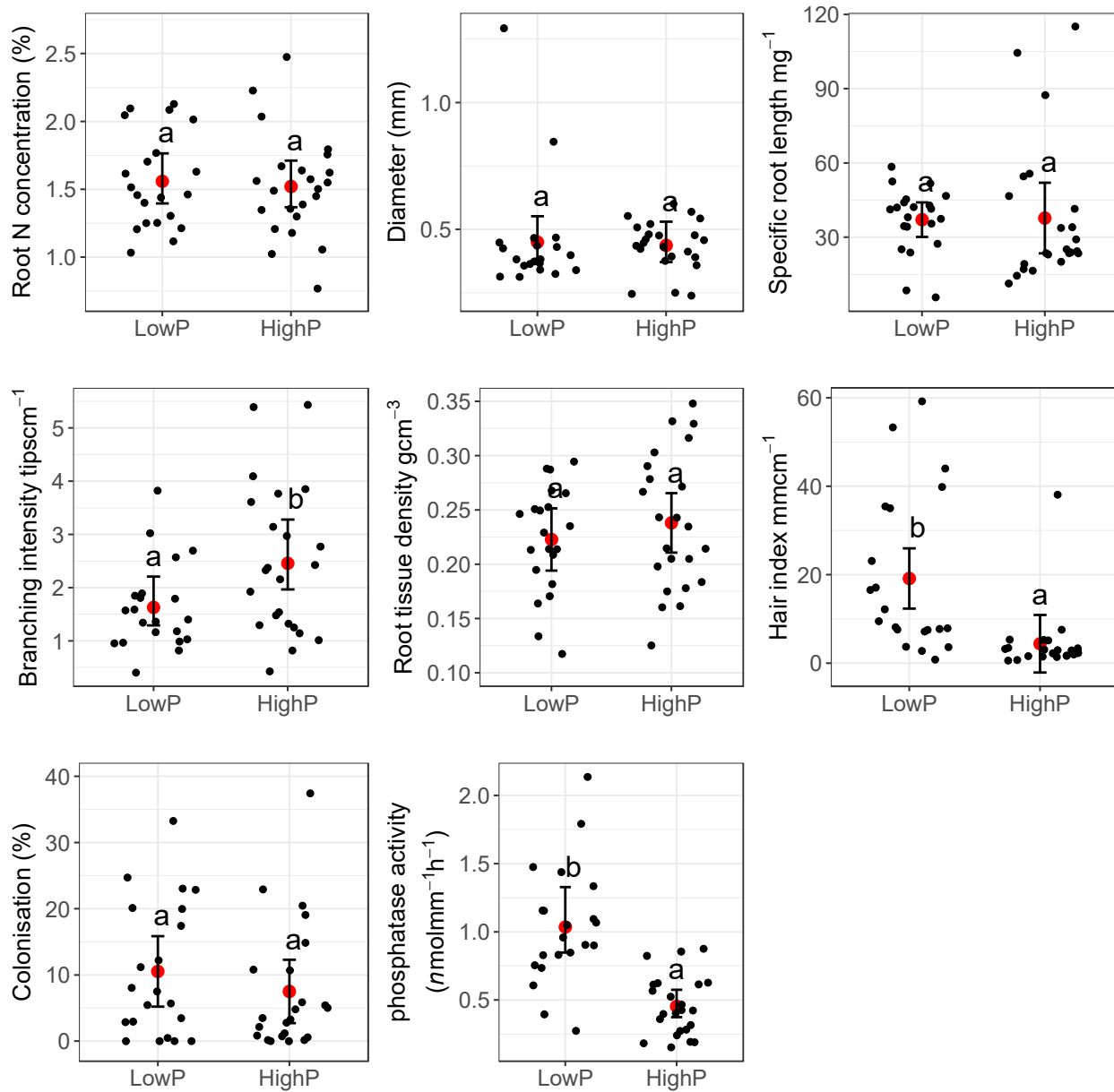


Figure 3.2. Differences in root functional traits between sites of contrasting P availability. Error bars represent the 95% confidence intervals; letters above each mean represent Tukey's honestly significant difference (HSD) groupings ($P \leq 0.05$). Mean expected values (in red) were calculated from 18 species, totaling 44 aggregate samples across three plots at each contrasting exchangeable P site.

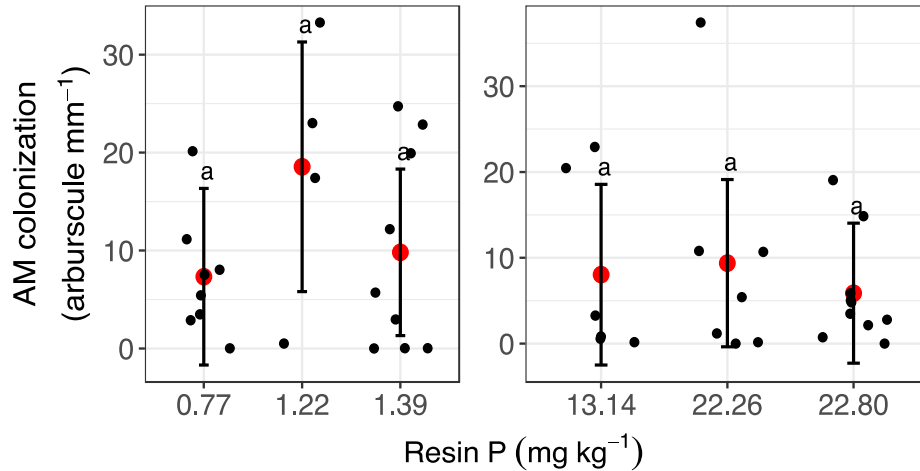


Figure 3.3. Differences in AM colonization among plots of contrasting P availability. Error bars represent the 95% confidence intervals; letters above each mean represent Tukey's honestly significant difference (HSD) groupings ($P \leq 0.05$). Mean expected values (in red) were calculated from 18 species, totaling 44 aggregate samples across three plots at each contrasting exchangeable P site.

Phosphomonoesterase activity declined with increasing RTD ($r = -0.36$, $P < 0.05$) and root branching intensity ($r = -0.36$, $P < 0.05$), while it increased with higher root [N] ($r = 0.4$, $P < 0.01$), root hair index ($r = 0.45$, $P < 0.01$), root diameter ($r = 0.38$, $P < 0.05$) and AM colonization ($r = 0.32$, $P < 0.05$) (Fig. 3.4). The trait distribution within the RES was confirmed, as root diameter was negatively correlated with SRL ($r = -0.62$, $P < 0.00001$) and RTD was negatively correlated with root [N] ($r = -0.43$, $P < 0.01$). However, the independence (*i.e.*, orthogonality) of the RES dimensions was not perfect as specific root length was negatively correlated with RTD ($r = -0.33$, $P < 0.05$) and positively correlated with root [N] ($r = 0.43$, $P < 0.01$). A potential trade-off between local and long-distance soil exploration was observed since root branching intensity negatively correlated, with equal magnitude and significance, with AM colonization and root hair index ($r = -0.31$, $P < 0.05$). Meanwhile, AM colonization was positively correlated with the root hair index ($r = 0.41$, $P < 0.01$) (Fig. 3.4).

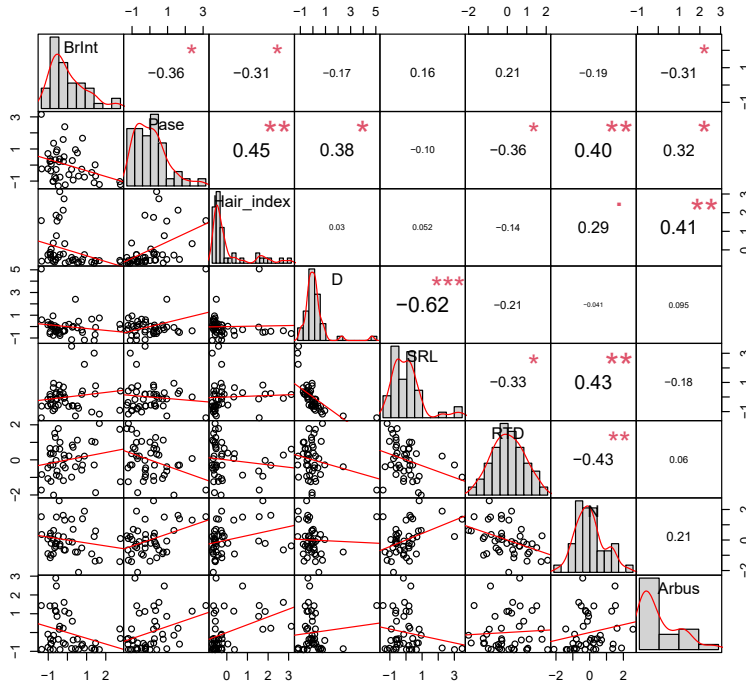


Figure 3.4. Pearson correlation among root functional traits. Stars are intended to indicate the levels of significance for four of the most commonly used levels. (*) = $P < 0.05$, (**) = $P < 0.01$, (***) = $P < 0.001$. Abbreviations: RTD: root tissue density, SRL: specific root length, D: diameter, Pase: root tips phosphomonoesterase activity, Hair_index: root hair length x root hair density, N: root N concentration, BrInt: branching intensity and Arbus: arbuscule by length. Correlation coefficients were derived from 18 species, totaling 44 aggregate samples across three plots at each contrasting exchangeable P site.

3.5. Discussion

Our results support our main hypothesis that most of the variation along the root collaboration gradient (*i.e.*, diameter/AM - SRL axis) was observed within local sites, suggesting that different investments in AM colonization results in equivalent fitness at any given soil P level in our study. We also found evidence supporting our second hypothesis: PME activity was positively correlated with root [N] and negatively correlated with RTD, which are two traits defining the root resource conservation gradient (Bergmann et al., 2020). This provides evidence that among abundant tropical tree species, high root [N] and low RTD, two traits associated with rapid P acquisition, are likely to be favored in P-poor sites, whereas the opposite trait syndrome (*i.e.*, low root [N] and high RTD) tends to be favored in P-rich sites. Furthermore, our third hypothesis was also supported, as PME activity positively correlated with root hair index, which promotes P acquisition through an increased surface area and the extension of the fine root influence zone. Despite this, overall, we

found strong local variation in fine root traits that varied independently of soil P availability, suggesting a possible contribution of limiting similarity on plant community assembly specifically along the root diameter - SRL axis. That is, our results suggest that local competition for nutrients among co-occurring tropical tree species may lead to a higher diversity in foraging-related traits. Conversely, we also found evidence for environmental filtering for certain root traits. Specifically, root PME activity, root hair index, and branching intensity varied consistently along the soil P gradient, as well as trait values along the other dimension of the RES, the conservation gradient (*i.e.*, root [N] - RTD axis), albeit to a lesser extent.

3.5.1 Relationship between the collaboration gradient and soil P availability

We found evidence that the traits defining the root collaboration gradient (*i.e.*, diameter and SRL) did not vary strongly between sites of contrasted soil P availability. Most of the variation along diameter - SRL axis occurred mainly within local communities, suggesting that trait values along this axis may represent equivalently beneficial alternative P-acquisition strategies in both low and high P soils among the most abundant species. These findings align directly with prior research indicating no significant differences in root diameter (Wurzburger & Wright, 2015) and indirectly with other studies in tropical ecosystems showing either a decrease or increase in root diameter in response to P availability (Zangaro et al., 2008; Yavitt et al., 2011; Ushio et al., 2015; Lugli et al., 2021). Altogether, this points to a high local variability in root morphological adaptations associated with soil exploration (Lynch, 2019). Most contrasted strategies along the collaboration gradient (*i.e.*, high diameter and high SRL) may have even occurred at local sites involving broader aspect of the root system architecture, such as nutrient foraging through vertical soil stratification (Lynch & Brown, 2001; Duan et al., 2020). This was particularly striking between two co-occurring species in low-P sites: *Tapirira guinanensis* developed thin and highly branched roots in the topsoil, while *Aspidosperma spruceanum* produced thick, poorly branched roots in the mineral horizon, despite displaying a similar mean AM colonization (*i.e.*, 25.34 and 23.04 arbuscule mm⁻¹, respectively) (Fig. 3.5).



Figure 3.5. Differences in root morphology between two co-occurring species in P-poor soil. a) *Aspidosperma spruceanum* displaying thick, poorly branched roots in the mineral horizon (between 10 and 20 cm approximately) and b) *Tapirira guinanensis* displaying small diameter, highly branched roots in topsoil (between 1 and 5 cm approximately). White bars represent the selection threshold for fine roots based on root orders.

The considerable local variability in AM fungal structures, observed in both P-poor and P-rich sites, suggests that the mean investment in the AM symbiosis might possibly be influenced by limiting similarity, and hence, it may not be easily predicted based on soil fertility. As highlighted by our results, AM colonization did not differ among and within sites of contrasting P availability. Consequently, the mean investment in AM symbiosis did not adhere to the general pattern wherein plants typically rely more on mycorrhizal partners for nutrient acquisition in lower than higher soil P (Treseder, 2004; Ma et al., 2021), nor did it align with the hump-shaped pattern proposed by Treseder & Allen (2002). In both P-poor and P-rich sites, however, the local variability in AM symbiosis may be explained by nutrient partitioning (Turner, 2008). Under high P availability, P uptake through fine roots may entails a lower C-cost than uptake via AM hyphae (Raven et al., 2018); however, C allocation in alternative P acquisition strategies, such as fine roots alone and those associated with AM fungi, may result in similar benefits (Raven et al., 2018). This could be attributed to rhizospheric spatial and temporal soil P availability variability, such that in high-P sites, root uptake by certain species may lead to a reduction of soil P availability to a point where AM uptake may become more C-efficient (Raven et al., 2018). A similar pattern may occur in low-P sites, where a greater soil volume has to be explored to acquire exchangeable P. Arbuscular mycorrhizal hyphae incur a lower C construction cost than fine roots (Raven et al., 2018), but potentially a higher C respiration cost (Jakobsen & Rosendahl, 1990). Consequently, the varying

advantages of symbiosis may have promoted soil exploration through AM hyphae for some species, enabling spatial resource partitioning among species with varying levels of dependency to mycorrhizal symbiosis (Steidinger et al., 2015). Alternatively, in low-P sites, AM colonization, a trait involved in P acquisition beyond the fine root influence zone, positively correlated with the root hair index, which facilitates P uptake through the extension of the same zone (Lynch & Ho, 2005), and with PME activity, also linked to P acquisition (Duff et al., 1994). It is conceivable, therefore, that this redundancy in P uptake-related traits may suggest that investment in AM symbiosis may have conferred additional benefits unrelated to P acquisition, such as pathogen protection (Herre et al., 2007; Wehner et al., 2010). The latter is especially relevant given our findings that low-P conditions promotes root hairs production, which may serve as entry points for soilborne pathogens (Lynch & Ho, 2005; Laliberté et al., 2015). Overall, the influence of limiting similarity on trait values along the root collaboration gradient, in our study, might provide new insights into why contrasting patterns of response of AM symbiosis to soil P availability have been proposed (*e.g.*, Treseder & Allen, 2002; Ma et al., 2021). Regarding environmental filtering, the other pivotal process in community assembly (Götzenberger et al., 2012), it is likely to have driven values along the conservation gradient (*i.e.*, root [N] - RTD axis), and significantly impacted root PME activity, root hair index, and branching intensity values.

3.5.2 Relationship between the conservation gradient and soil P availability

We found evidence supporting that the conservation gradient (*i.e.*, root [N] - RTD axis) was related to soil P availability, as it correlated with root PME activity which strongly responded to the soil P gradient. Root PME activity was negatively correlated with RTD, positively correlated with root [N] and not correlated to SRL. This result stands in contrast with reported positive correlations between SRL and PME activity (Lugli et al., 2019, 2021; Cabugao et al., 2021; Han et al., 2022). However, a coordinated response between SRL and PME activity (Bi et al., 2023) or general nutrient-mobilizing root exudates (*i.e.*, total soluble organic C) is not consistent across biomes (Sun et al., 2021; Sell et al., 2022; Williams et al., 2022; Bi et al., 2023). Studies have reported that among subtropical woody species, nutrient-mobilizing root exudates (Sun et al., 2021) and PME activity (Bi et al., 2023) correlated positively and negatively with root [N] and RTD, respectively, but were independent of the diameter-SRL axis. The positive and negative correlations among PME activity and the traits defining the conservation gradient (*i.e.*, root [N] - RTD axis) identified in

these studies were substantiated by our results. However, the independence observed between PME activity and the diameter - SRL axis was not entirely upheld by our study, as PME activity positively correlated with root diameter. The trait syndrome observed in our study is similar to the positive correlation between specific root surface area and PME activity found by Ushio et al. (2015). The increase in surface area in our study was, however, mediated by a larger root diameter with lower RTD, whereas in Ushio et al. (2015), it involved an increase in root length, a decrease in root diameter, and no change in RTD. The results of Ushio et al. (2015) imply long-distance foraging for P mining, whereas our results suggest local P mining coupled with a lower RTD. The lower RTD observed in our results may, however, have allowed to explore a given soil volume with lower C investment (Ryser & Lambers, 1995), resulting in an economically advantageous trade-off for P uptake in low-P sites. Meanwhile, since higher root [N] was also part of the trait syndrome involving low RTD, greater diameter and PME activity, this may have reflected greater investment in N-rich phosphatases and maintenance of a high metabolic rate to ensure rapid acquisition of newly mineralized P (Freschet et al., 2021). However, in our study, this P acquisition trait syndrome represented alternative P acquisition strategies at local site rather than a community-wide strategy. Indeed, only PME activity, among the mentioned traits, might have indicated high functional convergence within more abundant species, to which high root hair index may be included as they varied more across than within sites of contrasting P availability.

3.5.3. Diagnostic indicators of soil P availability

Plant species can build their fine roots in different ways displaying contrasted trait values within biophysical (McCormack & Iversen, 2019) and plant-plant interaction constraints (Raven et al., 2018) to facilitate nutrient uptake. In our study, within these constraints, root PME activity, root hair index and branching intensity were the only traits that represented diagnostic indicators of P availability. Root hair length and density are recognized for expanding the size of the root's influence zone, providing a larger exchange surface area (Lynch & Ho, 2005), and enhancing rhizospheric soil aggregation, thus stabilizing soluble organic matter (Hallett et al., 2022). In P-depleted soils, these root hair benefits could have facilitated the utilization of the organic P pool through increased PME activity, enhanced the uptake of scarce exchangeable P, and promoted the acquisition of freshly mobilized rhizospheric P. Furthermore, the association between a high root hair index and high PME activity may have enabled efficient P acquisition in species displaying

lower root [N], regardless of trait value variations along the diameter - SRL axis. Enhanced soil aggregation capacity provided by root hairs may reduce nutrient leaching and, consequently, lessen the necessity for rapid uptake, which typically requires high root [N] (Freschet et al., 2021). Meanwhile, the expanded exchange surface and extended root's influence zone rendered by root hairs may partly alleviated the need to compensate the slow P diffusion to root surfaces (Lambers et al., 2006), which generally requires soil volume exploration through morphological modifications along the diameter - SRL axis.

With regard to branching intensity, we found that it was higher in P-rich than in P-poor soils; however, its role as a diagnostic indicator of broad soil P availability remains equivocal. From Drew's (1975) work on barley, it may be concluded that root branching intensity increases in response to high nutrient concentration, particularly in nutrient-rich patches within otherwise homogeneous, nutrient-poor soil. This trend, however, was not consistently supported by other studies involving herbaceous species (reviewed in Hodge, 2004). Branching intensity has been mostly studied in herbaceous species, as studying lateral root proliferation in mature tropical trees is challenging, limiting comparisons with our study. Nevertheless, considering that branching intensity may respond significantly to nutrient-rich patches, differences observed between soils of contrasting P-availability may result from a limited sampling effort at the individual scale that failed to capture a representative measurement of branching intensity in P-poor sites. Overall, increased branching intensity might be species-specific and more closely linked to rhizospheric nutrient concentrations than to coarse soil nutrient classifications. Nonetheless, in our study, branching intensity was negatively correlated with root hair index and AM colonization, suggesting a trade-off between local soil volume exploration in P-rich and long-distance P foraging in P-poor soils. Short and extensively branched fine roots mediated local foraging, while long-distance foraging relied on longer, less-branched fine roots, and was further enhanced by root hairs that extend the root's influence zone, or by AM fungi, which provide the capacity for foraging beyond this zone.

3.6. Conclusion

Our results provide new insights regarding the relationship among the RES dimensions and P availability, and into how the key processes of community assembly operate along these

dimensions. These insights are in line with the combined global scale findings of Ordoñez et al. (2009), which suggest that leaf [N] is positively correlated to soil nutrient variation, and Weigelt et al. (2021), which reveal that leaf [N] is positively correlated to root [N], suggesting that environmental filtering, through varying soil nutrient supply, acts on root trait values along the conservation gradient. However, our results do not clearly indicate whether nutrient-rich or nutrient-poor soil favour high root [N], and this needs further investigation. Furthermore, since the root conservation gradient is orthogonal to the collaboration gradient (Bergmann et al., 2020), as implied by our study and Weigelt et al.'s (2021) results, the range of foraging strategies underlying the collaboration gradient might be influenced by limiting similarity and, therefore, unrelated to soil fertility variation. Overall, we found that variation along the diameter - SRL axis was greater within than between sites of contrasting soil P availability, suggesting that the range of strategies along this axis may have an equivalent impact on plant fitness, irrespective of soil P supply. Trait values along the conservation gradient were more effective in separating species occurring on soils with contrasting P availability, such that P-poor communities tended to exhibit higher root [N]. However, diagnostic indicators of P availability, such as root hairs and PME activity, were more related to P-mining strategies, showing only a tendency to be coordinated with inorganic nutrient acquisition-related trait along the RES dimensions. This suggests that variation of these trait values might be more efficient in describing local community assembly processes, rather than convergent adaptation at opposing ends of a natural P availability gradient where the relative concentration of inorganic and organic P differs greatly (Walker & Syers, 1976).

3.7. Acknowledgments

We thank Dayana Agudo, Aleksandra Bielnicka and Julio Rodriguez from the soil laboratory of the Smithsonian Tropical Research Institute and Madeleine Trickey-Massé and Arca Arguelles-Caouette from the University of Montreal for field and laboratory assistance. Funding was provided by a Discovery Grant from Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC; Grant number RGPIN-2014-06106 and RGPIN-2019-04537). XGM received support from the Ernst Mayr scholarships of the Smithsonian Tropical Research Institute and from the Fonds de recherche du Québec - Nature et technologies.

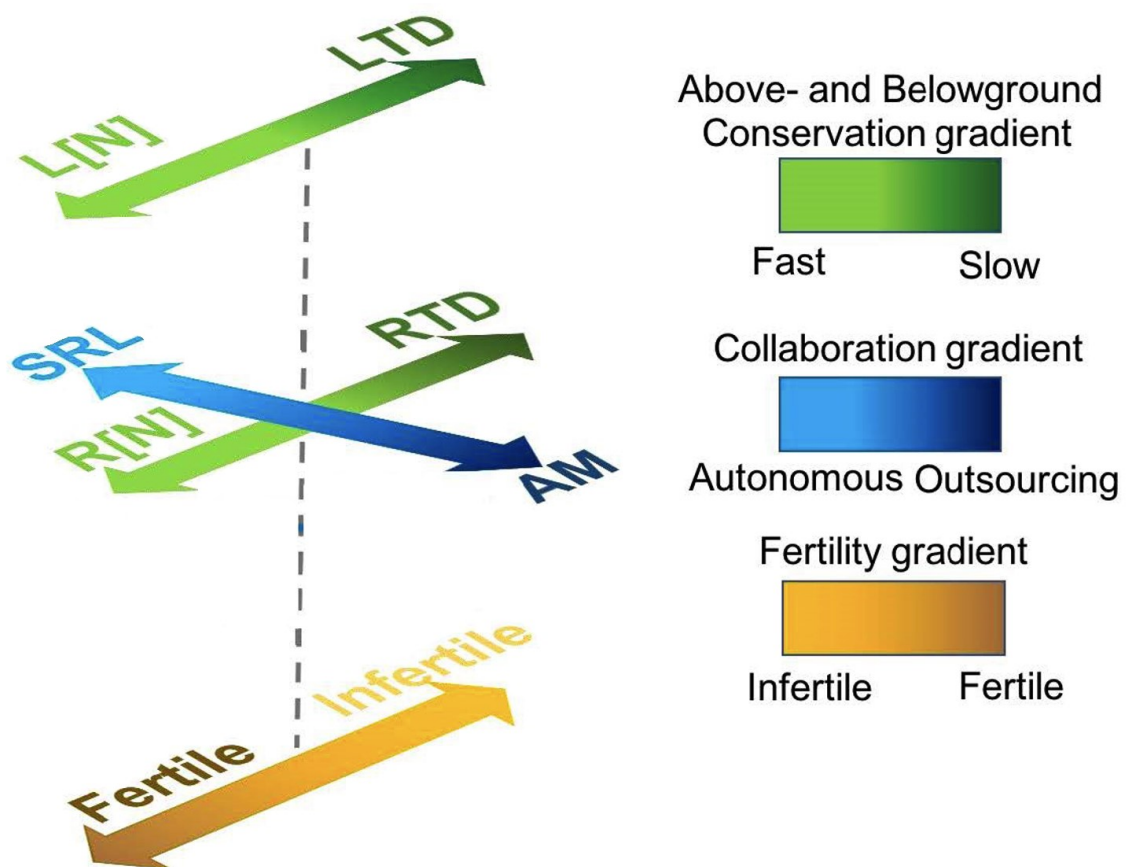
Author contributions

XGM and EL designed the study and methodology; XGM collected the data; XGM analysed the data; XGM and EL interpreted the results; XGM led the writing of the manuscript. All authors contributed to the drafts.

Chapitre 4 - Coordination among leaf and fine root traits across a strong natural soil fertility gradient

Xavier Guilbeault-Mayers, Hans Lambers and Etienne Laliberté

As submitted to New Phytologist: Guilbeault-Mayers, X., Lambers, H., and Laliberté, E. (2023).
Coordination among leaf and fine root traits across a strong natural soil fertility gradient



4.1. Abstract

Unravelling how fundamental axes of trait variation correlate among leaves and roots and relate to nutrient availability is crucial for understanding plant distribution. While the leaf trait variation axis is linked to nutrient availability gradients, the response of root trait variation to the same gradients yields inconsistent results.

We studied leaf and root trait variation among 23 co-occurring plant species along a 2-million year soil chronosequence to assess how leaf and root traits coordinate and how this resulting joint axis of variation relates to soil fertility.

Mycorrhizal association types primarily structured the axes of leaf and root trait variation. However, when considering species abundance, soil nutrient availability was an important driver of trait distribution. Leaves that support rapid growth in younger, fertile soils were associated with roots of larger diameter and arbuscular mycorrhizal colonization. In contrast, leaves that favour nutrient conservation in nutrient-impooverished soil were associated with greater root hair length and phosphorus-mobilizing root exudates.

At the species level, the signals deviated from the community-wide results presented above, highlighting the challenge of generalizing a specific set of root trait values that consistently meet the requirements of leaves supporting either rapid growth or survival.

Keywords

Soil chronosequence, Root economic space, Leaf economic spectrum, ‘fast-slow’ spectrum, Carboxylates

4.2. Introduction

Evaluating how fundamental axes of trait variation – describing strategies ranging from those supporting rapid growth to survival – coordinate between leaves, influencing nutrient use, and fine roots, influencing nutrient acquisition, is crucial for enhancing our understanding of plant functioning and distribution along environmental gradients, including soil fertility (Reich, 2014). A growing number of plant species in global trait databases (Wright et al., 2004; Bergmann et al., 2020) and root trait measurements such as root exudates (reviewed in Wen et al., 2022) have improved our understanding of interspecific variation in leaf and root traits across biomes. However, the general lack of environmental metadata (*e.g.*, soil fertility) in these databases leaves uncertainties about leaf and root trait covariation and their coordination with soil variables (Weigelt et al., 2021). Because soil nutrient availability might impact fine root traits that influence nutrient acquisition differently from leaf traits that influence nutrient use (Weemstra et al., 2016), more studies of root and leaf trait covariation across soil nutrient availability gradients are needed.

According to nutrient economic theory, plant performance depends on leaf trait values that support rapid growth where nutrients are abundantly available (*e.g.*, high specific leaf area, SLA), or slow growth and conservation of acquired nutrients such as nitrogen (N) and phosphorus (P) allowing higher long-term nutrient-use efficiency under adverse conditions (*e.g.*, high leaf tissue density, LTD; Craine, 2009). This trade-off has been reported widely in different studies on leaf traits, across and within biomes (*e.g.*, Reich et al., 1992; Wright et al., 2004). Leaves that promote rapid growth enhance carbon (C) assimilation by minimizing both C investment and C maintenance costs associated with extended longevity but incur greater nutrient losses during leaf senescence than conservative leaves do, owing to their high nutrient investment in short-lived leaves that exhibit less efficient nutrient remobilization. Conversely, long-lived conservative leaves enhance nutrient-use efficiency by allocating more C relative to N and P per leaf area and mass, resulting in a well-defended leaf that reduces nutrient loss, but limits the C assimilation rate (Wright et al., 2004). This range of strategies is termed the leaf economics spectrum (LES) or referred to, in terms of return on C investment, as the ‘fast-slow’ spectrum (Wright et al., 2004).

A spectrum similar to the LES was anticipated within the root economic space (RES) to enable rapid growth or promote nutrient conservation (Reich, 2014), which was later identified as the

conservation gradient (*i.e.*, root nitrogen concentration [N]-root tissue density (RTD) axis) (Bergmann et al., 2020). Analogous to the LES, this spectrum impacts root nutrient-acquisition rate, lifespan and nutrient loss relative to C investment (Bergmann et al. 2020). However, since soil nutrients are less mobile than aboveground resources (*e.g.*, CO₂), plants must forage soil nutrients (Laliberté, 2017). Consequently, the RES is multidimensional, including another root trait axis, the collaboration gradient, describing a range of nutrient-foraging strategies (Bergmann et al. 2020), enabling plants to alleviate limitations associated with low nutrient mobility. Along this gradient (*i.e.*, diameter-specific root length (SRL) axis), for a given root mass, fine roots may forage for nutrient by increase their length producing a root of high SRL or rely on an increased diameter to favor arbuscular mycorrhizal colonization to forage nutrient beyond the root influence zone (Bergmann et al., 2020). However, the variation in root traits does not appear to be clearly connected to fast growth or survival, as they are not consistently related to variation in soil nutrient availability. This creates uncertainty about how the RES coordinates with the LES (Weemstra et al., 2016), and whether a single ‘fast-slow’ spectrum (Reich, 2014) is a valid concept for describing the joint variation of root and leaf traits.

Theoretically, rapid growth should be associated with leaf and root traits maximizing C gains, suggesting a coordination among both ‘fast’ ends of the LES and conservation gradient and fertile soil. This framework generates a single ‘fast-slow’ spectrum where variation along the diameter-SRL axis should be unrelated to nutrient availability gradient. Meanwhile, trait values along the root [N]-RTD axis should vary with this gradient, thereby forming a ‘fast’ and ‘slow’ RES subspace consistently favored in fertile and infertile soils, respectively. This aligns with the fact that the majority of studies investigating leaf and root trait coordination have reported a positive root [N] - leaf [N] correlation (Weigelt et al., 2021). It is also in line with the observation that ‘fast’ leaf traits are consistently associated with more fertile soils at a global scale (Ordoñez et al., 2009), while the diameter-SRL axis exhibits contrasting responses to nutrient availability (Table 4.1). Among 17 studies, 10 showed increasing root diameter and decreasing SRL under higher fertility and seven found the opposite. However, high root [N] has also been associated with nutrient-impooverished soil, enabling rapid nutrient acquisition to compete with microorganisms (Liu et al., 2010; Freschet et al., 2017), and required in species adapted to these soils to rapidly exude carboxylates, providing access to recalcitrant P (Wen et al., 2022). These findings challenge the validity of a single ‘fast-

slow’ spectrum, as the ‘fast’ subspace of the RES may be linked to ‘slow’ leaf trait syndrome in nutrient-poor soil. Furthermore, traits directly related to the use of organic and recalcitrant nutrients and factors that influence root trait variation are often overlooked. These include the extent of investment in ectomycorrhizal and ericoid symbiosis (Smith & Read, 2008), carboxylate exudation (Wen et al., 2022), growth forms (Ma et al., 2018), and mycorrhizal association types (Valverde-Barrantes et al., 2017). Overall, this introduces uncertainty regarding the primary drivers of root trait variation and if a single ‘fast-slow’ spectrum is a valid concept for predicting covariation between leaf and root traits, where nutrient availability may represent the primary source of environmental variation.

Table 4.1. Associations between root traits defining the collaboration gradient (*i.e.*, diameter and specific root length) and soil fertility among studies. Positive signs (+) indicate that high values of this trait were associated with high nutrient availability, while negative signs (-) indicate that low values of this trait were associated with the same condition.

D	SRL	Fine roots	Root provenance	Growth forms	Mycorrhizal types	References
+	-	Mixed	From individuals	Trees	ECM	Ostonen et al. 2007
+	-	< 2 mm	Soil core	Grasses and trees	AM	Zangaro et al. 2008
+	-	First 3 root orders	From individuals	Trees	AM and Dual AM-ECM	Eissenstat et al. 2015
+	-	Visual inspection	From individuals	Trees	AM	Ushio et al. 2015
+	-	< 2 mm	Pot experiment	Trees	ECM and AM	Kramer-Walker et al. 2016
+	-	< 2 mm	Soil core	Mixed	Mixed	Erktan et al. 2018
+	-	< 2 mm	From individuals	Mixed	NA	Prieto et al. 2015
+	-	< 2 mm	Soil core	Trees	AM	Lugli et al. 2021
+	-	Visual inspection	Pot experiment	Herbs and forbs	NA	Schippers & Olf 2000
+	-	First 3 root orders	From individuals	Trees	ECM and AM	Holdaway et al. 2011
-	+	< 1 mm	Soil core	Grass	NA	Craine et al. 2001
-	+	< 2 mm	Soil core	Trees	AM	Yavitt et al. 2011
-	+	< 1 mm	From individuals	Trees	NA	Freschet et al. 2013
-	+	First 2 root order	From individual	Trees	AM and ECM	Comas & Eissenstat 2004
-	+	< 2 mm	From individuals	Mixed	NA	de la Riva et al. 2016
-	+	< 2 mm	Soil core	Grass	NA	Fort et al. 2016
-	+	< 2 mm	Soil core	Mixed	NA	Li et al. 2019

To evaluate how fine root and leaf trait covariation might depend on soil fertility, we conducted our study along a long-term soil chronosequence in Western Australia (Turner et al., 2018). Long-term soil chronosequences are series of adjacent soils that differ in age but are formed under similar environmental conditions from the same parent material (Walker et al., 2010). Large differences in soil age give rise to a strong natural fertility gradient and minimize plant responses to other environmental factors (*e.g.*, climate, topography, parent material) (Walker et al., 2010). Along the Warren chronosequence (Turner et al., 2018), we measured common leaf and root traits of 23 of

the most abundant plant species including one very common species, *Agonis flexuosa*, which is one of the most abundant species in all stages of the chronosequence. We also measured foliar manganese concentrations [Mn] that can be used to proxy rhizosphere carboxylate concentrations, since Mn is mobilized by carboxylates and stored in leaf vacuoles (Lambers et al., 2015a). Our objectives were to 1) determine whether soil nutrient availability has a stronger influence on root trait variation than growth form or mycorrhizal symbiosis type, and 2) determine how leaf and fine-root traits covary along a soil fertility gradient.

4.3. Materials and methods

4.3.1. Study site

Sampling took place from September to December 2016 along the Warren dune chronosequence, located in d'Entrecasteaux National Park in Western Australia. The plant communities studied are located at five stages whose ages are known approximately and whose soils range from unstable sand, leached calcareous sand, podzol over calcareous sand and podzol on siliceous sand (Turner et al., 2018). Turner et al. (2018) posit that the ages of the dunes range from the Early Pleistocene to the Holocene as dune systems on the Western Australian coastal plain are linked to sea level changes during interglacial periods throughout the Pleistocene (Playford et al., 1976; Kendrick et al., 1991). Each major dune system in the chronosequence corresponds to a stage of fertility (Turner et al., 2018). For reference, the dune systems under study correspond to dune stages 1, 2, 3, 4 and 6 in the study by Turner et al. (2018). Within each of these stages, five 20 m x 20 m plots were randomly positioned. As shown by Turner et al. (2018), variation in soil P and N availability corresponds to the soil formation model developed by Walker & Syers (1976). Topsoil (0-20 cm) concentrations of nutrients such as total P, total N and 'readily-available' P where roots were sampled, however, did not show the same patterns as the first 1 m of soil. Plant nutrient uplift likely increased soil nutrient concentration in stages 2 through 4, peaking at stage 3 (Table S4.1) (Turner et al., 2018). There is no significant difference in temperature and precipitation across the chronosequence over the relatively short distance (~10 km) from the youngest to the oldest dunes (Turner et al., 2018). The climate is Mediterranean, with hot, dry summers and mild, rainy winters, with a mean annual temperature and precipitation of 15.2°C and 1185 mm, respectively (Turner et al. 2018).

4.3.2. Soil chemical analyses

Four soil samples, one in each quarter of the plot, were collected from the first 20 cm of the mineral soil in each plot. Samples were then combined into a composite sample, which was sieved (< 2 mm) and air-dried before conducting soil chemical analyses at the Smithsonian Tropical Research Institute (Turner et al., 2018). Nitrogen was determined by dry combustion using a Thermo Flash 1112 analyzer (Thermo Fisher Scientific, Massachusetts, United States). Total P concentration was determined by ignition at 550°C for 1 h followed by acid extraction with 1 M H₂SO₄ for 16 h. Determination of exchangeable P (resin P) was carried out using anion exchange membranes (Turner & Romero, 2009).

4.3.3. Leaf and root sampling

Roots and leaves from multiple individuals of selected plant species were sampled within each plot to obtain a composite sample per species. In total, 111 aggregate samples were collected, and among these samples, strategies and growth form (*i.e.*, herbaceous, shrub and tree) had a relatively constant representation (Tables S4.3-S4.5). Leaves directly exposed to light and fine roots were sampled from the most abundant species that together represented a relative canopy coverage as close as possible of 75% (Table S4.2). Roots were collected in the first 20 cm of the soil layer directly from targeted individuals. The nutrient-acquisition strategies for all composite samples were assigned based on a threshold of 10% of symbiotic root colonization, according to the overall apparent rate of misdiagnoses for mycorrhizal structures (Brundrett, 2009), except for ECM and ERM colonization, for which we were confident of the diagnosis.

4.3.4. Leaf functional traits

Leaves were photographed in the field using a Portable Imaging & Calibration Kit (PICK, Régent Instruments Inc, Quebec, Canada), Olympus TG-4 tripod cameras (Olympus corporation, Tokyo, Japan) and subsequently analyzed using WinFolia software (Régent Instruments Inc, Quebec, Canada) to determine leaf area. Leaf thickness was also measured in the field using a digital caliper (Sona Enterprise, California, United States). Following this, leaves were dried on site and re-dried in the laboratory at 60°C for 72 h and weighed to obtain the specific leaf area and leaf tissue density. Leaf [N] was obtained using an elemental analyzer (Vario Micro Elementar, Langenselbold,

Germany). Leaf [P] and [Mn] were determined after acid digestion of 2 mg of dry leaves followed by an inductively coupled plasma mass spectrometry analysis (Perkin Elmer NexION 300x, Waltham, USA).

4.3.5. Root functional traits

Root functional traits were measured on fine roots that were classified using a root order-based threshold. For each species, variation in color, texture, diameter and rigidity were used to distinguish fine roots, resulting typically in the first two to three root orders being sampled. Specific root length, root diameter, root branching intensity (BrInt) and root tissue density were obtained using WinRhizo Pro software (Régent Instruments Inc, Quebec, Canada). Dry mass was obtained by drying fine roots at 60°C for 72 h to complete the measurement of SRL and RTD. Root hair density (RHD) was measured on 10 segments of approximately 1 mm across 10 randomly sampled first-order roots and root hair length (RHL) was measured on one randomly sampled root hair per first-order root previously sampled for RHD using images captured with a Zeiss Axio Imager 2 microscope (software: AxioVison, Jena, Germany).

Mycorrhizal colonization

Fine roots were cut into sections of approximately 1 cm length and then bleached in modified syringes (Claassen & Zasoski, 1992) using 10% (v/v) KOH at 90°C. Cleared roots were acidified with 5% (v/v) acetic acid for five minutes. Subsequently, roots were stained in Shaeffer Black ink and 5% (v/v) vinegar solution for 4 min (Vierheilig et al., 1998). Afterwards, roots were kept in a lactoglycerol solution for 48 h to remove excess staining. Finally, roots were mounted on a microscope slide with glycerol and observed at X100 for an overview and at a higher magnification up to X400 for identification of fungal structures.

To derive a continuous variable of the degree of arbuscular and ericoid mycorrhizal colonization, approximately 900 mm of fine roots were selected, and 300 mm of these root fragments were systematically sampled and analyzed per segments of approximately 0.15 mm using a similar methodology as proposed by Trouvelot (1986). The degree of colonization of each segment which considered all fungal structures (*i.e.*, arbuscules and hyphae), was determined based on seven classes (1: 0%; 2: <1%; 3: <10%; 4: <25%; 5: <50%; 6: >50%; 7: >75%). The degree of

colonization was obtained by summing the product of the median value of class i by the length of the segments associated with this class standardized by the total length of the analyzed segments:

$$\text{Colonisation} = (\sum \text{Length}_{\text{class}_i} \times \text{class}_i) / \text{Total length}$$

Ectomycorrhizal colonization was obtained by dividing the number of colonized root tips by the total number of root tips (20 tips on average per sample).

4.3.7. Statistical analyses

All statistical analyses were performed in the R environment (R Core Team, 2020). Principal component analysis (PCA) was performed on standardized trait values, using the `rda()` function from the ‘vegan’ package (Oksanen et al., 2020). The significance of the PCA axes was assessed by permuting the data and comparing the observed inertia values of the axes with those obtained by chance, while trait loading significances were assessed using the broken-stick criterion (Peres-Neto, Jackson, & Somers, 2003). A permanova analysis was conducted on standardized traits and Euclidean distance, utilizing chronosequence stage, nutrient-acquisition strategy, and growth form as factors to evaluate which factors explained the greatest variance in RES and LES using the `adonis()` function from the ‘vegan’ package (Oksanen et al., 2020). To prevent circularity, symbiotic traits were excluded from the analysis, as they were initially used to define the nutrient-acquisition strategy. To evaluate the association between functional traits, species abundance and soil fertility, fourth-corner analysis was performed using the `fourthcorner()` function from ‘ade4’ package (Dray & Dufour, 2007). Model 2 permutation was used within the fourth-corner analysis where only rows of the abundance matrix were permuted, and false discovery rate was used for multiple comparison correction. Co-inertia analysis was used to assess the degree of covariation and correlation between leaf and fine root traits matrices using `dudi.pca()` and `coinertia()` function from ‘ade4’ package (Dray & Dufour, 2007) on unweighted and weighted traits by relative cover (ΣPiTi). Shared inertia (RV) coefficient between two multivariate tables, derived from coinertia analysis, is high when both structures vary along a similar axis regardless of direction, and low when they vary independently (Dray et al., 2003). To test if the observed RV coefficient significantly differed from the RV coefficient distribution under the null hypothesis, permutations using the `randtest()` function from the ‘ade4’ R package (Dray & Dufour, 2007) were used. To

assess whether community-weighted mean traits reflected trait selection, not just variations in community composition, we compared the normalized ($\mu = 0, \sigma = 1$) trait values of common species with those of community-weighted mean. Differences in strategies among stage classes were assessed with linear models (lm), generalized linear models (glm) from the ‘stats’ package (R Core Team, 2020) and generalized least squares (gls) from the ‘nlme’ package (Pinheiro et al., 2020). Models were modified with an appropriate variance function or appropriate family distribution to minimize heteroscedasticity and maximize normality of models’ residuals and were selected based on visual inspection of residual distributions and akaike information criterion (AIC) (Zuur, Ieno, & Elphick, 2010; Zuur et al., 2009). Post-hoc Tukey HSD tests were conducted using the ‘emmeans’ (Lenth, 2020) and ‘multcomp’ (Hothorn et al., 2008) packages. No linear analysis was performed on community-weighted mean values, since they were performed in the fourth-corner analysis. Finally, we also presented species leaf and root trait syndromes from the stages with the most contrasting nutrient availability (stage 3 and 5) to illustrate the range of strategies within community-wide trait syndromes.

4.4. Results

4.4.1. Interspecific variation in root and leaf traits

Principal component analysis (PCA) performed on root traits revealed three independent axes of root trait variation. The first PCA axis, which we refer to as the root collaboration gradient, explaining 32.0% of the variance, ranged from species outsourcing nutrient acquisition through a large root diameter, high AM colonization and to a lesser extent ECM colonization to species with high SRL, BrInt, RHL and RHD values but low AM and ECM colonization intensities (Fig. 4.1a). The second axis of the PCA, explaining 20.4% of the variance, was more difficult to identify because root [N] was not measured and RTD contributed greatly to the first, second and third axes (Figs. 4.1a and S4.1a; Table S4.6). This pattern of correlation was mainly driven by ERM and ECM species, as they exhibited roots of high tissue density (Fig. S4.2b). Our analysis also highlighted a third significant dimension representing 15.1% of root trait variation (Figs 4.1a and S4.1a). The contribution to the third dimension was also mainly driven by ECM and ERM colonization and their coordinating traits, since only these symbiotic traits as well as branching intensity and root tissue density were involved (Fig. 4.1a; Table S4.6).

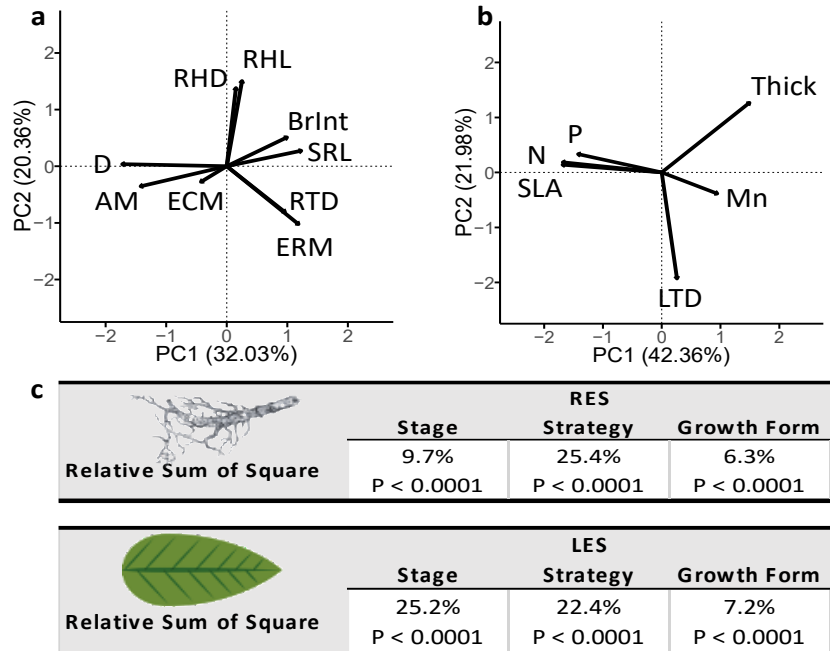


Figure 4.1. Projection of species in a Mahalanobis space formed by the two first principal components. Permanova results are annotated in the top left corner. Panel (a) principal component analysis performed on root functional traits, panel (b) performed on leaf functional traits and panel (c) distance-based analysis results. Abbreviations: SLA: specific leaf area, Thick: leaf thickness, P: leaf phosphorus concentration, N: leaf nitrogen concentration, Mn: leaf manganese concentration, LTD: leaf tissue density, RTD: root tissue density, SRL: specific root length, BrInt: branching intensity, D: root diameter, AM: arbuscular mycorrhizal colonization, ECM: ectomycorrhizal colonization, ERM: ericoid colonization, RHL: root hair length and RHD: root hair density. Strategy abbreviations: AM: arbuscular mycorrhizal host, ECM: ectomycorrhizal host, AM-ECM: dual arbuscular mycorrhizal and ectomycorrhizal host, ERM: ericoid mycorrhizal host and NM: non-mycorrhizal.

Similar to the root economics spectrum, PCA on leaf traits showed one major dimension, representing 42.4% of the variance, ranging from species with ‘fast’ leaves displaying high values of SLA, leaf [N] and [P] to species with ‘slow’ leaves exhibiting thick and dense leaves with high Mn concentration (Fig. 4.1b). Leaf tissue density contributed to an independent second dimension explaining 22.0% of the variance (Figs. 4.1b and S4.1b; Table S4.7). As observed in the root traits spectrum, this pattern of correlation was mainly driven by ericoid species, which had dense leaves (Figs. 4.1b and S4.2a).

PERMANOVA analysis revealed that both root and leaf trait spectra were mainly structured by nutrient-acquisition strategies (RES: relative sum of squares = 25.4%; LES: relative sum of squares = 22.4%) and chronosequence stage (RES: relative sum of squares = 9.7%; LES: relative sum of squares = 25.4%), and relatively weakly by growth forms (RES: relative sum of squares = 6.4%;

LES: relative sum of squares = 7.2%). In both the RES and LES, all factors were significant at $P < 0.0001$ (Fig. 4.1c).

4.4.2. Root and leaf traits variation in relation to nutrient availability gradient

Fourth-corner analysis, which considers species abundance, revealed significant and strong correlations among root and leaf traits and soil fertility variables (Fig. 4.2a and b). 'Outsourcing' root traits such as AM symbiosis (*i.e.*, high AM colonization within abundant species) were associated with exchangeable inorganic P (resin P) ($P = 0.052$), soil total [P] ($P = 0.031$) and total [N] ($P = 0.0027$). High root diameter was also associated with high soil total [N] ($P = 0.0027$) and to a lesser extent with high resin P ($P = 0.064$). Root traits associated with an 'autonomous' strategy (*i.e.*, high SRL, BrInt, and RHD) were weakly associated ($0.05 < P < 0.1$) with high soil total [P], total [N] and to resin [P]. High root hair length was the only morphological trait displaying a significant association with high soil total [P] ($P = 0.044$) (Fig. 4.2b). The only trait correlated with the conservation gradient, the RTD, although not significantly associated with soil descriptors ($P > 0.05$), displayed a trend in which a high RTD was associated with higher resin [P]. Leaf traits exhibiting a 'fast' strategy were all associated with high soil nutrient concentrations, as SLA was positively correlated with soil total [P] ($P = 0.0018$), total [N] ($P = 0.0006$) and resin [P] ($P = 0.0031$); leaf [P] was associated with high soil total [P] ($P = 0.004$), total [N] ($P = 0.036$), and to a lesser extent resin [P] ($P = 0.061$). High leaf [N] was associated with high soil total [N] ($P = 0.0046$) and total [P] ($P = 0.0018$). Finally, leaf thickness, which is representative of a 'slow' strategy, was associated with low soil total [P] ($P = 0.0006$) and total [N] ($P = 0.0006$) and resin [P] ($P = 0.013$), and high leaf [Mn] was associated with soil total [P] ($P = 0.0027$) and not with other soil descriptors ($P > 0.05$), and LTD was not significantly associated with any soil descriptors ($P > 0.05$) (Fig. 4.2a).

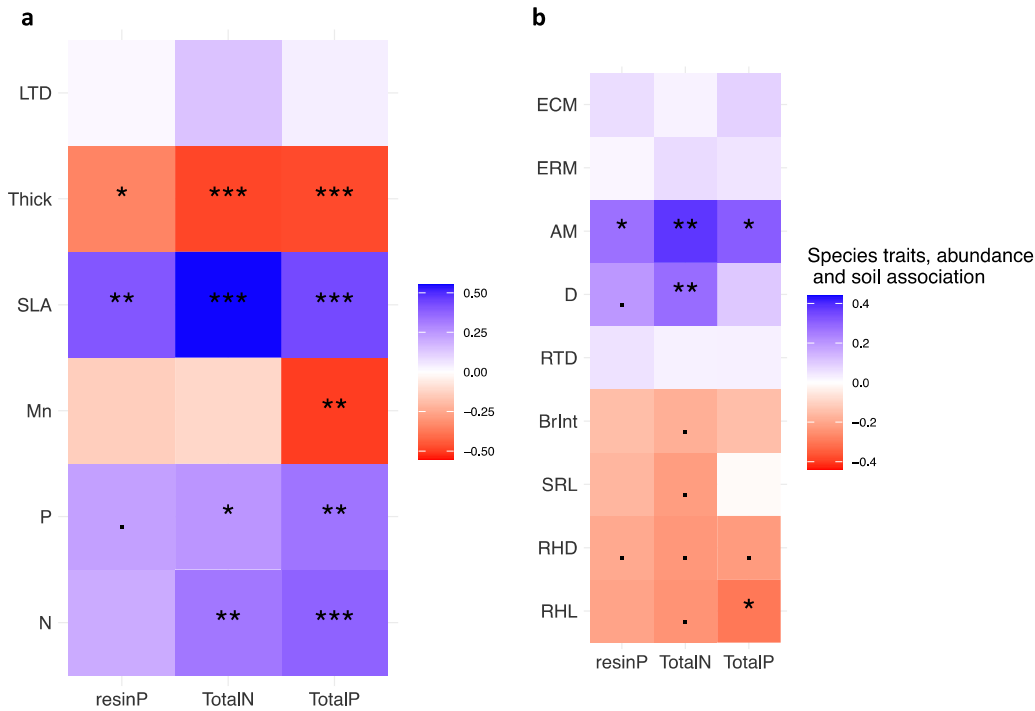


Figure 4.2. Fourth-corner analysis produced on the vegetation cover (Hellinger transformation), leaves (a) and roots (b) functional traits (normalized) within a cumulative relative cover of 75% and soil descriptors (normalized). For trait abbreviations, see Figure 4.1. The stars indicate the level of significance: (.) = $P < 0.1$, (*) = $P < 0.05$, (**) = $P < 0.01$ and (***) = $P < 0.001$.

Community-weighted mean trait values and abundance of associated nutrient-acquisition strategies showed that stage-specific trait syndromes comprised multiple mycorrhizal strategies (Fig. 4.3a-e). However, irrespective of strategies, abundant species converged to thicker roots in soils displaying the highest nutrient concentration, with the exception of *Lepidosperma gladiatum* (Cyperaceae), a less common NM species. They also converged to longer root hairs or high SRL in nutrient-poor soils, with the exception of *Patersonia occidentalis*, a less common AM species and *Leucopogon obovatus* subsp. *revolutus*, a less common ERM species. Intraspecific variation in nutrient-acquisition strategy was substantial. Among the 15 species occurring in multiple plots, five of them exhibited different mycorrhizal status on at least two occasions (Table S4.2). This variation was further highlighted by the fact that each community comprised species displaying distinct root trait syndromes, as evidenced in this study by comparing species' trait values from the stages displaying the most pronounced contrast in nutrient availability (Figs. S4.3; S4.4). Likewise, *Agonis flexuosa*, a common species occurring across all stages, differed in its mycorrhizal nutrient-acquisition strategies across stages (*i.e.*, NM and ECM in stage 1, AM-ECM and ECM in stage 2,

AM-ECM in stages 3 and 4 and AM-ECM and ECM in stage 5) (Table S4.2). Soil fertility-induced intraspecific variation was further evidenced by the fact that two of the most abundant species (*i.e.*, *Agonis flexuosa* and *Bossiaea linophylla*) at the stage displaying the highest soil [N] and [P], although ECM at the youngest stage, converged to an AM-ECM strategy, as strictly ECM strategy was filtered out (Table S4.2; Fig. 4.3e). Finally, the impact of soil fertility on trait value variation was evidenced by the fact that the stage-specific leaf and root trait syndromes of common species *Agonis flexuosa* aligned with those of the entire plant community (Fig. 4.3b and d).

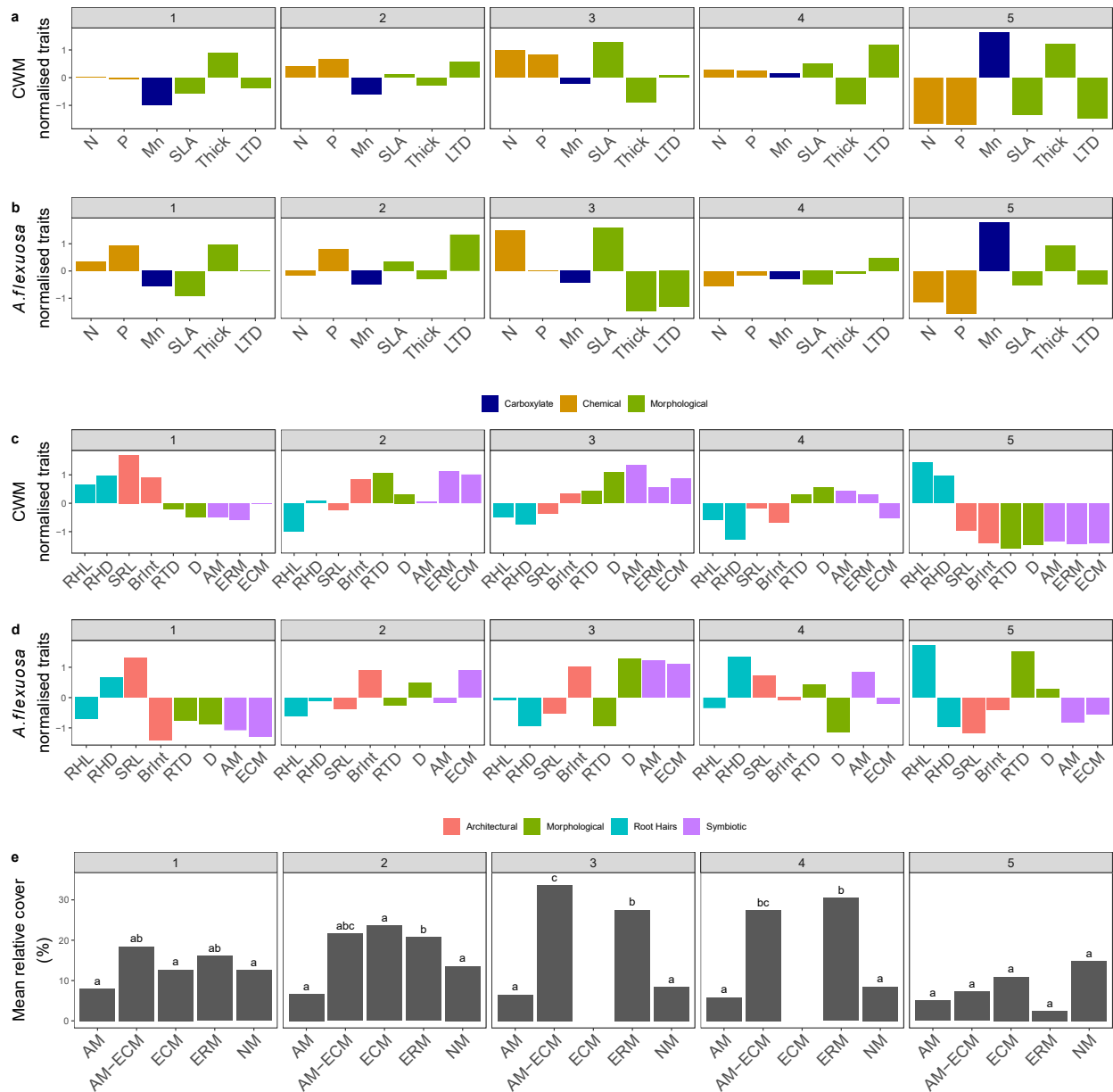


Figure 4.3. Community-weighted mean (CWM) values, common species trait values and overall strategies mean relative cover (%) across chronosequence stages 1 to 5. a) CWM leaf trait values, b) *Agonis flexuosa* leaf trait values, c) CWM root trait values, panel d) *Agonis flexuosa* root trait values and e) overall mean relative cover of mycorrhizal types across the chronosequence. No linear analyses were performed on CWM, since these analyses were performed in the fourth-corner analysis. Error bars in panel e) represent the 95% confidence intervals; letters above each mean represent Tukey honest significant difference (HSD) groupings ($P \leq 0.05$). For trait and strategy abbreviations, see Figure 4.1.

4.4.3. Leaf and root traits coordination

Co-inertia analysis showed that leaf and root traits were weakly coordinated for abundance-unweighted traits ($RV = 0.29$; $P < 0.001$) and strongly coordinated for abundance-weighted traits ($RV = 0.96$; $P < 0.008$) (Fig. 4.4a and b). Similar to results of the fourth-corner analysis, co-inertia analysis performed on abundance-weighted traits revealed that ‘fast’ species traits within the LES covaried with ‘outsourcing’ species traits within the RES. Arbuscular mycorrhizal colonization, the pair ECM colonization and BrInt, the pair ERM colonization and RTD, root diameter, SLA, leaf [P] and [N] were superimposed in leaf and root traits covariance spectrums. ‘Slow’ species traits within the LES covaried with ‘autonomous’ species traits, as leaf thickness, RHD and RHL were also superimposed along the axis explaining more of the covariance (93.44%), while leaf [Mn] loaded onto both co-inertia axes (Fig. 4.4a and b).

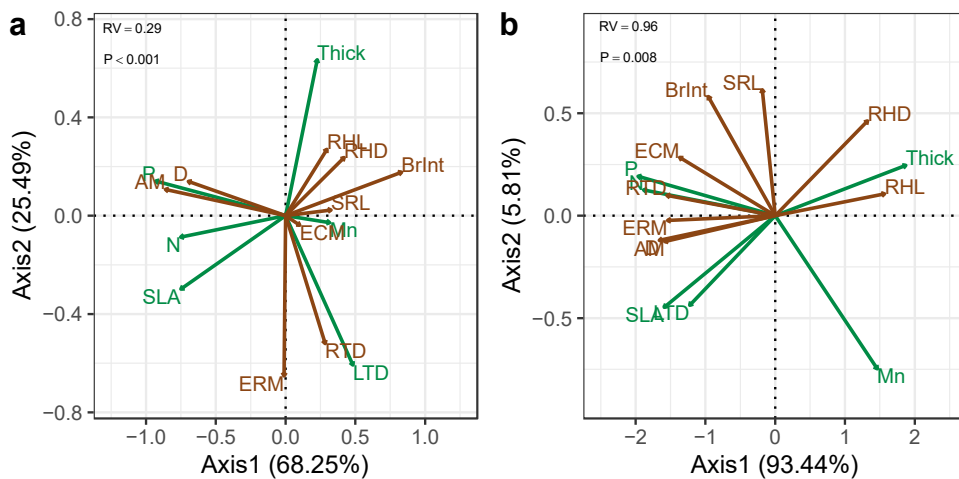


Figure 4.4. Leaf economic spectrum and root economic spectrum coinertia. RV coefficient is high when both structures vary along a similar axis, regardless of direction, and low when they vary independently. For unweighted root and leaf traits a) and for leaf and root traits weighted by relative cover b). Green is associated with foliar traits and brown with root traits. For trait abbreviations, see Figure 4.1.

4.5. Discussion

Mycorrhizal strategies structured the LES and RES, nevertheless, root and leaf traits were coordinated among each other across a strong soil P gradient once relative abundance was accounted for. Accounting for species abundance may have diluted the signal of rarer species that may acquire less abundant forms of nutrients, as observed in arctic plant communities for N

(McKane et al., 2002) or tropical forests for P (Guilbeault-Mayers et al., 2020). Our results suggest that not only plant communities, but also common species whose leaves possess a ‘fast’ trait syndrome, meet their nutrient demands by coordinating with roots that exhibit a ‘collaborative’ trait syndrome in richer soils. On the other hand, in nutrient-impooverished soils, the ‘slow’ leaf trait syndrome was associated with an ‘autonomous’ root trait syndrome, which was characterized by longer root hairs and high leaf [Mn], pointing toward rhizospheric P mobilization through carboxylate exudation (Lambers et al., 2015a). Together, our results indicate that root traits defining the collaboration gradient responded to soil P availability and these traits were closely correlated with the aboveground ‘fast-slow’ leaf trait spectrum, which responded in the same manner. However, the species-level signal revealed that multiple nutrient-acquisition root trait syndromes might meet leaf demands along the LES suggesting that a single ‘fast-slow’ spectrum is an invalid concept to describe root and leaf trait coordination.

4.5.1. Interspecific variation in root and leaf traits.

Our distance-based analysis results indicate that mycorrhizal nutrient-acquisition strategies, when used as a grouping factor, explained a larger proportion of the variance within the RES than soil fertility did, as also found by Valverde-Barrantes et al. (2017). Mycorrhizal association types may have played a significant role in explaining the observed variance, as a third significant dimension within the RES, contrasting ERM and ECM colonization, was observed. The contrasting investment in mycorrhizal association types might provide plants along this axis an increasing capacity to access recalcitrant and organic nutrients through the spectrum contrasting investment in ERM and ECM symbiosis (Ward et al., 2022). This suggests that the two dimensions of root trait variation identified by Bergmann et al. (2020) adequately capture inorganic nutrient-acquisition strategies but may not encompass strategies needed to access nutrient forms that are not readily available to fine roots or AM fungi. Meanwhile, nutrient-acquisition strategies explained slightly less variance than soil fertility within the LES which provides evidence that leaf trait values irrespective of mycorrhizal association type converged toward specific trait syndromes at all positions along the fertility gradient (Bernard-Verdier et al., 2012). We also found that growth forms explained a relatively small amount of variance within the RES and the LES, suggesting that a similar ecological trade-off structured variance, irrespective of growth form, for both LES (Wright et al., 2004) and RES (Bergmann et al., 2020). Overall, trait distribution within the LES

and RES was primarily influenced by nutrient-acquisition strategies. Modification of nutrient-acquisition strategies in several common species along the chronosequence and the strong association between soil descriptors, species traits and abundance, however, support the idea that trait distribution reflected variation induced by soil fertility.

4.5.2. Root and leaf traits variation in relation to nutrient availability gradient

Multivariate associations among soil fertility descriptors, species abundance and species traits revealed that all leaf traits, with the exception of LTD, were significantly associated with soil characteristics. Leaf traits linked with the ‘fast’ trait syndrome (*i.e.*, high SLA, leaf [N] and [P]) were associated with more fertile soils and ‘slow’ trait values, represented by thick leaves were associated with nutrient-poor soils, as observed across and within biomes (Ordoñez et al., 2009; Jager et al., 2015). By contrast, among all root traits structuring the RES dimensions, only root traits associated with the ‘outsourcing’ trait syndrome (*i.e.*, high AM colonization/root diameter) were significantly associated with high total [N], total [P] and exchangeable [P], while high values of root hair length combined with carboxylate-mobilizing P-mobilizing traits, proxied by high leaf [Mn] (Lambers et al., 2015a), were associated with extremely low soil total [P]. Although our results are not consistent with the trade-off underlying the collaboration gradient (*i.e.*, diameter-SRL axis), they support a more comprehensive trade-off between root hair length and mycorrhizal symbioses that might effectively support rapid growth and survival at both ends of a nutrient-availability gradient. Long root hairs may enhance nutrient acquisition by expanding the root's influence zone – including zones where neighboring plants' carboxylate exudation might sporadically increase P availability – while matching the high leaf nutrient efficiency that supports survival in P-impooverished soil, given their resource-efficient nature (Lynch & Ho, 2005). Meanwhile, AM hyphae entail a lower carbon construction cost (Fitter, 1991), a higher P-acquisition rate per unit of length compared with fine roots (Jakobsen et al., 1992) and allow nutrient acquisition beyond the root's nutrient-impooverished zone. AM colonization might, therefore, be conducive to growth in less infertile soil, provided that the potential increase in nutrient translocation to leaves (Eissenstat et al., 1993) offsets the higher respiration cost of colonized fine roots (Jakobsen & Rosendahl, 1990). The latter is supported by our study, as more abundant species displaying high diameter and AM colonization also exhibited high SLA, leaf [N], and [P], suggesting high photosynthetic activities (Wright et al., 2004). Overall, our results show

that a tendency of high values of SRL, branching intensity, and root hair density – indicating an increase in nutrient foraging per unit length or volume – may be beneficial when nutrient availability is low. However, our study suggests a coordination between the LES and the collaboration gradient to support rapid growth in the most fertile soil and survival in nutrient-impooverished soil.

4.5.3. Root and leaf traits coordination along a nutrient availability gradient.

Co-inertia result confirm that the LES is strongly coordinated with the collaboration gradient – such as ‘outsourcing’ and ‘autonomous’ trait syndromes are positively associated with ‘fast’ and ‘slow’ leaf trait syndromes, respectively – when species abundance is accounted for. This aligns with the single ‘fast-slow’ spectrum, as an association between a trait syndrome along the diameter-SRL axis and specific soil nutrient content does not invalidate that this axis might be unrelated to variation in soil nutrient availability. Instead, it suggests that any trait syndrome along the diameter-SRL axis cannot be consistently associated with a given soil nutrient availability as proposed by (Guilbeault-Mayers & Laliberté, 2023). However, since the community-level RTD values showed a tendency for species to be positioned within the ‘slow’ RES subspace in the most fertile soil and in the ‘fast’ subspace in nutrient-impooverished soil, our results are not in line with a single ‘fast-slow’ spectrum (Ordoñez et al., 2009; Reich, 2014, Weigelt et al., 2021). Our results, however, align with Freschet et al.'s (2017), Liu et al.'s (2010), and Wen et al.'s (2022) proposition, which associates either rapid nutrient uptake for effective competition with microorganisms or rapid root exudation in nutrient-impooverished soil with the ‘fast’ end of the conservation gradient (*i.e.*, low RTD and high root [N]) which is generally required for these functions. The high RTD tendency observed in the most fertile soil (stage 3), however, was attributable to only two abundant species, *Banksia grandis* and *Leucopogon obovatus* subsp. *revolutus*. All other species within this stage, including two abundant AM-ECM species (*Agonis flexuosa* and *Bossiaea linophylla*), exhibited lower RTD values than the chronosequence mean (Fig. S4.3), thereby supporting a single ‘fast-slow’ spectrum. Likewise, our community-level results support that the ‘fast’ end of the conservation gradient was associated with P-impooverished soils (stage 5). Overall, species exhibited lower RTD values in stage 5, where soils are severely P-impooverished. However, a significant variation in RTD was observed at the species level. Notably, the common species *A. flexuosa* exhibited high RTD values in P-impooverished soil (Fig. S4.4). These latter two

observations once again upheld the validity of both the single ‘fast-slow’ spectrum and a decoupling between ‘fast’ end of the LES, the ‘fast’ RES subspace and nutrient availability, depending on the scale of where the observations were made. Overall, this high local variation challenges the validity of a single ‘fast-slow’ spectrum at the whole plant scale.

4.5.4. Challenging a single ‘fast-slow’ spectrum at whole plant scale

The lack of convergence toward ‘fast’ or ‘slow’ root trait values among species calls into question the validity of a single ‘fast-slow’ spectrum (Reich, 2014). Stated differently, questioning its validity implies that a ‘fast-slow’ spectrum is shared between leaf and root functioning, but the ‘fast’ or ‘slow’ ends of these spectrums do not consistently align. That is, permanently categorizing fine roots as ‘slow’ or ‘fast’ solely based on individual trait values (Dallstream et al., 2022), or even trait syndromes may not be valid, contrasting with leaf functioning, for which such categorization is supported (Reich et al., 1997). However, a ‘fast’ leaf in terms of nutrient use requires effective acquisition and translocation of belowground resources (Reich, 2014) and this could be met using a diversity of root strategies and at different costs (Raven et al., 2018). That is, a ‘slower’ root strategy in a nutrient-rich soil, entailing, for example, faster metabolism and higher maintenance respiration costs, could be labeled as ‘fast’. This would hold true if that root strategy enabled the acquisition and translocation of adequate nutrients to meet the demands of a ‘fast’ leaf, and if the net carbon cost associated with this strategy allowed for sufficient carbon allocation to growth. For instance, within the stage where soil [N] and [P] were higher (stage 3), we observed both at the species level (*i.e.*, five out of seven species) and at the community level ‘fast’ leaf trait syndromes. Nutrient acquisition to meet the demand of this leaf strategy, however, was achieved via high ERM colonization in *L. revolutus*, high AM colonization in *Hibbertia cuneiformis* and *H. grossulariifolia*, high AM-ECM colonization in *A. flexuosa* and long root hairs with low mycorrhizal colonization intensity in *B. linophylla* (Fig. S4.3). Furthermore, the latter two species have been recognized as carboxylate-dependent, as their nutrient uptake is partially reliant on P mobilization through carboxylate exudation by neighboring plants (Huang et al., 2017; Abrahão et al., 2018). Conversely, within the same stage, ‘slow’ leaf traits were displayed by *B. grandis* and *Lepidosperma gladiatum*, a Proteaceae and Cyperaceae, respectively. This might be accounted for by the higher overall cost associated with their carboxylate-releasing P-acquisition

traits, which involve rapid root turnover (Lambers et al., 2015b) and rapid respiratory metabolism (Shane et al., 2004; Funayama-Noguchi et al., 2021).

4.6. Conclusion

Overall, our results indicate that nutrient-acquisition strategies beyond the ‘fast’ RES subspace and even extending outside the RES plane as defined by Bergmann et al. (2020) into an axis opposing ERM and ECM colonization, as observed in the present study, might be labeled as ‘fast’. From this perspective, the resulting community’s abundance profile, which represents a species’ relative abundance, may arise from the selection of the most effective strategies during plant community assembly. This selection process, as suggested by Raven et al. (2018), might be influenced by competition for the same form of nutrient, resource partitioning (Turner, 2008), and facilitation of P acquisition, where one strategy may release a specific form of nutrient that becomes available to plants that exhibit another (Lambers et al., 2018). This suggests that leaf and root traits may exhibit local coordination within the ‘fast-slow’ spectrum framework. Considering that this spectrum is not unique, however, it is unlikely that a specific coordination pattern among leaf and root trait values might be consistently observed at a local scale across different biomes. However, given that root [N] was not measured, more studies including root exudation, leaf and root trait measurements along strong soil nutrient-availability gradients are needed to test if there is a single ‘fast-slow’ plant economic spectrum in which high root [N] might be consistently labeled as a ‘fast’ trait. Despite this, overall, the present study suggests that the same axes of fundamental trait variation are shared among leaf and root functioning, but that a single ‘fast-slow’ spectrum is an invalid concept to understand the correlation pattern among these axes across leaves and roots. Consequently, generalizing a specific set of root trait values that consistently meet the nutrient demands of a ‘fast’ or ‘slow’ leaf trait syndrome is unlikely at a local scale, and assuming this, global coordination among leaf and root traits might lead to uninformative results at smaller scales.

4.7. Acknowledgements

Special thanks to Sharyn and Shaun Cody; without their kindness and advice, the project would not have been as successful. We also extend our gratitude to David Poissant and Caroline Fink-Mercier for their assistance in the field. Funding for this research was provided by a Discovery

Grant from the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC; grant RGPIN-2014-06106 and RGPIN-2019-04537). XGM received additional support from the Fonds de recherche du Québec-Nature et technologies.

Author contributions

XGM, EL and HL conceived the study; XGM and EL conceived the methodology; XGM conducted the data collection; XGM analyzed the data; XGM, HL and EL interpreted the results; XGM led the writing of the manuscript. All authors contributed to the draft versions.

4.8. Supporting information

Table S4.1: Mean and range of topsoil (0-20 cm) characteristics across the chronosequence.

	Stage				
	1	2	3	4	5
Total P (mg kg ⁻¹)	27.91 [25.91 ; 31.07]	21.71 [15.52 ; 28.74]	34.67 [25.23 ; 47.43]	30.94 [17.41 ; 46.93]	6.51 [4.34 ; 7.04]
Total N (mg kg ⁻¹)	94 [0.00 ; 230]	290 [200 ; 410]	1000 [650 ; 1590]	950 [660 ; 1200]	150 [110 ; 200]
org C (mg kg ⁻¹)	0.27 [0.158 ; 0.429]	0.53 [0.405 ; 0.629]	1.84 [1.180 ; 2.699]	1.83 [1.315 ; 2.257]	0.57 [0.346 ; 0.836]
resin P (mg kg ⁻¹)	1.95 [1.17 ; 2.75]	2.90 [1.11 ; 5.61]	8.31 [1.14 ; 14.91]	5.00 [1.13 ; 7.08]	1.80 [1.25 ; 3.80]
N:P ratio	3.37 [0.00 ; 7.40]	13.36 [12.89 ; 14.27]	28.84 [25.76 ; 33.52]	30.70 [25.57 ; 37.91]	23.04 [25.35 ; 28.41]

Table S4.2. Species sampled across the Warren chronosequence, showing for each species the mean and range of relative cover (%) per chronosequence stage. The last line of the table shows the mean and range of the cumulative relative cover of species. The last two columns show the total number of composite samples taken and the change in mycorrhizal strategy. Strategy abbreviations: AM: Arbuscular Mycorrhizal, ECM: Ectomycorrhizal, ERM: Ericoid Mycorrhizal and NM: Non-Mycorrhizal.

Species	Family	1	2	3	4	5	Number of sample	Change in mycorrhizal status
<i>Acacia littorea</i>	Fabaceae	15.78 [7.58 : 23.33] AM-ECM	18.28 [15.00 : 21.84] AM and AM-ECM				9	YES
<i>Agonis flexuosa</i>	Myrtaceae	14.69 [5.08 : 32.20] NM and ECM	25.52 [16.67 : 31.03] ECM and AM-ECM	37.03 [22.42 : 50.00] AM-ECM	34.62 [30.61 : 37.50] AM-ECM	9.73 [5.56 : 10.00] ECM and AM-ECM	20	YES
<i>Anarthria prolifera</i>	Anarthriaceae					11.81 [11.11 : 12.50] NM	2	NO
<i>Anarthria scabra</i>	Anarthriaceae					26.70 [10 : 39.47] NM	4	NO
<i>Banksia grandis</i>	Proteaceae			10.91 [10.91] NM			1	NA
<i>Banksia sessilis</i>	Proteaceae	9.73 [5.08 : 15.00] NM	15.31 [5.62 : 25.00] NM				5	NO
<i>Bossiaea linophylla</i>	Fabaceae	8.47 [8.47] ECM		18.41 [16.82 : 20.00] AM and AM-ECM	9.58 [7.55 : 11.61] AM-ECM		5	YES
<i>Corymbia calophylla</i>	Myrtaceae					13.51 [13.51] ECM	1	NA
<i>Dasypogon bromeliifolius</i>	Dasypogonaceae					8.11 [8.11] NM	1	NA
<i>Desmodium flexuosus</i>	Restionaceae	9.09 [9.09] NM				5.00 [5] NM	2	NO
<i>Eucalyptus marginata</i>	Myrtaceae					9.26 [9.26] ECM	1	NA
<i>Hemidra pungens</i>	Lamiaceae					5.00 [5.00] AM-ECM	1	NA
<i>Hibbertia cuneiformis</i>	Dilleniaceae	8.02 [6.67 : 10.17] AM	1.12 [1.11 : 1.12] AM	3.03 [2.22 : 4.81] AM	4.72 [3.08 : 7.14] AM		14	NO
<i>Hibbertia grossulariifolia</i>	Dilleniaceae			6.69 [2.80 : 12.50] AM	9.35 [8.49 : 10.20] NM and AM		5	YES
<i>Lepidosperma gladiatum</i>	Cyperaceae	15.25 [13.56 : 16.95] NM	10.11 [10.11] NM	7.17 [5.61 : 8.73] NM			5	NO
<i>Lepidosperma squamatum</i>	Cyperaceae					7.13 [6.76 : 7.50] NM	2	NO
<i>Leucopogon obovatus subsp. revolutus</i>	Ericaceae		22.99 [21.11 : 26.55] ERM	27.49 [19.23 : 38.18] ERM	30.49 [18.87 : 45.38] ERM	2.48 [0.88 : 4.05] ERM	16	NO
<i>Leucopogon parviflorus</i>	Ericaceae	16.08 [13.56 : 19.70] ERM	11.67 [11.67] ERM				4	NO
<i>Olearia axillaris</i>	Asteraceae	6.78 [6.78] AM					1	NA
<i>Patersonia occidentalis</i>	Iridaceae					1.85 [1.85] NM	1	NA
<i>Philotheca spicata</i>	Rutaceae					5.00 [5.00] AM	1	NA
<i>Pteridium esculentum</i>	Dennstaedtiaceae					15.77 [6.25 : 25.51] NM	4	NO
<i>Spyridium globulosum</i>	Rhamnaceae	20.34 [16.95 : 25.78] ECM and AM-ECM	16.67 [16.67] AM-ECM				6	YES
Cumulative cover (%)		74.65 [69.49 : 83.05]	76.45 [65.55 : 85.00]	77.88 [72.22 : 82.54]	76.46 [70.75 : 84.87]	56.47 [22.22 : 70.27]	111	33.33%

Table S4.3. Strategies of species sampled across the Warren chronosequence, showing for each strategy the absolute count and mean relative cover (%) per chronosequence stage. For strategy abbreviation see Table S4.2.

Strategy	Stage					Total
	1	2	3	4	5	
AM	4 8.0	3 6.6	8 6.5	5 5.8	1 5.0	21
AM-ECM	7 18.5	9 21.6	6 33.7	7 27.5	2 7.2	31
ECM	4 12.7	1 23.6	0.0 0.0	0.0 0.0	3 10.9	8
ERM	3 16.1	5 20.7	4 27.5	5 30.5	3 2.5	20
NM	9 12.5	3 13.6	3 8.4	1 8.5	15 15.0	31

Table S4.4. Growth forms sampled across the Warren chronosequence, showing for each growth form the absolute count and mean relative cover (%) per chronosequence stage.

Growth forms	Stage					Total
	1	2	3	4	5	
Herbaceous	3 13.2	1 10.1	5 6.7	2 9.4	15 14.9	26
Shrub	18 14.5	13 16.5	10 15.4	11 17.4	5 3.5	57
Tree	6 12.2	7 22.6	6 32.7	5 34.6	4 10.6	28

Table S4.5. Contingence table of species growth forms and strategies. For abbreviation, see Table S4.2.

	Herbaceous	Shrub	Tree
AM	4	17	0
AM-ECM	0	16	15
ECM	0	3	5
ERM	0	20	0
NM	22	1	8

Table S4.6. Significant root trait loadings in principal component analysis. Trait loadings in **bold** explain more variance than the broken sticks distribution. Trait abbreviations: RTD: root tissue density, SRL: specific root length, BrInt: branching intensity, D: root diameter, AM: arbuscular mycorrhizal colonization, ECM: ectomycorrhizal colonization, ERM: ericoid colonization, RHL: root hair length and RHD: root hair density.

	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5	PC6
D	-1.72	0.037	-0.23	-0.34	0.17	0.15
SRL	1.23	0.27	-0.25	1.27	-0.16	-0.35
RTD	0.96	-0.81	0.59	-1.15	-0.065	-0.018
BrInt	0.99	0.51	1.18	0.19	0.73	0.15
RHL	0.25	1.50	-0.19	-0.26	-0.74	0.49
RHD	0.15	1.38	0.14	-0.79	0.019	-0.91
AM	-1.42	-0.35	0.32	0.38	-0.14	-0.65
ERM	1.18	-1.02	-0.57	-0.33	-0.43	-0.29
ECM	-0.43	-0.28	1.55	0.28	-0.76	0.035

Table S4.7. Significant leaf trait loadings in principal component analysis. Trait loadings in **bold** explain more variance than the broken sticks distribution. Trait abbreviations: SLA: specific leaf area, Thick: leaf thickness, P: leaf phosphorus concentration, N: leaf nitrogen concentration, Mn: leaf manganese concentration, LTD: leaf tissue density.

	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5	PC6
Thick	-1.49	1.27	-0.28	0.07	-0.23	-0.56
N	1.68	0.19	0.32	0.70	-0.91	-0.08
SLA	1.69	0.14	0.87	0.03	0.69	-0.42
P	1.42	0.33	-0.72	-1.23	-0.28	-0.09
Mn	-0.94	-0.39	1.61	-0.69	-0.41	-0.03
LTD	-0.26	-1.93	-0.54	0.04	-0.15	-0.42

Figures

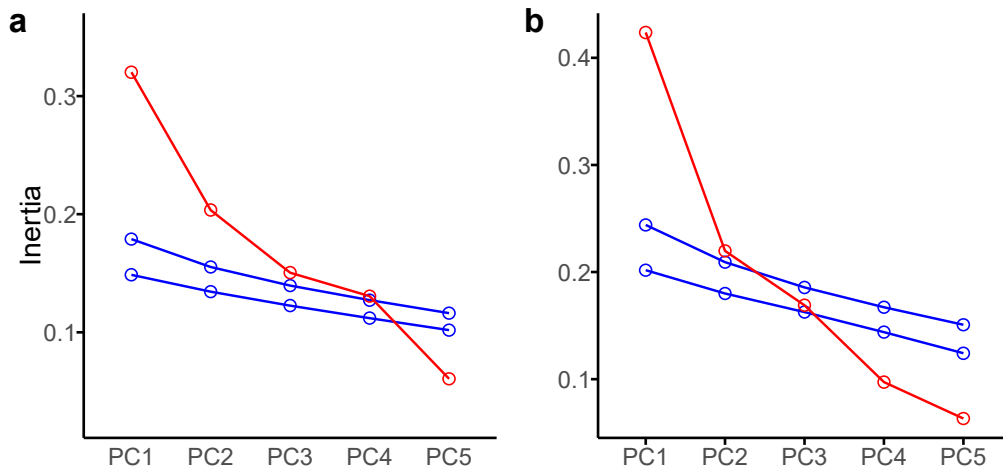


Figure S4.1. Dual representation of principal component analysis individual component inertia performed on observed and permuted data. Blue lines correspond to inertia axis values between the 5% and 95% quantiles based on 10,000 permutations and red to the observed inertia. a) root traits and b) leaf traits.

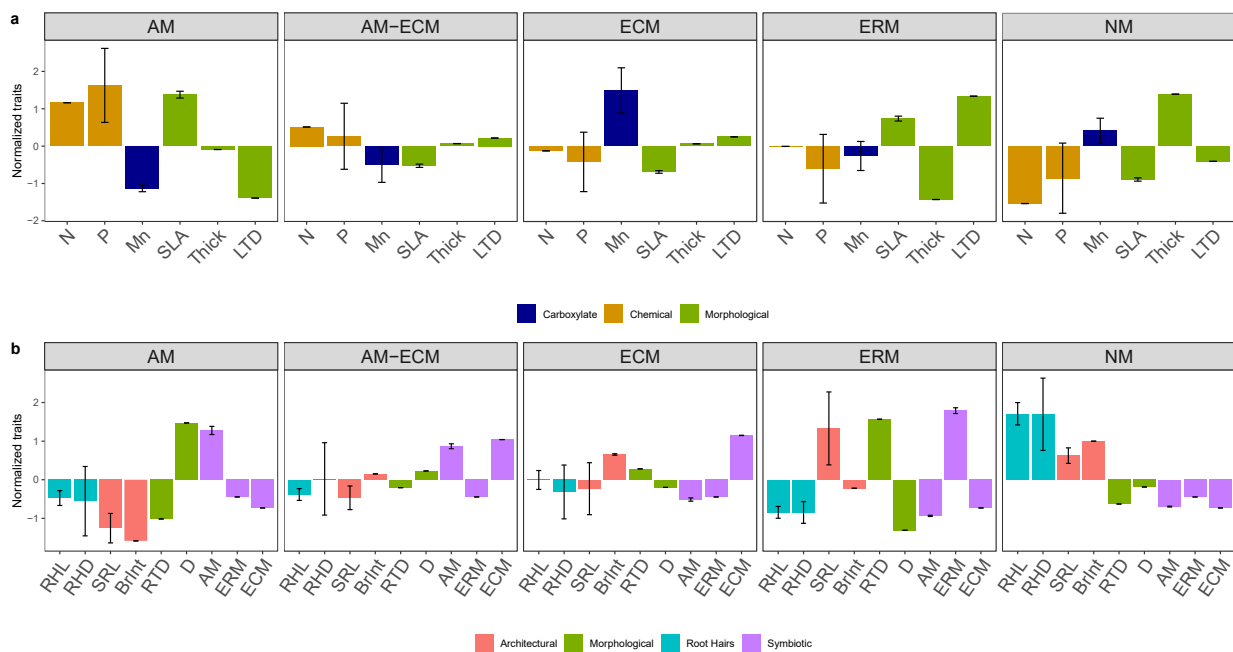


Figure S4.2. Overall mean a) leaf trait and b) root trait values by strategy. Strategy abbreviations: AM: arbuscular mycorrhizal association, ECM: ectomycorrhizal association, ERM: ericoid association and NM: Non-mycorrhizal. For trait abbreviations, see Table S4.6 and S4.7. For strategy abbreviation see Table S4.2. In panels, error bars represent normalized standard deviation.

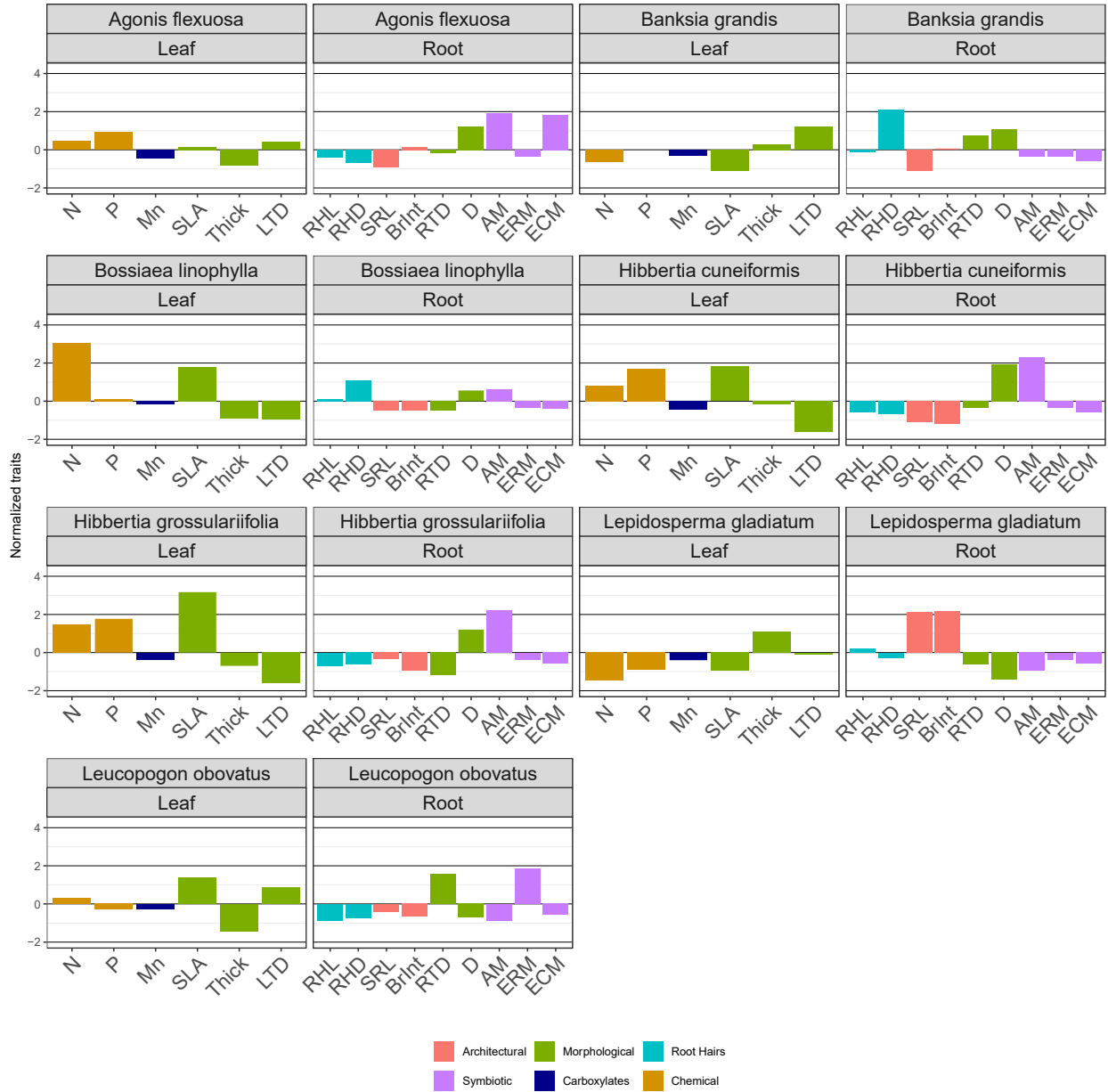


Figure S4.3. Normalized root and leaf traits of aggregated stage 3 samples. In figures, 0 represents the overall chronosequence mean. For trait abbreviations, see Table S4.6 and S4.7. For strategy abbreviation see Table S4.2.

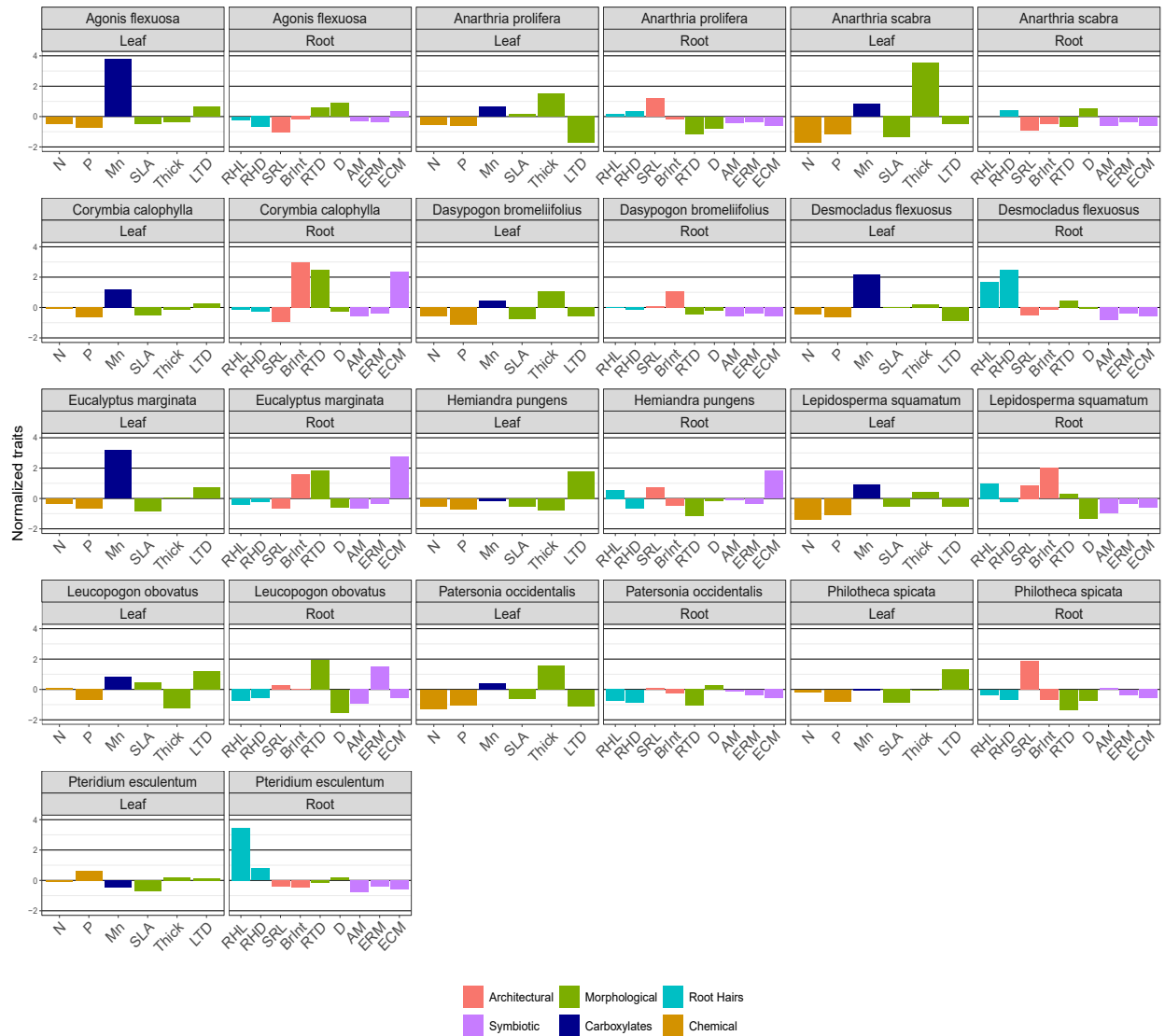


Figure S4.4. Normalized root and leaf traits of aggregated stage 5 samples. In figures, 0 represents the overall chronosequence mean. For trait abbreviations, see Table S4.6 and S4.7. For strategy abbreviation see Table S4.2.

Chapitre 5 - Discussion générale

5.1. Retour sur la problématique et les objectifs

Les espèces végétales se distribuent à travers une large gamme d'habitats, qui peuvent présenter de grandes variations dans la disponibilité des ressources. Pour faire face à ces environnements contrastés, les plantes ajustent notamment leurs gains en biomasse par unité de biomasse totale et de temps – leur taux de croissance relatif. Les espèces adaptées aux habitats défavorables, tels que les sols infertiles, ont un taux de croissance plus faible que celles qui évoluent dans des conditions favorables, tels que les sols fertiles (Chapin, 1980; Chapin, Matson, & Vitousek, 2011; Craine, 2009; Grime, 1977; Lambers & Poorter, 1992; Tilman, 1982; Vicca et al., 2012). Un modèle théorique intégrant la production de biomasse, le taux d'acquisition ainsi que les pertes des nutriments associées à une espèce à croissance rapide et une autre à croissance lente, lorsqu'elles sont exposées à une faible disponibilité en nutriments, a validé l'association adaptative entre les différences de taux de croissance et la variation de disponibilité des nutriments (Aerts & van der Peijl, 1993). L'espèce à croissance rapide affichait une production initiale plus importante de biomasse, mais sur le long terme, cette production fut inférieure à celle de l'espèce à croissance lente. Ainsi, le taux croissance relatif représente effectivement une caractéristique adaptative en soi, expliquant l'absence d'espèces à croissance rapide en milieu pauvre et vice-versa (Aerts & van der Peijl, 1993; Lambers & Poorters, 1992). Le taux d'assimilation du carbone par les feuilles, étant dépendant du taux auquel les nutriments sont acquis par les racines, et donc de la quantité transloquée et utilisée par les feuilles lors de la photosynthèse. L'allocation différenciée du carbone dans la croissance observée entre les espèces adaptées aux habitats fertiles et infertiles fut théoriquement associée aux adaptations foliaires et racinaires, influençant le taux de fixation du carbone, le taux d'acquisition des nutriments et les pertes en ressources étant associés à la variabilité de ces taux (Chapin, 1980; Lambers & Poorters, 1992).

À l'échelle des feuilles, il existe un axe de spécialisation dont les extrémités représentent des adaptations qui permettent toutes deux de maximiser l'assimilation du carbone par unité de nutriment acquis du sol, ou en d'autres termes, l'efficacité d'utilisation des nutriments (*nutrient use efficiency*, NUE). La première consiste à maximiser la productivité des nutriments (A_n), c'est-à-dire, maximiser le taux de fixation de carbone par unité de nutriment. La seconde vise à maximiser

le temps de résidence des nutriments (T_r) (Berendse & Aerts, 1987; Chapin, Matson, & Vitousek, 2011). Ensemble, ces paramètres décrivent l'efficacité d'utilisation des nutriments ($NUE = A_n \times T_r$) (Berendse & Aerts, 1987) et constituent la base d'un compromis écologique fondamental (Aerts & Chapin, 1999; Aerts & van der Peijl, 1993; Lambers & Poorter, 1992). Les plantes qui maximisent le temps de résidence des nutriments le font en allouant massivement du carbone dans la défense, limitant ainsi la perte de nutriments qui pourrait être causée par des intempéries physiques ou l'herbivorie. Cet investissement dans la défense, par l'accroissement de l'abondance de tissus structurels riches en carbone et la réduction de l'abondance des tissus métaboliquement actifs riches en azote, engendre des feuilles denses, épaisses et ayant une faible concentration de chloroplastes par unité de masse, ce qui limite les probabilités auxquelles la lumière ou le CO_2 atteignent les sites photosynthétiques (Reich, Walters, & Ellsworth, 1997; Westoby et al., 2002), réduisant inévitablement la productivité des nutriments. En revanche, les plantes qui maximisent la productivité des nutriments le font en optimisant le taux auquel la lumière et le CO_2 atteignent les sites photosynthétiques. Les feuilles construites sous cette contrainte présentent une faible proportion de tissus structurels riches en carbone par rapport à la densité des tissus riches en nutriments, une large surface et sont sujettes aux intempéries physiques et à l'herbivorie, ce qui entraîne des pertes massives en nutriments mais des pertes limitées en carbone, augmentant ainsi leur capacité à croître rapidement (Reich, Walters, & Ellsworth, 1997; Westoby et al., 2002).

Ces règles d'allocation des ressources, favorisant la croissance ou la conservation des nutriments à l'échelle des feuilles, ont été initialement associées aux taux de croissance relatif (Poorter & Bongers, 2006; Poorter & Remkes, 1990; Reich, Walters, & Ellsworth, 1997). Par la suite, il a été montré que ces règles d'allocation induisaient des patrons de corrélations entre les différents traits foliaires, formant un seul axe de spécialisation, le spectre de l'économie foliaire, pouvant expliquer les différences de taux de croissance et étant extrêmement consistant à travers un nombre croissant d'espèces réparties dans différents biomes (Reich, Walters, & Ellsworth, 1992; Reich, Walters, & Ellsworth, 1997; Wright et al., 2004). Cela démontre que limiter les pertes de nutriments en favorisant un temps de résidence prolongé de ces derniers, entraînant un taux de croissance lent, et inversement, subir des pertes massives de ces nutriments en favorisant une assimilation nette élevée du carbone, entraînant un taux de croissance rapide, constitue une réponse commune des plantes aux environnements contrastés auxquels elles sont confrontées (Berendse & Aerts, 1987; Chapin,

1980; Grime, 1979; Lambers & Poorter, 1992; Sibly & Grime, 1986). Le fonctionnement des racines fines était supposé être décrit par le même axe de spécialisation (Weemstra et al., 2016). C'est-à-dire que le même compromis entre la maximisation de la productivité des nutriments en termes d'acquisition des nutriments par les racines fines et la maximisation du temps de résidence des nutriments devrait avoir une influence similaire sur la capacité d'une plante à croître rapidement dans un sol fertile ou à déployer des organes persistants dans un sol infertile (Reich, 2014).

Cet axe de spécialisation a été identifié au sein des racines fines et a été nommé le gradient de conservation racinaire (Bergmann et al., 2020). Cependant, cet axe de spécialisation ne suffit pas à lui seul pour saisir l'ensemble de la variation des traits racinaires qui influencent l'acquisition des nutriments. En particulier, les nutriments du sol, notamment le phosphore, diffusent lentement vers la surface des racines fines, ce qui entraîne un épuisement rapide des nutriments de la rhizosphère (Chapin, 1980; Chapin, Matson, & Vitousek, 2011; Eissenstat & Yanai, 1997; Laliberté, 2017). Afin de compenser la recharge lente en nutriments de la rhizosphère, les plantes déploient des traits qui leur permettent d'explorer efficacement la matrice du sol. Ces traits représentent un autre axe de spécialisation indépendant du gradient de conservation et définissent ensemble un gradient de collaboration avec les champignons mycorrhiziens arbusculaires (Bergmann et al., 2020). Les plantes peuvent explorer le sol de manière autonome ou externaliser cette fonction par le biais de la symbiose avec les champignons mycorrhiziens arbusculaires (Bergmann et al., 2020), avec des coûts et des bénéfices variables selon le contexte biotique et abiotique (Raven et al., 2018). Cependant, ces axes de spécialisation ont été identifiés à l'aide d'une banque de données mondiale, ce qui signifie qu'ils reflètent principalement les différences entre espèces ou groupes d'espèces et ne reflètent pas nécessairement les traits déployés, par exemple, lorsque les espèces sont ordonnées en fonction de leur position le long de gradient de fertilité. D'autre part, contrairement à l'axe de spécialisation foliaire (Ordoñez et al., 2009), les axes de spécialisation racinaire n'ont pas été démontrés comme étant associés de manière cohérente avec la variation de la disponibilité des nutriments du sol. Ce qui, en parallèle, limite les conclusions pouvant être tirées de la coordination potentielle entre les axes de spécialisation racinaire et l'axe de spécialisation foliaire à l'aide d'une banque de données mondiale (Weigelt et al., 2021). De plus, l'ensemble des traits définissant les axes de spécialisation qui influencent l'exploration de la matrice du sol sont des traits impliqués dans l'acquisition des nutriments inorganiques. Particulièrement, l'espace économique racinaire

n'inclut aucun trait directement lié à l'utilisation des nutriments organiques et récalcitrants, tels que l'activité des phosphatases racinaires, les associations avec les champignons ectomycorhiziens et éricoïdes, ainsi que l'exsudation des carboxylates. Par conséquent, ces axes de spécialisation ne sont pas à même de capturer l'ensemble des traits déployés qui influencent l'acquisition des nutriments, car des formes de nutriments non directement disponibles pour les plantes, telles que les nutriments organiques et les nutriments inorganiques récalcitrants, peuvent représenter une grande partie du bassin de nutriments total du sol (Turner et al., 2013; Walker & Syers, 1976).

Les objectifs principaux de ma thèse furent de contribuer aux efforts visant à combler les lacunes actuelles concernant l'identification des axes de spécialisation racinaire qui peuvent pleinement saisir les adaptations racinaires des plantes influençant leur nutrition et leur coordination avec l'axe de spécialisation foliaire. Le chapitre 2 de cette thèse avait pour objectif d'évaluer l'ampleur de l'utilisation des phosphatases des coiffes racinaires. Ceci est particulièrement important, car la majorité de l'activité des phosphatases dans la rhizosphère est reconnue pour être d'origine microbienne (Nannipieri et al., 2011), et la contribution relative de l'utilisation du phosphore organique par des phosphatases d'origine végétale n'est pas bien établie (George et al., 2010; Richardson et al., 2005). De plus, ce même chapitre avait pour objectif d'évaluer comment l'activité des phosphatases variait à l'intérieur de communautés affichant une disponibilité contrastée de phosphore directement disponible. Le chapitre 3 avait pour objectif de déterminer comment l'activité des phosphatases des coiffes racinaires se coordonne avec les différents axes de spécialisation racinaire, notamment de déterminer quel axe de spécialisation racinaire répond de manière coordonnée à la variation de l'activité des phosphatases et de la disponibilité du phosphore du sol. Finalement, le chapitre 4 avait pour objectif de déterminer comment les axes de spécialisation racinaire se coordonnent avec l'axe de spécialisation foliaire le long d'un gradient de disponibilité de nutriments du sol, en incluant une mesure indirecte de l'exsudation des carboxylates (Lambers et al., 2015a), ce dernier étant apte à mobiliser le phosphore (Wen et al., 2022).

5.2. Retour sur les résultats principaux

Mes résultats principaux ont démontré que les espèces adaptées aux sols pauvres en phosphore ont une activité phosphatase moyenne plus élevée qu'en sols riches en phosphore, mais qu'une grande

proportion de la variance se situait entre les espèces cooccurrentes. Une grande partie des différences entre les espèces sur site local pouvait s'expliquer par deux aspects qui ne s'excluent pas mutuellement. Tout d'abord, les espèces dominantes dans les sites à faible teneur en phosphore ont montré une activité des phosphatases plus faible que les espèces moins abondantes, soulignant l'importance du partitionnement des ressources dans les processus d'assemblage des communautés. D'autre part, les espèces de la famille des Fabacées représentaient en partie les espèces les moins abondantes et affichaient une activité phosphatase plus élevée que les espèces n'appartenant pas à cette famille, indépendamment de leur capacité à fixer l'azote atmosphérique et de la disponibilité en phosphore. Cela a permis de mettre en évidence que l'activité des phosphatases pourrait être liée au statut de début de succession de nombreuses espèces de Fabacées tropicales, qui dépendent fortement de l'acquisition de phosphore et de l'azote, leur assurant une croissance rapide qui leur permet de tirer parti, entre autres, de perturbations telles que la dynamique des trouées. Ensemble, cela a apporté du soutien à la notion selon laquelle les phosphatases d'origine végétale contribuent à la forte activité de ces dernières dans la rhizosphère, ainsi qu'à démontrer l'existence d'une forte diversité fonctionnelle locale dans les stratégies d'acquisition du phosphore.

Les résultats du chapitre 3 ont suggéré que la forte diversité fonctionnelle locale, observée au cours du chapitre 2, prenait racine dans le fait que l'activité des phosphatases pouvait constituer à la fois une stratégie complémentaire d'acquisition du phosphore et une stratégie à l'échelle des communautés. Cette observation a été renforcée par l'absence de corrélation entre l'activité des phosphatases et le gradient de collaboration. En effet, bien qu'une réponse significative de l'activité des phosphatases aux variations de la disponibilité du phosphore ait été confirmée, les variations des valeurs des traits le long du gradient de collaboration se sont avérées à être indépendantes de la variation de la disponibilité du phosphore. Cette observation a suggéré que les stratégies d'acquisition du phosphore le long du gradient de collaboration représentaient des stratégies alternatives d'acquisition de ce dernier, dans lesquelles l'activité des phosphatases y contribuait de manière non prédictible à la lumière des données. De plus, cela a souligné que les valeurs des traits le long du gradient de collaboration sont davantage susceptibles d'influencer le succès compétitif au niveau local. En revanche, une corrélation a été observée entre l'activité des phosphatases et le gradient de conservation racinaire. De telle sorte qu'une concentration plus élevée d'azote racinaire était fortement associée à une activité accrue des phosphatases, et ces deux traits répondaient de

manière similaire au gradient de disponibilité du phosphore. Formant ainsi des stratégies convergentes à l'échelle des communautés, se distribuant de part et d'autre du gradient de disponibilité en phosphore. Cela a permis de suggérer que différents processus d'assemblage des communautés, tels que le filtrage environnemental et la limitation par similarité, pouvaient agir sur différentes dimensions de l'espace économique racinaire. Le filtrage environnemental pourrait influencer les valeurs des traits qui définissent le gradient de conservation racinaire, tandis que la limitation par similarité pourrait impacter les valeurs des traits qui sous-tendent le gradient de collaboration. L'impact de la limitation par similarité pourrait expliquer les difficultés à prédire ou à associer l'investissement moyen dans la symbiose mycorhizienne à un niveau donné de disponibilité des nutriments. Des degrés de colonisation allant de relativement faibles à élevés pourraient coexister sur site local, permettant un partitionnement spatial des ressources qui pourrait contribuer, en partie, à réduire la concurrence interspécifique au sein de communautés végétales.

Les résultats principaux du chapitre 4 ont montré que les stratégies d'acquisition des nutriments, définies sur la base de seuils de colonisation mycorhizienne, expliquaient plus de variance au sein de l'espace économique racinaire que la fertilité du sol. Cette magnitude de variance expliquée fut rationalisée, mais pas exclusivement, en raison d'une troisième dimension observée au sein de l'espace économique racinaire. Cette dimension fut définie comme un axe opposant la colonisation par les champignons éricoïdes à celle des ectomycorhiziens, ce qui reflétait l'exploitation des nutriments à partir de sources non directement disponibles. Ensemble, cela suggère que la distribution des traits au sein de l'espace économique racinaire est principalement due à des différences entre espèces ou groupes d'espèces et que le positionnement des espèces au sein de l'espace économique racinaire ne reflète pas nécessairement leurs distributions le long de gradients de fertilité. Les résultats de ce chapitre ont toutefois montré que la distribution des traits à l'intérieur de l'espace économique racinaire est conservée lorsque celle-ci est contrainte par la disponibilité des nutriments, et lorsque les valeurs des traits des espèces les plus abondantes se voient attribuer un poids relativement plus important que celles des espèces rares. Plus précisément, dans cet espace économique racinaire contraint, la longueur racinaire spécifique a été remplacée par la longueur des poils racinaires dans le spectre de stratégies d'exploration de la matrice du sol allant de 'l'externalisation' à 'l'autonomie'. Cela a conduit à la conclusion que dans les sols appauvris en phosphore et les sols plus fertiles où la concurrence pour les nutriments est élevée, les stratégies

racinaires bénéfiques dépendent, respectivement, de l'extension de la zone d'influence des racines fines facilitée par les longs poils racinaires, et de l'acquisition des nutriments au-delà de cette zone par l'intermédiaire des associations avec les champignons mycorhiziens arbusculaires. Les résultats ont également confirmé que le spectre de l'économie foliaire répondait à la disponibilité des nutriments de telle sorte que les feuilles 'rapides' étaient associées à une forte teneur en nutriments du sol, et vice versa. Ainsi, le syndrome de traits associé à l'externalisation de l'acquisition des nutriments a été coordonné avec le syndrome de traits 'rapides' foliaires, tandis que le syndrome de traits associé à l'autonomie pour remplir cette même fonction (*e.g.*, les longs poils racinaires) a été lié au syndrome de traits 'lents' foliaires dans les sols appauvris en phosphore, respectivement. Cependant, l'un des principaux résultats du chapitre 4 n'a pas confirmé l'impact de la limitation par similarité sur les valeurs des traits le long du gradient de collaboration. Les résultats de ce chapitre suggèrent plutôt que le gradient de collaboration aurait pu être influencé par le ratio entre l'azote (N) et le phosphore (P) du sol, de telle sorte que la symbiose mycorhizienne arbusculaire sera favorisée dans les sols présentant un ratio N:P élevé, mais en excluant les sols appauvris en phosphore. Finalement, le signal au niveau des espèces a mis en évidence une tendance suggérant la coexistence de racines fines 'rapides' et 'lentes' sur site local. Ces observations ont conduit à la conclusion qu'un spectre unique 'rapide-lent' est un concept incohérent pour décrire la variation conjointe des traits racinaires et foliaires dans un cadre théorique expliquant les différents taux de croissance entre les espèces.

5.3. Rétrospectives de recherche

À travers les chapitres de cette thèse, certains résultats contredisaient des consensus établis ou même présentaient des résultats contradictoires entre les chapitres. Le chapitre 3 a révélé le premier résultat qui a remis en question le consensus établi. Contrairement aux observations faites dans la majorité des études menées dans des systèmes tropicaux, l'activité des phosphatases racinaires se coordonnait avec le gradient de conservation des ressources. À cet égard, le compromis entre l'acquisition de nutriments inorganiques au-delà de la zone d'épuisement des racines via la symbiose mycorhizienne arbusculaire et l'extraction du phosphore inorganique à partir de sa forme organique par l'exploration du sol, impliquant une activité élevée des phosphatases racinaires et une longueur racinaire spécifique élevée (Cabugao et al., 2021; Han et al., 2022; Lugli et al., 2019, 2021; Ushio et al., 2015), n'a pas été observée. Le second résultat contredisant le consensus selon

lequel la symbiose mycorhizienne est favorisée en sol pauvre (Ma et al., 2021; Treseder, 2004) est issu du chapitre 4. Dans ce chapitre, une corrélation positive a été observée entre l'augmentation du degré de colonisation mycorhizienne arbusculaire et une disponibilité élevée des nutriments du sol. Ce constat particulier est également au cœur d'une contradiction entre les résultats obtenus dans les chapitres 3 et 4. Alors que le gradient de collaboration n'était pas associé au changement majeur dans la disponibilité des nutriments, dans le chapitre 3, cette relation était présente dans le chapitre 4, générant ainsi un résultat qui va à l'encontre du consensus précédemment mentionné. Finalement, dans les chapitres 3 et 4, l'extrémité désignée comme 'rapide' du gradient de conservation racinaire a montré une tendance de magnitude variable à être associée aux sols pauvres en nutriments. Cette relation entre le gradient de conservation et la disponibilité des nutriments est et a toujours été au centre d'un débat visant à lier la variation des traits racinaires au compromis entre la croissance et la conservation des nutriments, impliquant l'existence d'un spectre unique 'rapide-lent' à l'échelle de la plante entière. Dans cette optique, une section sera réservée pour discuter chacun de ces points : l'absence d'association entre l'activité des phosphatases racinaires et la longueur racinaire spécifique, la relation entre le gradient de collaboration et la disponibilité des nutriments, ainsi que la relation entre le gradient de conservation et la disponibilité des nutriments.

5.3.1. Absence de corrélation entre l'activité des phosphatases et la longueur racinaire spécifique

À travers des sols contrastés par leur disponibilité en phosphore directement accessible par les plantes, les résultats ont montré une association entre une activité élevée des phosphatases racinaires et les fortes concentrations élevées en azote racinaire, sans cependant présenter de corrélation avec les valeurs élevées de longueur racinaire spécifique. Comme indiqué dans le chapitre 3, une corrélation entre la longueur racinaire spécifique et l'activité des phosphatases, de telle sorte que cette dernière soit négativement corrélée avec la colonisation mycorhizienne arbusculaire, ne peut exister que dans une plage spécifique de disponibilité en phosphore : de la déplétion à une concentration modérée. Tel que mentionné dans le chapitre 3, cela peut être attribué à la différence de réponse le long de gradients de disponibilité des nutriments entre la colonisation mycorhizienne – caractérisée par une réponse en forme de cloche (Treseder & Allen, 2002) – et l'activité des phosphatases – qui augmente avec la diminution de la disponibilité en phosphore inorganique (Allison et al., 2007; Margalef et al., 2017). De plus, il est possible que ce patron de

corrélation ne soit pas cohérent le long d'un fort gradient de disponibilité en phosphore, car la réponse de la colonisation mycorhizienne face à la déplétion du phosphore dans les sols dévie potentiellement de tout patron généralisable (Lambers et al., 2018; Lambers & Teste, 2013; Wen et al., 2019; Zemunik et al., 2015; 2018). Or, le changement de ratio entre le phosphore organique et inorganique, la densité des sols tropicaux argileux et le partitionnement de l'azote racinaire à travers les fonctions distinctes des phosphatases et des racines fines sont également des facteurs qui ne supportent pas la relation issue du consensus. Avant d'illustrer davantage ce point, il importe de noter que la contradiction entre le résultat de cette thèse et le consensus tient à la position de l'activité des phosphatases dans le quadrant reflétant l'acquisition rapide et 'autonome' des nutriments défini par les valeurs positives d'azote racinaires et de longueurs racinaires spécifiques (Figure 5.1).

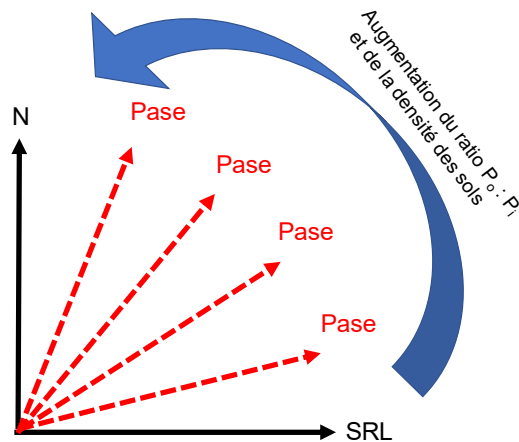


Figure 5.1. Schématisation des patrons de corrélations entre l'activité des phosphatases, la concentration d'azote racinaire et la longueur racinaire spécifique en fonction de la variation du ratio entre le phosphore organique et inorganique du sol. Il convient de noter que la longueur des vecteurs associés aux phosphatases ne reflète pas la magnitude de leur activité. Le manque de standardisation dans la mesure de l'activité des phosphatases limite les comparaisons entre les études. Abréviations : P_o : phosphore organique; P_i : phosphore inorganique; SRL : *specific root length*; N : *root nitrogen concentration* and Pase : activité des phosphatases.

Peu importe la provenance du phosphore inorganique, qu'il provienne de l'hydrolyse de phosphore organique via l'activité des phosphatases riches en azote ou de leur diffusion vers la surface des racines fines, des transporteurs transmembranaires riches en azote doivent assurer leur acquisition et leur transport jusqu'au xylème et ce d'une cellule corticale à l'autre (Chapin, 1980; Eissenstat, 1992). Dans un contexte où la disponibilité du phosphore inorganique est élevée dans la

rhizosphère, l'azote est principalement investi dans les transporteurs transmembranaires. Cependant, à mesure que le ratio entre le phosphore organique et inorganique augmente, la concentration d'azote dans les racines devrait augmenter, reflétant un investissement accru dans les enzymes hydrolytiques riches en azote et le maintien de la concentration en azote associée à son acquisition et son transport (Figure 5.1). Par conséquent, l'association entre une activité élevée des phosphatases et des valeurs élevées de longueur racinaire spécifique indique un faible investissement dans les phosphatases. Cette stratégie peut être conceptualisée comme étant axée sur l'acquisition du phosphore inorganique provenant de la diffusion vers les racines (Eissenstat, 1992), potentiellement mobilisé par les microorganismes (Baetz & Martinoia, 2014), ainsi qu'une utilisation relativement limitée des formes organiques par le biais des phosphatases racinaires (Duff, Sarath, & Plaxton, 1994). Cette stratégie serait plus avantageuse dans les sols pauvres en phosphore, mais pas dans les sols appauvris en phosphore directement disponible, tels que les sols similaires à ceux sur lesquels l'échantillonnage des espèces a été réalisé pour cette thèse, où les concentrations en phosphore inorganique directement accessible pouvaient atteindre des valeurs aussi basses que 0.77 mg kg^{-1} .

L'association entre les phosphatases et la longueur racinaire spécifique avait été proposée avant même son observation, car maximiser la longueur racinaire spécifique fut mis en avant comme le moyen le plus optimal d'augmenter la surface d'échange biologique et, par conséquent, le volume de sol exploré (Freschet et al., 2021). Ainsi, il fut intuitif de suggérer une corrélation positive entre la longueur racinaire spécifique et l'activité des phosphatases. Cependant, dans un contexte où seul le volume de sol exploré cherche à être maximisé par les plantes, tout au long de l'ontogenèse des racines fines, un accroissement autant du diamètre que de la longueur peuvent entraîner une augmentation de la surface latérale des racines, mais cette augmentation dépend des valeurs respectives du diamètre et de la longueur racinaire à chaque point de l'ontogenèse d'une racine fine. En considérant, comme mentionné dans la section 1.3.1, que l'on extrait le diamètre (D) moyen d'un échantillon de racines fines d'une longueur (L) donnée, on peut supposer que la surface latérale d'une racine fine peut être approximée par la surface latérale d'un cylindre, soit $2\pi Lr$, où L représente la longueur et r le rayon. Il s'en suit qu'une augmentation d'une unité de diamètre (*i.e.*, 0.5 unité de rayon) entraîne une augmentation de la surface latérale de $L\pi$ (*i.e.*, $2\pi L(r + 0.5) = 2\pi Lr + L\pi$). D'autre part, une augmentation d'une unité de longueur entraîne une augmentation de la

surface de $2\pi r$ ou $D\pi$ (*i.e.*, $2\pi r(L + 1) = 2\pi Lr + 2\pi r$). Dès lors que $L\pi > D\pi$, ou simplement $L > D$, une augmentation d'une unité de diamètre entraînera une augmentation plus importante de la surface racinaire qu'une augmentation d'une unité de longueur. En revanche, si $L < D$, une augmentation d'une unité de longueur conduira à un accroissement plus important de la surface racinaire.

Lors de l'émergence des racines fines, leurs diamètres sont plus grands que leurs longueurs (Wu, Pagès, & Wu, 2016). Ainsi, cette relation simple entre le diamètre et la longueur des racines tout au long de leur ontogenèse révèle que l'élongation racinaire permet effectivement une augmentation plus rapide de la surface latérale et donc une exploration plus efficace du sol à l'émergence des racines fines. Cependant, à mesure qu'une racine s'allonge, l'augmentation du diamètre devient plus efficace pour maximiser l'exploration du sol. Théoriquement, si l'optimisation du volume de sol exploré était le seul facteur influençant la construction des racines fines, le diamètre et la longueur des racines devraient tendre vers des valeurs où $D = L$. Cependant, les plantes doivent également optimiser l'allocation des ressources par unité de longueur racinaire. Ainsi, les plantes favorisent des racines fines où le diamètre est inférieur à la longueur afin de minimiser les ressources investies dans leur construction tout en maximisant le volume de sol exploré, car la biomasse d'une racine varie avec le carré de son diamètre (densité = $4 \times \text{masse} / (\pi \times L \times D^2)$). Toutefois, les caractéristiques du sol, telles que sa densité, peuvent également influencer les valeurs de diamètre et de longueur et leurs impacts sur l'optimisation du volume de sol exploré. Dans les sols denses, les plantes favorisent généralement des racines plus épaisses pour compenser l'impédance mécanique des sols (Materechera, Dexter, & Alston, 1991). En revanche, dans les sols poreux et moins denses, les plantes favorisent des racines plus longues et fines pour maximiser l'exploration du sol (Chapin, Matson, & Vitousek, 2011; Eissenstat et al., 2015). Ainsi, dans un cadre où la concentration en azote est négativement corrélée à la densité des racines fines le long du gradient de conservation, l'association entre une concentration en azote racinaire élevée, une forte activité des phosphatases et un diamètre racinaire important peut être associée à une exploration plus efficace du sol en réponse à la faible disponibilité des nutriments et à la densité des sols argileux caractéristiques des sites d'études échantillonnés en forêt tropicale. Cette coordination entre ces traits racinaires permet une exploration du sol optimale et un meilleur compromis entre le carbone investi et les nutriments acquis.

5.3.2. Gradient de collaboration : Symbiose mycorhizienne et disponibilité des nutriments

Les résultats du chapitre 4 ont mis en évidence une relation forte entre le gradient de collaboration et les changements majeurs dans la fertilité des sols. Dans les sols présentant des concentrations élevées en azote total (N), en phosphore total (P) et en phosphore directement disponible, une forte colonisation mycorhizienne arbusculaire a été observée. Cependant, malgré la richesse en nutriments de ces sols, ils affichaient également l'un des ratios N:P les plus élevés. Par conséquent, étant donné que les champignons mycorhiziens arbusculaires fournissent principalement du phosphore aux plantes, le ratio N:P élevé du sol pourrait potentiellement exercer une influence positive plus forte sur le degré de dépendance des plantes envers les avantages de cette symbiose que la classification générale en sol fertile et infertile (Johnson, 2010; Johnson et al., 2014; Wen et al., 2022). Les résultats du chapitre 3, toutefois, ont montré que les variations des valeurs de traits le long du gradient de collaboration ne répondaient pas à un changement significatif dans la concentration du phosphore directement disponible, même s'il n'y avait aucune différence dans la concentration en azote du sol entre les sites, et donc ne répondaient également pas à une variation notable du ratio N:P. Ces observations suggèrent ainsi une contradiction entre les résultats des chapitres 3 et 4 et remettent en question la capacité de prédire de manière cohérente le degré d'investissement dans la symbiose mycorhizienne uniquement en se basant sur la disponibilité des nutriments.

Les résultats du chapitre 4 ont suggéré que l'association avec les champignons mycorhiziens arbusculaires était favorisée par l'augmentation de la disponibilité des nutriments, ce qui est en contradiction avec la réponse généralement attendue, à savoir une diminution de la colonisation en réponse à l'augmentation de la disponibilité des nutriments (Ma et al., 2021; Treseder, 2004). Toutefois, les méta-analyses de Ma et al. (2021) et Treseder (2004) regroupent des expériences de fertilisation, et il est crucial de tenir compte des différences potentielles de réponses des communautés et des genres de champignons face aux variations à court terme de la disponibilité des nutriments (*i.e.*, la fertilisation) et à long terme (*i.e.*, processus pédogénétiques) (Cotton, 2018; Johnson et al., 2010; Treseder & Allen, 2002). Par exemple, l'ajout de nutriments à un sol fertile peut entraîner une réduction encore plus importante de l'allocation de carbone vers le système racinaire par rapport à des sols similaires non fertilisés (Ma et al., 2021; Poorter et al., 2012). Cette réduction du carbone alloué au système racinaire pourrait engendrer une plus forte compétition

pour le carbone entre les champignons mycorhiziens arbusculaires et compromettre l'adaptation à long terme entre ces derniers, les plantes hôtes et le contexte naturel du sol (Cotton, 2018; Johnson et al., 2010; Vitousek, 2004). Par conséquent, généraliser la réponse des champignons mycorhiziens à partir d'expériences de fertilisation pourrait être imprudent (Smith et al., 2011). À titre d'exemple, Treseder & Allen (2002) ont révélé, à travers une expérience de fertilisation menée sur une chronoséquence de sols, que la longueur des hyphes mycorhiziens arbusculaires par volume de sol était plus importante dans les sols riches non fertilisés que dans les sols appauvris en azote ou en phosphore non fertilisés. Ils ont également montré une tendance similaire en ce qui concerne le degré de colonisation des racines fines par les hyphes de ces champignons. Cependant, après une application de $100 \text{ kg ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$ d'azote et de phosphore sur ces sols pendant une période moyenne de 10 ans, la colonisation dans les sols riches fertilisés a été réduite à des taux aussi faibles que dans les sols appauvris en nutriments non fertilisés. Cela a conduit Treseder & Allen (2002) à proposer un cadre selon lequel la réponse de cette symbiose à la variation de la disponibilité des nutriments suit une courbe en forme de cloche. À l'intérieur de ce cadre, la colonisation est supposée être réduite dans les sols appauvris en nutriments en raison de l'impact de la disponibilité limitée en nutriments sur la croissance des plantes et des champignons, ainsi que dans les sols riches en nutriments en raison d'une allocation réduite en carbone de la part des plantes en direction de la symbiose.

L'avantage adaptatif de la colonisation mycorhizienne arbusculaire tient aux bénéfices apparents de l'extension de l'exploration du sol au-delà de la zone d'appauvrissement en nutriments des racines (George et al., 2010; Smith & Read, 2008; Smith, Smith, & Jakobsen, 2003). Cela a été illustré dans une expérience conduite sur le trèfle blanc, où la zone d'appauvrissement en phosphore s'étendait jusqu'à environ 1 cm de la surface des racines chez les plantes non-mycorhizées, tandis que chez les plantes mycorhizées, cette zone s'étendait jusqu'à 11.7 cm (Li, George, & Marschner, 1991). La raison pour laquelle les plantes en milieux riches en nutriments ne pourraient pas tirer parti d'un tel avantage serait due au fait que les bénéfices bruts ne compensent pas les coûts absolus en carbone associés à la symbiose, ce qui entraîne une perte de productivité par rapport aux plantes non-mycorhizées. Or, cela se réconcilie mal avec le fait que les champignons mycorhiziens arbusculaires se distribuent à l'intérieur de sols affichant une large gamme de disponibilité en nutriments, y compris dans les sols fertiles des écosystèmes cultivés, ce qui suggère que les

mycorhizes peuvent continuer à fournir un bénéfice net aux plantes même dans des sols relativement fertiles (Chapin, Matson, & Vitousek, 2011; Smith & Read, 2008; Smith, Smith, & Jakobsen, 2003). Les deux derniers points se réconcilient en considérant qu'une fois la symbiose établie, la croissance des deux partenaires est impactée par le génotype de la plante hôte et l'espèce de champignon (Johnson, Graham, & Smith, 1997; Klironomos, 2003) mais pas nécessairement par la fertilité des sols (Bethlenfalvay, Ulrich, & Brown, 1985; Graham & Abbott, 2000; Klironomos, 2003) ni par le degré de colonisation (Graham & Abbott, 2000; Marschner & Dell, 1994; Smith, Smith, & Jakobsen, 2003).

Comme l'on mentionné Johnson, Gaham, & Smith (1997): "*Carbon allocated to a fungus is only a cost if it could otherwise have been allocated to increase plant fitness [...]*". Cela signifie que tant que l'allocation de carbone aux champignons mycorhiziens représente un coût d'opportunité nul ou positif (*i.e.*, que l'allocation du carbone dans l'acquisition des nutriments directement par les racines fines aurait entraîné des bénéfices similaires ou inférieurs), cette stratégie peut être favorisée dans différents contextes de disponibilité en nutriments (Bücking & Kafle, 2015; Johnson & Gehring, 2007). À titre d'exemple, Li, George, & Marschner, (1991) ont montré que l'acquisition du phosphore par les hyphes mycorhiziens était 3% supérieure en sol riche qu'en sol pauvre en phosphore et que cela résultait en une biomasse sèche totale plus élevée. Cela est conforme au fait que l'utilisation du carbone par les champignons mycorhiziens peut être compensée par des taux de photosynthèse plus élevés (Smith et al., 2011). Plusieurs études ont démontré une augmentation de l'assimilation du carbone en réponse à la forte demande de carbone exercée par les champignons arbusculaires, indépendamment d'une translocation accrue des nutriments vers les feuilles (Gavito et al., 2019; Kaschuk et al., 2009; Schweiger, Baier, & Müller, 2014; Wright, Read, & Scholes, 1998), en tenant compte de cette translocation (Black, Mitchell, & Osborne, 2000; Syvertsen & Graham, 1999; Wright, Scholes, & Read, 1998) ou seulement pendant des périodes transitoires lors desquelles une colonisation rapide a été observée (Eissenstat et al., 1993), renforçant ainsi cette notion. Cela suggère que la symbiose ne doit pas être considérée comme une stratégie optionnelle déployée par la plante uniquement lorsque la disponibilité du phosphore est faible, et abandonnée lorsque sa disponibilité est élevée, en raison de son coût absolu (Raven et al., 2018; Smith et al., 2011). Au contraire, la colonisation peut être favorisée dans des environnements présentant des ressources stables et une forte compétition entre plantes (Chapin, Matson, & Vitousek, 2011;

Grime, 1979; Hartnett & Wilson, 1999; Ma et al., 2018; Raven et al., 2018; Smith & Read, 2008), et les fortes variations dans les bénéfices de la symbiose peuvent contribuer dans une large mesure aux processus d'assemblage des communautés végétales (Hartnett & Wilson, 1999; Klironomos, 2003; Lambers et al., 2018; Raven et al., 2018).

Ensemble, il en résulte qu'il est vraisemblable que les conclusions émises dans le chapitre 3, selon lesquelles la valeur des traits le long du gradient de collaboration est sous l'influence de la limitation par similarité, s'appliquent également aux résultats du chapitre 4. Le fort degré de colonisation observé au sein des espèces les plus abondantes dans les sols les plus fertiles pourrait être due, comme mentionné dans le chapitre 4, à la compétition pour la même forme de nutriments (Raven et al., 2018), au partitionnement des ressources (Turner, 2008), à la facilitation de l'acquisition du phosphore, où une stratégie peut libérer une forme spécifique de nutriments qui devient disponible pour les plantes déployant une autre stratégie (Lambers et al., 2018), ainsi qu'à l'identité des espèces les plus abondantes et à celles des espèces mycorhiziennes cooccurrentes (Klironomos, 2003).

5.3.3. Relation entre le gradient de conservation et la disponibilité des nutriments

Les résultats du chapitre 3 ont suggéré que le gradient de conservation racinaire était aligné avec les changements majeurs de disponibilité en nutriments, de telle sorte que les hautes teneurs en azote et les faibles valeurs en densité des tissus racinaires étaient associées aux sols les moins fertiles. Les résultats du chapitre 4, bien qu'ils n'aient pas supporté cette association de manière significative, ont montré une tendance selon laquelle les sols les plus pauvres étaient également associés à une faible densité de tissus racinaires. Comme mentionné dans le chapitre 4, cela implique que les racines dites 'rapides' pourraient être associées à des sols infertiles. Bien que cette association ait été suggérée comme généralement adaptative, permettant aux plantes de concurrencer efficacement les microorganismes pour les nutriments (Freschet et al., 2017; Liu et al., 2010) ou adaptative chez certaines espèces (Chapin, 1980; Wen et al., 2022), elle va à l'encontre du consensus établi (Craine et al., 2001; Ding et al., 2020; Hendricks et al., 2000; Holdaway et al., 2011; Kramer-Walter et al., 2016; Li et al., 2019) ainsi que des résultats combinés des méta-analyses de Weigelt et al. (2021) et d'Ordoñez et al. (2009) qui suggèrent une coordination entre les feuilles et les racines 'lentes' dans les habitats infertiles. Ensemble, cela suggère potentiellement

un découplage entre l'utilisation et l'acquisition des nutriments et remet en question la cohérence d'un spectre unique 'rapide-lent' à l'échelle de la plante (Reich, 2014).

Théoriquement, la construction de racines fines 'rapides', caractérisées par une faible longévité, une forte capacité d'acquisition médiée par une concentration élevée en azote et une faible densité tissulaire, impliquant de fortes pertes en nutriments par rapport au carbone, devrait être sélectionnée dans des habitats où le carbone limite la croissance des plantes. En revanche, la construction de racines fines 'lentes', longévives, caractérisées par une capacité d'acquisition limitée, une forte densité tissulaire et une faible concentration en azote, impliquant des pertes plus importantes en carbone par rapport aux pertes en nutriments, devrait être sélectionnée dans des habitats où la croissance est limitée par les nutriments (Lambers & Poorter, 1992). Bien que chacune de ces adaptations permette de rationaliser les taux de croissance différents entre les espèces adaptées aux habitats fertiles et infertiles par leurs utilisations différentielles de la ressource la plus limitante (Berendse & Aerts, 1987; Chapin, 1980; Grime, 1979; Lambers & Poorter, 1992; Sibly & Grime, 1986), les stratégies racinaires théoriquement sélectionnées en milieux fertiles et infertiles ont été qualifiées comme non-adaptatives dans les habitats pauvres en nutriments. En effet, il ne semble y avoir que peu d'avantages à construire une racine à faible capacité d'acquisition, à densité tissulaire élevée, à longévité accrue et comportant des coûts d'entretien élevés dans un sol pauvre en nutriments, car les nutriments de la rhizosphère seraient rapidement épuisés (Eissenstat & Yanai, 1997; Laliberté et al., 2015; Laliberté, 2017; Smith, Smith, & Timonen, 2003). En revanche, pour les mêmes raisons, il n'y aurait pas de bénéfice supplémentaire à produire des racines acquisitives à courte durée de vie affichant une forte teneur en azote, car cela entraînerait des pertes en nutriments qui ne pourraient être compensées par leur acquisition subséquente (Chapin, 1980; Craine, 2009; Sibly & Grime, 1986).

Laliberté et al. (2015) ont proposé que dans les habitats infertiles, ces stratégies racinaires pourraient potentiellement coexister, résultant d'un compromis entre l'efficacité de l'acquisition des nutriments et la résistance aux pathogènes. D'un côté, les racines fines 'rapides', riches en azote et donc palatables, permettent une acquisition efficace des nutriments, mais entraînent des coûts importants en nutriments en raison de l'accélération du renouvellement des racines fines causée par la forte pression des pathogènes. D'un autre côté, les racines fines 'lentes' ont une capacité

d'acquisition moins efficace des nutriments, mais offrent une meilleure protection mécanique contre les pathogènes en raison de leur densité élevée. Bien que cette proposition offre une explication plausible relative à la coexistence des racines fines 'rapides' et 'lentes' sur site local, il est important de noter qu'elle ne fournit pas d'explication claire sur les avantages à long terme en termes d'acquisition des nutriments spécifiques à ces adaptations racinaires. Une des limites de cette proposition est qu'elle se concentre uniquement sur une unité d'acquisition racinaire (*i.e.*, seulement un segment latéral d'un vaste système racinaire). En dépit du fait que les racines fines 'lentes' augmentent la résistance contre les pathogènes, déployer de telles racines fines à l'échelle du système racinaire ne remédie pas à la recharge lente en nutriment de la rhizosphère. Parallèlement, face aux mêmes conditions, les études, les modèles théoriques et les conclusions tirées de revues de littérature prédisent que le déploiement de racines fines 'rapides', caractérisées notamment par un taux de renouvellement élevé des racines fines, à l'échelle du système racinaire entraînerait des pertes nettes de nutriments pour les plantes (Bloom, Chapin, & Mooney, 1985; Crick & Grime, 1987; Grime, 1977, 1979; Lambers & Poorter, 1992; Sibly & Grime, 1986).

Ce vaste réseau racinaire, cependant, n'est pas en interface avec un sol affichant une concentration homogène en nutriments. Il est courant que la concentration en nutriments des sols varie d'un ordre de 2 à 3 sur quelques centimètres (Chapin, 1980), ce qui entraîne la présence de zones plus riches en nutriments (Hodge, 2004; Robinson, 1994). Face à cet environnement relativement homogène comprenant des zones plus riches, Chapin (1980), Chapin, Shaver, & Kedrowski (1986) et Chapin, Matson, & Vitousek, (2011) ont proposé que l'exposition à des zones enrichies dans un sol autrement pauvre et l'acquisition lente de la faible quantité de nutriments atteignant la surface des racines, par l'intermédiaire de racines fines 'lentes', représente une adaptation adéquate pour répondre aux besoins en nutriments des espèces à croissance lente. Cependant, en milieux pauvres en nutriments, la forte compétition pour les ressources minérales avec les microorganismes rendrait inefficace une telle stratégie, et une teneur élevée en azote dans les racines devrait être privilégiée pour exploiter les zones riches en nutriments et permettre de mieux concurrencer les microorganismes (Freschet et al., 2017; Liu et al., 2010). Un aspect qui pourrait réconcilier cette apparence d'incohérence sont les changements physiologiques réversibles.

Jackson, Manwaring, & Caldwell (1990) ont constaté qu'une augmentation pouvant atteindre jusqu'à 80 % du taux moyen d'acquisition du phosphore par unité de masse racinaire pouvait être observée après une exposition à des zones riches en phosphore dans un sol autrement pauvre. Ceci est en accord avec la prédiction de Grime (1991) (cité dans Reynolds & D'Antonio, 1996), selon laquelle les adaptations racinaires seraient principalement exprimées par des changements physiologiques réversibles chez les espèces adaptées aux habitats infertiles. À titre d'exemple, Robinson & Rorison (1988) ont observé que les espèces adaptées à des habitats pauvres étaient extrêmement plastiques en ce qui concerne la production et la longueur des poils racinaires. De plus, une exsudation significative de protons (Peterson & Farquhar, 1996) et d'acide organique (Yan et al., 2004) a été observée dans la zone des poils racinaires, indiquant une activité d'acquisition plus élevée (Peterson & Farquhar, 1996; Yan et al., 2004). Il a également été confirmé que les poils racinaires possèdent un nombre élevé de transporteurs transmembranaires riches en azote, tels que ceux impliqués dans l'exsudation des protons (Tester & Leigh, 2001). Ensemble, cela suggère que les poils racinaires pourraient être le siège de ces adaptations physiologiques réversibles. Cependant, que le siège des adaptations physiologiques soit localisé directement dans les racines fines ou dans une extension de leurs cellules épidermiques (*i.e.*, les poils racinaires). Il est essentiel, pour que cette adaptation permette des gains nets de nutriments pour les plantes, que cette adaptation ne soit pas déployée à travers l'ensemble des racines fines du système racinaire. Similairement à ce que Chapin (1980) a proposé quant aux adaptations morphologiques, les plantes devraient afficher une réduction équivalente dans l'allocation en nutriments dans d'autres parties du système racinaire. Cependant, étudier le patron d'allocation des ressources à travers le temps et à l'intérieur du système racinaire d'un individu serait intrusif et altérerait vraisemblablement les résultats. Alternativement, les plantes devraient être en mesure de réabsorber les nutriments alloués. Toutefois, bien qu'il soit reconnu que les plantes réabsorbent les nutriments de leurs feuilles avant leur sénescence dans les habitats pauvres en nutriments (Hayes et al., 2014), on sait peu de choses sur la réabsorption des nutriments contenus dans les racines fines (Chapin, Matson, & Vitousek, 2011).

En dépit des lacunes de connaissances sur les aspects précédemment mentionnés, le compromis proposé par Laliberté et al. (2015) existe vraisemblablement à l'intérieur des individus des espèces 'lentes'. Il existe, néanmoins, comme mentionné par Laliberté et al. (2015), également à travers les

espèces, et contraste, notamment, les espèces hôtes des champignons ectomycorhiziens aux espèces ‘rapides’, identifiées par Wen et al. (2022), appartenant aux familles des Proteaceae et Cyperaceae. Les racines fines des espèces hôtes des champignons ectomycorhiziens sont généralement caractérisées comme étant ‘lentes’ et longévives (Eissenstat & Yanai, 1997). Ces champignons sont également connus pour fournir une protection contre les pathogènes en concurrençant pour les sites d'infection (Laliberté et al., 2015; Whipps, 2004), en libérant des composés antibiotiques, en fournissant une défense directe liée à la formation du manteau fongique (Laliberté et al., 2015; Marx, 1972) et sont également reconnus pour améliorer la nutrition des plantes hôtes en leur donnant accès aux nutriments organiques (Smith & Read, 2008). L'accès à différentes formes de nutriments pourrait compenser la lente recharge en nutriments de la rhizosphère et potentiellement rendre cette stratégie ‘lente’ économiquement adaptative. En revanche, les espèces ‘rapides’ de Proteaceae et Cyperaceae, identifiées par Wen et al. (2022), présentent des racines fines ‘rapides’ métaboliquement actives. Cette haute activité est symptomatique de la forte demande en carbone, azote et phosphore, allouant à cette stratégie une acquisition rapide des nutriments et une exsudation massive de carboxylates directement par leurs racines fines ou par l’intermédiaire de racines spécialisées, telles que les racines en grappes et dauciformes (Lambers et al., 2019; Shane et al., 2006). L’augmentation de la concentration des nutriments directement disponibles dans la rhizosphère, liée à l’exsudation de carboxylates, pourrait permettre de compenser les pertes nettes en nutriments associées à une telle stratégie, comparativement à une stratégie ‘rapide’ incluant une haute concentration en azote, mais ne bénéficiant pas de l'effet mobilisateur des nutriments des carboxylates dans la rhizosphère.

Il en découle que des valeurs de traits racinaires ‘lents’ et ‘rapides’ peuvent être concomitantes à l'intérieur des espèces, voire même coexister à travers plusieurs espèces (Laliberté et al., 2015) potentiellement via des processus de facilitation où, par exemple, les espèces ‘rapides’ permettent l’accès aux nutriments récalcitrants aux espèces généralement ‘lentes’ (Lambers et al., 2018). Ainsi, que les espèces déploient des valeurs de traits racinaires ‘rapides’ ou ‘lents’, ces traits contrastés peuvent répondre à la demande en nutriments de feuilles ‘lentes’. Cela suggère, comme mentionné dans le chapitre 4, qu'un spectre unique ‘rapide-lent’ est un concept incohérent pour appréhender la variation conjointe des traits racinaires et foliaires à l’intérieur du compromis entre la croissance et la conservation des nutriments.

5.4. Recherches futures

Le travail d'une thèse n'aura pas suffi à explorer tous les facteurs influençant la variation des traits racinaires, et cette section ne sera pas suffisante pour les traiter tous. Toutefois, quelques suggestions d'axes de recherche seront proposées. Un des aspects de l'allocation des ressources rarement étudié, qui pourrait influencer le déploiement de racines fines 'rapides' dans les habitats infertiles et générer une discontinuité entre les valeurs des traits déployées et la disponibilité des nutriments, est l'allocation des ressources aux réserves (Chapin, Schulze, & Mooney, 1990). Par ailleurs, davantage d'études sur l'exsudation de métabolites mobilisant les nutriments sont nécessaires pour améliorer nos connaissances sur la proportion d'espèces présentant des valeurs de traits racinaires 'rapides' en milieu pauvre en nutriments et pour valider ou non la proposition de Wen et al. (2022) selon laquelle les racines fines 'rapides' sont généralement associées aux sols pauvres. Enfin, conduire davantage d'études sur des chronoséquences de sols dans des climats similaires mais ayant un bassin régional d'espèces différent est nécessaire afin d'appréhender à quel point les résultats du chapitre 4 peuvent être généralisés.

5.4.1. Influence des réserves

À travers cette thèse, le compromis entre la croissance et la conservation des nutriments fut central pour comprendre les différents taux de croissance et les traits déployés par les espèces, qui causent directement ou indirectement cet effet (Lambers & Poorter, 1992). Par contre, les ressources peuvent être également allouées dans des réserves et être subséquentement allouées soit dans la croissance ou la conservation des nutriments (Chapin, Schulze, & Mooney, 1990). Les réserves sont importantes à considérer car elles sont à même de créer un asynchronisme entre la disponibilité des nutriments du sol et la réponse des végétaux. Les nutriments, bien qu'ayant une mobilité réduite dans le sol, sont plus mobiles à l'intérieur des plantes (Bialeski, 1973). Ils peuvent être transloqués du site de réserve, généralement la tige, et être alloués dans la localité où la demande est importante (Breuillin et al., 2010; Doerner, 2008). À titre d'exemple, Farrar & Jones (2000) ont montré que lorsqu'une plante est maintenue dans le noir, bien que les racines affichaient une faible teneur initiale en carbohydrates non-structuraux (*e.g.*, sucres, amidons et protéines) tout juste suffisante pour soutenir le métabolisme pendant quelques heures, la respiration et le taux de croissance racinaire ont diminué qu'après six jours. En revanche, en ce qui concerne les feuilles, malgré que

la teneur en carbohydrates non-structuraux fut initialement très élevée, la teneur en protéines et le taux de respiration des feuilles ont diminué dans un délai d'un à deux jours après l'obscurcissement. Ceci démontre bien la capacité des plantes à mobiliser des nutriments des sites de réserves ou d'accumulation vers la localité où la demande est importante.

L'étude de Chapin, Shaver, & Kedrowski (1986) expose de façon évidente cet aspect en étudiant la croissance et la localité (*i.e.*, feuilles, tiges, racines) de l'accumulation des molécules organiques solubles qui contiennent préférentiellement du carbone, de l'azote ou du phosphore (*i.e.*, sucres, acides aminés, nucléotides, phosphore organique soluble, etc.) chez le carex *Eriophorum vaginatum* en Alaska. Leurs résultats suggèrent que bien que la croissance des plantes en Alaska soit reconnue pour être limitée par l'action combinée de la faible température, de la faible irradiation et de la faible disponibilité des nutriments, elle peut néanmoins être réduite dans le but d'accumuler des réserves dans les tiges à l'approche de la fin de l'été. Ces réserves sont ensuite utilisées lors d'un apport en nutriments réduit au printemps, ce qui a permis d'expliquer le taux de croissance maximale observé à cette période. Plus récemment, Wright et al. (2018) ont été confrontés à des résultats qui n'ont pratiquement fourni aucune évidence que les nutriments limitaient la croissance des arbres. Ils ont conclu qu'après une expérience de fertilisation caractérisée par 15 ans d'ajouts chroniques de nutriments, les réserves pourraient être l'un des facteurs expliquant l'absence de modification du taux de croissance chez certains arbres tropicaux. En lien plus étroit avec la section précédente, Chapin, Matson, & Vitousek, (2011) ont suggéré que les réserves dans des milieux infertiles pourraient permettre aux espèces déployant généralement des valeurs de traits racinaires 'lents' (*i.e.*, haute densité racinaire et faible concentration en azote) de déployer des valeurs de traits 'rapides' (*e.g.*, haute concentration en azote racinaire) lorsqu'elles font face à des zones riches en nutriments ou lorsque la disponibilité des nutriments est accentuée (*e.g.*, début d'une saison de croissance, suite à des précipitations). Ainsi, les réserves pourraient pallier les pertes nettes en nutriments prédites lorsque des valeurs de traits 'rapides' sont déployés dans des habitats infertiles (Bloom, Chapin, & Mooney, 1985; Lambers & Poorter, 1992). Finalement, bien que les réserves aient occupé une place plus importante dans l'écologie des communautés végétales lors de la théorisation des premiers axes de spécialisation écologique liés au taux de croissance (Chapin, 1980; Grime, 1977; Tilman, 1988), leur absence quasi-totale dans l'écologie basée sur les traits est une lacune à remédier.

5.4.2. Carboxylates, racines fines ‘rapides’ et faible disponibilité en nutriment

L'exsudation drastiquement plus importante de carboxylates dans le but de mobiliser le phosphore par les organismes adaptés aux habitats pauvres en nutriments par rapport à ceux adaptés aux habitats riches est un consensus (Allison et al., 2007; Duff, Sarath, & Plaxton, 1994; Lambers et al., 2008; Lambers et al., 2006; Richardson et al., 2005) soutenu par les résultats du chapitre 4. En revanche, bien qu'une concentration racinaire en azote plus élevée, caractéristique des racines fines ‘rapides’, soit nécessaire pour soutenir une exsudation rapide de carboxylates et une acquisition rapide des nutriments (*i.e.*, un nombre suffisant de transporteurs transmembranaires riches en azote) ainsi que pour fournir l'énergie nécessaire pour soutenir ces activités métaboliques élevées (*i.e.*, la synthèse d'adénosine triphosphate lors de la respiration cellulaire) (Nadelhoffer, 2000), il reste à démontrer que la proposition de Wen et al. (2022), selon laquelle les racines fines ‘rapides’ sont généralement associées aux sols pauvres, est valide. Pour ce faire, il faut démontrer que l'ensemble des espèces participant à la forte concentration de carboxylates dans les sols pauvres affichent également globalement une forte concentration en azote dans leurs racines fines.

Théoriquement, il est vraisemblable que certaines espèces adaptées aux habitats pauvres en nutriments participent à la forte concentration en carboxylates observée dans les sols pauvres sans présenter une activité métabolique plus élevée ni un nombre de transporteurs transmembranaires plus important. Bien que cela soit contre-intuitif, ce phénomène peut s'expliquer par le fait que la faible concentration en nutriments du sol limite de manière plus importante la croissance que la photosynthèse, menant donc à un taux net d'assimilation du carbone supérieur à la demande immédiate des plantes (Chapin, 1980; Eissenstat & Yanai, 1997; Prescott, 2022; Prescott et al., 2020). En l'absence de demande pour ce carbone dans le métabolisme primaire (*e.g.*, la croissance ou la défense) de la plante, l'élimination du carbone des sites d'accumulation (*e.g.*, les feuilles) et son chargement dans le phloème sont essentiels car cela est à même d'empêcher ou de retarder la régulation à la baisse de la photosynthèse (Prescott, 2022; et références citées).

À l'égard des processus mentionnés ci-dessus, il fut suggéré que les plantes pourraient lentement exsuder des métabolites primaires et secondaires exempts de phosphore et d'azote, tels que les carboxylates mobilisant le phosphore ou des composés phénoliques de défense, afin d'empêcher la régulation à la baisse de la photosynthèse (Lambers, 1993; Prescott, 2022; Prescott et al., 2020) et

limiter les pertes en nutriments. L'exsudation peut être conceptualisée comme un processus lent, car sa principale fonction est d'éliminer les surplus de carbone et serait régulée par ces derniers (Prescott, 2022; Prescott et al., 2020). Si le déchargement de l'excès de carbone nécessite une allocation significative en azote et en phosphore, l'exsudation de métabolites ne peut pas être considérée comme un mécanisme d'élimination des excès. Dans ce cadre, cela pourrait avoir un effet neutre voire même augmenter le ratio entre les réserves internes de carbone et celles de l'azote et de phosphore, et potentiellement ne pas être économiquement avantageux pour les plantes adaptées aux habitats extrêmement pauvres et déployant des valeurs de traits généralement 'lents'. Par conséquent, pour être économiquement adaptatives en termes d'allocation en phosphore et en azote, deux facteurs distinguent les stratégies d'exsudation rapides de carboxylates visant à produire un effet spécifique, tel que la mobilisation du phosphore, des stratégies impliquant la lente exsudation de carboxylates visant à éliminer l'excès de carbone, qui se produirait indépendamment de l'effet d'une telle exsudation (Prescott et al., 2020).

Premièrement, le profil d'exsudats diffère entre ces deux stratégies. Les carboxylates exsudés dans le but d'éliminer les excès sont majoritairement des acides organiques intermédiaires synthétisés lors de la respiration cellulaire, qui ne nécessitent pas l'ensemble des enzymes riches en azote ni les coûts en phosphore liés à la synthèse des produits finaux de la respiration cellulaire (Selinski et al., 2018; Tawaraya et al., 2014; Wasaki et al., 2003, Li, Liu, & Lian, 2010). Deuxièmement, le relâchement de l'excès de carbone sous forme de carboxylates devrait se produire selon le gradient électrochimique de ces composés (*i.e.*, vers un sol présentant une concentration plus faible de carboxylates exsudés et ayant une charge nette opposée à celle des carboxylates exsudés), afin d'assurer son transport passif. Cela permettrait de réduire les coûts en phosphore et en azote associés au transport actif (Canarini et al., 2019). Il est donc plausible, en fonction de la différence de charge nette entre l'intérieur et l'extérieur de la racine fine, que cela ne requière ni la production d'adénosine triphosphate, qui engendre un coût en carbone, en azote et phosphore lors des processus de respiration cellulaire, ni une augmentation des transporteurs transmembranaires riches en azote liée à l'exsudation active de carboxylates ou à celle de protons, qui permet de réduire la charge nette de la rhizosphère (Canarini et al., 2019).

Il est important de noter, toutefois, que la proposition de Wen et al. (2022) est nuancée. Bien que les espèces utilisées pour supporter leur proposition (*e.g.*, Proteaceae) soient particulièrement abondantes dans les sols pauvres, notamment en Afrique du Sud (Vogts, 1960), dans le sud-ouest de l’Australie (Prentice et al., 2017) et sur les jeunes substrats volcaniques en Amérique du sud (Delgado et al., 2021), elles ne constituent pas l’ensemble des espèces végétales dans les habitats pauvres (*e.g.*, Zemunik et al., 2015; 2018). Comme mentionné par Wen et al. (2022), diverses stratégies d’acquisition des ressources souterraines sous-tendent la coexistence des espèces végétales via le partitionnement des ressources dans les écosystèmes naturels (Lambers et al., 2018; Prieto et al., 2015). Des niches spécialisées peuvent être occupées par des espèces affichant des stratégies différentes (*e.g.*, haute et basse concentration en azote) et ce, même si elles tentent d’acquérir les mêmes nutriments (Turner, 2008; Wen et al., 2022).

En prenant en compte que l’azote racinaire n’a pas été mesuré dans le chapitre 4, il est impossible de tirer des conclusions sur l’existence de contrastes de valeurs de concentration en azote racinaire à travers des niches spécialisées ni de conclure sur la convergence de hautes valeurs de concentration en azote racinaire à l’échelle de la communauté. Cependant, au cours de ce chapitre, il a été démontré que la coexistence de racines fines ‘rapides’ et ‘lentes’ est théoriquement vraisemblable dans les habitats pauvres, limitant une possible convergence dans la valeur de traits spécifique à l’échelle de la communauté. Cela dit, les résultats du chapitre 3 corroborent la proposition de Wen et al. (2022) car une tendance marquée aux fortes valeurs en concentration en azote racinaire a été observée en sol pauvre et ce, sans l’occurrence d’espèces des familles de Proteaceae et Cyperaceae. Il est nécessaire de mener plus d’études pour comprendre les coûts en carbone, azote et phosphore liés à l’exsudation de métabolites, car il existe des lacunes de connaissances concernant la proportion à laquelle l’exsudation racinaire de métabolites peut être considérée comme un processus purement passif, ainsi que la proportion à laquelle elle peut être régulée par des surplus en carbone (Canarini et al., 2019; Prescott, 2022).

5.4.3. Généralisation des résultats: les fonctions chevauchantes des symbioses

Au cours de ce chapitre, il a été démontré qu’un degré élevé de colonisation par les champignons arbusculaires peut être associé à des sols relativement riches en nutriments dans un système donné, comme le suggèrent les résultats du chapitre 4. Cependant, il est important de mentionner que la

colonisation par les champignons arbusculaires a été associée à des teneurs relativement élevées en nutriments dans le sol lorsque l'abondance des espèces était prise en compte. Dans ces conditions de disponibilité de nutriments, il est crucial de noter que parmi toutes les espèces colonisées par les champignons mycorhiziens arbusculaires, les espèces les plus abondantes qui ont conduit au résultat observé ne sont pas exclusivement des espèces hôtes de ces champignons. *Agonis flexuosa* et *Bossiaea linophylla* affichaient une abondance relative moyenne de 37.07 % et 18.41 %, respectivement, et s'associaient également avec les champignons ectomycorhiziens. En revanche, les espèces moins abondantes, *Hibbertia cuneiformis* et *Hibbertia grossulariifolia*, étaient strictement associées aux champignons arbusculaires, et leur abondance relative moyenne était de 3.03 % et 6.69 %, respectivement.

Il est essentiel de souligner ce dernier point, car l'association entre un fort degré de colonisation mycorhizienne arbusculaire, la disponibilité accrue des nutriments et l'abondance des espèces pourrait être circonstancielle à l'occurrence d'*Agonis flexuosa* et *Bossiaea linophylla*. Le stade des chronoséquences de sols affichant les concentrations les plus élevées en nutriments est reconnu pour être celui où la concurrence pour les nutriments est la plus intense (Peltzer et al., 2010). Dans un contexte de forte compétition, la capacité de ces espèces à établir des relations symbiotiques avec les champignons mycorhiziens arbusculaires et ectomycorhiziens pourrait expliquer leurs fortes abondances. La multifonctionnalité de ces stratégies racinaires pourrait leur conférer une plus grande plasticité écologique et conséquemment une meilleure valeur adaptative (Brundrett, 2009; Brundrett & Tedersoo, 2018; Teste, Jones, & Dickie, 2019), dans la mesure où les bénéfices bruts de ces fonctions chevauchantes compensent leurs coûts cumulatifs absolus élevés (Smith & Read, 2008). Ces fonctions chevauchantes, en plus d'allouer des bénéfices liés à l'accès à différentes formes de nutriments (Koide & Kabir, 2002; Zhu et al., 2023) et une protection accrue contre les pathogènes (Borowicz, 2001; Laliberté et al., 2015; Newsham, Fitter, & Watkinson, 1995) via l'association avec ces deux types de partenaires fongiques, incluent des adaptations propres aux associations avec les champignons ectomycorhiziens. Des éléments de recherche suggèrent que ces champignons offrent la capacité d'explorer la matrice du sol sur de plus longues distances en raison de leur capacité à former des rhizomorphes (*i.e.*, ensembles parallèles et linéaires d'hyphes) (Pritsch & Garbaye, 2011; Smith & Read, 2008), et qu'ils possèdent également

une précision de recherche de nutriments plus élevée que les champignons mycorhiziens arbusculaires (Chen et al., 2016).

Ensemble, les bénéfices de cette double stratégie mycorhizienne semblent offrir un avantage compétitif plus important, en comparaison avec les espèces strictement hôtes des champignons mycorhiziens arbusculaires, comme le suggère la faible abondance relative moyenne de ces dernières dans les mêmes conditions. Il est donc plausible qu'en l'absence d'espèces pouvant établir une symbiose avec des partenaires mycorhiziens arbusculaires ou ectomycorhiziens, l'association entre la haute teneur en nutriments du sol, la colonisation par les champignons mycorhiziens arbusculaires et l'abondance des espèces aurait pu ne pas être observée. L'établissement de doubles stratégies mycorhiziennes étant particulièrement commune en Australie (Brundrett, 2017), il serait pertinent de reproduire l'expérience du chapitre 4 dans d'autres chronoséquences de sol, telles que celles d'Hawaï ou de *Waitutu* en Nouvelle-Zélande, qui présentent des températures et des précipitations moyennes annuelles similaires (Wardle, Walker, & Bardgett, 2004) mais différent, bien entendu, dans le bassin régional d'espèces.

Cette proposition, cependant, n'a pas pour objectif de conclure que prendre en compte l'histoire évolutive des espèces invaliderait la relation entre un trait et l'environnement (de Bello et al., 2015; Westoby, Leishman, & Lord, 1995), comme celle observée entre la colonisation mycorhizienne arbusculaire et la disponibilité en éléments nutritifs. Son objectif est plutôt de confirmer que cette relation persiste dans un contexte où les bénéfices bruts d'une fonction, chez les espèces sans chevauchement de fonctions issus de la double symbiose, compensent leurs propres coûts absolus. Comme mentionné dans la sous-section 5.3.2 de ce chapitre, une étude mesurant l'intensité de la colonisation par les hyphes mycorhiziens arbusculaires a montré une tendance similaire aux résultats du chapitre 4 sur une séquence chronologique des sols à Hawaï (Treseder & Allen, 2002), apportant un soutien à ce résultat. Cependant, les études menées sur les gradients naturels de fertilité qui englobent tous les traits clés des racines fines, tels que la longueur racinaire spécifique, le diamètre, la densité des tissus, la concentration en azote, les poils racinaires et la colonisation mycorhizienne, font grandement défaut (Laliberté, 2017; Weigelt et al., 2021), limitant notre compréhension des bénéfices nets associés aux divers syndromes de traits racinaires qui incluent des traits symbiotiques. Étudier plus amplement les espèces établissant des symbioses avec deux

partenaires mycorhiziens différents ou un partenaire mycorhizien et bactérien serait pertinent, car l'association entre des niches spécialisées et la performance des plantes a rarement été explorée (mais voir : Teste, Jones, & Dickie, 2019; Teste & Laliberté, 2019).

Pour illustrer davantage ce point, le paradoxe de la distribution des Fabacées s'avère être un exemple saisissant et propice à une réévaluation des résultats du chapitre 2. En dépit du fait que les sols des forêts tropicales sont riches en azote et pauvres en phosphore (Vitousek et al., 2010), les espèces de la famille des Fabacées atteignent une abondance relativement importante dans ces dernières, engendrant ainsi un véritable paradoxe. En théorie, la fixation de l'azote devrait leur conférer un avantage compétitif dans des environnements relativement pauvres en azote et riches en phosphore, mais devrait réduire leur valeur adaptative dans des environnements riches en azote et pauvres en phosphore (Houlton et al., 2008; Marklein & Houlton, 2011). En l'absence de connaissances sur l'ensemble des adaptations des Fabacées liées à l'acquisition des nutriments du sol, leur distribution a sûrement laissé perplexe plusieurs observateurs curieux. Conformément à nos connaissances actuelles, les Fabacées sont maintenant reconnues pour dépendre de la symbiose avec des bactéries pour assurer leur nutrition en azote, ainsi que de la symbiose avec les champignons mycorhiziens arbusculaires et des enzymes hydrolytiques telles que les phosphatases pour assurer leur nutrition en phosphore (Batterman et al., 2013; Nasto et al., 2014; Patreze & Cordeiro, 2004).

Sur la base des éléments mentionnés ci-dessus, il a été proposé que les interactions entre les bénéfices bruts et les coûts absolus de chacune de ces adaptations leur permettent de contribuer à leur nutrition adéquate et, par conséquent, expliquent leur abondance relativement élevée dans les forêts tropicales (Nasto et al., 2014). Les coûts en phosphore liés à la fixation de l'azote pourraient être compensés par la symbiose avec les champignons mycorrhiziens arbusculaires et par l'activité des phosphatases, tandis que les bénéfices de la fixation de l'azote peuvent compenser les coûts en azote liés à la synthèse d'enzymes riches en azote, telles que les phosphatases (Nasto et al., 2014). Cependant, cette dernière interaction n'est pas soutenue par plusieurs études (Batterman et al., 2018, 2013; Guilbeault-Mayers, Turner, & Laliberté, 2020; Png et al., 2017). Il en résulte qu'il est fort à parier que l'azote surnuméraire lié à la fixation de l'azote sur sol riche en ce dernier est

vraisemblablement investi dans le métabolisme primaire au sens large, assurant la croissance rapide inhérente aux Fabacées (McKey, 1994).

5.5. Conclusions

Au cours de cette thèse, les études menées avaient pour objectif d'améliorer nos connaissances sur la nutrition minérale des végétaux afin d'évaluer si la variation des traits fonctionnels pouvait être associée à des adaptations unifiées à l'échelle des feuilles et des racines, favorisant soit la croissance en milieux favorables, soit la conservation des nutriments en milieux défavorables. Les connaissances antérieures à cette thèse ont effectivement permis d'associer la différence de taux de croissance entre les plantes à un axe de spécialisation foliaire : le spectre de l'économie foliaire. D'une part, les feuilles 'rapides', caractérisées par des pertes massives en nutriments et peu de pertes en carbone, ont été associées aux espèces à croissance rapide et aux sols fertiles. D'autre part, les feuilles 'lentes', caractérisées par des pertes massives en carbone et peu de pertes en nutriments, ont été associées aux espèces à croissance lente et aux sols infertiles. Théoriquement, les adaptations racinaires devraient refléter les adaptations foliaires et suivre le même schéma selon lequel les valeurs des traits racinaires en sol fertile devraient favoriser des pertes plus importantes en nutriments qu'en carbone, tandis qu'en sol infertile, elles devraient favoriser des pertes plus importantes en carbone qu'en nutriments. Deux axes de spécialisation racinaire ont été identifiés : le gradient de conservation racinaire, opposant les racines fines 'rapides' et 'lentes', qui décrit la même relation entre les pertes en carbone et en nutriments que l'axe de spécialisation foliaire, et un autre axe de spécialisation spécifique aux racines, décrivant un spectre d'adaptation lié à l'exploration de la matrice du sol. Cependant, malgré ces contributions inestimables, aucun de ces deux axes n'a été effectivement associé à la variation de la disponibilité des nutriments du sol.

Les études menées au cours de cette thèse visaient à effectivement associer ces axes à la variation de la fertilité des sols. Dans un premier temps, cette thèse s'est concentrée sur les adaptations racinaires qui n'étaient pas incluses dans l'espace économique racinaire et qui favorisent l'augmentation de la disponibilité des nutriments par le biais de la libération de nutriments inorganiques induite par l'activité des phosphatases racinaires. Ensuite, l'objectif était de déterminer comment ce trait se corrélait avec les traits clés définissant les axes de spécialisation racinaire et d'investiguer lequel de ces axes s'alignait le plus fortement avec les changements de

disponibilité en nutriments en forêt tropicale. Enfin, cette thèse a réévalué l'alignement de ces axes avec la variation de la disponibilité des nutriments le long d'une chronoséquence de sols, ainsi que d'investiguer la coordination entre les axes de l'espace économique racinaire et le spectre de l'économie foliaire, et si cette coordination est cohérente avec un spectre 'rapide-lent' unique à l'échelle de la plante.

Les résultats des chapitres de cette thèse fournissent des preuves soutenant ce qui suit :

1. Que l'activité moyenne des phosphatases racinaires était plus élevée dans les sols pauvres en phosphore par rapport aux sols riches, malgré une forte variabilité fonctionnelle locale associée au partitionnement des ressources et à la présence d'espèces de Fabacées affichant une activité plus élevée des phosphatases que les espèces non-Fabacées, indépendamment de la fertilité du sol. Cette étude s'est démarquée car elle fut la première à examiner la variation de l'activité des phosphatases à travers les ordres racinaires et à proposer une méthodologie pour remédier au manque de standardisation entre les études, tout en minimisant les biais résultant des mesures prises sur des ordres racinaires qui ne remplissent pas spécifiquement la fonction étudiée.
2. Que la variation locale substantielle observée dans l'étude précédente était liée à la cooccurrence de multiples stratégies alternatives d'acquisition du phosphore. Les résultats ont suggéré que les variations des valeurs de traits le long du gradient de collaboration étaient indépendantes de la variation de la disponibilité en phosphore. Cela a mis en évidence une forte diversité locale de stratégies d'acquisition du phosphore associée à la variation des valeurs de traits le long de l'axe de spécialisation associé à l'exploration du sol (*i.e.*, l'axe diamètre - longueur racinaire spécifique). De plus, des preuves ont suggéré que le gradient de conservation des ressources racinaires était aligné avec le gradient de disponibilité des nutriments, de telle sorte que les racines fines 'rapides' (*i.e.*, forte concentration en azote) avaient tendance à être associées à une faible disponibilité en nutriments du sol.

3. Qu'une association entre le gradient de conservation des ressources et la variation de la disponibilité des nutriments pouvait être consistante à travers les biomes. Cependant, le soutien à cette affirmation était faible, car seule une tendance a été observée en ce qui concerne l'association entre les racines fines 'rapides', les taux élevés d'exsudation de carboxylates et la faible disponibilité des nutriments. En revanche, l'axe de spécialisation racinaire opposant les espèces externalisant l'exploration du sol aux espèces autonomes dans cette fonction (*i.e.*, l'axe AM/diamètre - poils racinaires) était fortement associé à la variation de la disponibilité des nutriments et étroitement coordonné avec le spectre de l'économie foliaire, qui répondait au même gradient. Cependant, ces résultats provenaient d'une analyse accordant plus de poids aux espèces les plus abondantes. Lorsque les signaux au niveau de la communauté ont été illustrés en se basant sur les signaux au niveau des espèces, il a été observé que les valeurs des traits racinaires à chaque extrémité des axes de spécialisation racinaire, notamment celles du gradient de conservation, pouvaient être déployées à travers des sols présentant des disponibilités de nutriments contrastantes.

Dans l'ensemble, les résultats de cette thèse, comparés à la littérature existante, ont conduit à la conclusion qu'un spectre unique 'rapide-lent' était insuffisant pour décrire la variation combinée des traits foliaires et racinaires. Cette insuffisance découle vraisemblablement du fait qu'une large gamme de valeurs de traits racinaires, par exemple dans les sols riches en nutriments, pourrait être qualifiée comme 'rapide' ou 'lente', bien qu'elle permette l'acquisition d'une quantité suffisante de nutriments pour soutenir une photosynthèse foliaire élevée et des taux de croissance potentiellement rapides, et donc pourrait représenter une stratégie racinaire 'rapide' à l'intérieur du cadre théorique de l'économie des ressources.

Face à des résultats contradictoires à travers les chapitres de cette thèse et aux conclusions contradictoires observées dans la littérature concernant l'alignement des différents axes de spécialisation racinaire et la variation de la disponibilité des nutriments, des preuves suffisantes ont été rassemblées concernant la cooccurrence de stratégies racinaires étiquetées comme 'rapides' et 'lentes' dans les sols riches en nutriments ainsi que dans les sols appauvris en nutriments. Cela suggère qu'un spectre unique 'rapide-lent' à l'échelle de la plante n'est pas un concept cohérent. Tout au long de cette thèse, cependant, de nouvelles perspectives ont été fournies pour expliquer

les réponses contradictoires concernant l'alignement entre les axes de spécialisation racinaire et les gradients de fertilité. D'une part, comme proposé dans les sous-sections 5.3.3 et 5.4.2 de ce chapitre, les valeurs des traits le long du gradient de conservation, bien qu'impactées par les filtres environnementaux, ne convergent pas vers des valeurs uniformes à l'échelle de la communauté en raison de la coexistence de deux stratégies d'acquisition de nutriments économiquement compétitives, l'une étant 'lente' et l'autre 'rapide' dans les sols appauvris en nutriments. D'autre part, comme mentionné dans les chapitres 3 et la sous-section 5.3.2 de ce chapitre, les valeurs des traits le long du gradient de collaboration sont probablement influencées par la limitation par similarité. C'est-à-dire, que la différenciation de niches se produit principalement le long de cet axe de spécialisation.

Plus spécifiquement, dans les sols riches où la concentration en nutriments est supérieure à la demande des plantes, la magnitude du flux des nutriments du sol vers les plantes est davantage dictée par la concentration en nutriments que par la valeur des traits racinaires déployée par les plantes (Chapin, Matson, & Vitousek, 2011). Dans ce contexte, la limitation par similarité est plus à même d'impacter le profil d'abondance des espèces (*i.e.*, l'abondance relative de chaque espèce) de telle sorte que les stratégies plus économiquement compétitives atteignent une plus forte abondance, c'est-à-dire un meilleur gain en carbone par unité de flux de nutriments. Par conséquent, le profil d'abondance des communautés sur sols riches pourrait être influencé par le profil des différentes formes de nutriments et de leurs concentrations relatives dans le sol (Raven et al., 2018) ainsi que par les contraintes biophysiques limitant la plasticité des espèces présentes. Il en résulte qu'il est peu probable qu'un schéma d'association entre les extrémités des axes de l'espace racinaire spécifique ainsi qu'un patron de coordination avec les traits foliaires spécifiques puisse être observé de manière consistante à l'échelle locale sur des sols relativement fertiles. Parallèlement, et en soutien au dernier point, dans les sols pauvres où la concentration en nutriments est inférieure à la demande des plantes, le déploiement de combinaisons de traits particuliers est susceptible d'avoir une incidence plus importante sur le flux des nutriments du sol vers les végétaux (Chapin, Matson, & Vitousek, 2011). Dans ce contexte, la filtration environnementale pourrait impacter les stratégies déployées, mais n'engendre pas de convergence dans la valeur des traits le long du gradient de conservation. L'absence de convergence dans les valeurs des traits le long du gradient de conservation s'explique par le fait que la pression des pathogènes et la perte nette de nutriments

peuvent être compensées par différents syndromes de traits racinaires, caractérisés comme ‘lents’ et ‘rapides’, tel que démontré dans les sous-sections 5.3.3 et 5.4.2 de ce chapitre.

Il est important de noter, cependant, que l’incohérence d’un spectre unique ‘rapide-lent’ tient à l’épithète ‘unique’ qui lui est attribué (Reich, 2014). Dans un cadre où ce spectre n’est pas unique, il en découle que la caractérisation permanente de valeurs de traits ou de syndromes de traits racinaires comme ‘lents’ ou ‘rapides’, tels qu’ils sont conventionnellement attribués aux traits foliaires, n’est pas cohérente. Néanmoins, cela n’implique pas que des pressions directionnelles ou contraintes adaptatives ne s’exercent pas sur le fonctionnement des feuilles et des racines fines. Au cours de cette thèse, il a été montré qu’un spectre unique ‘rapide-lent’ n’est pas un concept valide pour décrire conjointement le fonctionnement des feuilles et des racines fines – ce qui renforce encore davantage l’existence de ces contraintes. En d’autres termes, peu importe si une valeur de trait ou un syndrome de trait racinaire se voit attribué l’étiquette ‘lente’ dans un sol plus fertile dans le cadre d’un spectre unique ‘rapide-lent’. Les pressions adaptatives assurent que ces stratégies permettent l’acquisition et la translocation d’une quantité de nutriments adéquates pour répondre aux besoins d’une feuille ‘rapide’ et que les coûts nets en carbone associés à cette stratégie permettent une allocation de carbone suffisante pour la croissance.

Les pressions adaptatives s’appesantissent sur le bilan en carbone des plantes, et c’est ce dernier qui joue le rôle d’indicateur diagnostique d’une stratégie racinaire ‘lente’ ou ‘rapide’. En d’autres termes, si l’existence d’un spectre unique ‘rapide-lent’ n’est pas établie et que les valeurs des traits foliaires ne sont pas connues, le bilan en carbone global de la plante qui représenterait le seul critère permettant de caractériser un syndrome de trait racinaire comme ‘lent’ ou ‘rapide’. Pour évaluer ce bilan, il serait nécessaire de connaître le ratio entre la variation du gain en carbone dans la plante entière (dC_E) et la variation du carbone alloué aux organes d’acquisition souterrains (dC_S). Or, pour déterminer ce ratio, il faut également connaître l’efficacité d’acquisition des nutriments du sol (*i.e.*, dN_E/dC_S ; ratio entre la variation du contenu en nutriments dans la plante entière (dN_E) et la variation du carbone alloué aux organes acquisitifs souterrains (dC_S)) ainsi que l’efficacité de l’utilisation des nutriments (dC_E/dN_E) ($dC_E/dC_S = dN_E/dC_S \times dC_E/dN_E$) (Bloom, Chapin, & Mooney, 1985; Eissenstat et al., 1993). La difficulté de prédire ce bilan à partir de valeur de traits individuels et de syndromes de traits racinaires réside dans le fait que l’impact du paramètre dN_E/dC_S sur ce bilan dépend fortement des conditions abiotiques, notamment des concentrations

et de la mobilité des différentes formes de nutriments, ainsi que du schéma de partitionnement des ressources induit par ces concentrations (*i.e.*, la plage de niches que l'espèce sous investigation pourrait occuper) et de l'impact de la facilitation sur la valeur adaptative que peut conférer une telle niche. La facilitation est particulièrement importante à considérer dans la mesure où elle permet une forme de chevauchement entre diverses niches nutritionnelles et peut affecter la valeur adaptative des espèces qui les occupent, car une stratégie peut libérer une forme spécifique de nutriments qui devient disponible pour les plantes qui présentent une autre stratégie.

Références bibliographiques

- Abrahão, A., Ryan, M. H., Laliberté, E., Oliveira, R. S., & Lambers, H. (2018). Phosphorus- and nitrogen-acquisition strategies in two *Bossiaea* species (Fabaceae) along retrogressive soil chronosequences in south-western Australia. *Physiologia Plantarum*, 163(3), 323–343. doi: 10.1111/pp1.12704
- Aerts, R., & Chapin, F. S. (1999). The mineral nutrition of wild plants revisited: A re-evaluation of processes and patterns. In A. H. F. and D. G. Raffaelli (Ed.), *Advances in Ecological Research* (Vol. 30, pp. 1–67). Academic Press. doi: 10.1016/S0065-2504(08)60016-1
- Aerts, R., & van der Peijl, M. J. (1993). A simple model to explain the dominance of low-productive perennials in nutrient-poor habitats. *Oikos*, 66(1), 144–147. doi: 10.2307/3545208
- Albornoz, F. E., Dixon, K. W., & Lambers, H. (2021). Revisiting mycorrhizal dogmas: Are mycorrhizas really functioning as they are widely believed to do? *Soil Ecology Letters*, 3(1), 73–82. doi: 10.1007/s42832-020-0070-2
- Allison, S. D., Nielsen, C., & Hughes, R. F. (2006). Elevated enzyme activities in soils under the invasive nitrogen-fixing tree *Falcataria moluccana*. *Soil Biology and Biochemistry*, 38(7), 1537–1544. doi: 10.1016/j.soilbio.2005.11.008
- Allison, V. J., Condron, L. M., Peltzer, D. A., Richardson, S. J., & Turner, B. L. (2007). Changes in enzyme activities and soil microbial community composition along carbon and nutrient gradients at the Franz Josef chronosequence, New Zealand. *Soil Biology and Biochemistry*, 39(7), 1770–1781. doi: 10.1016/j.soilbio.2007.02.006
- Averill, C., Bhatnagar, J. M., Dietze, M. C., Pearse, W. D., & Kivlin, S. N. (2019). Global imprint of mycorrhizal fungi on whole-plant nutrient economics. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 201906655. doi: 10.1073/pnas.1906655116
- Baetz, U., & Martinoia, E. (2014). Root exudates: The hidden part of plant defense. *Trends in Plant Science*, 19(2), 90–98. doi: 10.1016/j.tplants.2013.11.006

- Bardgett, R. D., Mommer, L., & De Vries, F. T. (2014). Going underground: Root traits as drivers of ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 29(12), 692–699. doi: 10.1016/j.tree.2014.10.006
- Barron, A. R., Purves, D. W., & Hedin, L. O. (2011). Facultative nitrogen fixation by canopy legumes in a lowland tropical forest. *Oecologia*, 165(2), 511–520. doi: 10.1007/s00442-010-1838-3
- Barrow, N. J., & Hartemink, A. E. (2023). The effects of pH on nutrient availability depend on both soils and plants. *Plant and Soil*, 1-17. doi: 10.1007/s11104-023-05960-5
- Basiru, S., Ait Si Mhand, K., & Hijri, M. (2023). Disentangling arbuscular mycorrhizal fungi and bacteria at the soil-root interface. *Mycorrhiza*, 33(3), 119-137. doi: 10.1007/s00572-023-01107-7
- Bates, T. R., & Lynch, J. P. (2000). The efficiency of *Arabidopsis thaliana* (Brassicaceae) root hairs in phosphorus acquisition. *American Journal of Botany*, 87(7), 964–970. doi: 10.2307/2656995
- Bates, T. R., & Lynch, J. P. (2001). Root hairs confer a competitive advantage under low phosphorus availability. *Plant and Soil*, 236(2), 243–250. doi: 10.1023/A:1012791706800
- Batterman, S. A., Hall, J. S., Turner, B. L., Hedin, L. O., LaHaela Walter, J. K., Sheldon, P., & van Breugel, M. (2018). Phosphatase activity and nitrogen fixation reflect species differences, not nutrient trading or nutrient balance, across tropical rainforest trees. *Ecology Letters*, 21(10), 1486–1495. doi: 10.1111/ele.13129
- Batterman, S. A., Hedin, L. O., van Breugel, M., Ransijn, J., Craven, D. J., & Hall, J. S. (2013). Key role of symbiotic dinitrogen fixation in tropical forest secondary succession. *Nature*, 502(7470), 224–227. doi: 10.1038/nature12525
- Batterman, S. A., Wurzburger, N., Hedin, L. O., & Austin, A. (2013). Nitrogen and phosphorus interact to control tropical symbiotic N₂ fixation: A test in *Inga punctata*. *Journal of Ecology*, 101(6), 1400–1408. doi: 10.1111/1365-2745.12138

- Berendse, F., & Aerts, R. (1987). Nitrogen-use-efficiency: A biologically meaningful definition? *Functional Ecology*, 1(3), 293–296.
- Bergmann, J., Weigelt, A., van der Plas, F., Laughlin, D. C., Kuyper, T. W., Guerrero-Ramirez, N., Valverde-Barrantes, O. J., Bruelheide, H., Freschet, G. T., Iversen, C. M., Kattge, J., McCormack, M. L., Meier, I. C., Rillig, M. C., Roumet, C., Semchenko, M., Sweeney, C. J., van Ruijven, J., York, L. M., Mommer, L. (2020). The fungal collaboration gradient dominates the root economics space in plants. *Science Advances*, 6(27), eaba3756. doi: 10.1126/sciadv.aba3756
- Bernard-Verdier, M., Navas, M.-L., Vellend, M., Violle, C., Fayolle, A., & Garnier, E. (2012). Community assembly along a soil depth gradient: Contrasting patterns of plant trait convergence and divergence in a Mediterranean rangeland. *Journal of Ecology*, 100(6), 1422–1433. doi: 10.1111/1365-2745.12003
- Bethlenfalvay, G. J., Ulrich, J. M., & Brown, M. S. (1985). Plant response to mycorrhizal fungi: host, endophyte, and soil effects. *Soil Science Society of America Journal*, 49(5), 1164–1168. doi: 10.2136/sssaj1985.03615995004900050018x
- Bi, B., Yin, Q., & Hao, Z. (2023). Root phosphatase activity is a competitive trait affiliated with the conservation gradient in root economic space. *Forest Ecosystems*, 10, 100111. doi: 10.1016/j.fecs.2023.100111
- Bieleski, R. L. (1973). Phosphate pools, phosphate transport, and phosphate availability. *Annual Review of Plant Biology*, 24(1), 225–252.
- Black, K. G., Mitchell, D. T., & Osborne, B. A. (2000). Effect of mycorrhizal-enhanced leaf phosphate status on carbon partitioning, translocation and photosynthesis in cucumber. *Plant, Cell & Environment*, 23(8), 797–809. doi: 10.1046/j.1365-3040.2000.00598.x
- Bloom, A. J., Chapin, F. S., & Mooney, H. A. (1985). Resource limitation in plants-an economic analogy. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16(1), 363–392.
- Borowicz, V. A. (2001). Do arbuscular mycorrhizal fungi alter plant–pathogen relations? *Ecology*, 82(11), 3057–3068. doi: 10.1890/0012-9658(2001)082[3057:DAMFAP]2.0.CO;2

- Breuillin, F., Schramm, J., Hajirezaei, M., Ahkami, A., Favre, P., Druege, U., Hause, B., Bucher, M., Kretzschmar, T., Bossolini, E., Kuhlemeier, C., Martinoia, E., Franken, P., Scholz, U., Reinhardt, D. (2010). Phosphate systemically inhibits development of arbuscular mycorrhiza in *Petunia hybrida* and represses genes involved in mycorrhizal functioning. *The Plant Journal*, 64(6), 1002–1017. doi: 10.1111/j.1365-313X.2010.04385.x
- Brundrett, M. C. (2002). Coevolution of roots and mycorrhizas of land plants. *New Phytologist*, 154(2), 275–304. doi: 10.1046/j.1469-8137.2002.00397.x
- Brundrett, M. C. (2009). Mycorrhizal associations and other means of nutrition of vascular plants: Understanding the global diversity of host plants by resolving conflicting information and developing reliable means of diagnosis. *Plant and Soil*, 320(1–2), 37–77. doi: 10.1007/s11104-008-9877-9
- Brundrett, M. C. (2017). Distribution and evolution of mycorrhizal types and other specialised roots in Australia. In L. Tedersoo (Ed.), *Biogeography of Mycorrhizal Symbiosis* (pp. 361–394). Cham: Springer International Publishing. doi: 10.1007/978-3-319-56363-3_17
- Brundrett, M. C., & Tedersoo, L. (2018). Evolutionary history of mycorrhizal symbioses and global host plant diversity. *New Phytologist*, 220(4), 1108–1115. doi: 10.1111/nph.14976
- Bücking, H., & Kafle, A. (2015). Role of arbuscular mycorrhizal fungi in the nitrogen uptake of plants: Current knowledge and research gaps. *Agronomy*, 5(4), 587–612. doi: 10.3390/agronomy5040587
- Burke, M. K., & Raynal, D. J. (1994). Fine root growth phenology, production, and turnover in a northern hardwood forest ecosystem. *Plant and soil*, 162, 135-146. doi: 10.1007/BF01416099
- Cabugao, K. G., Timm, C. M., Carrell, A. A., Childs, J., Lu, T. Y. S., Pelletier, D. A., Weston, D. J., & Norby, R. J. (2017). Root and rhizosphere bacterial phosphatase activity varies with tree species and soil phosphorus availability in Puerto Rico tropical forest. *Frontiers in Plant Science*, 8. doi: 10.3389/fpls.2017.01834
- Cabugao, K. G., Yaffar, D., Stenson, N., Childs, J., Phillips, J., Mayes, M.A., Yang, X., Weston, D. J. & Norby, R. J. (2021). Bringing function to structure: Root–soil interactions shaping

phosphatase activity throughout a soil profile in Puerto Rico. *Ecology and Evolution*, 11(3), 1150–1164. doi: 10.1002/ece3.7036

Campbell, B. D., Grime, J. P., Mackey, J. M. L., & Jalili, A. (1991). The quest for a mechanistic understanding of resource competition in plant communities: the role of experiments. *Functional Ecology*, 241-253. doi: 10.2307/2389262

Canarini, A., Kaiser, C., Merchant, A., Richter, A., & Wanek, W. (2019). Root exudation of primary metabolites: Mechanisms and their roles in plant responses to environmental stimuli. *Frontiers in Plant Science*, 10. doi: 10.3389/fpls.2019.00157

Chadwick, O. A., & Chorover, J. (2001). The chemistry of pedogenic thresholds. *Geoderma*, 100(3), 321–353. doi: 10.1016/S0016-7061(01)00027-1

Chadwick, O. A., Derry, L. A., Vitousek, P. M., Huebert, B. J., & Hedin, L. O. (1999). Changing sources of nutrients during four million years of ecosystem development. *Nature*, 397(6719), 491–497. doi: 10.1038/17276

Chapin, F. S. (1980). The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11, 233–260.

Chapin, F. S., Matson, P. A., & Vitousek, P. M. (2011). *Principles of terrestrial ecosystem ecology*. New York, NY: Springer New York. doi: 10.1007/978-1-4419-9504-9

Chapin, F. S., Schulze, E., & Mooney, H. A. (1990). The ecology and economics of storage in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 21(1), 423–447. doi: 10.1146/annurev.es.21.110190.002231

Chapin, F. S., Shaver, G. R., & Kedrowski, R. A. (1986). Environmental controls over carbon, nitrogen and phosphorus fractions in *Eriophorum Vaginatum* in Alaskan tussock tundra. *Journal of Ecology*, 74(1), 167–195. doi: 10.2307/2260357

Chen, W., Koide, R. T., Adams, T. S., DeForest, J. L., Cheng, L., & Eissenstat, D. M. (2016). Root morphology and mycorrhizal symbioses together shape nutrient foraging strategies of

temperate trees. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(31), 8741–8746. doi: 10.1073/pnas.1601006113

Chen, W., Zeng, H., Eissenstat, D. M., & Guo, D. (2013). Variation of first-order root traits across climatic gradients and evolutionary trends in geological time: Root trait variation and evolution. *Global Ecology and Biogeography*, 22(7), 846–856. doi: 10.1111/geb.12048

Chesson, P. (2000). Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual review of Ecology and Systematics*, 31(1), 343–366. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.31.1.343.

Claassen, V. P., & Zasoski, R. J. (1992). A containerized staining system for mycorrhizal roots. *New Phytologist*, 121(1), 49–51. doi: 10.1111/j.1469-8137.1992.tb01091.x

Cleveland, C.C., Townsend, A.R., Schimel, D. S., Fisher, H., Howarth, R. W., Hedin, L. O., Perakis, S. S., Latty, E. F., Von Fischer, J. C., Elseroad, A. & Wasson, M. F. (1999). Global patterns of terrestrial biological nitrogen (N₂) fixation in natural ecosystems. *Global Biogeochemical Cycles*, 13(2), 623–645. doi: 10.1029/1999GB900014

Cleveland, C. C., Townsend, A. R., Taylor, P., Alvarez-Clare, S., Bustamante, M. M. C., Chuyong, G., Dobrowski, S. Z., Grierson, P., Harms, K. E., Houlton, B. Z., Marklein, A., Parton, W., Porder, S., Reed, S. C., Sierra, C. A., Silver, W. L., Tanner, E. V. J., & Wieder, W. R. (2011). Relationships among net primary productivity, nutrients and climate in tropical rain forest: A pan-tropical analysis. *Ecology Letters*, 14(9), 939–947. doi: 10.1111/j.1461-0248.2011.01658.x

Comas, L. H., Callahan, H. S., & Midford, P. E. (2014). Patterns in root traits of woody species hosting arbuscular and ectomycorrhizas: Implications for the evolution of belowground strategies. *Ecology and Evolution*, 4(15), 2979–2990. doi: 10.1002/ece3.1147

Comas, L. H., & Eissenstat, D. M. (2004). Linking fine root traits to maximum potential growth rate among 11 mature temperate tree species. *Functional Ecology*, 18(3), 388–397. doi: 10.1111/j.0269-8463.2004.00835.x

- Comas, L. H., & Eissenstat, D. M. (2009). Patterns in root trait variation among 25 co-existing North American forest species. *New Phytologist*, 182(4), 919–928. doi: 10.1111/j.1469-8137.2009.02799.x
- Comas, L. H., Mueller, K. E., Taylor, L. L., Midford, P. E., Callahan, H. S., & Beerling, D. J. (2012). Evolutionary patterns and biogeochemical significance of angiosperm root traits. *International Journal of Plant Sciences*, 173(6), 584–595. doi: 10.1086/665823
- Condit, R., Engelbrecht, B. M. J., Pino, D., Pérez, R., & Turner, B. L. (2013). Species distributions in response to individual soil nutrients and seasonal drought across a community of tropical trees. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(13), 5064–5068. doi: 10.1073/pnas.1218042110
- Condon, L. M., Turner, B. L., & Cade-Menun, B. J. (2005). Chemistry and dynamics of soil organic phosphorus. *Phosphorus: Agriculture and the Environment* (Eds J.T. Sims & A.N. Sharpley), 87–121.
- Cotton, T. A. (2018). Arbuscular mycorrhizal fungal communities and global change: An uncertain future. *FEMS Microbiology Ecology*, 94(11), fiy179. doi: 10.1093/femsec/fiy179
- Craine, J. M., Froehle, J., Tilman, D. G., Wedin, D. A., & Iii, F. S. C. (2001). The relationships among root and leaf traits of 76 grassland species and relative abundance along fertility and disturbance gradients. *Oikos*, 93(2), 274–285. doi: 10.1034/j.1600-0706.2001.930210.x
- Craine, J. M. (2009). The history of plant strategies. In *resource strategies of wild plants* (pp. 15–44). Princeton University Press. doi: 10.1515/9781400830640
- Crick, J. C., & Grime, J. P. (1987). Morphological plasticity and mineral nutrient capture in two herbaceous species of contrasted ecology. *New Phytologist*, 107(2), 403–414. doi: 10.1111/j.1469-8137.1987.tb00192.x
- Dallstream, C., Weemstra, M., & Soper, F. M. (2022). A framework for fine-root trait syndromes: Syndrome coexistence may support phosphorus partitioning in tropical forests. *Oikos*. doi: 10.1111/oik.08908

- de Bello, F., Berg, M.P., Dias, A.T., Diniz-Filho, J. A. F., Götzenberger, L., Hortal, J., Ladle, R. J. & Lepš, J. (2015). On the need for phylogenetic ‘corrections’ in functional trait-based approaches. *Folia Geobotanica*, 50(4), 349–357. doi: 10.1007/s12224-015-9228-6
- de Bello, F., Lavorel, S., Díaz, S., Harrington, R., Cornelissen, J. H. C., Bardgett, R. D., Berg, M. P., Cipriotti, P., Feld, C. K., Hering, D., Martins da Silva, P., Potts, S. G., Sandin, L., Sousa, J. P., Storkey, J., Wardle, D. A., & Harrison, P. A. (2010). Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodiversity and Conservation*, 19(10), 2873–2893. doi: 10.1007/s10531-010-9850-9
- de la Riva, E. G., Tosto, A., Pérez-Ramos, I. M., Navarro-Fernández, C. M., Olmo, M., Anten, N. P., Marañón, T. & Villar, R. (2016). A plant economics spectrum in Mediterranean forests along environmental gradients: Is there coordination among leaf, stem and root traits? *Journal of Vegetation Science*, 27(1), 187–199. doi: 10.1111/jvs.12341
- Delgado, M., Zúñiga-Feest, A., Reyes-Díaz, M., Barra, P.J., Ruiz, S., Bertin-Benavides, A., Valle, S., Pereira, M. & Lambers, H. (2021). Ecophysiological performance of Proteaceae species from southern South America growing on substrates derived from young volcanic materials. *Frontiers in Plant Science*, 12. doi: 10.3389/fpls.2021.636056
- Díaz, S., Kattge, J., Cornelissen, J. H. C., Wright, I.J., Lavorel, S., Dray, S., Reu, B., Kleyer, M., Wirth, C., Prentice, I.C., Garnier, E., Bönisch, G., Westoby, M., Poorter, H., Reich, P. B., Moles, A. T., Dickie, J., Gillison, A. N., Zanne, A. E., Chave, J., Wright, S. J., Sheremet’ev, S. N., Jactel, H., Baraloto, C., Cerabolini, B., Pierce, S., Shipley, B., Kirkup, D., Casanoves, F., Joswig, J. S., Günther, A., Falczuk, V., Rüger, N., Mahecha, M. D., & Gorné, L. D. (2016). The global spectrum of plant form and function. *Nature*, 529(7585), 167–171. doi: 10.1038/nature16489
- Ding, J., Kong, D., Zhang, Z., Cai, Q., Xiao, J., Liu, Q., & Yin, H. (2020). Climate and soil nutrients differentially drive multidimensional fine root traits in ectomycorrhizal-dominated alpine coniferous forests. *Journal of Ecology*, 108(6), 2544–2556. doi: 10.1111/1365-2745.13407

- Dobbelaere, S., Vanderleyden, J., & Okon, Y. (2003). Plant growth-promoting effects of diazotrophs in the rhizosphere. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 22(2), 107–149. doi: 10.1080/713610853
- Doerner, P. (2008). Phosphate starvation signaling: A threesome controls systemic P_i homeostasis. *Current Opinion in Plant Biology*, 11(5), 536–540. doi: 10.1016/j.pbi.2008.05.006
- Donovan, L. A., Maherali, H., Caruso, C. M., Huber, H., & de Kroon, H. (2011). The evolution of the worldwide leaf economics spectrum. *Trends in Ecology & Evolution*, 26(2), 88–95. doi: 10.1016/j.tree.2010.11.011
- Dray, S., Chessel, D., & Thioulouse, J. (2003). Co-inertia analysis and the linking of ecological data tables. *Ecology*, 84(11), 3078–3089. doi: 10.1890/03-0178
- Dray, S., & Dufour, A.-B. (2007). The ade4 Package: Implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software*, 22(4). doi: 10.18637/jss.v022.i04
- Drew, M. C. (1975). Comparison of the effects of a localised supply of phosphate, nitrate, ammonium and potassium on the growth of the seminal root system, and the shoot, in barley. *New Phytologist*, 75(3), 479–490. doi: 10.1111/j.1469-8137.1975.tb01409.x
- Duan, X., Jin, K., Ding, G., Wang, C., Cai, H., Wang, S., White, P.J., Xu, F. and Shi, L. (2020). The impact of different morphological and biochemical root traits on phosphorus acquisition and seed yield of *Brassica napus*. *Field Crops Research*, 258, 107960. doi: 10.1016/j.fcr.2020.107960
- Duff, S. M. G., Sarath, G., & Plaxton, W. C. (1994). The role of acid phosphatases in plant phosphorus metabolism. *Physiologia Plantarum*, 90(4), 791–800. doi: 10.1111/j.1399-3054.1994.tb02539.x
- Eissenstat, D. M. (1992). Costs and benefits of constructing roots of small diameter. *Journal of Plant Nutrition*, 15(6–7), 763–782. doi: 10.1080/01904169209364361

- Eissenstat, D. M., Graham, J. H., Syvertsen, J. P., & Drouillard, D. L. (1993). Carbon economy of sour orange in relation to mycorrhizal colonization and phosphorus status. *Annals of Botany*, 71(1), 1-10. doi: 10.1006/anbo.1993.1001
- Eissenstat, D. M., Kucharski, J. M., Zadworny, M., Adams, T. S., & Koide, R. T. (2015). Linking root traits to nutrient foraging in arbuscular mycorrhizal trees in a temperate forest. *New Phytologist*, 208(1), 114–124. doi: 10.1111/nph.13451
- Eissenstat, D. M., & Yanai, R. D. (1997). The ecology of root lifespan. In M. Begon & A. H. Fitter (Eds.), *Advances in Ecological Research* (Vol. 27, pp. 1–60). Academic Press. doi: 10.1016/S0065-2504(08)60005-7
- Elmerich, C., & Newton, W. E. (2007). *Associative and endophytic nitrogen-fixing bacteria and cyanobacterial associations*. Dordrecht: Springer Netherlands. doi: 10.1007/1-4020-3546-2
- Erktan, A., Roumet, C., Bouchet, D., Stokes, A., Paillet, F., & Munoz, F. (2018). Two dimensions define the variation of fine root traits across plant communities under the joint influence of ecological succession and annual mowing. *Journal of Ecology*, 106(5), 2031–2042. doi: 10.1111/1365-2745.12953
- Fan, M., Zhu, J., Richards, C., Brown, K. M., & Lynch, J. P. (2003). Physiological roles for aerenchyma in phosphorus-stressed roots. *Functional Plant Biology*, 30(5), 493–506. doi: 10.1071/FP03046
- Farrar, J. F., & Jones, D. L. (2000). The control of carbon acquisition by roots. *New Phytologist*, 147(1), 43–53. doi: 10.1046/j.1469-8137.2000.00688.x
- Fitter, A. H. (1991). Costs and benefits of mycorrhizas: implications for functioning under natural conditions. *Experientia*, 47, 350–355. doi: 10.1007/BF01972076
- Flores, O., Garnier, E., Wright, I. J., Reich, P. B., Pierce, S., Diaz, S., Pakeman, R. J., Rusch, G. M., Bernard-Verdier, M., Testi, B., Bakker, J. P., Bekker, R. M., Cerabolini, B. E. L., Ceriani, R. M., Cornu, G., Cruz, P., Delcamp, M., Dolezal, J., Eriksson, O., Fayolle, A., Freitas, H., Golodets, C., Gourlet-Fleury, S., Hodgson, J. G., Brusa, G., Kleyer, M., Kunzmann, D., Lavorel, S., Papanastasis, V. P., Pérez-Harguindeguy, N., Vendramini, F., & Weiher, E.

- (2014). An evolutionary perspective on leaf economics: Phylogenetics of leaf mass per area in vascular plants. *Ecology and Evolution*, 4(14), 2799–2811. doi: 10.1002/ece3.1087
- 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. *Journal of Vegetation Science*, 27(4), 749–758. doi: 10.1111/jvs.12405
- Fort, F., & Freschet, G. T. (2020). Plant ecological indicator values as predictors of fine-root trait variations. *Journal of Ecology*, 108(4), 1565–1577. doi: 10.1111/1365-2745.13368
- Freschet, G. T., Bellingham, P. J., Lyver, P. O., Bonner, K. I., & Wardle, D. A. (2013). Plasticity in above- and belowground resource acquisition traits in response to single and multiple environmental factors in three tree species. *Ecology and Evolution*, 3(4), 1065–1078. doi: 10.1002/ece3.520
- Freschet, G. T., Cornelissen, J. H. C., van Logtestijn, R. S. P., & Aerts, R. (2010). Evidence of the ‘plant economics spectrum’ in a subarctic flora. *Journal of Ecology*, 98(2), 362–373. doi: 10.1111/j.1365-2745.2009.01615.x
- Freschet, G. T., Roumet, C., Comas, L. H., Weemstra, M., Bengough, A. G., Rewald, B., Bardgett, R. D., De Deyn, G. B., Johnson, D., Klimešová, J., Lukac, M., McCormack, M. L., Meier, I. C., Pagès, L., Poorter, H., Prieto, I., Wurzbürger, N., Zadworny, M., Bagniewska-Zadworna, A., Blancaflor, E. B., Brunner, I., Gessler, A., Hobbie, S. E., Iversen, C. M., Mommer, L., Picon-Cochard, C., Postma, J. A., Rose, L., Ryser, P., Scherer-Lorenzen, M., Soudzilovskaia, N.A., Sun, T., Valverde-Barrantes, O. J., Weigelt, A., York, L. M., & Stokes, A. (2021). Root traits as drivers of plant and ecosystem functioning: Current understanding, pitfalls and future research needs. *New Phytologist*, 232(3), 1123–1158. doi: 10.1111/nph.17072
- Freschet, G. T., Swart, E. M., & Cornelissen, J. H. C. (2015). Integrated plant phenotypic responses to contrasting above- and below-ground resources: Key roles of specific leaf area and root mass fraction. *New Phytologist*, 206(4), 1247–1260. doi: 10.1111/nph.13352

- Freschet, G. T., Valverde-Barrantes, O. J., Tucker, C. M., Craine, J. M., McCormack, M. L., Violle, C., Fort, F., Blackwood, C. B., Urban-Mead, K. R., Iversen, C. M., Bonis, A., Comas, L. H., Cornelissen, J. H. C., Dong, M., Guo, D., Hobbie, S.E., Holdaway, R. J., Kembel, S. W., Makita, N., Onipchenko, V. G., Picon-Cochard, C., Reich, P. B., de la Riva, E. G., Smith, S.W, Soudzilovskaia, N. A., Tjoelker, M. G., Wardle, D. A., & Roumet, C. (2017). Climate, soil and plant functional types as drivers of global fine-root trait variation. *Journal of Ecology*, 105(5), 1182–1196. doi: 10.1111/1365-2745.12769
- Freschet G. T., Roumet C., & Treseder K. (2017). Sampling roots to capture plant and soil functions. *Functional Ecology*, 31(8), 1506–1518. doi: 10.1111/1365-2435.12883
- Friese, C. F., & Allen, M. F. (1991). The spread of VA mycorrhizal fungal hyphae in the soil: Inoculum types and external hyphal architecture. *Mycologia*, 83(4), 409–418. doi: 10.1080/00275514.1991.1202
- Funayama-Noguchi, S., Shibata, M., Noguchi, K., & Terashima, I. (2021). Effects of root morphology, respiration and carboxylate exudation on carbon economy in two non-mycorrhizal lupines under phosphorus deficiency. *Plant, Cell & Environment*, 44(2), 598–612. doi: 10.1111/pce.13925
- Galvani, A. P., Bauch, C. T., Anand, M., Singer, B. H., & Levin, S. A. (2016). Human–environment interactions in population and ecosystem health. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(51), 14502–14506. doi: 10.1073/pnas.1618138113
- Gavito, M. E., Jakobsen, I., Mikkelsen, T. N., & Mora, F. (2019). Direct evidence for modulation of photosynthesis by an arbuscular mycorrhiza-induced carbon sink strength. *New Phytologist*, 223(2), 896–907. doi: 10.1111/nph.15806
- George, T. S., Fransson, A.-M., Hammond, J. P., & White, P. J. (2010). Phosphorus nutrition: Rhizosphere processes, plant response and adaptations. In E. Bünemann, A. Oberson, & E. Frossard (Eds.), *Phosphorus in action: Biological processes in soil phosphorus cycling* (pp. 245–271). Berlin, Heidelberg: Springer. doi: 10.1007/978-3-642-15271-9_10

- Giardina, C. P., Huffman, S., Binkley, D., & Caldwell, B. A. (1995). Alders increase soil phosphorus availability in a Douglas-fir plantation. *Canadian Journal of Forest Research*, 25(10), 1652–1657. doi: 10.1139/x95-179
- Götzenberger, L., de Bello, F., Bråthen, K. A., Davison, J., Dubuis, A., Guisan, A., Lepš, J., Lindborg, R., Moora, M., Pärtel, M., Pellissier, L., Pottier, J., Vittoz, P., Zobel, K., & Zobel, M. (2012). Ecological assembly rules in plant communities—approaches, patterns and prospects. *Biological Reviews*, 87(1), 111–127. doi: 10.1111/j.1469-185X.2011.00187.x
- Graham, J. H., & Abbott, L. K. (2000). Wheat responses to aggressive and non-aggressive arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant and Soil*, 220(1), 207–218. doi: 10.1023/A:1004709209009
- Grime, J. P. (1977). Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist*, 111(982), 1169–1194. doi: 10.1086/283244open_in_new
- Grime, J. P. (1979). *Plant strategies and vegetation processes*. John Wiley and Sons, New York, NY.
- Grime, J. P., Campbell, B. D., Mackey, J. M. L., & Crick, J. C. (1991). Root plasticity, nitrogen capture and competitive ability. In D. Atkinson (Ed.) *Plant root growth: An ecological perspective*. Oxford. Blackwell Scientific Publications.
- Gu, J., Xu, Y., Dong, X., Wang, H., & Wang, Z. (2014). Root diameter variations explained by anatomy and phylogeny of 50 tropical and temperate tree species. *Tree Physiology*, 34(4), 415–425. doi: 10.1093/treephys/tpu019
- Gu, J., Yu, S., Sun, Y., Wang, Z., & Guo, D. (2011). Influence of root structure on root survivorship: an analysis of 18 tree species using a minirhizotron method. *Ecological Research* 26: 755–762. doi: 10.1007/s11284-011-0833-4
- Guilbeault-Mayers, X., Turner, B. L., & Laliberté, E. (2020). Greater root phosphatase activity of tropical trees at low phosphorus despite strong variation among species. *Ecology*, 101(8), e03090. doi: 10.1002/ecy.3090

- Guo, D., Xia, M., Wei, X., Chang, W., Liu, Y., & Wang, Z. (2008). Anatomical traits associated with absorption and mycorrhizal colonization are linked to root branch order in twenty-three Chinese temperate tree species. *New Phytologist*, 180(3), 673–683. doi: 10.1111/j.1469-8137.2008.02573.x
- Gutschick, V. P. (1981). Evolved strategies in nitrogen acquisition by plants. *The American Naturalist*, 118(5), 607–637. doi: 10.1086/283858
- Hallett, P. D., Marin, M., Bending, G. D., George, T. S., Collins, C. D., & Otten, W. (2022). Building soil sustainability from root–soil interface traits. *Trends in Plant Science*, 27(7), 688–698. doi: 10.1016/j.tplants.2022.01.010
- Han, M., Chen, Y., Li, R., Yu, M., Fu, L., Li, S., Su, J. & Zhu, B. (2022). Root phosphatase activity aligns with the collaboration gradient of the root economics space. *New Phytologist*, 234(3), 837–849. doi: 10.1111/nph.17906
- Han, M., Sun, L., Gan, D., Fu, L., & Zhu, B. (2020). Root functional traits are key determinants of the rhizosphere effect on soil organic matter decomposition across 14 temperate hardwood species. *Soil Biology and Biochemistry*, 151, 108019. doi: 10.1016/j.soilbio.2020.108019
- Harden, J. W. (1982). A quantitative index of soil development from field descriptions: Examples from a chronosequence in central California. *Geoderma*, 28(1), 1–28. doi: 10.1016/0016-7061(82)90037-4
- Hartnett, D. C., & Wilson, G. W. T. (1999). Mycorrhizae influence plant community structure and diversity in tallgrass prairie. *Ecology*, 80(4), 1187–1195. doi: 10.1890/0012-9658(1999)080[1187:MIPCSA]2.0.CO;2
- Hayes, P., Turner, B. L., Lambers, H., & Laliberté, E. (2014). Foliar nutrient concentrations and resorption efficiency in plants of contrasting nutrient-acquisition strategies along a 2-million-year dune chronosequence. *Journal of Ecology*, 102(2), 396–410. doi: 10.1111/1365-2745.12196
- Hendrick, R. L., & Pregitzer, K. S. (1993). Patterns of fine root mortality in two sugar maple forests. *Nature*, 361(6407), 59–61. doi: 10.1038/361059a0

- Hendricks, J. J., Aber, J. D., Nadelhoffer, K. J., & Hallett, R. D. (2000). Nitrogen controls on fine root substrate quality in temperate forest ecosystems. *Ecosystems*, 3(1), 57–69. doi: 10.1007/s100210000010
- Herre, E. A., Mejía, L. C., Kyllö, D. A., Rojas, E., Maynard, Z., Butler, A., & Bael, S. A. V. (2007). Ecological implications of anti-pathogen effects of tropical fungal endophytes and mycorrhizae. *Ecology*, 88(3), 550–558. doi: 10.1890/05-1606
- Hodge, A. (2004). The plastic plant: Root responses to heterogeneous supplies of nutrients. *New Phytologist*, 162(1), 9–24. doi: 10.1111/j.1469-8137.2004.01015.x
- Hodge, A., & Fitter, A. H. (2010). Substantial nitrogen acquisition by arbuscular mycorrhizal fungi from organic material has implications for N cycling. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(31), 13754–13759. doi: 10.1073/pnas.1005874107
- Hofmann, K., Heuck, C., & Spohn, M. (2016). Phosphorus resorption by young beech trees and soil phosphatase activity as dependent on phosphorus availability. *Oecologia*, 181(2), 369–379. doi: 10.1007/s00442-016-3581-x
- Holdaway, R. J., Richardson, S. J., Dickie, I. A., Peltzer, D. A., & Coomes, D. A. (2011). Species- and community-level patterns in fine root traits along a 120,000-year soil chronosequence in temperate rain forest. *Journal of Ecology*, 99(4), 954–963. doi: 10.1111/j.1365-2745.2011.01821.x
- Honvault, N., Houben, D., Nobile, C., Firmin, S., Lambers, H., & Faucon, M.-P. (2021). Tradeoffs among phosphorus-acquisition root traits of crop species for agroecological intensification. *Plant and Soil*, 461(1), 137–150. doi: 10.1007/s11104-020-04584-3
- Hothorn, T., Bretz, F., & Westfall, P. (2008). Simultaneous Inference in General Parametric Models. *Biometrical Journal*, 50(3), 346–363. doi: 10.1002/bimj.200810425
- Houlton, B. Z., Wang, Y.-P., Vitousek, P. M., & Field, C. B. (2008). A unifying framework for dinitrogen fixation in the terrestrial biosphere. *Nature*, 454(7202), 327–330. doi: 10.1038/nature07028

- Huang, G., Hayes, P. E., Ryan, M. H., Pang, J., & Lambers, H. (2017). Peppermint trees shift their phosphorus-acquisition strategy along a strong gradient of plant-available phosphorus by increasing their transpiration at very low phosphorus availability. *Oecologia*, 185(3), 387–400. doi: 10.1007/s00442-017-3961-x
- Huang, G., Zhao, X., Zhao, H., Huang, Y., & Zuo, X. (2010). Linking root morphology, longevity and function to root branch order: A case study in three shrubs. *Plant and Soil*, 336(1), 197–208. doi: 10.1007/s11104-010-0466-3
- Huggett, R. J. (1998). Soil chronosequences, soil development, and soil evolution: A critical review. *Catena*, 32(3), 155–172. doi: 10.1016/S0341-8162(98)00053-8
- Jackson, R. B., Manwaring, J. H., & Caldwell, M. M. (1990). Rapid physiological adjustment of roots to localized soil enrichment. *Nature*, 344(6261), 58–60. doi: 10.1038/344058a0
- Jager, M. M., Richardson, S. J., Bellingham, P. J., Clearwater, M. J., & Laughlin, D. C. (2015). Soil fertility induces coordinated responses of multiple independent functional traits. *Journal of Ecology*, 103(2), 374–385. doi: 10.1111/1365-2745.12366
- Jakobsen, I., Abbott, L. K., & Robson, A. D. (1992). External hyphae of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi associated with *Trifolium subterraneum* L. *New Phytologist*, 120(3), 371–380. doi: 10.1111/j.1469-8137.1992.tb01077.x
- Jakobsen, I., & Rosendahl, L. (1990). Carbon flow into soil and external hyphae from roots of mycorrhizal cucumber plants. *New Phytologist*, 115(1), 77-83. doi: 10.1111/j.1469-8137.1990.tb00924.x
- Jenny, H. (1994). *Factors of soil formation: A system of quantitative pedology*. New York: Dover.
- John, R., Dalling, J. W., Harms, K. E., Yavitt, J. B., Stallard, R. F., Mirabello, M., Hubbell, S. P., Valencia, R., Navarrete, H., Vallejo, M. & Foster, R. B. (2007). Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(3), 864–869. doi: 10.1073/pnas.0604666104

- Johnson, N. C. (2010). Resource stoichiometry elucidates the structure and function of arbuscular mycorrhizas across scales. *New Phytologist*, 185(3), 631–647. doi: 10.1111/j.1469-8137.2009.03110.x
- Johnson, N. C., & Gehring, C. A. (2007). Mycorrhizas: Symbiotic mediators of rhizosphere and ecosystem processes. In Z. G. Cardon & J. L. Whitbeck (Eds.), *The Rhizosphere* (pp. 73–100). Burlington: Academic Press. doi: 10.1016/B978-012088775-0/50006-9
- Johnson, N. C., Graham, J. H., & Smith, F. A. (1997). Functioning of mycorrhizal associations along the mutualism–parasitism continuum. *New Phytologist*, 135(4), 575–585. doi: 10.1046/j.1469-8137.1997.00729.x
- Johnson, N. C., Wilson, G. W., Bowker, M. A., Wilson, J. A., & Miller, R. M. (2010). Resource limitation is a driver of local adaptation in mycorrhizal symbioses. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(5), 2093–2098. doi: 10.1073/pnas.0906710107
- Johnson, N. C., Wilson, G. W. T., Wilson, J. A., Miller, R. M., & Bowker, M. A. (2014). Mycorrhizal phenotypes and the law of the minimum. *New Phytologist*, 205(4), 1473–1484. doi: 10.1111/nph.13172
- Jungk, A. (2001). Root hairs and the acquisition of plant nutrients from soil. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 164(2), 121–129. doi: 10.1002/1522-2624(200104)164:2<121::AID-JPLN121>3.0.CO;2-6
- Kaschuk, G., Kuyper, T. W., Leffelaar, P. A., Hungria, M., & Giller, K. E. (2009). Are the rates of photosynthesis stimulated by the carbon sink strength of rhizobial and arbuscular mycorrhizal symbioses? *Soil Biology and Biochemistry*, 41(6), 1233–1244. doi: 10.1016/j.soilbio.2009.03.005
- Katznelson, J. (1977). Phosphorus in the soil-plant-animal ecosystem. *Oecologia*, 26(4), 325–334. doi: 10.1007/BF00345532
- Keddy, P. A. (1992). Assembly and response rules: Two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, 3(2), 157–164. doi: 10.2307/3235676

- Keller, A. B., Reed, S. C., Townsend, A. R., & Cleveland, C. C. (2013). Effects of canopy tree species on belowground biogeochemistry in a lowland wet tropical forest. *Soil Biology and Biochemistry*, 58, 61–69. doi: 10.1016/j.soilbio.2012.10.041
- Kendrick, G. W., Wyrwoll, K. H., Szabo, B. J. (1991). Pliocene-Pleistocene coastal events and history along the western margin of Australia. *Quaternary Science Reviews* 10(5): 419-439. doi: 10.1016/0277-3791(91)90005-F
- Kirschbaum, M. U. F. (1995). The temperature dependence of soil organic matter decomposition, and the effect of global warming on soil organic C storage. *Soil Biology and Biochemistry*, 27(6), 753–760. doi: 10.1016/0038-0717(94)00242-S
- Kitayama, K. (2013). The activities of soil and root acid phosphatase in the nine tropical rain forests that differ in phosphorus availability on Mount Kinabalu, Borneo. *Plant and Soil*, 367(1–2), 215–224. doi: 10.1007/s11104-013-1624-1
- Klironomos, J. N. (2003). Variation in plant response to native and exotic arbuscular mycorrhizal fungi. *Ecology*, 84(9), 2292–2301. doi: 10.1890/02-0413
- Koide R. T., & Kabir, Z. (2002). Extraradical hyphae of the mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* can hydrolyse organic phosphate. *New Phytologist*, 148(3), 511–517. doi: 10.1046/j.1469-8137.2000.00776.x
- 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(3), 863–872. doi: 10.1111/nph.12842
- Kong, D., Wang, J., Wu, H., Valverde-Barrantes, O.J., Wang, R., Zeng, H., Kardol, P., Zhang, H. & Feng, Y. (2019). Nonlinearity of root trait relationships and the root economics spectrum. *Nature Communications*, 10(1), 1–9. doi: 10.1038/s41467-019-10245-6
- Kramer-Walter, K. R., Bellingham, P. J., Millar, T. R., Smissen, R. D., Richardson, S. J., & Laughlin, D. C. (2016). Root traits are multidimensional: Specific root length is independent from root tissue density and the plant economic spectrum. *Journal of Ecology*, 104(5), 1299–1310. doi: 10.1111/1365-2745.12562

- Laliberté, E., Lambers, H., Burgess, T. I., & Wright, S. J. (2015). Phosphorus limitation, soil-borne pathogens and the coexistence of plant species in hyperdiverse forests and shrublands. *New Phytologist*, 206(2), 507–521. doi: 10.1111/nph.13203
- Laliberté, E. (2017). Below-ground frontiers in trait-based plant ecology. *New Phytologist*, 213(4), 1597–1603. doi: 10.1111/nph.14247
- Laliberté, E., Shipley, B., Norton, D. A., & Scott, D. (2012). Which plant traits determine abundance under long-term shifts in soil resource availability and grazing intensity? *Journal of Ecology*, 100(3), 662–677. doi: 10.1111/j.1365-2745.2011.01947.x
- Laliberté, E., Turner, B. L., Costes, T., Pearse, S. J., Wyrwoll, K.-H., Zemunik, G., & Lambers, H. (2012). Experimental assessment of nutrient limitation along a 2-million year dune chronosequence in the south-western Australia biodiversity hotspot. *Journal of Ecology*, 100(3), 631–642.
- Lambers, H. (1993). Rising CO₂, secondary plant metabolism, plant-herbivore interactions and litter decomposition. In J. Rozema, H. Lambers, S. C. Van de Geijn, & M. L. Cambridge (Eds.), *CO₂ and biosphere* (pp. 263–271). Dordrecht: Springer Netherlands. doi: 10.1007/978-94-011-1797-5_17
- Lambers, H., Albornoz, F. E., Arruda, A. J., Barker, T., Finnegan, P. M., Gille, C., Gooding, H., Png, G. K., Ranathunge, K. & Zhong, H. (2019). Nutrient-acquisition strategies. In H. Lambers (Ed), *A jewel in the crown of a global biodiversity hotspot*. Perth: Kwongan Foundation and the Western Australian Naturalists' Club Inc. 227–48.
- Lambers, H., Albornoz, F., Kotula, L., Laliberté, E., Ranathunge, K., Teste, F. P., & Zemunik, G. (2018). How belowground interactions contribute to the coexistence of mycorrhizal and non-mycorrhizal species in severely phosphorus-impooverished hyperdiverse ecosystems. *Plant and Soil*, 424(1), 11–33. doi: 10.1007/s11104-017-3427-2
- Lambers, H., Brundrett, M. C., Raven, J. A., & Hopper, S. D. (2011). Plant mineral nutrition in ancient landscapes: High plant species diversity on infertile soils is linked to functional

diversity for nutritional strategies. *Plant and Soil*, 348(1–2), 7. doi: 10.1007/s11104-011-0977-6

Lambers, H., & Oliveira, R. S. (2019). *Plant physiological ecology* (Third Edition). Cham: Springer International Publishing. doi: 10.1007/978-3-030-29639-1

Lambers, H., Hayes, P. E., Laliberté, E., Oliveira, R. S., & Turner, B. L. (2015a). Leaf manganese accumulation and phosphorus-acquisition efficiency. *Oreal*, 20(2), 83–90. doi: 10.1016/j.tplants.2014.10.007

Lambers, H., Martinoia, E., & Renton, M. (2015b). Plant adaptations to severely phosphorus-impooverished soils. *Current Opinion in Plant Biology*, 25, 23–31. doi: 10.1016/j.pbi.2015.04.002

Lambers, H., & Poorter, H. (1992). Inherent variation in growth rate between higher plants: A search for physiological causes and ecological consequences. In M. Begon & A. H. Fitter (Eds.), *Advances in Ecological Research* (Vol. 23, pp. 187–261). Academic Press. doi: 10.1016/S0065-2504(08)60148-8

Lambers, H., Raven, J., Shaver, G., & Smith, S. (2008). Plant nutrient-acquisition strategies change with soil age. *Trends in Ecology & Evolution*, 23(2), 95–103. doi: 10.1016/j.tree.2007.10.008

Lambers, H., Shane, M. W., Cramer, M. D., Pearse, S. J., & Veneklaas, E. J. (2006). Root structure and functioning for efficient acquisition of phosphorus: Matching morphological and physiological traits. *Annals of Botany*, 98(4), 693–713. doi: 10.1093/aob/mcl114

Lambers, H., & Teste, F. P. (2013). Interactions between arbuscular mycorrhizal and non-mycorrhizal plants: Do non-mycorrhizal species at both extremes of nutrient availability play the same game? *Plant, Cell & Environment*, 36(11), 1911–1915. doi: 10.1111/pce.12117

Laughlin, D. C. (2014). The intrinsic dimensionality of plant traits and its relevance to community assembly. *Journal of Ecology*, 102(1), 186–193. doi: 10.1111/1365-2745.12187

- Laughlin, D. C., Joshi, C., van Bodegom, P. M., Bastow, Z. A., & Fulé, P. Z. (2012). A predictive model of community assembly that incorporates intraspecific trait variation. *Ecology Letters*, 15(11), 1291–1299. doi: 10.1111/j.1461-0248.2012.01852.x
- Laughlin, D. C., & Laughlin, D. E. (2013). Advances in modeling trait-based plant community assembly. *Trends in Plant Science*, 18(10), 584–593. doi: 10.1016/j.tplants.2013.04.012
- Laughlin, D. C., Mommer, L., Sabatini, F. M., Bruelheide, H., Kuyper, T. W., McCormack, M. L., Bergmann, J., Freschet, G. T., Guerrero-Ramírez, N. R., Iversen, C. M., Kattge, J., Meier, I. C., Poorter, H., Roumet, C., Semchenko, M., Sweeney, C. J., Valverde-Barrantes, O. J., van der Plas, F., van Ruijven, J., York, L. M., Aubin, I., Burge, O. R., Byun, C., Čušterevska, R., Dengler, J., Forey, E., Guerin, G. R., Hérault, B., Jackson, R. B., Karger, D. N., Lenoir, J., Lysenko, T., Meir, P., Niinemets, Ü, Ozinga, W. A., Peñuelas, J., Reich, P. B., Schmidt, M., Schrod, F., Velázquez, E., & Weigelt, A. (2021). Root traits explain plant species distributions along climatic gradients yet challenge the nature of ecological trade-offs. *Nature Ecology & Evolution*, 5(8), 1123–1134. doi: 10.1038/s41559-021-01471-7
- Lavorel, S., & Garnier, E. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: Revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, 16(5), 545–556. doi: 10.1046/j.1365-2435.2002.00664.x
- Legendre, P., & Legendre, L. (2012). *Numerical ecology*. 3rd Edition. Elsevier.
- Leigh, J., Hodge, A., & Fitter, A. H. (2009). Arbuscular mycorrhizal fungi can transfer substantial amounts of nitrogen to their host plant from organic material. *New Phytologist*, 181(1), 199–207. doi: 10.1111/j.1469-8137.2008.02630.x
- Lenth, R. (2020). *Emmeans: Estimated marginal means, aka least-squares means*. R package version 1.5.1. <https://CRAN.R-project.org/package=emmeans>
- Leopold, D. R. (2016). Ericoid fungal diversity: Challenges and opportunities for mycorrhizal research. *Fungal Ecology*, 24, 114–123. doi: 10.1016/j.funeco.2016.07.004

- Li, F., Hu, H., McCormlack, M. L., Feng, D. F., Liu, X., & Bao, W. (2019). Community-level economics spectrum of fine-roots driven by nutrient limitations in subalpine forests. *Journal of Ecology*, 107(3), 1238–1249. doi: 10.1111/1365-2745.13125
- Li, L., Liu, C., & Lian, X. (2010). Gene expression profiles in rice roots under low phosphorus stress. *Plant molecular biology*, 72, 423–432. doi: 10.1007/s11103-009-9580-0
- Li, M., Shinano, T., & Tadano, T. (1997). Distribution of exudates of lupin roots in the rhizosphere under phosphorus deficient conditions. *Soil Science and Plant Nutrition*, 43(1), 237–245. doi: 10.1080/00380768.1997.10414731
- Li, X.-L., George, E., & Marschner, H. (1991). Extension of the phosphorus depletion zone in VA-mycorrhizal white clover in a calcareous soil. *Plant and Soil*, 136(1), 41–48. doi: 10.1007/BF02465218
- Liese, R., Alings, K., & Meier, I. C. (2017). Root branching is a leading root trait of the plant economics spectrum in temperate trees. *Frontiers in Plant Science*, 8, 315. doi: 10.3389/fpls.2017.00315
- Liu, B., Li, H., Zhu, B., Koide, R. T., Eissenstat, D. M., & Guo, D. (2015). Complementarity in nutrient foraging strategies of absorptive fine roots and arbuscular mycorrhizal fungi across 14 coexisting subtropical tree species. *New Phytologist*, 208(1), 125–136. doi: 10.1111/nph.13434
- Liu, G., Freschet, G. T., Pan, X., Cornelissen, J. H. C., Li, Y., & Dong, M. (2010). Coordinated variation in leaf and root traits across multiple spatial scales in Chinese semi-arid and arid ecosystems. *New Phytologist*, 188(2), 543–553. doi: 10.1111/j.1469-8137.2010.03388.x
- Lugli, L. F., Andersen, K. M., Aragão, L. E. O. C., Cordeiro, A. L., Cunha, H. F. V., Fuchslueger, L., Meir, P., Mercado, L. M., Oblitas, E., Quesada, C. A., Rosa, J. S., Schaap, K. J., Valverde-Barrantes, O. J., & Hartley, I. P. (2019). Multiple phosphorus acquisition strategies adopted by fine roots in low-fertility soils in Central Amazonia. *Plant and Soil*. doi: 10.1007/s11104-019-03963-9

- Lugli, L. F., Rosa, J. S., Andersen, K. M., Di Ponzio, R., Almeida, R. V., Pires, M., Cordeiro, A. L., Cunha, H. F. V., Martins, N. P., Assis, R. L., Moraes, A. C. M., Souza, S. T., Aragão, L. E.O.C., Camargo, J. L., Fuchslueger, L., Schaap, K. J., Valverde-Barrantes, O. J., Meir, P., Quesada, C. A., Mercado, L. M., & Hartley, I. P. (2021). Rapid responses of root traits and productivity to phosphorus and cation additions in a tropical lowland forest in Amazonia. *New Phytologist*, 230(1), 116–128. doi: 10.1111/nph.17154
- Lynch, J. P. (2019). Root phenotypes for improved nutrient capture: An underexploited opportunity for global agriculture. *New Phytologist*, 223(2), 548–564. doi: 10.1111/nph.15738
- Lynch, J. P., & Brown, K. M. (2001). Topsoil foraging – an architectural adaptation of plants to low phosphorus availability. *Plant and Soil*, 237(2), 225–237. doi: 10.1023/A:1013324727040
- Lynch, J. P., & Ho, M. D. (2005). Rhizoeconomics: Carbon costs of phosphorus acquisition. *Plant and Soil*, 269(1–2), 45–56. doi: 10.1007/s11104-004-1096-4
- Ma, X., Geng, Q., Zhang, H., Bian, C., Chen, H. Y. H., Jiang, D., & Xu, X. (2021). Global negative effects of nutrient enrichment on arbuscular mycorrhizal fungi, plant diversity and ecosystem multifunctionality. *New Phytologist*, 229(5), 2957–2969. doi: 10.1111/nph.17077
- Ma, X., Li, X., & Ludewig, U. (2021). Arbuscular mycorrhizal colonization outcompetes root hairs in maize under low phosphorus availability. *Annals of Botany*, 127(1), 155–166. doi: 10.1093/aob/mcaa159
- Ma, Z., Guo, D., Xu, X., Lu, M., Bardgett, R. D., Eissenstat, D. M., McCormack, M. L., & Hedin, L. O. (2018). Evolutionary history resolves global organization of root functional traits. *Nature*, 555(7694), 94–97. doi: 10.1038/nature25783
- Margalef, O., Sardans, J., Fernández-Martínez, M., Molowny-Horas, R., Janssens, I.A., Ciais, P., Goll, D., Richter, A., Obersteiner, M., Asensio, D., & Peñuelas, J. (2017). Global patterns of phosphatase activity in natural soils, *Scientific Reports*, 7, 1337. doi: 10.1038/s41598-017-01418-8

- Marklein, A. R., & Houlton, B. Z. (2011). Nitrogen inputs accelerate phosphorus cycling rates across a wide variety of terrestrial ecosystems. *New Phytologist*, 193(3), 696–704. doi: 10.1111/j.1469-8137.2011.03967.x
- Marks, C. O., & Lechowicz, M. J. (2006). Alternative designs and the evolution of functional diversity. *The American Naturalist*, 167(1), 55–66. doi: 10.1086/498276
- Marschner, H., & Dell, B. (1994). Nutrient uptake in mycorrhizal symbiosis. *Plant and Soil*, 159(1), 89–102. doi: 10.1007/BF00000098
- Marx, D. H. (1972). Ectomycorrhizae as biological deterrents to pathogenic root infections. *Annual review of phytopathology*, 10(1), 429–454. doi: 10.1146/annurev.py.10.090172.002241
- Materechera, S. A., Dexter, A. R., & Alston, A. M. (1991). Penetration of very strong soils by seedling roots of different plant species. *Plant and Soil*, 135(1), 31–41. doi: 10.1007/BF00014776
- McCormack, M. L., Adams, T. S., Smithwick, E. A. H., & Eissenstat, D. M. (2012). Predicting fine root lifespan from plant functional traits in temperate trees. *New Phytologist*, 195(4), 823–831. doi: 10.1111/j.1469-8137.2012.04198.x
- McCormack, M. L., Dickie, I. A., Eissenstat, D. M., Fahey, T. J., Fernandez, C. W., Guo, D., Helmisaari, H-S., Hobbie, E. A., Iversen, C. M., Jackson, R. B., Leppälampi-Kujansuu, J., Norby, R. J., Phillips, R. P., Pregitzer, K. S., Pritchard, S. G., Rewald, B., & Zadworny, M. (2015). Redefining fine roots improves understanding of below-ground contributions to terrestrial biosphere processes. *New Phytologist*, 207(3), 505–518. doi: 10.1111/nph.13363
- McCormack, M. L., & Iversen, C. M. (2019). Physical and functional constraints on viable belowground acquisition strategies. *Frontiers in Plant Science*, 10. doi: 10.3389/fpls.2019.01215
- McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E., & Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, 21(4), 178–185. doi: 10.1016/j.tree.2006.02.002

- McKane, R. B., Johnson, L. C., Shaver, G. R., Nadelhoffer, K. J., Rastetter, E. B., Fry, B., Giblin, A. E., Kielland, K., Kwiatkowski, B. L., Laundre, J. A. & Murray, G. (2002). Resource-based niches provide a basis for plant species diversity and dominance in arctic tundra. *Nature*, 415(6867), 68–71. doi: 10.1038/415068a
- McKey, D. (1994). Legumes and nitrogen: The evolutionary ecology of a nitrogen-demanding lifestyle. In *Advances in Legume Systematics 5: The Nitrogen Factor* (pp. 211–228). Kew: Royal Botanic Gardens.
- Meier, I. C., Tückmantel, T., Heitkötter, J., Müller, K., Preusser, S., Wrobel, T. J., Kandeler, E., Marschner, B. & Leuschner, C. (2020). Root exudation of mature beech forests across a nutrient availability gradient: The role of root morphology and fungal activity. *New Phytologist*, 226(2), 583–594. doi: 10.1111/nph.16389
- Nadelhoffer, K. J. (2000). The potential effects of nitrogen deposition on fine-root production in forest ecosystems. *New Phytologist*, 147(1), 131–139. doi: 10.1046/j.1469-8137.2000.00677.x
- Nannipieri, P., Giagnoni, L., Landi, L., & Renella, G. (2011). Role of phosphatase enzymes in soil. In *Soil Biology. Phosphorus in Action* (pp. 215–243). Springer, Berlin, Heidelberg. doi: 10.1007/978-3-642-15271-9_9
- Nasto, M. K., Alvarez-Clare, S., Lekberg, Y., Sullivan, B. W., Townsend, A. R., & Cleveland, C. C. (2014). Interactions among nitrogen fixation and soil phosphorus acquisition strategies in lowland tropical rain forests. *Ecology Letters*, 17(10), 1282–1289. doi: 10.1111/ele.12335
- Newsham, K. K., Fitter, A. H., & Watkinson, A. R. (1995). Multi-functionality and biodiversity in arbuscular mycorrhizas. *Trends in Ecology & Evolution*, 10(10), 407–411. doi: 10.1016/S0169-5347(00)89157-0
- Nuruzzaman, M., Lambers, H., Bolland, M. D. A., & Veneklaas, E. J. (2006). Distribution of carboxylates and acid phosphatase and depletion of different phosphorus fractions in the rhizosphere of a cereal and three grain legumes. *Plant and Soil*, 281(1–2), 109–120. doi: 10.1007/s11104-005-3936-2

- O'Brien, E. E., Brown, J. S., & Moll, J. D. (2007). Roots in space: a spatially explicit model for below-ground competition in plants. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1612), 929-935. doi: 10.1098/rspb.2006.0113
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., Minchin, P. R., O'hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P. & Stevens, M. H. H. (2020). *vegan: Community Ecology Package (Version 2.5-7)*. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Olander, L. P., & Vitousek, P. M. (2000). Regulation of soil phosphatase and chitinase activity by N and P availability. *Biogeochemistry*, 49(2), 175–191. doi: 10.1023/A:1006316117817
- Ordoñez, J. C., Van Bodegom, P. M., Witte, J.-P. M., Wright, I. J., Reich, P. B., & Aerts, R. (2009). A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility. *Global Ecology and Biogeography*, 18(2), 137–149. doi: 10.1111/j.1466-8238.2008.00441.x
- Ostonen, I., Püttsepp, Ü., Biel, C., Alberton, O., Bakker, M. R., Löhmus, K., Majdi, H., Metcalfe, D., Olsthoorn, A. F. M., Pronk, A., Vanguelova, E., Weih, M., & Brunner, I. (2007). Specific root length as an indicator of environmental change. *Plant Biosystems - An international journal dealing with all aspects of plant biology*, 141(3), 426–442. doi: 10.1080/11263500701626069
- Palmiotto, P. A., Davies, S. J., Vogt, K. A., Ashton, M. S., Vogt, D. J., & Ashton, P. S. (2004). Soil-related habitat specialization in dipterocarp rain forest tree species in Borneo. *Journal of Ecology*, 92(4), 609–623. doi: 10.1111/j.0022-0477.2004.00894.x
- Parasquive, V., Brisson, J., Guilbeault-Mayers, X., Laliberté, E., & Chagnon, P. L. (2023). Contrasted root trait responses between saplings of an arbuscular and an ectomycorrhizal tree species in open field compared to forest conditions. *Journal of Ecology*. 111(8), 1700-1710. doi: 10.1111/1365-2745.14137
- Patreze, C. M., & Cordeiro, L. (2004). Nitrogen-fixing and vesicular–arbuscular mycorrhizal symbioses in some tropical legume trees of tribe Mimoseae. *Forest Ecology and Management*, 196(2), 275–285. doi: 10.1016/j.foreco.2004.03.034

- Pellitier, P. T., & Zak, D. R. (2018). Ectomycorrhizal fungi and the enzymatic liberation of nitrogen from soil organic matter: Why evolutionary history matters. *New Phytologist*, 217(1), 68–73. doi: 10.1111/nph.14598
- Peltzer, D. A., Wardle, D. A., Allison, V. J., Baisden, W. T., Bardgett, R. D., Chadwick, O. A., Condon, L. M., Parfitt, R. L., Porder, S., Richardson, S. J., Turner, B. L., Vitousek, P. M., Walker, J., & Walker, L. R. (2010). Understanding ecosystem retrogression. *Ecological Monographs*, 80(4), 509–529. doi: 10.1890/09-1552.1
- Peres-Neto, P. R., Jackson, D. A., & Somers, K. M. (2003). Giving meaningful interpretation to ordination axes: Assessing loading significance in principal component analysis. *Ecology*, 84(9), 2347–2363. doi: 10.1890/00-0634
- Pérez-Ramos, I. M., Roumet, C., Cruz, P., Blanchard, A., Autran, P., Brookshire, E. N. J., & Aerts, R. (2012). Evidence for a ‘plant community economics spectrum’ driven by nutrient and water limitations in a Mediterranean rangeland of southern France. *Journal of Ecology*, 100(6), 1315–1327. doi: 10.1111/1365-2745.12000
- Peterson, B., & Carl, P. (2020). PerformanceAnalytics: Econometric Tools for Performance and Risk Analysis. R package version 2.0.4. URL <https://CRAN.R-project.org/package=PerformanceAnalytics>
- Peterson, R. L., & Farquhar, M. L. (1996). Root hairs: Specialized tubular cells extending root surfaces. *Botanical Review*, 62(1), 1–40. doi: 10.1007/BF02868919
- Phillips, R. P., Brzostek, E., & Midgley, M. G. (2013). The mycorrhizal-associated nutrient economy: A new framework for predicting carbon-nutrient couplings in temperate forests. *New Phytologist*, 199(1), 41–51. doi: 10.1111/nph.12221
- Pinheiro, J., Bates, D., Sarkar, D., & R Core Team. (2020). Nlme: Linear and nonlinear mixed effects models. R package version 3.1-149. <https://CRAN.R-project.org/package=nlme>
- Playford, P. E., Cockbain, A. E., Lowe, G. H. (1976). Geology of the Perth Basin, Western Australia; Bulletin of the Geological Survey of Western Australia. Geological Survey of Western Australia, Perth, Australia.

- Png, G. K., Turner, B. L., Alborno, F. E., Hayes, P. E., Lambers, H., & Laliberté, E. (2017). Greater root phosphatase activity in nitrogen-fixing rhizobial but not actinorhizal plants with declining phosphorus availability. *Journal of Ecology*, n/a-n/a. doi: 10.1111/1365-2745.12758
- Poorter, L., & Bongers, F. (2006). Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology*, 87(7), 1733-1743. doi: 10.1890/0012-9658(2006)87[1733:LTAGPO]2.0.CO;2
- Poorter, H., Niklas, K. J., Reich, P. B., Oleksyn, J., Poot, P., & Mommer, L. (2012). Biomass allocation to leaves, stems and roots: Meta-analyses of interspecific variation and environmental control. *New Phytologist*, 193(1), 30–50. doi: 10.1111/j.1469-8137.2011.03952.x
- Poorter, H., & Remkes, C. (1990). Leaf area ratio and net assimilation rate of 24 wild species differing in relative growth rate. *Oecologia*, 83(4), 553–559. doi: 10.1007/BF00317209
- Porder, S., & Chadwick, O. A. (2009). Climate and soil-age constraints on nutrient uplift and retention by plants. *Ecology*, 90(3), 623–636. doi: 10.1890/07-1739.1
- Pregitzer, K. S. (2002). Fine roots of trees: A new perspective. *New Phytologist*, 154(2), 267–270.
- Pregitzer, K. S., DeForest, J. L., Burton, A. J., Allen, M. F., Ruess, R. W., & Hendrick, R. L. (2002). Fine root architecture of nine North American trees. *Ecological Monographs*, 72(2), 293–309. doi: 10.1890/0012-9615(2002)072[0293:FRAONN]2.0.CO;2
- Prentice, E., Knerr, N., Schmidt-Lebuhn, A. N., González-Orozco, C. E., Bui, E. N., Laffan, S., & Miller, J. T. (2017). Do soil and climate properties drive biogeography of the Australian proteaceae? *Plant and Soil*, 417(1), 317–329. doi: 10.1007/s11104-017-3261-6
- Prescott, C. E. (2022). Sinks for plant surplus carbon explain several ecological phenomena. *Plant and Soil*. doi: 10.1007/s11104-022-05390-9
- Prescott, C. E., Grayston, S.J., Helmisaari, H. S., Kaštovská, E., Körner, C., Lambers, H., Meier, I. C., Millard, P. & Ostonen, I. (2020). Surplus carbon drives allocation and plant–soil

- interactions. *Trends in Ecology & Evolution*, 35(12), 1110–1118. doi: 10.1016/j.tree.2020.08.007
- Prieto, I., Roumet, C., Cardinael, R., Dupraz, C., Jourdan, C., Kim, J. H., Maeght, J. L., Mao, Z., Pierret, A., Portillo, N., Roupsard, O., Thammahacksa, C., & Stokes, A. (2015). Root functional parameters along a land-use gradient: Evidence of a community-level economics spectrum. *Journal of Ecology*, 103(2), 361–373. doi: 10.1111/1365-2745.12351
- Prieto, I., Violle, C., Barre, P., Durand, J.-L., Ghesquiere, M., & Litrico, I. (2015). Complementary effects of species and genetic diversity on productivity and stability of sown grasslands. *Nature Plants*, 1(4), 1–5. doi: 10.1038/nplants.2015.33
- Pritsch, K., & Garbaye, J. (2011). Enzyme secretion by ECM fungi and exploitation of mineral nutrients from soil organic matter. *Annals of Forest Science*, 68(1), 25–32. doi: 10.1007/s13595-010-0004-8
- R Core Team. (2020). A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- Raven, J. A., Lambers, H., Smith, S. E., & Westoby, M. (2018). Costs of acquiring phosphorus by vascular land plants: Patterns and implications for plant coexistence. *New Phytologist*, 217(4), 1420–1427. doi: 10.1111/nph.14967
- Read, D. J. (1991). Mycorrhizas in ecosystems. *Experientia*, 47(4), 376–391. doi: 10.1007/BF01972080
- Read, D. J., & Perez-Moreno, J. (2003). Mycorrhizas and nutrient cycling in ecosystems – a journey towards relevance? *New Phytologist*, 157(3), 475–492. doi: 10.1046/j.1469-8137.2003.00704.x
- Reich, P. B. (2014). The world-wide ‘fast–slow’ plant economics spectrum: A traits manifesto. *Journal of Ecology*, 102(2), 275–301. doi: 10.1111/1365-2745.12211
- Reich, P. B., Ellsworth, D. S., & Walters, M. B. (1998). Leaf structure (specific leaf area) modulates photosynthesis–nitrogen relations: evidence from within and across species and

functional groups. *Functional Ecology*, 12(6), 948-958. doi: 10.1046/j.1365-2435.1998.00274.x

Reich, P. B., Tjoelker, M. G., Pregitzer, K. S., Wright, I. J., Oleksyn, J., & Machado, J. L. (2008). Scaling of respiration to nitrogen in leaves, stems and roots of higher land plants. *Ecology Letters*, 11(8), 793801. doi: 10.1111/j.1461-0248.2008.01185.x

Reich, P. B., & Walters, M. B. (1994). Photosynthesis-nitrogen relations in Amazonian tree species: II. Variation in nitrogen vis-a-vis specific leaf area influences mass-and area-based expressions. *Oecologia*, 97, 73-81. doi: 10.1007/BF00317910

Reich, P. B., Walters, M. B., & Ellsworth, D. S. (1992). Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monographs*, 62(3), 365–392. doi: 10.2307/2937116

Reich, P. B., Walters, M. B., & Ellsworth, D. S. (1997). From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 94(25), 13730–13734. doi: 10.1073/pnas.94.25.13730

Reich, P. B., Walters, M. B., Tjoelker, M. G., Vanderklein, D., & Buschena, C. (1998). Photosynthesis and respiration rates depend on leaf and root morphology and nitrogen concentration in nine boreal tree species differing in relative growth rate. *Functional Ecology*, 12(3), 395–405. doi: 10.1046/j.1365-2435.1998.00209.x

Reich, P. B., Ellsworth, D. S., Walters, M. B., Vose, J. M., Gresham, C., Volin, J. C., & Bowman, W. D. (1999). Generality of leaf trait relationships: A test across six biomes. *Ecology*, 80(6), 1955–1969. doi: 10.1890/0012-9658(1999)080[1955:GOLTRA]2.0.CO;2

Rejmánková, E., & Macek, P. (2008). Response of root and sediment phosphatase activity to increased nutrients and salinity. *Biogeochemistry*, 90(2), 159–169. doi: 10.1007/s10533-008-9242-3

Reynolds, H. L., & D'Antonio, C. (1996). The ecological significance of plasticity in root weight ratio in response to nitrogen: Opinion. *Plant and Soil*, 185(1), 75–97. doi: 10.1007/BF02257566

- Richardson, A. E., George, T. S., Hens, M., & Simpson, R. J. (2005). Utilization of soil organic phosphorus by higher plants. In *Organic phosphorus in the environment* (pp. 165–184). Wallingford UK: Cabi Publishing.
- Robinson, D. (1994). The responses of plants to non-uniform supplies of nutrients. *New Phytologist*, 127(4), 635–674. doi: 10.1111/j.1469-8137.1994.tb02969.x
- Robinson, D., & Rorison, I. H. (1988). Plasticity in grass species in relation to nitrogen supply. *Functional Ecology*, 2(2), 249–257. doi: 10.2307/2389701
- Roumet, C., Birouste, M., Picon-Cochard, C., Ghestem, M., Osman, N., Vrignon-Brenas, S., Cao, K.F. & Stokes, A. (2016). Root structure-function relationships in 74 species: Evidence of a root economics spectrum related to carbon economy. *New Phytologist*, 210(3), 815–826. doi: 10.1111/nph.13828
- Roumet, C., Urcelay, C., & Díaz, S. (2006). Suites of root traits differ between annual and perennial species growing in the field. *New phytologist*, 170(2), 357-368. doi: 10.1111/j.1469-8137.2006.01667.x
- 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(6), 717-723. doi: 10.2307/2390506
- Ryser, P. (2006). The mysterious root length. *Plant and Soil*, 286(1), 1–6. doi: 10.1007/s11104-006-9096-1
- 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(2), 251–265. doi: 10.1007/BF00010478
- Schippers, P., & Olff, H. (2000). Biomass partitioning, architecture and turnover of six herbaceous species from habitats with different nutrient supply. *Plant Ecology*, 149(2), 219–231. doi: 10.1023/A:1026531420580

- Schubert, S., Steffens, D., & Ashraf, I. (2020). Is occluded phosphate plant-available? *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 183(3), 338–344. doi: 10.1002/jpln.201900402
- Schweiger, R., Baier, M. C., & Müller, C. (2014). Arbuscular mycorrhiza-induced shifts in foliar metabolism and photosynthesis mirror the developmental stage of the symbiosis and are only partly driven by improved phosphate uptake. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 27(12), 1403–1412. doi: 10.1094/MPMI-05-14-0126-R
- Selinski, J., Scheibe, R., Day, D. A., & Whelan, J. (2018). Alternative oxidase is positive for plant performance. *Trends in plant science*, 23(7), 588-597. doi: 10.1016/j.tplants.2018.03.012
- Sell, M., Ostonen, I., Rohula-Okunev, G., Rusalepp, L., Rezapour, A., & Kupper, P. (2022). Responses of fine root exudation, respiration and morphology in three early successional tree species to increased air humidity and different soil nitrogen sources. *Tree Physiology*, 42(3), 557–569. doi: 10.1093/treephys/tpab118
- Shane, M. W., Cawthray, G. R., Cramer, M. D., Kuo, J., & Lambers, H. (2006). Specialized ‘dauciform’ roots of Cyperaceae are structurally distinct, but functionally analogous with ‘cluster’ roots. *Plant, Cell & Environment*, 29(10), 1989–1999. doi: 10.1111/j.1365-3040.2006.01574.x
- Shane, M. W., Cramer, M. D., Funayama-Noguchi, S., Cawthray, G. R., Millar, A. H., Day, D. A., & Lambers, H. (2004). Developmental physiology of cluster-root carboxylate synthesis and exudation in *Harsh Hakea*. Expression of Phosphoenolpyruvate Carboxylase and the Alternative Oxidase. *Plant Physiology*, 135(1), 549–560. doi: 10.1104/pp.103.035659
- Sheldrake, M., Rosenstock, N. P., Revillini, D., Olsson, P. A., Wright, S. J., & Turner, B. L. (2017). A phosphorus threshold for mycoheterotrophic plants in tropical forests. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284(1848), 20162093. doi: 10.1098/rspb.2016.2093
- Shipley, B. (2010). Community assembly, natural selection and maximum entropy models. *Oikos*, 119(4), 604–609. doi: 10.1111/j.1600-0706.2009.17770.x

- Shipley, B., Vile, D., & Garnier, E. (2006). From plant traits to plant communities: a statistical mechanistic approach to biodiversity. *science*, 314(5800), 812-814. doi: 10.1126/science.1131344
- Sibly, R. M., & Grime, J. P. (1986). Strategies of resource capture by plants—Evidence for adversity selection. *Journal of Theoretical Biology*, 118(2), 247–250. doi: 10.1016/S0022-5193(86)80137-0
- Slessarev, E. W., Lin, Y., Bingham, N. L., Johnson, J. E., Dai, Y., Schimel, J. P., & Chadwick, O. A. (2016). Water balance creates a threshold in soil pH at the global scale. *Nature*, 540(7634), 567–569. doi: 10.1038/nature20139
- Smith, F. A., Smith, S. E., & Timonen, S. (2003). Mycorrhizas. In H. de Kroon & E. J. W. Visser (Eds.), *Root Ecology* (pp. 257–295). Berlin, Heidelberg: Springer. doi: 10.1007/978-3-662-09784-7_11
- Smith, J. E., & Read, D. J. (2008). *Mycorrhizal symbiosis* (Third Edition). *Soil Science Society of America Journal*, 73(2), 694. doi: 10.2136/sssaj2008.0015br
- Smith, S. E., Jakobsen, I., Grønlund, M., & Smith, F. A. (2011). Roles of Arbuscular Mycorrhizas in Plant Phosphorus Nutrition: Interactions between Pathways of Phosphorus Uptake in Arbuscular mycorrhizal roots have important implications for understanding and manipulating plant phosphorus acquisition. *Plant Physiology*, 156(3), 1050–1057. doi: 10.1104/pp.111.174581
- Smith, S. E., Smith, F. A., & Jakobsen. (2003). Mycorrhizal fungi can dominate phosphate supply to plants irrespective of growth responses. *Plant Physiology*, 133(1), 16–20. doi: 10.1104/pp.103.024380
- Smith, V. H., Tilman, G. D., & Nekola, J. C. (1999). Eutrophication: Impacts of excess nutrient inputs on freshwater, marine, and terrestrial ecosystems. *Environmental Pollution*, 100(1–3), 179–196. doi: 10.1016/S0269-7491(99)00091-3
- Soudzilovskaia, N. A., van Bodegom, P. M., Terrer, C., Zelfde, M., McCallum, I., McCormack, L. M., Fisher, J. B., Brundrett, M. C., de Sá, N. C. & Tedersoo, L. (2019). Global mycorrhizal

plant distribution linked to terrestrial carbon stocks. *Nature Communications*, 10(1), 5077. doi: 10.1038/s41467-019-13019-2

Spohn, M., Ermak, A., & Kuzyakov, Y. (2013). Microbial gross organic phosphorus mineralization can be stimulated by root exudates – A ³³P isotopic dilution study. *Soil Biology and Biochemistry*, 65, 254–263. doi: 10.1016/j.soilbio.2013.05.028

Staddon, P. L., Ramsey, C. B., Ostle, N., Ineson, P., & Fitter, A. H. (2003). Rapid turnover of hyphae of mycorrhizal fungi determined by AMS microanalysis of ¹⁴C. *Science*, 300(5622), 1138-1140. doi: 10.1126/science.1084269

Steidinger, B. S., Crowther, T. W., Liang, J., Van Nuland, M. E., Werner, G. D., Reich, P. B., Nabuurs, G. J., De-Miguel, S., Zhou, M., Picard, N. and Herault, B., Zhao, X., Zhang, C., Routh, D., Peay, K. G., & GFBI consortium. (2019). Climatic controls of decomposition drive the global biogeography of forest-tree symbioses. *Nature*, 569(7756), 404–408. doi: 10.1038/s41586-019-1128-0

Steidinger, B. S., Turner, B. L., Corrales, A., & Dalling, J. W. (2015). Variability in potential to exploit different soil organic phosphorus compounds among tropical montane tree species. *Functional Ecology*, 29(1), 121–130. doi: 10.1111/1365-2435.12325

Sun, L., Ataka, M., Han, M., Han, Y., Gan, D., Xu, T., Guo, Y. & Zhu, B. (2021). Root exudation as a major competitive fine-root functional trait of 18 coexisting species in a subtropical forest. *New Phytologist*, 229(1), 259–271. doi: 10.1111/nph.16865

Syvertsen, J. P., & Graham, J. H. (1999). Phosphorus supply and arbuscular mycorrhizas increase growth and net gas exchange responses of two *Citrus* spp. Grown at elevated [CO₂]. *Plant and Soil*, 208(2), 209–219. doi: 10.1023/A:1004553315041

Tabatabai, M. A. (1994). Soil enzymes. In *Methods of soil analysis* (pp. 775–833). John Wiley & Sons, Ltd. doi: 10.2136/sssabookser5.2.c37

Tarafdar, J. C., & Claassen, N. (1988). Organic phosphorus compounds as a phosphorus source for higher plants through the activity of phosphatases produced by plant roots and microorganisms. *Biology and Fertility of Soils*, 5(4), 308–312. doi: 10.1007/BF00262137

- Tawarayama, K., Horie, R., Shinano, T., Wagatsuma, T., Saito, K., & Oikawa, A. (2014). Metabolite profiling of soybean root exudates under phosphorus deficiency. *Soil science and plant nutrition*, 60(5), 679–694. doi: 10.1080/00380768.2014.945390
- Teste, F. P., Jones, M. D., & Dickie, I. A. (2019). Dual-mycorrhizal plants: Their ecology and relevance. *New Phytologist*, 225(5), 1835–1851. doi: 10.1111/nph.16190
- Teste, F. P., & Laliberté, E. (2019). Plasticity in root symbioses following shifts in soil nutrient availability during long-term ecosystem development. *Journal of Ecology*, 107(2), 633–649. doi: 10.1111/1365-2745.13103
- Teste, F. P., Laliberté, E., Lambers, H., Auer, Y., Kramer, S., & Kandeler, E. (2016). Mycorrhizal fungal biomass and scavenging declines in phosphorus-impooverished soils during ecosystem retrogression. *Soil Biology and Biochemistry*, 92, 119–132. doi: 10.1016/j.soilbio.2015.09.021
- Tester, M., & Leigh, R. A. (2001). Partitioning of nutrient transport processes in roots. *Journal of Experimental Botany*, 52(suppl_1), 445–457. doi: 10.1093/jexbot/52.suppl_1.445
- Tilman, D. (1982). *Resource competition and community structure*. Princeton University Press.
- Tilman, D. (1988). *Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities*. Princeton University Press.
- Tjoelker, M. G., Craine, J. M., Wedin, D., Reich, P. B., & Tilman, D. (2005). Linking leaf and root trait syndromes among 39 grassland and savannah species. *New Phytologist*, 167(2), 493–508. doi: 10.1111/j.1469-8137.2005.01428.x
- Townsend, A. R., Asner, G. P., & Cleveland, C. C. (2008). The biogeochemical heterogeneity of tropical forests. *Trends in Ecology & Evolution*, 23(8), 424–431. doi: 10.1016/j.tree.2008.04.009
- Treseder, K. K. (2004). A meta-analysis of mycorrhizal responses to nitrogen, phosphorus, and atmospheric CO₂ in field studies. *New Phytologist*, 164(2), 347–355. doi: 10.1111/j.1469-8137.2004.01159.x

- Treeder, K. K., & Allen, M. F. (2002). Direct nitrogen and phosphorus limitation of arbuscular mycorrhizal fungi: A model and field test. *New Phytologist*, 155(3), 507–515. doi: 10.1046/j.1469-8137.2002.00470.x
- Treeder, K. K., & Vitousek, P. M. (2001). Effects of soil nutrient availability on investment in acquisition of N and P in Hawaiian rain forests. *Ecology*, 82(4), 946–954. doi: 10.1890/0012-9658(2001)082[0946:EOSNAO]2.0.CO;2
- Trouvelot, A. (1986). Mesure du taux de mycorrhization VA d'un système racinaire. Recherche de méthodes d'estimation ayant une signification fonctionnelle. *Mycorrhizae : Physiology and Genetics*, 217–221.
- Turner, B. L. (2008). Resource partitioning for soil phosphorus: A hypothesis. *Journal of Ecology*, 96(4), 698–702. doi: 10.1111/j.1365-2745.2008.01384.x
- Turner, B. L., Brenes-Arguedas, T., & Condit, R. (2018). Pervasive phosphorus limitation of tree species but not communities in tropical forests. *Nature*. doi: 10.1038/nature25789
- Turner, B. L., & Engelbrecht, B. M. J. (2011). Soil organic phosphorus in lowland tropical rain forests. *Biogeochemistry*, 103(1–3), 297–315. doi: 10.1007/s10533-010-9466-x
- Turner, B. L., Hayes, P. E., & Laliberté, E. (2018). A climosequence of chronosequences in southwestern Australia. *European Journal of Soil Science*, 69(1), 69–85. doi: 10.1101/113308
- Turner, B. L., Lambers, H., Condon, L. M., Cramer, M. D., Leake, J. R., Richardson, A. E., & Smith, S. E. (2013). Soil microbial biomass and the fate of phosphorus during long-term ecosystem development. *Plant and Soil*, 367(1), 225–234. doi: 10.1007/s11104-012-1493-z
- Turner, B. L., & Romero, T. E. (2009). Short-term changes in extractable inorganic nutrients during storage of tropical rain forest soils. *Soil Science Society of America Journal*, 73(6), 1972–1979. doi: 10.2136/sssaj2008.0407

- Ushio, M., Fujiki, Y., Hidaka, A., & Kitayama, K. (2015). Linkage of root physiology and morphology as an adaptation to soil phosphorus impoverishment in tropical montane forests. *Functional Ecology*, 29(9), 1235-1245. doi: 10.1111/1365-2435.12424
- Valverde-Barrantes, O. J., Freschet, G. T., Roumet, C., & Blackwood, C. B. (2017). A worldview of root traits: The influence of ancestry, growth form, climate and mycorrhizal association on the functional trait variation of fine-root tissues in seed plants. *New Phytologist*, 215(4), 1562–1573. doi: 10.1111/nph.14571
- Valverde-Barrantes, O. J., Horning, A. L., Smemo, K. A., & Blackwood, C. B. (2016). Phylogenetically structured traits in root systems influence arbuscular mycorrhizal colonization in woody angiosperms. *Plant and Soil*, 404(1), 1–12. doi: 10.1007/s11104-016-2820-6
- Valverde-Barrantes, O. J., Smemo, K. A., & Blackwood, C. B. (2015). Fine root morphology is phylogenetically structured, but nitrogen is related to the plant economics spectrum in temperate trees. *Functional Ecology*, 29(6), 796–807. doi: 10.1111/1365-2435.12384
- Vance, C. P., Uhde-Stone, C., & Allan, D. L. (2003). Phosphorus acquisition and use: Critical adaptations by plants for securing a nonrenewable resource. *New Phytologist*, 157(3), 423–447. doi: 10.1046/j.1469-8137.2003.00695.x
- Venterink, H. O. (2011). Legumes have a higher root phosphatase activity than other forbs, particularly under low inorganic P and N supply. *Plant and Soil*, 347(1–2), 137–146. doi: 10.1007/s11104-011-0834-7
- Vicca, S., Luyssaert, S., Peñuelas, J., Campioli, M., Chapin, F.S., Ciais, P., Heinemeyer, A., Högberg, P., Kutsch, W. L., Law, B.E., Malhi, Y., Papale, D., Piao, S. L., Reichstein, M., Schulze, E. D., & Janssens, I. A. (2012). Fertile forests produce biomass more efficiently. *Ecology Letters*, 15(6), 520–526. doi: 10.1111/j.1461-0248.2012.01775.x
- Vierheilig, H., Coughlan, A. P., Wyss, U., & Piché, Y. (1998). Ink and vinegar, a simple staining technique for arbuscular-mycorrhizal fungi. *Applied and Environmental Microbiology*, 64(12), 5004–5007. doi: 10.1128/AEM.64.12.5004-5007.1998

- Violle, C., & Jiang, L. (2009). Towards a trait-based quantification of species niche. *Journal of Plant Ecology*, 2(2), 87–93. doi: 10.1093/jpe/rtp007
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116(5), 882–892. doi: 10.1111/j.2007.0030-1299.15559.x
- Vitousek, P. M. (2006). Ecosystem science and human–environment interactions in the Hawaiian archipelago. *Journal of Ecology*, 94(3), 510–521. doi: 10.1111/j.1365-2745.2006.01119.x
- Vitousek, P. M. (2004). *Nutrient cycling and limitation: Hawai'i as a model system*. Princeton University Press.
- Vitousek, P. M., Porder, S., Houlton, B. Z., & Chadwick, O. A. (2010). Terrestrial phosphorus limitation: Mechanisms, implications, and nitrogen–phosphorus interactions. *Ecological applications*, 20(1), 5–15. doi: 10.1890/08-0127.1
- Vogts, M. (1960). The South African Proteaceae: The need for more research. *South African Journal of Science*, 56(12), 297. doi: 10.10520/AJA00382353_4709
- Walker, L. R., Wardle, D. A., Bardgett, R. D., & Clarkson, B. D. (2010). The use of chronosequences in studies of ecological succession and soil development. *Journal of Ecology*, 98(4), 725–736. doi: 10.1111/j.1365-2745.2010.01664.x
- Walker, T. W., & Syers, J. K. (1976). The fate of phosphorus during pedogenesis. *Geoderma*, 15(1), 1–19. doi: 10.1016/0016-7061(76)90066-5
- Wander, M. (2004). Soil organic matter fractions and their relevance to soil function. In *Soil Organic Matter in Sustainable Agriculture* (pp. 67–102). Boca Raton, FL: CRP Press.
- Wang, Q., Xiao, J., Ding, J., Zou, T., Zhang, Z., Liu, Q., & Yin, H. (2021). Differences in root exudate inputs and rhizosphere effects on soil N transformation between deciduous and evergreen trees. *Plant and Soil*, 458(1), 277–289. doi: 10.1007/s11104-019-04156-0

- Wang, R., Wang, Q., Zhao, N., Xu, Z., Zhu, X., Jiao, C., Yu, G. & He, N. (2018). Different phylogenetic and environmental controls of first-order root morphological and nutrient traits: Evidence of multidimensional root traits. *Functional Ecology*, 32(1), 29–39. doi: 10.1111/1365-2435.12983
- Wang, Y.-P., Houlton, B. Z., & Field, C. B. (2007). A model of biogeochemical cycles of carbon, nitrogen, and phosphorus including symbiotic nitrogen fixation and phosphatase production. *Global Biogeochemical Cycles*, 21(1), GB1018. doi: 10.1029/2006GB002797
- Ward, E. B., Duguid, M. C., Kuebbing, S. E., Lendemer, J. C., & Bradford, M. A. (2022). The functional role of ericoid mycorrhizal plants and fungi on carbon and nitrogen dynamics in forests. *New Phytologist*, 235(5), 1701–1718. doi: 10.1111/nph.18307
- Wardle, D. A., Walker, L. R., & Bardgett, R. D. (2004). Ecosystem properties and forest decline in contrasting long-term chronosequences. *Science*, 305, 509–513. doi: 10.1126/science.1098778
- Wasaki, J., Yonetani, R., Kuroda, S., Shinano, T., Yazaki, J., Fujii, F., Shimbo, K., Yamamoto, K., Sakata, K., Sasaki, T., Kishimoto, N., Kikuchi, S., Yamagishi, M., & Osaki, M. (2003). Transcriptomic analysis of metabolic changes by phosphorus stress in rice plant roots. *Plant, Cell & Environment*, 26(9), 1515-1523. doi: 10.1046/j.1365-3040.2003.01074.x
- Webb, C. T., Hoeting, J. A., Ames, G. M., Pyne, M. I., & LeRoy Poff, N. (2010). A structured and dynamic framework to advance traits-based theory and prediction in ecology. *Ecology Letters*, 13(3), 267–283. doi: 10.1111/j.1461-0248.2010.01444.x
- Weemstra, M., Mommer, L., Visser, E. J. W., van Ruijven, J., Kuyper, T. W., Mohren, G. M. J., & Sterck, F. J. (2016). Towards a multidimensional root trait framework: A tree root review. *New Phytologist*, 211(4), 1159–1169. doi: 10.1111/nph.14003
- Wehner, J., Antunes, P. M., Powell, J. R., Mazukatow, J., & Rillig, M. C. (2010). Plant pathogen protection by arbuscular mycorrhizas: A role for fungal diversity? *Pedobiologia*, 53(3), 197–201. doi: 10.1016/j.pedobi.2009.10.002

- Weigelt, A., Mommer, L., Andraczek, K., Iversen, C. M., Bergmann, J., Bruelheide, H., Fan, Y., Freschet, G. T., Guerrero-Ramírez, N. R., Kattge, J., Kuyper, T. W., Laughlin, D. C., Meier, I. C., van der Plas, F., Poorter, H., Roumet, C., van Ruijven, J., Sabatini, F. M., Semchenko, M., Sweeney, C. J., Valverde-Barrantes, O. J., York, L.M., & McCormack, M. L. (2021). An integrated framework of plant form and function: The belowground perspective. *New Phytologist*, 232(1), 42–59. doi: 10.1111/nph.17590
- Weiher, E., 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(5), 609–620. doi: 10.2307/3237076
- Weil, R., & Brady, N. (2017). *The nature and properties of soils*. 15th edition. Pearson
- Wen, Z., Li, H., Shen, Q., Tang, X., Xiong, C., Li, H., Pang, J., Ryan, M.H., Lambers, H. & Shen, J. (2019). Tradeoffs among root morphology, exudation and mycorrhizal symbioses for phosphorus-acquisition strategies of 16 crop species. *New Phytologist*, 223(2), 882–895. doi: 10.1111/nph.15833
- Wen, Z., White, P. J., Shen, J., & Lambers, H. (2022). Linking root exudation to belowground economic traits for resource acquisition. *New Phytologist*, 233(4), 1620–1635. doi: 10.1111/nph.17854
- Werner, G. D. A., Cornwell, W. K., Sprent, J. I., Kattge, J., & Kiers, E. T. (2014). A single evolutionary innovation drives the deep evolution of symbiotic N₂-fixation in angiosperms. *Nature communications*, 5(1), 4087. doi: 10.1038/ncomms5087
- Westoby, M., Falster, D. S., Moles, A. T., Vesk, P. A., & Wright, I. J. (2002). Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33(1), 125–159. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150452
- Westoby, M., Leishman, M. R., & Lord, J. M. (1995). On misinterpreting the 'Phylogenetic Correction'. *Journal of Ecology*, 83(3), 531–534. doi: 10.2307/2261605
- Westoby, M., & Wright, I. J. (2006). Land-plant ecology on the basis of functional traits. *Trends in ecology & evolution*, 21(5), 261-268. doi: 10.1016/j.tree.2006.02.004

- Whipps, J. M. (2004). Prospects and limitations for mycorrhizas in biocontrol of root pathogens. *Canadian Journal of Botany*, 82(8), 1198–1227. doi: 10.1139/b04-082
- White, P. J., George, T. S., Gregory, P. J., Bengough, A. G., Hallett, P. D., & McKenzie, B. M. (2013). Matching roots to their environment. *Annals of Botany*, 112(2), 207–222. doi: 10.1093/aob/mct123
- Williams, A., Langridge, H., Straathof, A. L., Muhamadali, H., Hollywood, K. A., Goodacre, R., & de Vries, F. T. (2022). Root functional traits explain root exudation rate and composition across a range of grassland species. *Journal of Ecology*, 110(1), 21–33. doi: 10.1111/1365-2745.13630
- Woodward, F. I. (1987). *Climate and plant distribution*. Cambridge University Press.
- Wright, D. P., Read, D. J., & Scholes, J. D. (1998). Mycorrhizal sink strength influences whole plant carbon balance of *Trifolium repens* L. *Plant, Cell & Environment*, 21(9), 881–891. doi: 10.1046/j.1365-3040.1998.00351.x
- Wright, D. P., Scholes, J. D., & Read, D. J. (1998). Effects of VA mycorrhizal colonization on photosynthesis and biomass production of *Trifolium repens* L. *Plant, Cell & Environment*, 21(2), 209–216. doi: 10.1046/j.1365-3040.1998.00280.x
- Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M., Ackerly, D. D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J. H., Diemer, M. & Flexas, J. Garnier, E, Groom, P. K., Gulias, J., Hikosaka, K., Lamont., B., Lee, T., Lee, W., Lusk, C., Midgley, J. J., Navas, M-L., Niinemets, Ü., Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H., Poot, P., Prior, L., Pyankov, V. I., Roumet, C., Thomas, S. C., Tjoelker, M. G., Veneklaas, E. J., & Villar, R. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428(6985), 821–827. doi: 10.1038/nature02403
- Wright, J. S. (2002). Plant diversity in tropical forests: A review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia*, 130(1), 1–14. doi: 10.1007/s004420100809
- Wright, S. J., Turner, B. L., Yavitt, J. B., Harms, K. E., Kaspari, M., Tanner, E. V., Bujan, J., Griffin, E. A., Mayor, J. R., Pasquini, S. C., Sheldrake, M., & Garcia, M. N. (2018). Plant

responses to fertilization experiments in lowland, species-rich, tropical forests. *Ecology*, 99(5), 1129–1138. doi: 10.1002/ecy.2193

Wu, Q., Pagès, L., & Wu, J. (2016). Relationships between root diameter, root length and root branching along lateral roots in adult, field-grown maize. *Annals of Botany*, 117(3), 379–390. doi: 10.1093/aob/mcv185

Wurzburger, N., & Wright, S. J. (2015). Fine-root responses to fertilization reveal multiple nutrient limitation in a lowland tropical forest. *Ecology*, 96(8), 2137–2146. doi: 10.1890/14-1362.1

Yaffar, D., Defrenne, C. E., Cabugao, K. G., Kivlin, S. N., Childs, J., Carvajal, N., & Norby, R. J. (2021). Trade-offs in phosphorus acquisition strategies of five common tree species in a tropical forest of Puerto Rico. *Frontiers in Forests and Global Change*, 4, 698191. doi: 10.3389/ffgc.2021.698191

Yan, X., Liao, H., Beebe, S. E., Blair, M. W., & Lynch, J. P. (2004). QTL mapping of root hair and acid exudation traits and their relationship to phosphorus uptake in common bean. *Plant and soil*, 265, 17-29. doi: 10.1007/s11104-005-0693-1

Yavitt, J. B., Harms, K. E., Garcia, M. N., Mirabello, M. J., & Wright, S. J. (2011). Soil fertility and fine root dynamics in response to 4 years of nutrient (N, P, K) fertilization in a lowland tropical moist forest, Panama. *Austral Ecology*, 36(4), 433–445. doi: 10.1111/j.1442-9993.2010.02157.x

Zalamea, P.-C., Turner, B. L., Winter, K., Jones, F. A., Sarmiento, C., & Dalling, J. W. (2016). Seedling growth responses to phosphorus reflect adult distribution patterns of tropical trees. *New Phytologist*, 212(2), 400–408. doi: 10.1111/nph.14045

Zangaro, W., de Assis, R. L., Rostirola, L. V., de Souza, P. B., Gonçalves, M. C., Andrade, G., & Nogueira, M. A. (2008). Changes in arbuscular mycorrhizal associations and fine root traits in sites under different plant successional phases in southern Brazil. *Mycorrhiza*, 19(1), 37–45. doi: 10.1007/s00572-008-0202-5

- Zemunik, G., Lambers, H., Turner, B. L., Laliberté, E., & Oliveira, R. S. (2018). High abundance of non-mycorrhizal plant species in severely phosphorus-impooverished Brazilian campos rupestres. *Plant and Soil*, 424(1–2), 255–271. doi: 10.1007/s11104-017-3503-7
- Zemunik, G., Turner, B. L., Lambers, H., & Laliberté, E. (2015). Diversity of plant nutrient-acquisition strategies increases during long-term ecosystem development. *Nature Plants*, 1(5), 15050. doi: 10.1038/nplants.2015.50
- Zhu, X., Lambers, H., Guo, W., Chen, D., Liu, Z., Zhang, Z., & Yin, H. (2023). Extraradical hyphae exhibit more plastic nutrient-acquisition strategies than roots under nitrogen enrichment in ectomycorrhiza-dominated forests. *Global Change Biology*, 29(16), 4605-4619. doi: 10.1111/gcb.16768
- Zuur, A. F., Ieno, E. N., & Elphick, C. S. (2010). A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods in Ecology and Evolution*, 1(1), 3–14. doi: 10.1111/j.2041-210X.2009.00001.x
- Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N., Saveliev, A. A., & Smith, G. M. (2009). *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer Science & Business Media. New York, NY. doi: 10.1007/978-0-387-87458-6

Annexe 1. Autres réalisations lors de mes études en sciences biologiques

Publications en tant que coauteur

Parasquive, V., Brisson, J., **Guilbeault-Mayers, X.**, Laliberté, E., & Chagnon, P. L. (2023). Contrasted root trait responses between saplings of an arbuscular and an ectomycorrhizal tree species in open field compared to forest conditions. *Journal of Ecology*. 111(8), 1700-1710. doi: 10.1111/1365-2745.14137

Kothari, S., Beauchamp-Rioux, R., Blanchard, F., Crofts, A. L., Girard, A., **Guilbeault-Mayers, X.**, Hacker, P. W., Pardo, J., Schweiger, A. K., Demers-Thibeault, S., Bruneau, A., Coops, N. C., Kalacska, M., Vellend, M., & Laliberté, E (2023). Predicting leaf traits across functional groups using reflectance spectroscopy. *New Phytologist*, 238(2), 549-566. doi: 10.1111/nph.18713

Larouche-Bilodeau, C., **Guilbeault-Mayers, X.**, & Cameron, C. B. (2020). Filter feeding, deviations from bilateral symmetry, developmental noise, and heterochrony of hemichordate and cephalochordate gills. *Ecology and Evolution*, 10(23), 13544-13554. doi: 10.1002/ece3.6962

Carteron, A., Parasquive, V., Blanchard, F., **Guilbeault-Mayers, X.**, Turner, B. L., Vellend, M., Laliberté, E. (2019). Soil abiotic and biotic properties constrain the establishment of a dominant temperate tree into boreal forests. *Journal of Ecology*. 108(3), 931-944. doi: 10.1111/1365-2745.13326

*Conférence internationale (*présentateur)*

Guilbeault-Mayers, X.*, Turner, B. L., Laliberté, E. (2019). Greater root phosphatase activity of tropical trees at low phosphorus despite strong variation among co-occurring species. *Rhizosphere* 5. Saskatoon, Saskatchewan, 10/07/2019

*Autres conférences (*présentateur·rice)*

Guilbeault-Mayers, X.* et Beauchamp-Rioux, R*. (2019). Le langage muet de la biodiversité végétale. Lancement de la cinquième saison des projets éphémères de l'Université de Montréal. Université de Montréal, Montréal, Québec, 20/06/2019

Guilbeault-Mayers, X.* (2016). La créativité de la vie : de l'organisation corporelle aux structures écologiques. Conférence pour le Cégep du Vieux Montréal. Cégep du Vieux Montréal, Montréal, Québec, 15/03/2016

Auxiliaire d'enseignement

Cours BIO 1806 – Écologie forestière du Québec 2023

Université de Montréal, Département de sciences biologiques

Cours BIO 3753 – Stage d'écologie végétale 2016 à 2019

Université de Montréal, Département de sciences biologiques

Cours BIO 2431 – Zoologie des invertébrés (cours sur les hémichordés) 2016

Université de Montréal, Département de sciences biologiques

Prix et bourses

Bourse d'engagement 2022

Université de Montréal, Faculté des arts et des sciences (FAS)

Bourse J.A. Desève 2021

Université de Montréal, Faculté des études supérieures et postdoctorales (FESP)

Bourse Catherine Fradette 2020

Université de Montréal, Faculté des études supérieures et postdoctorales (FESP)

Bourse de doctorat en recherche (B2X)	2020
Fonds de recherche du Québec – Nature et technologies (FRQNT)	
Bourse de fin d'études doctorales (BFED) – refusée	2020
Université de Montréal, Faculté des études supérieures et postdoctorales (FESP)	
Bourse de la réussite étudiante	2020
Université de Montréal, Faculté des études supérieures et postdoctorales (FESP)	
Bourse Jacques Rousseau	2016, 2017 et 2019
Institut de recherche en biologie végétale (IRBV)	
Bourse Ernst Mayr	2017
Smithsonian Tropical Research Institute (STRI)	
Bourse de mobilité – internationalisation de la recherche	2016 et 2017
Université de Montréal, Bureau des séjours d'études hors Québec	
Prix d'excellence du CSBQ	2016
Centre de la Science de la Biodiversité du Québec (CSBQ)	
Bourse de maîtrise en recherche (B1X)	2016
Fonds de recherche du Québec – Nature et technologies (FRQNT)	
Bourse de recherche de 1er cycle (BRPC)	2015
Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada (CRSNG)	

Engagement communautaire

Bénévolat auprès du Collectif Bienvenue	2021-2022
--	-----------