

**PRÉDICTION DES COURBES PHOTOSYNTHÈSE-LUMIÈRE À L'AIDE DE
TRAITS FOLIAIRES : L'INFLUENCE ENVIRONNEMENTALE**

par

Pierre-Philippe Lachapelle

**mémoire présenté au Département de biologie en vue
de l'obtention du grade de maître ès sciences (M.Sc.)**

**FACULTÉ DES SCIENCES
UNIVERSITÉ DE SHERBROOKE**

Sherbrooke, Québec, Canada, mai 2011



**Library and Archives
Canada**

**Published Heritage
Branch**

**395 Wellington Street
Ottawa ON K1A 0N4
Canada**

**Bibliothèque et
Archives Canada**

**Direction du
Patrimoine de l'édition**

**395, rue Wellington
Ottawa ON K1A 0N4
Canada**

**Your file Votre référence
ISBN: 978-0-494-83665-1**

**Our file Notre référence
ISBN: 978-0-494-83665-1**

NOTICE:

The author has granted a non-exclusive license allowing Library and Archives Canada to reproduce, publish, archive, preserve, conserve, communicate to the public by telecommunication or on the Internet, loan, distribute and sell theses worldwide, for commercial or non-commercial purposes, in microform, paper, electronic and/or any other formats.

The author retains copyright ownership and moral rights in this thesis. Neither the thesis nor substantial extracts from it may be printed or otherwise reproduced without the author's permission.

AVIS:

L'auteur a accordé une licence non exclusive permettant à la Bibliothèque et Archives Canada de reproduire, publier, archiver, sauvegarder, conserver, transmettre au public par télécommunication ou par l'Internet, prêter, distribuer et vendre des thèses partout dans le monde, à des fins commerciales ou autres, sur support microforme, papier, électronique et/ou autres formats.

L'auteur conserve la propriété du droit d'auteur et des droits moraux qui protègent cette thèse. Ni la thèse ni des extraits substantiels de celle-ci ne doivent être imprimés ou autrement reproduits sans son autorisation.

In compliance with the Canadian Privacy Act some supporting forms may have been removed from this thesis.

While these forms may be included in the document page count, their removal does not represent any loss of content from the thesis.

Conformément à la loi canadienne sur la protection de la vie privée, quelques formulaires secondaires ont été enlevés de cette thèse.

Bien que ces formulaires aient inclus dans la pagination, il n'y aura aucun contenu manquant.

Canada

Le 13 septembre 2011

*le jury a accepté le mémoire de Monsieur Pierre-Philippe Lachapelle
dans sa version finale.*

Membres du jury

**Professeur John-William Shipley
Directeur de recherche
Département de biologie**

**Professeur Robert L. Bradley
Membre
Département de biologie**

**Professeure Fanie Pelletier
Présidente rapporteur
Département de biologie**

SOMMAIRE

Les modèles de foresterie et d'écologie végétale utilisent la lumière comme facteur central à la détermination de la photosynthèse. Les courbes mettant en relation le taux de photosynthèse nette et la quantité de lumière atteignant la feuille (courbes photosynthèse-lumière) utilisées par ces modèles sont cependant peu précises puisque les modèles actuels utilisent une courbe générale pour prévoir la photosynthèse de plusieurs espèces. On sait que ces courbes sont différentes pour chacune des feuilles existantes en nature, et qu'elles varient en fonction de l'environnement et de l'espèce de la feuille. Récemment, une association internationale de chercheurs a construit une base de données regroupant des traits foliaires pour des espèces provenant de la plupart des biomes terrestres et ont analysé ces données afin de dégager les relations unissant ces traits foliaires morphologiques et chimiques. D'après ces relations, il semble que les traits foliaires covarient entre eux selon un spectre unique qui est peu affecté par l'espèce ou l'environnement. En se basant sur ces résultats, des chercheurs ont tenté de déterminer s'il était possible de prévoir les courbes photosynthèse-lumière d'herbacées en prédisant les paramètres des fonctions mathématiques décrivant les courbes photosynthèse-lumière à l'aide de traits foliaires. Il s'est avéré possible de prévoir ces paramètres à l'aide des traits foliaires et, conséquemment, de prévoir les courbes photosynthèse-lumière des feuilles, pour des feuilles provenant du même environnement de croissance. On ne sait cependant pas si les courbes photosynthèse-lumière des feuilles issues d'un milieu de croissance différent pourront être prédites avec les mêmes relations allométriques reliant les traits foliaires aux paramètres. Les objectifs de cette étude sont donc de déterminer si l'environnement de croissance de la feuille aura un impact sur la généralité des prédictions des courbes photosynthèse-lumière à l'aide des relations allométriques entre les traits foliaires et les paramètres des fonctions décrivant ces courbes. Pour ce faire, nous avons fait pousser des herbacées dans des milieux contrastés de luminosité et de disponibilité en nutriments, dans des chambres de croissance. Nous avons ensuite mesuré les traits foliaires et les courbes photosynthèse-lumière de ces plantes pour vérifier si les relations allométriques unissant les

traits aux paramètres des courbes différaient selon l'environnement. Il apparaît que les relations allométriques reliant les traits foliaires aux paramètres des courbes varient entre les environnements de croissance. Cependant, ces variations sont négligeables et n'empêchent pas une bonne prédiction des courbes photosynthèse-lumière à l'aide de relations générales qui ne sont pas spécifiques à l'environnement de croissance. Ces résultats sont intéressants puisqu'ils ouvrent la porte à l'obtention d'une plus grande précision des modèles de foresterie et d'écologie végétale qui utilisent la photosynthèse dans leurs calculs. Il serait en effet intéressant d'affiner la précision de l'estimation de la photosynthèse en substituant les équations limitées de ces modèles par de nouvelles relations mathématiques englobant plus d'espèces et permettant une précision supérieure.

REMERCIEMENTS

Je voudrais premièrement remercier mon directeur de recherche, Bill Shipley, de m'avoir proposé un projet de recherche intéressant au sein de son laboratoire ainsi que de m'avoir fait confiance et soutenu tout au long de ma première expérience dans le domaine de la recherche scientifique. Il m'a offert son soutien et a répondu à mes nombreuses questions avec patience, ce qui m'a permis d'apprécier mon travail du début à la fin. J'aimerais aussi remercier le coordonnateur de laboratoire Benoît Lapointe de m'avoir aidé à résoudre mes nombreux problèmes techniques avec les différents instruments du laboratoire. Sans sa précieuse aide, je n'aurais sans doute pas encore de données à analyser; merci. Je remercie aussi Julie Lapalme qui m'a guidé dans l'utilisation des chambres de croissance et du plantarium, ce qui m'a permis de réaliser mon expérience sans soucis. Je tiens aussi à remercier le professionnel de recherche William Parsons de son aide avec les différentes analyses chimiques ainsi que de m'avoir permis de bien rire à plusieurs reprises. Je remercie bien sûr les membres de mon comité de conseillers, Fanie Pelletier et Robert Bradley, qui m'ont suivi et m'ont conseillé pour un bon déroulement de ma recherche.

Enfin, j'aimerais remercier mes collègues de laboratoire qui m'ont bien aidé tant au plan scientifique que technique, et ce, à plusieurs reprises. Ils m'ont aussi apporté un environnement de travail agréable et dynamique. Sans eux, mon expérience n'aurait pas été aussi plaisante et amusante. Merci à tous de m'avoir permis d'atteindre la finalité de mon projet grâce à votre précieuse aide.

TABLE DES MATIÈRES

SOMMAIRE.....	ii
REMERCIEMENTS	iv
TABLE DES MATIÈRES.....	v
LISTE DES ABRÉVIATIONS.....	vii
LISTE DES TABLEAUX.....	ix
LISTE DES FIGURES	x
INTRODUCTION.....	1
IMPORTANCE DES TRAITS FONCTIONNELS	1
PHOTOSYNTHÈSE ET ÉCONOMIE DES FEUILLES	3
COURBES PHOTOSYNTHÈSE-LUMIÈRE.....	5
MODÉLISATION DE SYSTÈMES VÉGÉTAUX	8
MISE EN CONTEXTE ET OBJECTIFS GÉNÉRAUX.....	9
CHAPITRE 1.....	13
RÉSUMÉ.....	14
INTRODUCTION.....	15
MÉTHODES	19
DESIGN EXPÉRIMENTAL.....	19
MESURES EXPÉRIMENTALES	21
RÉSULTATS	22
RELATIONS ENTRE PARAMÈTRES ET TRAITS.....	22
GÉNÉRALITÉ DES PRÉDICTIONS.....	26

DISCUSSION.....	31
GÉNÉRALISATION	34
CONCLUSION	35
ANNEXE A.....	39
BIBLIOGRAPHIE	43

LISTE DES ABRÉVIATIONS

Amax	Taux de photosynthèse maximum net d'une feuille
C3	Métabolisme photosynthétique de type C3
C4	Métabolisme photosynthétique de type C4
[Chl]	Concentration en chlorophylle de la feuille
CAM	Métabolisme photosynthétique de type CAM (Crassulacean Acid Metabolism)
CO₂	Dioxyde de Carbone
A	Taux photosynthétique (Absorption de carbone)
Er.T.	Erreur Type
E.T.	Écart Type
Gmax	Taux de photosynthèse maximum brute d'une feuille
I	Intensité lumineuse
K	Intensité lumineuse au demi-taux de photosynthèse nette maximum
KCL	Chlorure de Potassium
LCP	Point de compensation de la lumière (Leaf Compensation Point)

LL	Longévit� de la feuille (Leaf Lifespan)
LMA	Masse sp�cifique foliaire (Leaf Mass per Area)
[N]	Concentration en azote de la feuille
Max	Maximum
Min	Minimum
[P]	Concentration en phosphore de la feuille
PAR	Radiation photosynth�tiquement active (Photosynthetically Active Radiation)
QLCP	Rendement quantique au point de compensation pour la lumi�re
R ²	Coefficient de corr�lation
Rd	Taux de respiration de la feuille le jour
Φ	Rendement quantique
Θ	Degr� de courbature de la pente
NADPH	Nicotinamide ad�nine dinucl�otide phosphate

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1	Espèces utilisées lors de l'expérience pour obtenir des courbes photosynthèse-lumière de feuilles et les traits foliaires associés. La taxonomie suit Marie-Victorin (1995). Flore laurentienne, 3e édition. Les Presses de l'Université de Montréal, Montréal.	20
Tableau 2	Variables mesurées sur les feuilles et à partir des mesures de courbes photosynthèse-lumière lors de l'expérience et leurs unités basées en masse.	22
Tableau 3	Tableau 3. Pentes (\pm Erreur Type) des équations allométriques entre les traits foliaires (N et LMA) et chacun des paramètres des courbes (Amax, LCP, QLCP, Gmax, K et Rd) pour chacun des environnements de croissance, soit Haute/Faible Intensité lumineuse (I / i) et Fertilité du sol (F / f), ainsi que pour tous les environnements confondus (Générale). Les coefficients de corrélation ajustés (R^2) et l'erreur-type (Er.T.) sont disponibles, les R^2 et Er.T. prédits correspondent aux R^2 et Er.T. des régressions construites avec les jeux de données spécifiques aux environnements en utilisant l'équation générale du paramètre concerné. Le pourcentage de ressemblance correspond à la ressemblance entre le R^2 et le R^2 prédit.	29

LISTE DES FIGURES

- Figure 1 Représentation schématique de la photosynthèse au niveau de la membrane du thylakoïde englobant le lumen, montrant le transfert d'énergie d'excitation et des électrons ainsi que la migration des molécules (flèches pointillées) et les réactions chimiques lors de l'arrivée des photons (flèches en escalier) sur le complexe de récolte de la lumière (LHC), sur le centre de réaction du photosystème I (P700) et sur le centre de réaction du photosystème II (P680). Les molécules impliquées sont les quinones (Q), la plastocyanine (PC), la ferredoxine (Fd) et les cytochromes (cyt). Figure tirée de Lambers (2006). 2
- Figure 2 Courbe réponse de photosynthèse en fonction de la lumière. La photosynthèse peut être limitée par la lumière (A) ou par le taux de carboxylation (B). La courbe peut être décrite par différents paramètres soit : le point de compensation pour la lumière (LCP), le taux de respiration le jour (Rd), le rendement quantique (Φ) ou le degré de courbature de la pente (Θ). Figure tirée de Lambers et al. (2006) 6
- Figure 3 Courbes de photosynthèse en réponse à la lumière pour (A) une même espèce s'étant développée à différentes intensités lumineuses (haute \circ , moyenne Δ et faible \bullet) et pour (B) différentes espèces qui sont naturellement présentes à haute (\circ), moyenne (Δ) ou faible (\bullet) intensité lumineuse. Figure tirée de Lambers et al. (2006). 7
- Figure 4 Fonctions de modélisation des courbes photosynthèse-lumière. Équation de A) Mitscherlich et B) Michaelis-Menten. Les paramètres de la fonction de Mitscherlich sont la capacité photosynthétique maximale (A_{max}), le point de compensation pour la lumière (LCP ou Φ , dans cette figure) et le rendement quantique au LCP ($Q(\Phi)$). Ceux de la fonction de Michaelis-Menten sont le taux de photosynthèse maximum brute (G_{max}), le taux de respiration foliaire le jour (Rd) et l'intensité lumineuse au demi-taux maximum de photosynthèse (K). Les deux fonctions dictent le taux de photosynthèse (A) pour une intensité lumineuse donnée (I), en fonction de leurs paramètres respectifs. 10
- Figure 5 Fonctions de modélisation des courbes photosynthèse-lumière. Équation de A) Mitscherlich et B) Michaelis-Menten. Les paramètres de la fonction de Mitscherlich sont le A_{max} , le LCP et le rendement quantique au LCP (QLCP). Ceux de la fonction de Michaelis-Menten sont le taux de photosynthèse maximum brute (G_{max}), le Rd et l'intensité lumineuse au demi-taux maximum de photosynthèse (K). Les 16

deux fonctions dictent le taux de photosynthèse (A) pour une intensité lumineuse donnée (I), en fonction de leurs paramètres respectifs.

- Figure 6 Relations possibles entre l'environnement et les traits foliaires (A), entre les traits et les paramètres des courbes photosynthétiques (B) et entre l'environnement et la relation Traits-Paramètres (C). Il est possible que les relations traits-paramètres soient stables et que les changements de l'environnement de croissance se manifestent seulement en changeant les valeurs des traits; dans ce cas la flèche C n'existe pas et il suffit de connaître les valeurs des traits sans connaître l'environnement de croissance de la feuille. Il est aussi possible que les relations traits-paramètres soient très variables selon l'environnement de croissance; dans ce cas la flèche C est très importante et il est essentiel de connaître l'environnement de croissance pour pouvoir prévoir les paramètres à partir des traits. 18
- Figure 7 Représentation graphique des associations entre les traits foliaires (LMA et [N]) et les paramètres (Amax, QLCP, LCP, Gmax, K et Rd), ainsi que la force de corrélation propre à chacune des associations. Les valeurs des traits et des paramètres sont transformées en log base 10. Les traits et les paramètres sont la surface spécifique foliaire (LMA), le taux d'azote foliaire ([N]), le taux maximum de photosynthèse nette (Amax) et brute (Gmax), le rendement quantique au point de compensation pour la lumière (QLCP), le point de compensation pour la lumière (LCP), l'intensité lumineuse au demi-taux de photosynthèse (K) et le taux de respiration de la feuille pendant le jour (Rd). 24
- Figure 8 Représentation en 3 dimensions de l'association entre les traits foliaires (masse spécifique foliaire (LMA) et taux d'azote foliaire [N]) et les paramètres des fonctions, taux de respiration foliaire le jour (Rd) (A), intensité lumineuse au demi-taux de saturation K (B), taux maximum de photosynthèse nette (A_{mass}) (F) et brute (G_{mass}) (C), point de compensation pour la lumière LCP (E) et rendement quantique au LCP (QLCP) (D). Les environnements sont identifiés, haute luminosité et fertilité du sol (●), haute luminosité et faible fertilité (●), faible luminosité et haute fertilité (○) et faible luminosité et fertilité (●). 25
- Figure 9 Log(Photosynthèse observée) versus Log(photosynthèse prédite) pour les courbes de A) Michaelis-Menten et de B) Mitscherlich pour les 25 espèces d'herbacées ayant poussé dans des environnements contrastés de luminosité et de disponibilité en nutriments. Les valeurs ont été ajustées pour permettre l'utilisation d'un axe logarithmique pour les valeurs négatives. Cinq points aberrants ont été enlevés. 27

- Figure 10** Valeurs prédites de Amax, comparées aux valeurs observées selon l'équation générale de Amax de notre modèle. Les bases de données utilisées sont celles de Marino et al. 2010 (A) ainsi que le GLOPNET 2004 (B). Les valeurs prédites versus observées de Amax de notre étude (●) sont superposées à celles des autres bases de données (○) à titre de comparaison. 28
- Figure 11** Effets de l'environnement de croissance sur la relation linéaire entre les traits et les paramètres. Une différence en fertilité (B) fait varier les valeurs moyennes sans affecter la relation entre elles alors qu'une variation en luminosité (A) fait varier l'intercepte de la régression. 32

INTRODUCTION

IMPORTANCE DES TRAITS FONCTIONNELS

L'écologie végétale peut être envisagée selon différentes approches (Shipley 2010). L'approche classique consiste à étudier les relations entre les individus appartenant à différentes espèces et ainsi se concentrer sur la taxonomie des individus pour expliquer les relations entre eux et avec le milieu. Par exemple, pour étudier l'herbivorie, on pourrait étudier une espèce d'herbivore et ses différentes espèces de proies. Cependant, vu la quantité d'espèces existantes, il devient difficile de mettre en relation chacun des taxons avec les autres et de bien comprendre les différentes interactions qui en résultent. Une approche alternative considère les interactions entre les individus et leur milieu différemment, en se concentrant plutôt sur les traits qui définissent l'individu. En déterminant lesquels de ces traits sont importants dans les différentes interactions, on peut limiter les interactions à un certain nombre de ces traits plutôt qu'à une série de taxons. Par exemple, on pourrait déterminer que la résistance à la sécheresse et la quantité de graines produites sont déterminantes du succès d'implantation d'une plante plutôt que de vérifier quelles espèces seront dominantes en fonction de la présence ou l'absence de chacune des autres espèces. Un trait peut se définir de plusieurs façons dépendamment du niveau auquel on le considère ainsi que de son impact sur la dynamique de vie de l'individu. Si l'on considère seulement les traits qui ont un impact sur la valeur adaptative de l'individu, on considère alors un « trait fonctionnel ». Un trait fonctionnel est défini par Violle et al. (2007) comme étant un trait morphologique, physiologique ou phénologique qui influence la valeur adaptative indirectement via la croissance, la survie ou la reproduction.

L'utilisation des traits fonctionnels est d'une importance majeure en écologie végétale au niveau des communautés puisqu'elle permet de comparer des systèmes qui ne contiennent pas les mêmes espèces et qui possèdent des caractéristiques du milieu qui sont différentes. On peut donc construire des modèles de prédiction qui ne sont pas limités à un contexte spécifique ou à

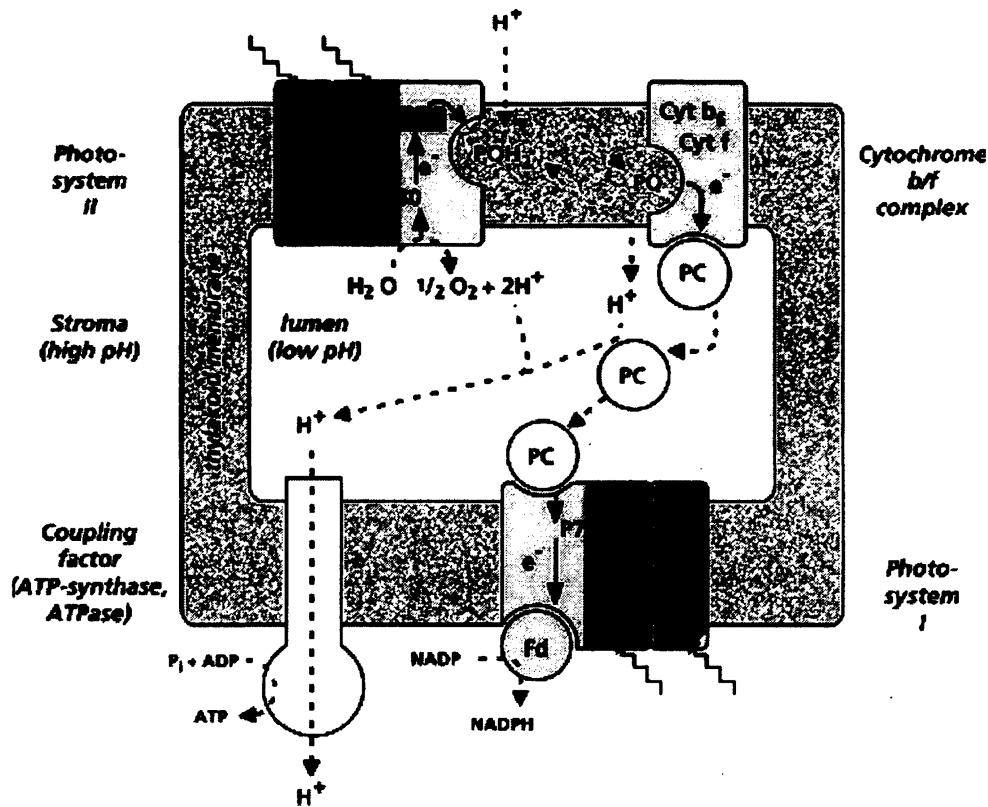


Figure 1. Représentation schématique de la photosynthèse au niveau de la membrane du thylakoïde englobant le lumen, montrant le transfert d'énergie d'excitation et des électrons, la formation du NADPH ainsi que la migration des molécules (flèches pointillées) et les réactions chimiques lors de l'arrivée des photons (flèches en escalier) sur le complexe de récolte de la lumière (LHC), sur le centre de réaction du photosystème I (P700) et sur le centre de réaction du photosystème II (P680). Les molécules impliquées sont les quinones (Q), la plastocyanine (PC), la ferredoxine (Fd) et les cytochromes (cyt). Figure tirée de Lambers (2006).

un certain assemblage d'espèces et il devient donc possible d'étendre des prédictions à d'autres systèmes du même type (Keddy 1992). Aussi, l'utilisation des traits fonctionnels nous permet de mieux comprendre la dynamique des relations entre les individus et avec leur milieu. Par exemple, on peut voir l'environnement comme un filtre qui sélectionne un certain assemblage de traits qui permettront l'implantation d'un individu les possédant (Keddy 1992b). Ces assemblages se retrouvent dans différentes espèces mais l'environnement ne

sélectionne pas directement l'espèce, mais bien les traits (Keddy 1992b). Cette mécanique nous permet de tirer des tendances générales pour des systèmes en allant au-delà des espèces.

PHOTOSYNTHÈSE ET ÉCONOMIE DES FEUILLES

La photosynthèse est le processus principal par lequel la presque totalité des plantes obtiennent leur carbone qui est la source d'énergie et la base structurale de l'entièreté de la plante (Osmond 1987). L'énergie lumineuse solaire permet la formation du NADPH au niveau de la membrane du thylakoïde (Figure 1). Le NADPH servira de source d'énergie au ribulose 1,5-diphosphate (Rubisco) qui joue un rôle majeur dans la photosynthèse. Il s'agit de l'enzyme qui permet la fixation du CO₂ et la formation, lors du cycle de Calvin, du glycéraldéhyde 3-phosphate. Ce dernier est le précurseur pour la formation du sucrose et de d'autres métabolites qui sont ensuite exportés dans toute la plante et qui serviront pour les différents besoins de la plante (Lambers et al. 2006). La maximisation du gain de carbone via la photosynthèse d'un individu est associée à une haute valeur adaptative. Cependant, la maximisation de ce gain n'est pas atteinte de la même façon dans toutes les conditions environnementales et les variations morphologiques des feuilles sont généralement perçues comme étant la manifestation de ces différentes « stratégies » (Aber et al. 2001). La photosynthèse est toutefois soumise à deux compromis fondamentaux découlant des limites en eau et en nutriments du milieu (Givnish 1986). Les différentes stratégies observées sont toutes liées à ces compromis. Le premier est la perte en eau associée au gain de carbone qui découle du fait que la vapeur d'eau et le CO₂ diffusent à l'intérieur ou à l'extérieur de la feuille par la même voie. L'ouverture des stomates permet l'entrée de CO₂, mais entraîne aussi une perte d'eau et lorsque l'eau dans le sol est limitée les stomates restent fermés et le CO₂ ne peut entrer ce qui amène une diminution de la photosynthèse (Aber et al. 2001). Le deuxième compromis provient de la dualité entre la capacité photosynthétique de la feuille et le coût énergétique de la maintenance et de la production d'une feuille capable de soutenir un taux élevé de photosynthèse. Pour subvenir à ces coûts, un large apport de nutriments est nécessaire, notamment en azote et en phosphore. Ces compromis obligent la plante à « faire des choix » dans son investissement de ressources afin de bien performer dans un environnement donné.

Ainsi, pour un environnement donné, les plantes présentant les traits tendant à maximiser la différence bénéfices-coûts de ces différentes ressources devraient être celles qui sont le plus sélectionnées par l'environnement. Ces compromis peuvent être décrits comme étant l'économie de la plante et, dans le cas de la photosynthèse, l'économie de la feuille (Givnish 1986, Bloom et al. 1985).

L'économie de la feuille peut faire varier plusieurs traits au niveau de la feuille. En effet, dépendamment de la stratégie d'investissement foliaire de la plante, ces différents traits auront des proportions plus ou moins élevées les uns par rapport aux autres. Par exemple une plante ayant une stratégie privilégiée en milieu de plein soleil présentera probablement une grande capacité photosynthétique et une plus faible masse spécifique foliaire qu'une plante favorisée en milieu d'ombre. Il apparaît en fait que plusieurs traits foliaires sont corrélés et varient de façon non indépendante (Reich et al. 1997, 1999). Cette tendance semble aussi être généralisée à la presque totalité des plantes à l'échelle mondiale, peu importe le climat (Wright et al. 2004). En effet, dans le Leaf Economic Spectrum, Wright et al. (2004) démontrent que six des principaux traits foliaires englobant la majeure partie de l'économie de la feuille covarient entre eux, pour la totalité des 2548 espèces échantillonnées à travers la planète. Ces traits sont le taux de photosynthèse maximum net (A_{max}), la masse foliaire spécifique (LMA), l'azote foliaire ([N]), le phosphore foliaire ([P]), la longévité de la feuille (LL) et le taux de respiration le jour (R_d). Selon les analyses de Wright et al. (2004), les relations entre ces traits étaient allométriques plutôt que directement proportionnelles; ainsi pour une variation dans un trait, la réponse de l'autre trait peut varier dans des ordres de grandeur différents. Étant donné que le spectre de variation unissant chacun de ces traits est continu à travers la totalité des espèces et n'est pas séparé selon le type de croissance, le groupe fonctionnel ou le taxon, ce phénomène suggère une constance dans ces relations allométriques à travers les espèces. L'émergence de ce spectre général suggère que les stratégies d'investissement foliaires qui ne sont pas économiquement compétitives sont éliminées par la sélection (Shipley et al. 2006). La gamme de stratégies possibles d'investissement foliaires est donc étendue le long d'un seul gradient continu.

COURBES PHOTOSYNTHÈSE-LUMIÈRE

La lumière est certainement l'une des variables critiques pour déterminer le comportement des communautés végétales (Lambers et al. 2006). Lorsque l'on connaît la quantité de lumière atteignant chaque feuille, il est théoriquement possible de déterminer la quantité de carbone fixé à l'aide de la courbe photosynthèse-lumière de la feuille (Aber et al. 2001). Le taux de photosynthèse varie donc en fonction de la quantité de lumière reçue et cette variation peut être représentée à l'aide d'une courbe réponse de photosynthèse en fonction de la lumière (Figure 2). Chaque feuille possède sa propre courbe puisque les paramètres de cette dernière varient en fonction de l'espèce et de l'environnement de croissance de la feuille (Lambers et al. 2006, Aber et al. 2001). La caractérisation et la détermination des courbes de photosynthèse en fonction de la lumière (Figure 2) sont assez complexes et nécessitent une certaine quantité d'informations spécifiques à chaque feuille pour y arriver. La courbe peut être décrite selon différents paramètres, soit la photosynthèse nette maximale (A_{max}), le taux de respiration pendant le jour (R_d), le point de compensation pour la lumière (LCP, point où le coût de la respiration est égal au gain de la photosynthèse brute), le rendement quantique (Φ , rendement de carbone fixé par photon de lumière captée) et le degré de courbature de la pente (Θ). Lorsqu'il n'y a pas de lumière, la photosynthèse est nulle, ce qui correspond à l'intercepte de la courbe qui indique le R_d de la feuille. À haute intensité lumineuse, la courbe atteint un plateau au A_{max} puisque la photosynthèse est limitée par le taux de carboxylation de la Rubisco.

Plusieurs facteurs viennent faire varier la configuration de la courbe via ces différents paramètres, tels la disponibilité en luminosité ou en gaz carbonique, en nutriments ou en eau, ainsi que l'espèce elle-même. Les différences entre les courbes photosynthèse-lumière sont attribuables à une acclimatation de la feuille au milieu de croissance ou à une adaptation de l'espèce à travers la sélection face à son environnement type. Ainsi, les courbes varient entre les espèces et à l'intérieur des espèces (Figure 3). Dans le cas de l'adaptation, l'espèce aura un

spectre de variation donné pour sa courbe photosynthèse-lumière qui est affectée par son génotype.

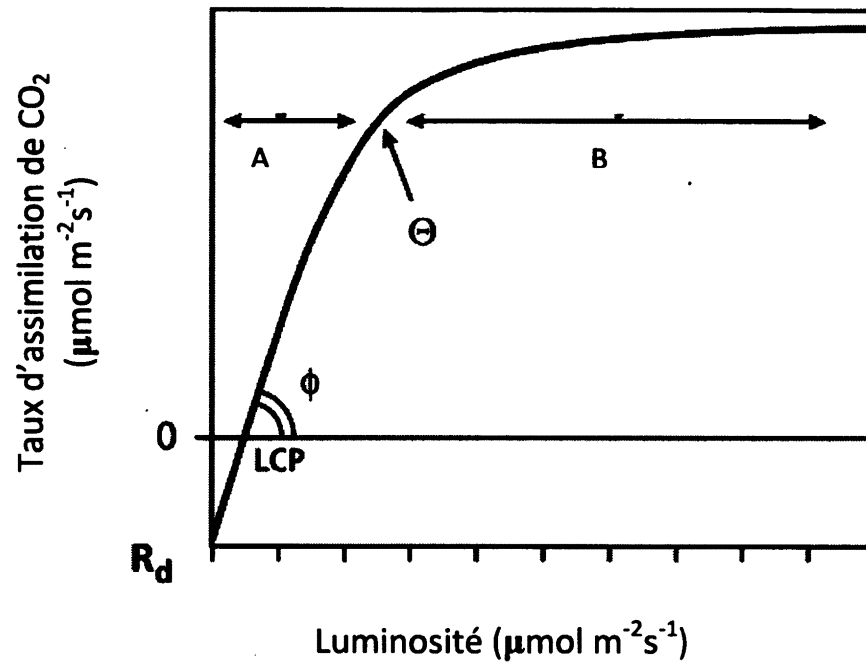


Figure 2. Courbe réponse de photosynthèse en fonction de la lumière. La photosynthèse peut être limitée par la lumière (A) ou par le taux de carboxylation (B). La courbe peut être décrite par différents paramètres soit : le point de compensation pour la lumière (LCP), le taux de respiration le jour (R_d), le rendement quantique (Φ) ou le degré de courbature de la pente (Θ). Figure tirée de Lambers et al. (2006)

La disponibilité en lumière lors du développement joue un grand rôle. Toutes les espèces ont une certaine plasticité phénotypique leur permettant de s'adapter plus ou moins bien à des niveaux de faible luminosité et d'ainsi développer des feuilles adaptées à ces conditions. L'utilisation des termes « feuille d'ombre » et « feuille de lumière » est généralement utilisée pour désigner les phénotypes de feuilles s'étant développées à l'ombre ou à la lumière. Les feuilles de lumière ont des taux de photosynthèse maximale, des taux de respiration de jour plus haut ainsi que des points de compensation pour la lumière élevés (Aber et al. 2001). Les feuilles peuvent s'adapter à l'ombre en modifiant la structure et la biochimie de leurs feuilles (Lambers et al. 2006). Par exemple, les feuilles qui se développent dans des environnements

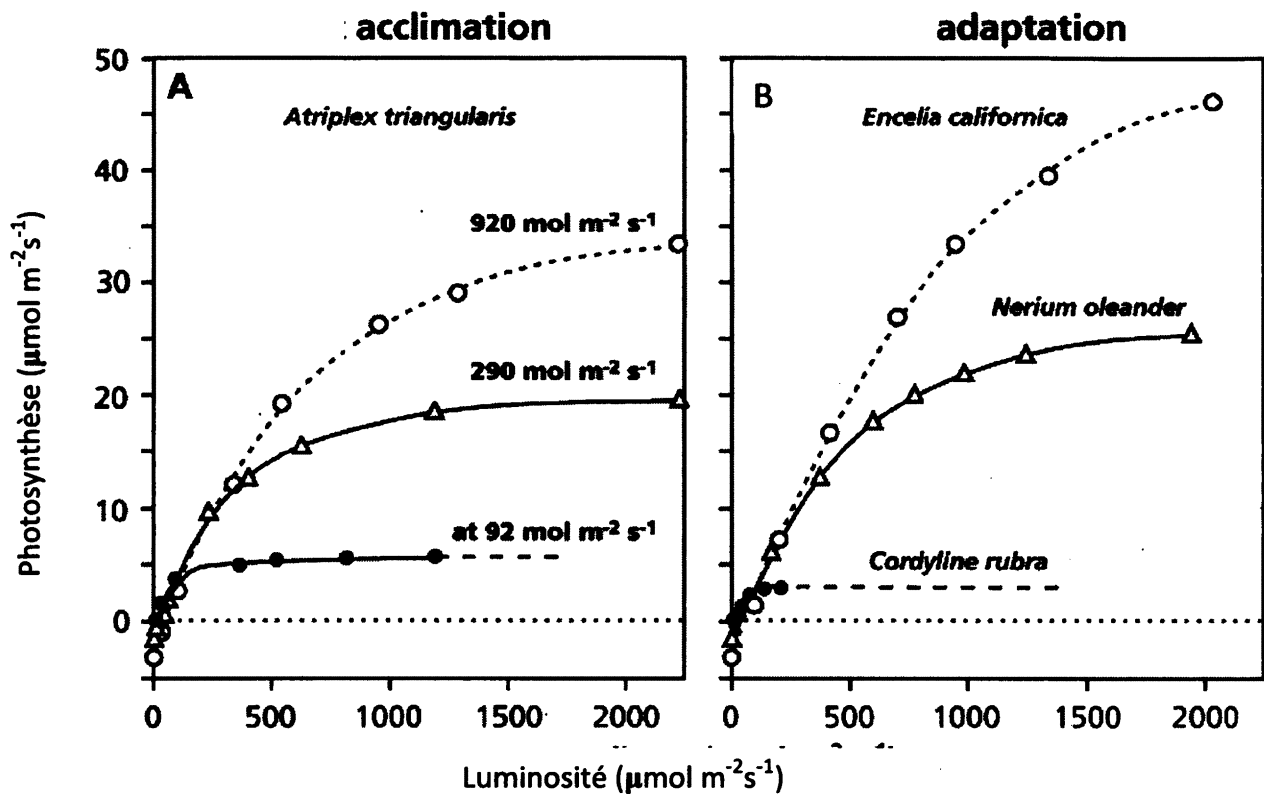


Figure 3 : Courbes de photosynthèse en réponse à la lumière pour (A) une même espèce s'étant développée à différentes intensités lumineuses (haute O, moyenne Δ et faible \bullet) et pour (B) différentes espèces qui sont naturellement présentes à haute (O), moyenne (Δ) ou faible (\bullet) intensité lumineuse. Figure tirée de Lambers et al. (2006).

très lumineux sont plus épaisses, dû au nombre plus élevé de rangées de cellules du mésophylle palissadique (Lambers et al. 2006) que celle qui se développent dans des milieux ombragés. Ces adaptations sont nécessaires à la performance de la plante. De plus, la quantité de lumière disponible lors de la croissance de la plante peut causer des stress qui influencent la courbe (Lambers et al. 2006). Par exemple, si la lumière disponible est insuffisante pour dépasser le point de compensation pour la lumière, la respiration associée à l'entretien et au maintien de la feuille est trop grande et la feuille est en déficit de carbone ce qui amène la feuille à consommer du carbone plutôt que d'en produire. À l'opposé, les feuilles peuvent aussi subir un stress par une trop grande intensité lumineuse qui peut endommager les

structures photosynthétiques menant à une diminution du taux de photosynthèse maximal. La disponibilité en nutriments peut aussi amener des différences entre les courbes photosynthèse-lumière. La photosynthèse est fortement affectée par la disponibilité en azote (Lambers et al. 2006); ainsi, les différences de courbes entre les espèces ou entre les feuilles elles-mêmes sont fortement corrélées à la [N] de la feuille (Aber et al. 2001). Lorsque l'azote est abondamment disponible dans le milieu, les photosystèmes sont plus densément entassés dans la feuille ce qui augmente la [N] de la feuille et, du même coup, le taux de photosynthèse maximal (Aber et al. 2001). Par contre, lorsque l'azote est limitant par contre, toute la performance du système photosynthétique est diminuée (Lambers et al. 2006).

MODÉLISATION DE SYSTÈMES VÉGÉTAUX

La modélisation est un outil intéressant pour étudier le comportement des écosystèmes et des communautés végétales dans le temps face à divers facteurs. En effet, elle permet d'obtenir les propriétés de systèmes à grande échelle à partir des interactions entre les individus de ce système. Il est cependant difficile, a priori, de prédire quelles interactions inter-individus sont les plus influentes au niveau de la communauté ou de l'écosystème (Jarvis 1993). Une inclusion d'un trop grand nombre de variables amène des problèmes au niveau de l'obtention de telles données et ne permet pas nécessairement une meilleure performance du modèle (Levin et al. 1997). Ainsi, plusieurs types de modèles ont été développés afin d'obtenir des réponses sur différents aspects des communautés végétales tels LIGNUM (Perttunen et al. 1996), JABOWA (Botkin et al. 1972) et SORTIE (Murphy 2010). Ces modèles sont des modèles de croissance de peuplements et de succession forestière qui utilisent des indices différents pour calculer leurs prévisions production végétale. Ces modèles partagent cependant des interactions communes de base comme l'influence de la lumière sur les différentes caractéristiques des individus. En connaissant le taux de photosynthèse des plantes, il est possible de prévoir la quantité de carbone qui sera fixé dans un temps donné pour une intensité lumineuse donnée. Il faut toutefois connaître la courbe photosynthèse-lumière de chacune des feuilles entrant dans le modèle. Évidemment, il est irréalisable de mesurer cette courbe pour chacune des feuilles d'une communauté. Pour résoudre ce problème, les modèles utilisent

généralement des courbes photosynthèse-lumière générales à plusieurs espèces ou estiment les courbes individuelles avec des indices peu fiables, ce qui mène à une estimation plus ou moins précise de la quantité de carbone fixé. Quelques modèles utilisent des courbes photosynthèse-lumière spécifiques à une espèce et adaptent les paramètres de cette courbe en fonction de la lumière reçue, d'autres utilisent des courbes très générales pour qualifier plusieurs espèces. Il n'y a donc pas de modèles permettant de déterminer les courbes précises de plusieurs espèces d'une même communauté.

MISE EN CONTEXTE ET OBJECTIFS GÉNÉRAUX

Si l'on se fie au spectre économique mondial des feuilles (Wright et al. 2004), les relations allométriques entre les traits foliaires permettent de prédire la valeur d'un trait lorsque l'on possède la valeur des autres traits covariants avec ce dernier. Les traits A_{max} et R_d représentent les deux extrêmes du taux de photosynthèse d'une feuille et donc, les deux extrêmes d'une courbe photosynthèse-lumière (Lambers et al. 2006). Marino et al. (2010) ont voulu vérifier sur cette base, s'il est possible de prédire ainsi toute la courbe photosynthèse-lumière d'une feuille en connaissant les valeurs des autres traits de cette feuille et ce peu importe l'espèce. Cette question est importante d'un point de vue théorique afin de confirmer l'existence du spectre économique mondial des feuilles, puisque les corrélations devraient pouvoir s'étendre à la totalité de la courbe photosynthèse-lumière. D'un point de vue plus pratique, une prédiction de ces courbes avec des traits foliaires dont les valeurs spécifiques sont largement disponibles dans des bases de données telles GLOPNET 2004 et TRY (en préparation) et qui sont faciles à mesurer permettrait d'affiner la prédiction de la photosynthèse dans les modèles d'échanges gazeux ou de successions de communautés végétales et d'écosystèmes tel qu'utilisé en foresterie par exemple.

Marino et al. 2010 ont utilisé deux fonctions (Figure 4) qui décrivent les courbes photosynthèse-lumière, soit la fonction de Michaelis-Menten et celle de Mitscherlich, pour déterminer s'il est possible de prévoir les paramètres de ces fonctions à l'aide de traits foliaires. Les traits choisis sont le $[N]$, le LMA et la concentration de chlorophylle de la feuille

([Chl]). Les paramètres de la fonction de Mitscherlich sont le A_{\max} , le LCP et le rendement quantique au LCP (QLCP). Ceux de la fonction de Michaelis-Menten sont le taux de photosynthèse maximum brute (G_{\max}), le R_d et l'intensité lumineuse au demi-taux maximum de photosynthèse (K). Les deux fonctions dictent le taux de photosynthèse (A) pour une intensité lumineuse donnée (I), en fonction de leurs paramètres respectifs.

$$A(I) = A_{\max} \left(1 - e^{-\frac{q(\phi)(I-\phi)}{A_{\max}}} \right) \quad (\text{A})$$

$$A(I) = \frac{G_{\max} I}{k + I} - R_d \quad (\text{B})$$

Figure 4: Fonctions de modélisation des courbes photosynthèse-lumière. Équation de A) Mitscherlich et B) Michaelis-Menten. Les paramètres de la fonction de Mitscherlich sont la capacité photosynthétique maximale (A_{\max}), le point de compensation pour la lumière (LCP ou Φ , dans cette figure) et le rendement quantique au LCP ($Q(\Phi)$). Ceux de la fonction de Michaelis-Menten sont le taux de photosynthèse maximum brute (G_{\max}), le taux de respiration foliaire le jour (R_d) et l'intensité lumineuse au demi-taux maximum de photosynthèse (K). Les deux fonctions dictent le taux de photosynthèse (A) pour une intensité lumineuse donnée (I), en fonction de leurs paramètres respectifs.

Marino et al. (2010) ont mesuré les courbes photosynthèse-lumière de 25 espèces d'herbacées qui ont poussé dans les mêmes conditions de croissance, soit dans une chambre de croissance. De plus, ils ont mesuré les courbes photosynthèse-lumière de feuilles d'arbres ayant poussé en nature. Ils ont mesuré les traits foliaires des feuilles utilisées et ont calculé les paramètres des fonctions de modélisation à l'aide des courbes mesurées sur les feuilles respectives. Ils ont ensuite établi des relations entre les paramètres des fonctions et les traits foliaires. Ils ont obtenu des relations allométriques relativement fortes pour les herbacées ($R^2 > 0,84$) entre les paramètres A_{\max} , G_{\max} , R_d , et QLCP des fonctions et les traits foliaires $[N]$ et LMA, mais pas pour la $[Chl]$. Le LCP n'était pas lié au trait et le K l'était faiblement ($R^2 = 0,34$). Pour les arbres, les relations étaient sensiblement plus faibles ($R^2 < 0.43$). Malgré les faibles relations

entre le LCP et le K avec les traits foliaires, ils ont réussi à bien prédire les courbes photosynthèse-lumière des herbacées et celle des arbres avec un peu moins de précision (Marino et al. 2010).

Ces résultats sont très intéressants puisqu'ils permettent de faire un pas de plus dans la validité du spectre économique mondial. Cependant, certaines limitations de l'étude viennent restreindre le degré de généralisation de ces résultats. Premièrement, les relations allométriques établies entre les traits foliaires et les paramètres des fonctions étaient fortes pour les herbacées mais plus faibles pour les arbres. Les espèces d'herbacées analysées avaient toutes poussé dans un environnement semblable, en chambre de croissance. Les arbres analysés, eux, avaient poussé en nature et n'ont pas tous fait face aux mêmes conditions environnementales. En assumant une réponse similaire des arbres et des herbacées, comme le suggèrent les résultats de Wright et al. 2004, on pourrait supposer un effet de l'environnement de croissance sur la fiabilité des relations allométriques trouvées par Marino et al. (2010). Aussi les courbes photosynthèse-lumière mesurées lors de l'expérience étaient des courbes de lumière statique, c'est-à-dire que la feuille avait le temps de s'habituer à l'intensité lumineuse lors de la prise de mesure. Cependant, en nature, les feuilles sont souvent confrontées à une lumière dite « dynamique » (Montgomery & Givnish, 2008) où l'intensité change rapidement. L'influence de la lumière dynamique sur les paramètres des courbes et les relations unissant ces paramètres aux traits foliaires n'est pas observée dans cette étude et il est possible que cette influence soit importante à considérer tel que proposé par Montgomery & Givnish (2008) qui ont observé des variations dans les taux de photosynthèse maximale de lobéliades soumises à différents types d'environnements lumineux.

Afin de permettre une généralisation du spectre économique mondial, il convient de vérifier à quel point l'environnement et le type de lumière influencent les relations allométriques traits-paramètres trouvées par Marino et al. (2010). Dans la présente étude, nous tentons donc de vérifier l'influence de l'un de ces facteurs, soit l'environnement de croissance, sur ces relations allométriques. Il est connu que l'environnement de croissance affecte les traits foliaires (Meziane & Shipley 2001, Markesteijn et al. 2007, Fife et al. 1995), notamment la

disponibilité de la lumière et des nutriments. Les facteurs environnementaux choisis pour cette étude sont la disponibilité en luminosité et la disponibilité en nutriments. Ainsi, les objectifs généraux consistent à :

- 1) Déterminer si l'intensité lumineuse et la disponibilité en nutriments ont un effet sur les relations allométriques traits-paramètres.
- 2) Déterminer, le cas échéant, de quelle façon chacun des facteurs influence les relations traits-paramètres.
- 3) Déterminer si les variations dans les relations traits-paramètres sont négligeables dans la prédiction des courbes photosynthèse-lumière.

CHAPITRE 1

PRÉDICTION DES COURBES PHOTOSYNTHÈSE-LUMIÈRE À L'AIDE DE TRAITS FOLIAIRES : L'INFLUENCE ENVIRONNEMENTALE

L'article suivant traite d'un point important de l'écologie fonctionnelle, soit l'influence de l'environnement sur la prédiction de courbes photosynthèse-lumière basée sur les relations allométriques entre des traits foliaires. Les résultats proviennent d'analyses effectuées sur 25 espèces d'herbacées ayant poussé dans des conditions de culture contrastées de lumière et de fertilité du sol. Ces résultats ont permis de répondre à une question intéressante concernant la validité du spectre économique mondial des feuilles dans des environnements contrastés et ouvrent la porte à une amélioration de certains aspects des modèles végétaux.

J'ai participé à ce projet au niveau de l'élaboration du protocole expérimental, de l'application expérimentale de ce protocole ainsi que par l'analyse des données recueillies lors de l'expérience. Le Prof. John-William (Bill) Shipley est l'instigateur et le directeur de ce projet et a révisé mon travail à plusieurs reprises.

Cet article est le point central de ce mémoire et la version traduite en anglais sera soumise à *Functional Ecology*.

Mots Clés : Courbes photosynthèse-lumière, Traits foliaires, Écologie fonctionnelle, Concentration d'azote foliaire, Masse spécifique foliaire.

Résumé

Les modèles de foresterie ou d'écologie végétale utilisent souvent des courbes photosynthèse-lumière pour calculer le taux photosynthétique de communautés végétales selon la luminosité changeante dans le temps afin de déterminer la croissance ou la productivité d'un peuplement. Ces courbes sont toutefois très générales et ne sont pas ajustées en fonction de l'espèce et de l'environnement de croissance de la feuille. Il a été démontré dans le spectre économique mondial que le taux de photosynthèse maximal (A_{max}) et le taux de respiration maximal (R_d) d'une feuille, qui représentent les extrêmes de la courbe photosynthèse-lumière, sont allométriquement reliés à la concentration en azote foliaire ($[N]$) et à la masse spécifique foliaire (LMA). Des études récentes ont aussi démontré qu'il était possible de prédire la totalité de la courbe photosynthèse-lumière avec la $[N]$ et le LMA de la feuille en prédisant les paramètres des fonctions de Mitscherlich et de Michaelis-Menten qui décrivent la courbe photosynthèse-lumière. Toutefois, ces résultats ont été obtenus pour des herbacées ayant poussé dans des conditions de croissance similaires. Nous avons donc voulu savoir si les relations entre $[N]$, LMA et les paramètres des fonctions sont toujours valides même si l'environnement de croissance de la feuille diffère. Pour y arriver, nous avons fait pousser 25 espèces d'herbacées dans des conditions contrastées de luminosité et de disponibilité en nutriments. Les courbes photosynthèse-lumière, leurs paramètres associés, le LMA et la $[N]$ ont été mesurés pour les feuilles des plantes. Les traits foliaires ont été mis en relation avec les paramètres des fonctions et on observe une variation dans ces relations selon l'environnement. Cependant, la variation est négligeable et il demeure possible de prévoir les courbes photosynthèse-lumière des feuilles sans tenir compte de l'environnement de croissance. Ces résultats suggèrent la possibilité d'améliorer la précision d'estimation de photosynthèse dans des modèles végétaux tels que LIGNUM ou SORTIE qui sont des modèles de simulation de succession forestière et de croissance de peuplements. De plus cette étude permet de confirmer la généralisation de l'application des relations allométriques entre les traits foliaires et les paramètres de courbes photosynthèse-lumière.

Introduction

Comprendre les facteurs qui influencent la distribution ou la croissance de peuplements est primordiale en écologie végétale autant pour comprendre la dynamique des peuplements que pour prévoir les peuplements à exploiter en foresterie. Ainsi, il existe plusieurs modèles écosystémiques utilisant des variables environnementales telles que la lumière ou la densité de végétation et des variables individuelles incluant la taille de la plante ou l'espèce afin de prédire la distribution ou la croissance de peuplements. Ces modèles intègrent souvent la lumière comme variable clé puisqu'elle affecte le taux de photosynthèse. Malgré l'importance de ce paramètre, les modèles traitent cet aspect en utilisant des courbes photosynthèse-lumière très générales ou spécifiques à certaines espèces dans certaines conditions environnementales. Par exemple, le modèle forestier LIGNUM est paramétré initialement pour le Pin sylvestre (*Pinus sylvestris*) et utilise une courbe photosynthèse-lumière spécifique à cette espèce (Perttunen et al 1996). Une adaptation de la courbe s'avère nécessaire lorsque l'on ajuste le modèle à une nouvelle espèce. Même si cet ajustement ne cause pas de gros problèmes pratiques lorsqu'on travaille sur une seule espèce, l'approche devient vite irréaliste lorsqu'on travaille au niveau des communautés végétales. Dans cette optique, Ollinger et al (2008) apportent des pistes intéressantes en suggérant des relations fortes entre le pourcentage d'azote de la canopée, le taux d'assimilation de carbone et l'albédo pour des canopées de forêts entières. Malgré ces avancées au niveau interspécifique, il nous faut tout de même une méthode intégrant l'espèce, l'environnement et la position dans la canopée des feuilles pour estimer précisément leur photosynthèse.

Le domaine de l'écologie comparée offre une approche interspécifique intéressante en écologie végétale en s'intéressant non pas aux individus d'une espèce, mais plutôt à des traits fonctionnels mesurables communs à différentes espèces (Keddy 1992). Cette approche tente aussi d'établir des liens et des relations allométriques entre ces différents traits afin d'établir les diverses contraintes évolutives en découlant (Violle et al. 2007). Ce type d'approche pourrait permettre d'obtenir des prédictions précises de courbes photosynthèse-lumière de feuilles individuelles sans tenir compte de l'espèce ou de l'environnement de la feuille. Ainsi,

il serait possible d'améliorer les modèles généraux utilisant de telles courbes photosynthèse-lumière tout en comprenant les relations entre les traits fonctionnels des plantes. L'objectif de cette étude consiste à prédire les paramètres de ces courbes en se basant seulement sur des traits foliaires simples tels la concentration en azote foliaire par exemple. Puisqu'il existe déjà des bases de données contenant les valeurs moyennes de ces traits foliaires pour des milliers d'espèces, tel que la base de données TRY (Kattge et al. en préparation), il serait en principe facile d'intégrer ces informations, spécifiques à l'espèce, dans les modèles de peuplement.

Récemment, il a été suggéré par Marino et al. (2010) qu'il est possible de prévoir des courbes photosynthèse-lumière en utilisant l'azote foliaire ([N]) et le « leaf mass per area » (LMA) des feuilles pour déterminer la valeur des paramètres composant ces courbes. Ils ont mesuré, sur des herbacées et des arbres, trois traits foliaires soit : la [N], la concentration en chlorophylle ([Chl]) et le LMA. Ils ont aussi mesuré les courbes photosynthèse-lumière de ces plantes pour ensuite les ajuster avec des fonctions de modélisation. Les fonctions utilisées sont celles de Michaelis-Menten et de Mitscherlich (Figure 5)

$$A(I) = A_{\max} \left(1 - e^{-\frac{q(\phi)(I-\phi)}{A_{\max}}} \right) \quad (\text{A})$$

$$A(I) = \frac{G_{\max} I}{k + I} - R_d \quad (\text{B})$$

Figure 5: Fonctions de modélisation des courbes photosynthèse-lumière. Équation de A) Mitscherlich et B) Michaelis-Menten. Les paramètres de la fonction de Mitscherlich sont le A_{\max} , le LCP et le rendement quantique au LCP (QLCP). Ceux de la fonction de Michaelis-Menten sont le taux de photosynthèse maximum brute (G_{\max}), le R_d et l'intensité lumineuse au demi-taux maximum de photosynthèse (K). Les deux fonctions dictent le taux de photosynthèse (A) pour une intensité lumineuse donnée (I), en fonction de leurs paramètres respectifs.

Les paramètres de ces fonctions sont : la capacité photosynthétique maximale (A_{max}), le point de compensation pour la lumière (LCP) et le rendement quantique au point de compensation pour la lumière (QLCP) pour l'équation de Mitscherlich et la photosynthèse brute maximale (G_{max}), le taux de respiration (R_d) et le demi-coefficient de saturation (K) pour Michaelis-Menten. L'azote foliaire et le LMA étaient corrélés avec tous les paramètres sauf le point de compensation pour la lumière. Ceci permit de construire des relations allométriques générales les reliant. Ces relations permettent d'obtenir de bonnes prédictions du taux photosynthétique sur toute la courbe photosynthèse-lumière.

Cependant, il y a deux faiblesses dans l'étude de Marino et al. (2010) qui limitent sa généralité. Premièrement, les relations obtenues sur les 25 espèces herbacées étaient obtenues dans un seul environnement de culture. Deuxièmement, les relations obtenues sur les 40 espèces ligneuses en nature confondent les différences entre espèces avec les différences liées aux environnements différents de ces espèces. Or, on sait que plusieurs traits foliaires varient d'un environnement à l'autre selon la disponibilité de différentes ressources telle la lumière et l'apport en nutriments. Meziane & Shipley 2001 l'ont démontré pour le SLA, le $[N]$ et le taux photosynthétique. Il est démontré que les feuilles de lumière présentent typiquement une $[N]$ et un LMA plus élevés que celles grandies à l'ombre (Lambers et al. 2006, Gratani et al. 2006, Markesteijn et al. 2007, Hanson 1917, Wylie 1951) et possèdent des paramètres de courbes photosynthèse-lumière différents (Aber et al. 2001, Hulshof et al. 2010). Aussi, un apport de nutriments dans le sol affecte le contenu foliaire. Par exemple, un fertilisant azoté fait augmenter la $[N]$ foliaire (Fife et al. 1995, Wright et al. 2001). Plusieurs des traits affectés sont reliés entre eux et covarient selon des relations allométriques tel que démontré dans le Worldwide Leaf Economic Spectrum (Wright et al. 2004). Alors, quelle est la relation entre les changements dans l'environnement de croissance, tels la lumière et la disponibilité en nutriments, les changements des traits foliaires et les changements des paramètres de la courbe photosynthèse-lumière (Figure 6)?

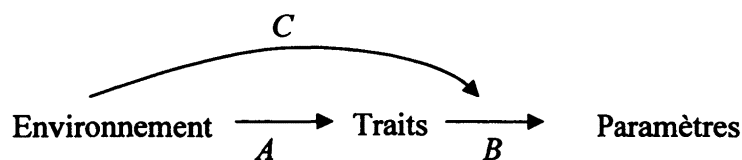


Figure 6 : Relations possibles entre l'environnement et les traits foliaires (A), entre les traits et les paramètres des courbes photosynthétiques (B) et entre l'environnement et la relation Traits-Paramètres (C). Il est possible que les relations traits-paramètres soient stables et que les changements de l'environnement de croissance se manifestent seulement en changeant les valeurs des traits; dans ce cas, la flèche C n'existe pas et il suffit de connaître les valeurs des traits sans connaître l'environnement de croissance de la feuille. Il est aussi possible que les relations traits-paramètres soient très variables selon l'environnement de croissance; dans ce cas, la flèche C est très importante et il est essentiel de connaître l'environnement de croissance pour pouvoir prévoir les paramètres à partir des traits.

Il est nécessaire de déterminer l'effet de l'environnement de croissance des plantes sur la capacité de prédiction des courbes photosynthèse-lumière. Plus précisément, dans cet article, nous avons comme objectif de répondre à quatre questions principales dans cet article.

- 1- Est-ce que la variation dans les traits foliaires due à l'environnement de croissance affecte les relations allométriques entre les traits?
- 2- Comment ces changements affectent-ils les relations allométriques?
- 3- Comment ces variations affectent-elles la prédiction des paramètres des équations?
- 4- Est-il possible de prédire les courbes photosynthèse-lumière peu importe l'environnement de croissance ou doit-on en tenir compte?

Méthodes

DISPOSITIF EXPÉRIMENTAL

Huit plantes, pour chacune des 25 espèces d'herbacées de type C3 (Tableau 1) ont été cultivées dans des pots de 1L à partir de la graine. Elles ont poussé dans des chambres de croissance réglées pour des périodes de jour de quatorze heures à 22 °C et des périodes de nuit de dix heures à 18°C. Les plantes avaient un apport en eau suffisant en tout temps. L'expérience prenait en considération quatre traitements différents (i.e. environnements de croissance) où deux plantes de chaque espèce étaient attribuées à chacun des quatre traitements.

Les traitements étaient des combinaisons factorielles de deux niveaux de fertilité et d'intensité lumineuse. Pour la fertilité du sol, le niveau « faible » consistait, pour un pot, à un substrat de 800 ml constitué d'un ratio 3:1 respectivement de sable et de terreau commercial. Un lot de 200 L de ce substrat « faible » a été constitué pour ensuite être divisé en deux lots, un pour chaque niveau de fertilité. Le traitement de fertilité « élevé » utilisait aussi ce substrat « faible » auquel nous avons ajouté 2g par pot d'un fertilisant à relâchement lent 14-14-14 (Azote-Phosphore-Potassium) (Smartcote). Des analyses de sol ont été effectuées pour quantifier les différences en nutriments entre les traitements. Pour chacun des traitements, nous avons effectué une analyse sans fertilisant et une seconde analyse, six semaines plus tard, avec ou sans fertilisant selon le traitement. Le contenu en azote (NH_4 et NO_3) était déterminé par une extraction au KCL, alors que le contenu en potassium et en phosphore était déterminé par une extraction au Mehlich (Carter 1993).

Tableau 1. Espèces utilisées lors de l'expérience pour obtenir des courbes photosynthèse-lumière de feuilles et les traits foliaires associés. La taxonomie suit Marie-Victorin (1995). Flore laurentienne, 3e édition. Les Presses de l'Université de Montréal, Montréal.

<i>Leontodon autumnalis</i>	<i>Cichorium intybus</i>
<i>Epilobium glandulosum</i>	<i>Galeopsis tetrahit</i>
<i>Agrostis gigantea</i>	<i>Koeleria macrantha</i>
<i>Chenopodium polyspermum</i>	<i>Beckmania syzigachne</i>
<i>Rudbeckia hirta</i>	<i>Bidens frondosa</i>
<i>Phleum pratense</i>	<i>Oenothera biennis</i>
<i>Lythrum salicaria</i>	<i>Prunella vulgaris</i>
<i>Hyoscyamus niger</i>	<i>Plantago major</i>
<i>Echium vulgare</i>	<i>Solidago canadensis</i>
<i>Dactylis glomerata</i>	<i>Rumex obtusifolius</i>
<i>Althaea officinalis</i>	<i>Epilobium angustifolia</i>
<i>Centaurea cyanus</i>	<i>Silene cucubalus</i>
<i>Potentilla recta</i>	

Les deux niveaux d'intensité lumineuse pendant la croissance étaient obtenus via deux différentes chambres de croissance. Les niveaux « élevé » et « faible » d'intensité lumineuse étaient respectivement 400 et 100 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de radiation photosynthétiquement active (PAR). Puisque l'intensité lumineuse était plus élevée au centre des chambres, les plantes y étaient regroupées et une rotation aléatoire des pots était effectuée chaque semaine.

MESURES EXPÉRIMENTALES

Les plantes étaient mesurées avant la floraison et lorsque la masse foliaire permettait l'analyse d'azote foliaire; cette période était en général de 6 semaines et variait entre 30 et 120 jours. Les échanges gazeux et les mesures foliaires étaient effectués selon le protocole de Marino et al. 2010. Les plantes étaient arrosées à la capacité au champ la nuit avant la prise de mesure et étaient amenées au laboratoire où elles avaient 30 minutes d'acclimatation avant la prise de données. Les mesures d'échanges gazeux étaient prises à l'aide d'un système d'analyse des gaz à l'infrarouge muni des contrôles sur la concentration du CO₂ et de l'intensité lumineuse (système CO650-FCM, Qubit Systems, www.qubitsystems.com). La concentration en CO₂ de la chambre foliaire était maintenue à 380 µmol L⁻¹. La température de la feuille était continuellement suivie à l'aide d'un thermistor et était de 22 +/- 2 °C. Les taux de photosynthèse nette étaient mesurés à six niveaux croissants d'intensité lumineuse produits par des diodes rouges : 0, 75, 150, 175, (250) and 500 (700) µmol m⁻² s⁻¹. On utilisait six points comprenant le niveau d'intensité lumineuse de 250 µmol m⁻² s⁻¹ plutôt que celui de 700 pour les plantes montrant de la photoinhibition à 700 µmol m⁻² s⁻¹. Chaque niveau d'intensité lumineuse était d'une durée de 15 minutes pour permettre à la plante d'ajuster son taux de photosynthèse. Deux feuilles par plant, sans signe visible de sénescence, étaient analysées. Suite à la mesure d'échange gazeux, les deux feuilles étaient récoltées et leur surface totale projetée était calculée à partir d'images numérisées via WinFolia (www.regent.qc.ca). Les feuilles étaient par après séchées au minimum 48 heures à 70°C et pesées. Subséquemment, la masse spécifique foliaire (LMA) des feuilles était calculée en divisant la masse sèche par la surface projetée totale. Les feuilles restantes du plant étaient ensuite moulues en une fine poudre en utilisant un broyeur à bille et la concentration en azote foliaire ([N]) était mesurée à l'aide d'un Macro Elemental CN Analyser (Elementar Analysesen système GmbH, Hanau, Germany).

Les analyses statistiques ont été effectuées en utilisant le programme R v.2.12.2. (R project, 2011) Les équations de Mitscherlich et de Michaelis-Menten ont été utilisées pour ajuster les

courbes photosynthèse-lumière depuis les échanges gazeux de chaque feuille séparément. Par la suite, les paramètres de ces fonctions (Tableau 2) ont été estimés en utilisant des régressions non linéaires de moindre carré via la fonction *nls* de R.

Les traits utilisés pour les analyses étaient tous en rapport à la masse (Tableau 2). Les valeurs des traits variaient typiquement par un facteur de 10 entre espèces tandis que la variation de certains paramètres des courbes de photosynthèse variait par un facteur de 100. Cette variation interspécifique est résumée en annexe (Annexe A).

Tableau 2. Variables mesurées sur les feuilles et à partir des mesures de courbes photosynthèse-lumière lors de l'expérience et leurs unités basées en masse.

Variable	Acronyme	Unités
Masse spécifique de la feuille	LMA	g cm^{-2}
Concentration d'azote foliaire	[N]	% masse sèche
Taux de photosynthèse nette maximum	Amax	$\text{umol g}^{-1} \text{s}^{-1}$
Point de compensation pour la lumière	LCP	$\text{umol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
Rendement quantique apparent au point de compensation pour la lumière	QLCP	$\text{umol g}^{-1} \text{s}^{-1} \text{umol}^{-1}$
Taux de photosynthèse brute maximum	Gmax	$\text{umol g}^{-1} \text{s}^{-1}$
Intensité lumineuse au demi-taux de photosynthèse brute	K	$\text{umol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
Intensité lumineuse	I	$\text{umol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
Taux de respiration de la feuille	Rd	$\text{umol g}^{-1} \text{s}^{-1}$

Résultats

RELATIONS ENTRE PARAMÈTRES ET TRAITS

Les traits démontrent généralement des corrélations entre eux et avec les paramètres (Figure 7). La force de la corrélation entre les paramètres et les traits (Tableau 3) varie pour chacun

des paramètres : Amax, Gmax et QLCP sont plus fortement corrélés aux traits foliaires LMA et [N] que K et LCP. Par conséquent, K et LCP sont difficiles à prédire avec une approche considérant les traits fonctionnels. Les forces des corrélations sont aussi différentes en fonction de l'environnement de croissance. À haute fertilité et luminosité, les corrélations sont les plus fortes (R^2 de 0,36 à 0,75) alors qu'à faible luminosité, les corrélations sont plus faibles (R^2 de 0,08 à 0,69). L'environnement influe donc sur les relations allométriques entre les traits et les paramètres. Les corrélations des relations sont encore plus fortes lorsque les valeurs de tous les environnements sont confondues (R^2 de 0.52 à 0.82) puisque ceci augmente la variabilité totale.

En mettant en relation les traits et les paramètres, on peut discerner des patrons de distribution des points selon les environnements de croissance (Figure 8). Les effets attribuables à la différence en luminosité ou en fertilité se répètent pour les différents paramètres. Une différence de fertilité lors de la croissance affecte les moyennes des traits et des paramètres sans changer ni les interceptes ni les pentes entre elles alors qu'une différence en luminosité affectera plutôt l'intercepte de la relation de départ (Tableau 3).

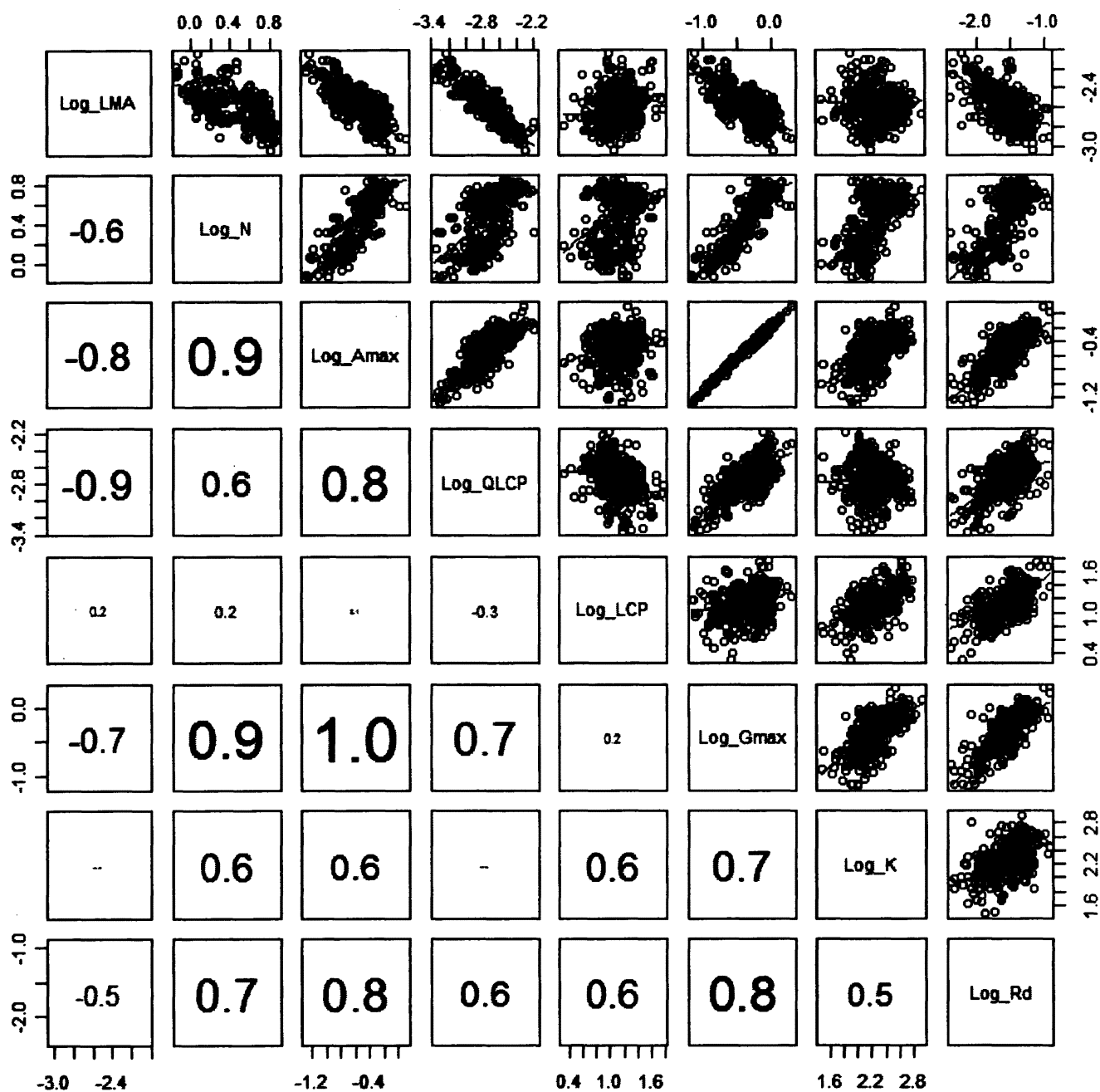


Figure 7. Représentation graphique des associations entre les traits foliaires (LMA et [N]) et les paramètres (Amax, QLCP, LCP, Gmax, K et Rd), ainsi que la force de corrélation propre à chacune des associations. Les valeurs des traits et des paramètres sont transformées en logs base 10. Les traits et les paramètres sont la surface spécifique foliaire (LMA), le taux d'azote foliaire ([N]), le taux maximum de photosynthèse nette (Amax) et brute (Gmax), le rendement quantique au point de compensation pour la lumière (QLCP), le point de compensation pour la lumière (LCP), l'intensité lumineuse au demi-taux de photosynthèse (K) et le taux de respiration de la feuille pendant le jour (Rd).

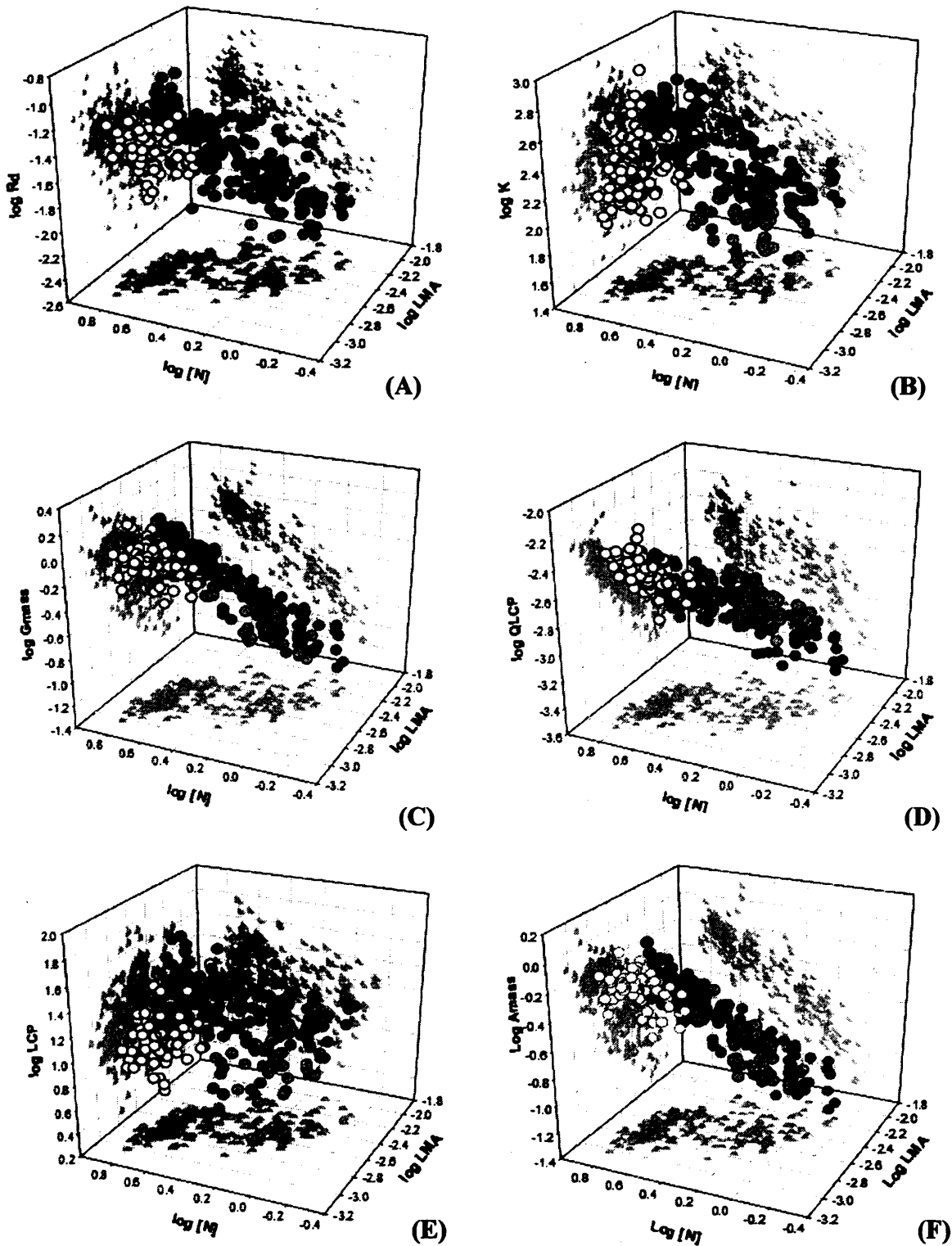


Figure 8. Représentation en 3 dimensions de l'association entre les traits foliaires (masse spécifique foliaire (LMA) et taux d'azote foliaire [N]) et les paramètres des fonctions, taux de respiration foliaire le jour (Rd) (A), intensité lumineuse au demi-taux de saturation K (B), taux maximum de photosynthèse nette (Amass) (F) et brute (Gmass) (C), point de compensation pour la lumière LCP (E) et rendement quantique au LCP (QLCP) (D). Les environnements sont identifiés, haute luminosité et fertilité du sol (●), haute luminosité et faible fertilité (○), faible luminosité et haute fertilité (○) et faible luminosité et fertilité (●).

Les relations traits-paramètres les plus fortes sont celles des équations construites en combinant les données de tous les traitements même si la variabilité résiduelle est légèrement plus importante (Tableau 3). Nous avons utilisé les équations allométriques construites avec tout le jeu de données pour prévoir les valeurs des paramètres de chacun des environnements individuellement. On obtient pour Amax, Gmax, QLCP et Rd, des estimations très semblables à celles des équations construites avec seulement les données d'un environnement (Tableau 3, % de ressemblance du R^2). Aussi, lorsque l'on compare les valeurs des courbes photosynthétiques construites avec les paramètres observés à celles des courbes construites avec les paramètres prédits, on constate un bon pouvoir de prédiction (Figure 9) avec un R^2 de 0,884 pour l'équation de Mitscherlich et 0,887 pour celle de Michaelis-Menten. En comparant les régressions à une pente théorique de 1 avec un intercepte de 0, qui représente une association parfaite des valeurs, on remarque que l'intercepte et la pente des deux régressions sont significativement différents de la pente théorique ($p < 0,001$). Par contre, les valeurs d'intercepte et de pentes sont très près de 0 et de 1 respectivement. Pour Michaelis-Menten, l'intercepte de la régression est de 0,02 et la pente est de 0,93 alors que pour Mitscherlich, l'intercepte est de 0,02 et la pente de 0,92.

GÉNÉRALITÉ DES PRÉDICTIONS

Nous avons ensuite appliqué notre équation générale pour Amax à deux jeux de données tirés de la littérature (Figure 10, GLOPNET 2004, Marino et al. 2010). Nos équations ont bien prédit les données de Amax observées par Marino et al. (2010) ($R^2=0,64$, E.T. résiduelle = 0,19, Figure 10 A). Aussi les valeurs observées dans GLOPNET (2004) sont prédites avec seulement une légère sous-estimation ($R^2=0,63$, E.T. résiduelle = 0,22, Figure 10 B).

Nos équations ont aussi bien prédit les valeurs observées dans GLOPNET (2004) de Amax avec seulement une légère sous-estimation ($R^2=0,63$, E.T. résiduelle = 0,22). Les données de Marino et al. (2010) sont aussi bien prédites ($R^2=0,64$, E.T. résiduelle = 0,19)

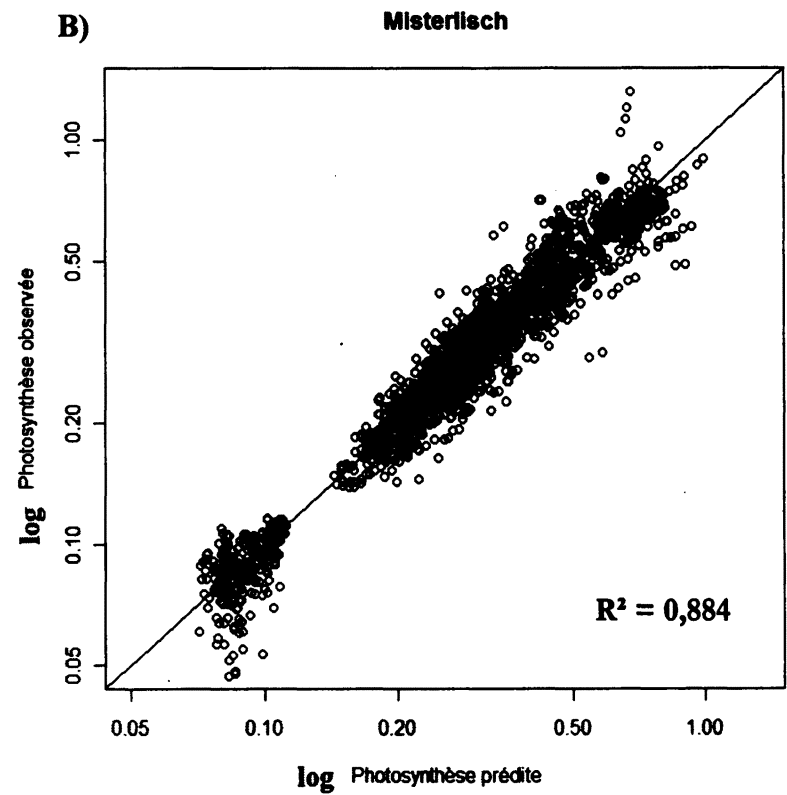
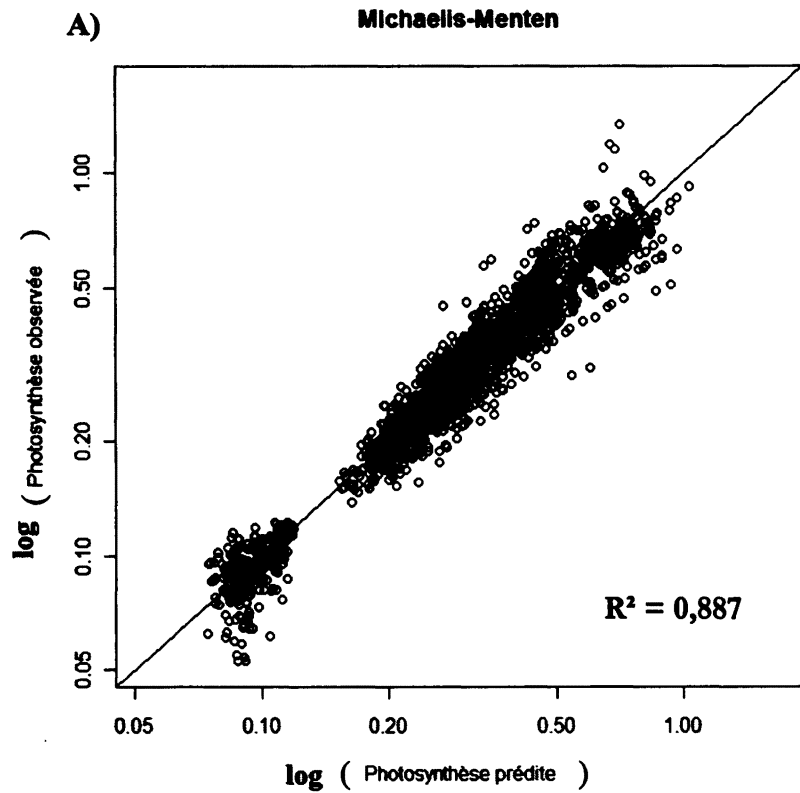


Figure 9. Log(Photosynthèse observée) versus Log(photosynthèse prédite) pour les courbes de A) Michaelis-Menten et de B) Mitscherlich pour les 25 espèces d'herbacées ayant poussé dans des environnements contrastés de luminosité et de disponibilité en nutriments. Les valeurs ont été ajustées pour permettre l'utilisation d'un axe logarithmique pour les valeurs négatives. Cinq points aberrants ont été enlevés.

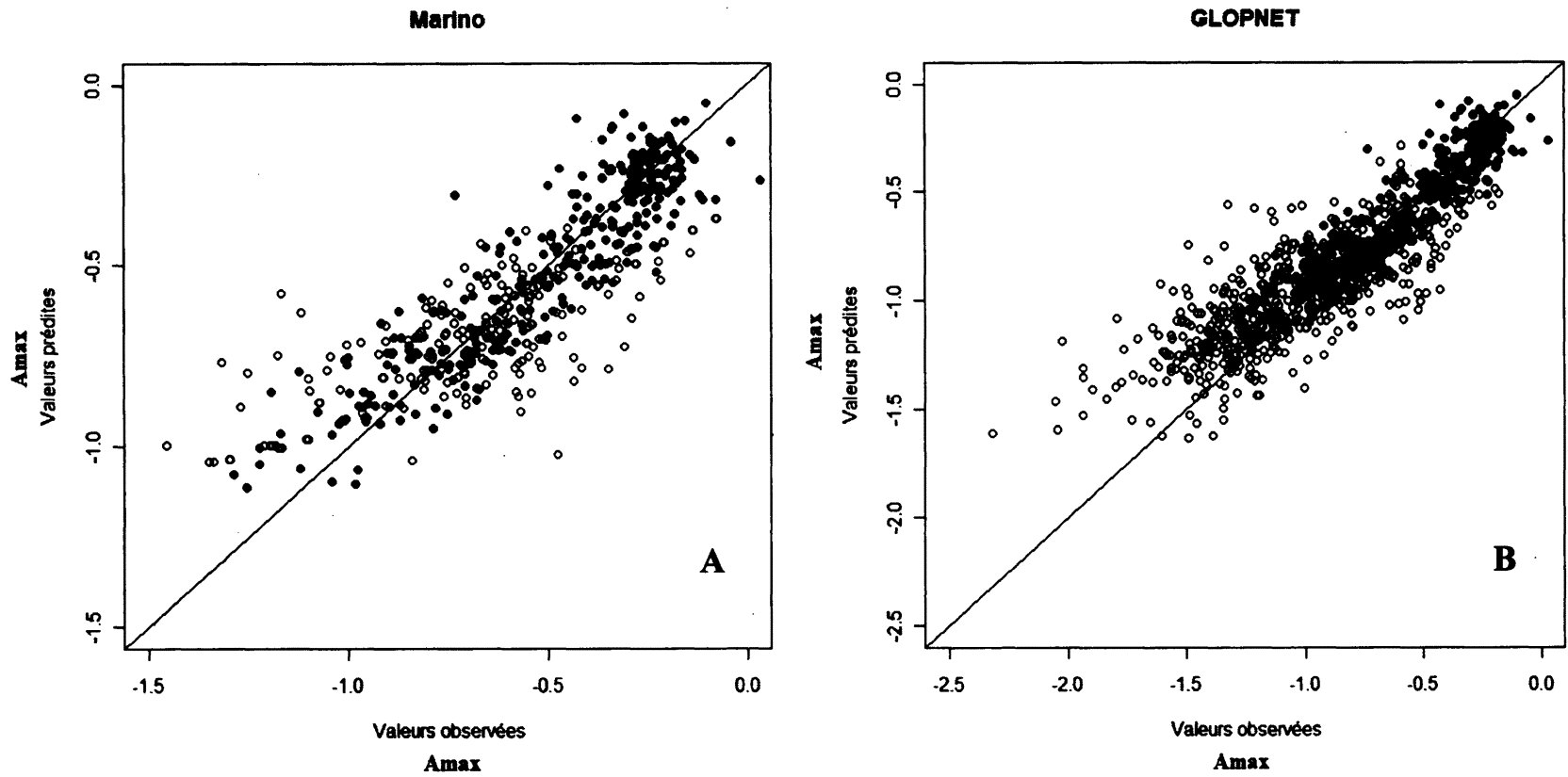


Figure 10. Valeurs prédites de Amax, comparées aux valeurs observées selon l'équation générale de Amax de notre modèle. Les bases de données utilisées sont celles de Marino et al. 2010 (A) ainsi que le GLOPNET 2004 (B). Les valeurs prédites versus observées de Amax de notre étude (●) sont superposées à celles des autres bases de données (○) à titre de comparaison.

Tableau 3. Pentas (\pm Erreur Type) des équations allométriques entre les traits foliaires (N et LMA) et chacun des paramètres des courbes (Amax, LCP, QLCP, Gmax, K et Rd) pour chacun des environnements de croissance, soit Haute/Faible Intensité lumineuse (I / i) et Fertilité du sol (F / f), ainsi que pour tous les environnements confondus (Générale). Les coefficients de corrélation ajustés (R^2) et l'erreur-type (Er.T.) sont disponibles, les R^2 et Er.T. prédits correspondent aux R^2 et Er.T. des régressions construites avec les jeux de données spécifiques aux environnements en utilisant l'équation générale du paramètre concerné. Le pourcentage de ressemblance correspond à la ressemblance entre le R^2 et le R^2 prédit.

Environnements	Paramètres	Interceptes	Log ₁₀ [N]	Log ₁₀ LMA	R^2	Er.T.	R^2 Prédit	Er.T. Prédit	% ressemblance
I / F	Amax	-2.96 (0.192)	0.45 (0.116)	-0.90 (0.88)	0.72	0.102	0.68	0.122	95
I / F	LCP	2.12 (0.313)	0.65 (0.189)	0.47 (0.142)	0.12	0.166	0.08	0.190	68
I / F	QLCP	-5.32 (0.159)	0.00 (0.096)	-1.00 (0.072)	0.75	0.084	0.75	0.084	100
I / F	Gmax	-2.69 (0.205)	0.58 (0.125)	-0.83 (0.094)	0.69	0.112	0.64	0.135	93
I / F	K	2.48 (0.269)	0.65 (0.163)	0.16 (0.124)	0.14	0.147	0.05	0.173	38
I / F	Rd	-3.11 (0.307)	0.61 (0.187)	-0.51 (0.141)	0.36	0.168	0.34	0.188	96
I / f	Amax	-2.98 (0.299)	0.53 (0.123)	-0.87 (0.128)	0.69	0.128	0.67	0.136	97
I / f	LCP	1.16 (0.452)	0.04 (0.186)	0.03 (0.194)	0.00	0.193	0.00	0.214	-
I / f	QLCP	-4.92 (0.300)	0.45 (0.123)	-0.79 (0.129)	0.64	0.128	0.59	0.138	91
I / f	Gmax	-2.87 (0.303)	0.54 (0.125)	-0.87 (0.130)	0.69	0.129	0.64	0.143	92
I / f	K	1.78 (0.320)	0.10 (0.131)	-0.12 (0.137)	0.02	0.137	0.00	0.178	-
I / f	Rd	-3.79 (0.437)	0.51 (0.180)	-0.79 (0.187)	0.48	0.186	0.43	0.201	90
i / F	Amax	-1.63 (0.230)	0.44 (0.139)	-0.38 (0.092)	0.32	0.096	0.32	0.108	100
i / F	LCP	2.22 (0.394)	-0.14 (0.238)	0.38 (0.157)	0.07	0.164	0.03	0.183	48
i / F	QLCP	-5.51 (0.205)	0.06 (0.124)	-1.05 (0.082)	0.69	0.086	0.69	0.087	100

i / F	Gmax	-1.08 (0.265)	0.56 (0.159)	-0.19 (0.106)	0.20	0.112	0.20	0.126	99
i / F	K	4.82 (0.371)	0.65 (0.221)	1.08 (0.147)	0.35	0.156	0.28	0.169	79
i / F	Rd	-3.24 (0.346)	-0.04 (0.207)	-0.65 (0.138)	0.20	0.145	0.10	0.170	47
i / f	Amax	-1.80 (0.542)	1.00 (0.175)	-0.37 (0.214)	0.58	0.120	0.56	0.127	97
i / f	LCP	2.08 (1.068)	0.05 (0.348)	0.46 (0.421)	0.00	0.237	0.00	0.251	-
i / f	QLCP	-4.13 (0.466)	0.57 (0.150)	-0.51 (0.184)	0.50	0.103	0.35	0.126	70
i / f	Gmax	-1.58 (0.558)	1.01 (0.180)	-0.32 (0.220)	0.56	0.124	0.56	0.127	99
i / f	K	2.53 (0.835)	0.65 (0.269)	0.27 (0.329)	0.09	0.185	0.07	0.196	82
i / f	Rd	-2.11 (0.959)	0.59 (0.312)	-0.09 (0.378)	0.08	0.213	0.07	0.214	97
Générale	Amax	-2.14 (0.110)	0.65 (0.032)	-0.52 (0.046)	0.82	0.119	-	-	-
Générale	LCP	2.84 (0.184)	0.55 (0.054)	0.77 (0.077)	0.29	0.200	-	-	-
Générale	QLCP	-5.32 (0.096)	0.06 (0.028)	-0.98 (0.040)	0.79	0.104	-	-	-
Générale	Gmax	-1.74 (0.119)	0.77 (0.035)	-0.39 (0.050)	0.80	0.131	-	-	-
Générale	K	3.66 (0.158)	0.89 (0.046)	0.71 (0.066)	0.55	0.174	-	-	-
Générale	Rd	-2.46 (0.170)	0.60 (0.050)	-0.23 (0.071)	0.52	0.187	-	-	-

Discussion

L'objectif de cette étude était de vérifier comment l'environnement de croissance affecte les courbes photosynthèse-lumière afin de permettre une amélioration des modèles écosystémiques en y substituant les courbes photosynthèse-lumière peu précises par des courbes spécifiques à l'espèce, telles celles de Mitscherlich et de Michaelis-Menten.

Suite à notre expérience, on observe que tous les paramètres des deux équations sont fortement reliés de façon allométrique avec [N] et LMA, à l'exception de K qui est faiblement corrélé et LCP qui n'est pas du tout corrélé. Ces résultats concordent aux observations faites par Marino et al. (2010) nous permettant de reconfirmer l'inclusion de ces paramètres dans le spectre économique des feuilles. Par contre, nos données suggèrent que l'environnement de croissance a eu un impact significatif sur les valeurs de traits foliaires et de paramètres des deux courbes photosynthèse-lumière ainsi que sur les relations (Fig.6, A, B et C). On constate aussi que le type d'effet de l'environnement sur les relations traits-paramètres (Figure 11) est différent pour la fertilité versus l'intensité de luminosité de croissance, mais l'effet est le même pour les différentes relations traits-paramètres pour une fertilité ou une intensité donnée. Puisque le traitement modifiant la fertilité du sol ne change pas significativement les valeurs de pentes et d'interceptes, on peut supposer que la fertilité fait changer seulement les valeurs des traits sans affecter les relations traits-paramètres. Par contre, changer l'intensité lumineuse de culture affecte l'expression moyenne des paramètres indépendamment des traits, ce qui fait varier l'intercepte, mais non la pente des relations paramètres versus traits. Ces résultats concordent avec ceux de Givnish et al. 2004 qui démontrent chez des lobéliacées Hawaïennes, que l'intercepte de la relation allométrique entre LMA, [N] et A_{max} varie en fonction de la densité du flux de photons moyen journalier auquel les plantes sont soumises dans leur environnement.

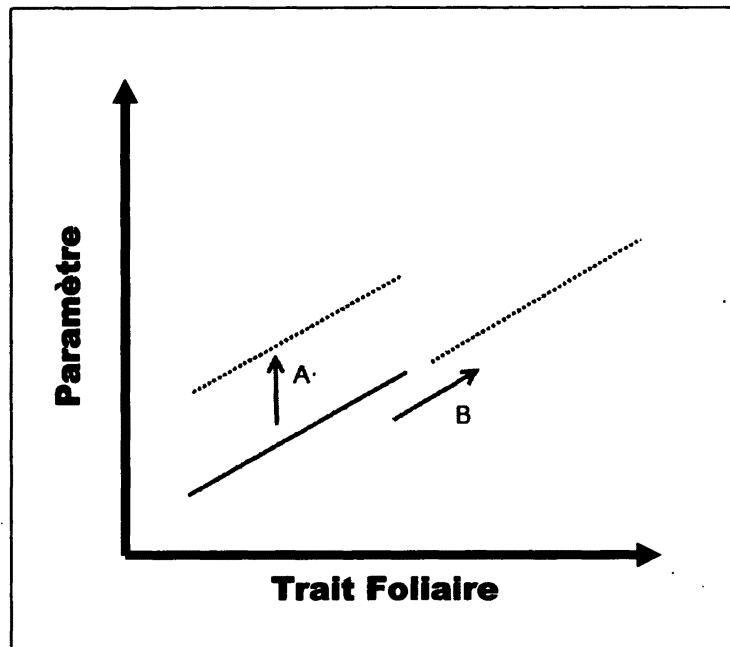


Figure 11. Effets de l'environnement de croissance sur la relation linéaire entre les traits et les paramètres. Une différence en fertilité (B) fait varier les valeurs moyennes sans affecter la relation entre elles alors qu'une variation en luminosité (A) fait varier l'intercepte de la régression.

Peu d'études ont étudié les interactions entre les conditions de croissance et les relations allométriques traits-paramètres. Poorter et al. (2009) suggèrent que la relation entre A_{max} et le [N] est sensible à la concentration de phosphore (P) foliaire en affectant la pente de cette relation. Aussi, l'effet de la luminosité de croissance sur la relation traits-paramètres est soutenu par Givnish et al. (2004) qui suggèrent que le « daily Photon Flux Density » d'une plante affecterait l'intercepte de la relation entre A_{max} , LMA et [N]. Ces observations semblent aussi soutenues par Noriyuki et al. (2010) qui suggèrent un effet de l'interaction entre la disponibilité en azote et le « relative Photon Flux Density » sur le LMA. Nos résultats supportent ces études. En effet nous avons observé que l'intensité lumineuse de culture (et donc la densité de flux de photon journalière) affecte l'intercepte, ce qui s'accorde avec Givnish et al. (2004). Par contre, contrairement à Meziane & Shipley (2001), nous n'avons pas

observé d'interaction entre la disponibilité en azote et l'intensité lumineuse de culture. Cette différence pourrait être attribuable au moins grand contraste entre les deux intensités lumineuses de culture utilisées lors de notre expérience, soit une différence de $300 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, comparativement à celle de l'expérience de Meziane et Shipley 2001 qui est de $900 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Il demeure cependant possible de prévoir assez justement les paramètres des courbes photosynthèse-lumière spécifiques à un environnement précis avec les équations générales de notre expérience. Il apparaît donc raisonnable de ne pas tenir compte de la luminosité et de la disponibilité en nutriments lors de la croissance pour obtenir des prédictions relativement précises, du moins étant donné la gamme de variations environnementales utilisée dans cette expérience.

Une expérience préliminaire à cette étude consistait à faire pousser les mêmes espèces herbacées utilisées dans l'expérience de cette présente étude dans des sols avec une disponibilité en azote différente. Cette expérience a démontré que la majorité de nos espèces avaient une croissance maximale à haut niveau de fertilité et qu'elles étaient clairement limitées par le bas niveau de fertilité. Donc, nous croyons que les deux niveaux de fertilité du sol utilisés couvrent approximativement la gamme de variations typiques en nature. À cause des limitations des chambres de croissance, notre niveau de forte intensité lumineuse pendant la croissance ($\sim 400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PAR) était plus bas que les intensités maximales en plein soleil, mais probablement proche des haut niveaux moyens journaliers. Le fait que Marino et al. 2010 aient également pu prévoir les courbes photosynthèse-lumière des feuilles d'arbres en nature en plein soleil avec notre méthode sans tenir compte des variations environnementales nous suggère que nos résultats sont robustes. Cette hypothèse est aussi supporté par Mokany & Ash 2008 qui suggèrent que malgré les différences de valeurs de certains traits fonctionnels, comme le SLA, entre les plantes grandies dans des conditions contrôlées et celles retrouvées en nature, les espèces gardent les mêmes rangs en terme de valeurs de traits. Il demeure toutefois qu'il faille confirmer la validité de la méthode en nature. Il est à noter que nos résultats proviennent de courbes photosynthèse-lumière mesurées dans des conditions stables

de lumière. Un environnement lumineux plus dynamique pourrait potentiellement affecter le type de réponse à la lumière (Montgomery & Givnish 2008). Ainsi, la prochaine étape consisterait à évaluer l'importance des variations de croissance reliées à la température, à la disponibilité d'eau, et les fluctuations d'intensité de lumière pendant la croissance sur les relations traits-paramètres.

À la lumière de nos résultats, il est intéressant de noter que les forces des relations variaient en fonction de l'environnement de croissance. Ce fait permet peut-être d'expliquer une partie de l'imprécision des prévisions des paramètres. À faible intensité lumineuse et haute fertilité du sol, les relations sont les moins fortes pour prédire le Amax et le Gmax. Ce phénomène est peut-être dû à une consommation de luxe des plantes (Horacio et al. 2010), c'est-à-dire que puisque la luminosité était limitante, la quantité d'azote impliquée dans la photosynthèse était plus faible que la quantité d'azote emmagasinée dans la feuille, ce qui réduirait la force de corrélation entre l'azote foliaire et la capacité photosynthétique foliaire. On remarque aussi que dans des conditions de haute fertilité et luminosité, les relations entre traits et paramètres sont les plus fortes. Si l'une des deux ressources est limitante, et que l'autre ne l'est pas, la photosynthèse ne pourra pas s'effectuer à son plein potentiel (Lambers et al. 2006). Par exemple, si la luminosité n'est pas limitante, mais que la disponibilité en azote l'est, le taux de photosynthèse ne pourra pas excéder la limite imposée par ce taux d'azote, et ce, peu importe la valeur d'intensité lumineuse (Aber et al. 2001). Ainsi, certains paramètres auront une valeur fixe pour une certaine gamme de valeurs d'une des ressources. Donc, en ayant des ressources non limitantes, les valeurs des traits et des paramètres devraient être associés à une gamme plus restreinte de valeurs de ressources, ce qui devrait amener une plus grande corrélation entre les ressources, les traits et les paramètres.

GÉNÉRALISATION

En testant nos équations allométriques sur des jeux de données extérieurs à l'étude, on peut généraliser et confirmer le pouvoir prédictif de celles-ci. Nous avons comparé les valeurs de Amax prédites par notre équation générale et observées pour les bases de données de Marino

et al. 2010 et de GLOPNET (Wright et al. 2004). On constate une assez bonne concordance entre nos prédictions et les observations ce qui permet d'étendre nos prédictions à des données prises sur d'autres espèces dans différentes conditions environnementales. La base de données GLOPNET comprend 2548 espèces (C3 et C4) provenant de différents biomes sur tous les continents, nous laissant croire à une application au niveau mondial de nos équations. On remarque aussi que nos données de Amax prédites et observées s'insèrent bien dans le spectre des valeurs du GLOPNET; cependant tout le spectre n'est pas couvert et on constate une certaine variation autour de nos points. On s'y attend puisque nos données proviennent de seulement 25 espèces d'herbacées de type C3 qui n'ont peut-être pas l'étendue interspécifique et la plasticité phénotypique nécessaires pour couvrir toutes les variations des valeurs de traits mondiales. Il est à noter que la variation résiduelle pour la base de données GLOPNET, qui comprend des mesures prises sur le terrain partout sur la planète et la variation résiduelle de nos données prises en conditions contrôlées sont sensiblement les mêmes. Wright et al. (2004) suggèrent que le climat (disponibilité en eau et température) affecte les relations entre les traits du spectre économique mondial, mais ils notent aussi que cette influence est faible. Cette affirmation est appuyée par nos résultats, ce qui nous laisse croire que notre capacité de prédiction en serait aussi peu affectée et que, par conséquent, elle serait applicable à une échelle plus large.

CONCLUSION

Les objectifs principaux de cette étude visaient une amélioration des prédictions des courbes photosynthèse-lumière à l'aide des traits foliaires [N] et LMA en vérifiant l'effet de l'environnement sur ces prédictions. L'étude se base sur les travaux de Marino et al. (2010) qui ont démontré la possibilité de prévoir des courbes photosynthèse-lumière en utilisant seulement le [N] et le LMA de la feuille pour prévoir chacun des paramètres des courbes de Michaelis-Menten et de Mitscherlich. Ces résultats ont cependant été établis pour des herbacées ayant poussé dans des conditions environnementales identiques. Mon expérience a permis d'étendre la portée de ces résultats en vérifiant les effets de l'environnement de

croissance sur la prédiction des courbes photosynthèse-lumière tel que proposé par Marino et al. (2010).

D'après les résultats de mon expérience, on constate que la disponibilité en nutriments et la luminosité lors de la croissance ont un effet sur les relations traits-paramètres. Le type d'effet sur ces relations est cependant spécifique au type d'environnement de croissance. La disponibilité en nutriments fait varier les traits foliaires et les paramètres des courbes. La relation traits-paramètres reste cependant la même, peu importe la disponibilité en nutriments; ainsi, les traits foliaires et les paramètres des courbes varient de façon proportionnelle. La disponibilité en lumière lors de la croissance affecte aussi la relation traits-paramètres. Par contre, la variation des traits et des paramètres dans les différents environnements lumineux ne reste pas proportionnelle. Puisque la relation traits-paramètres varie entre les environnements lumineux, on pourrait s'attendre à être incapable de prévoir les courbes photosynthèse-lumière sans tenir compte de l'environnement lumineux de la plante. Par contre, on constate que malgré la spécificité des relations à l'environnement lumineux, la différence de relation entre chacun de ces environnements est négligeable.

Ainsi, il demeure possible de prévoir les courbes photosynthèse-lumière sans tenir compte de l'environnement lumineux ou de la disponibilité des nutriments lors de la croissance, et ce, sans une perte importante de précision. Ces résultats sont d'une importance majeure à deux niveaux. Premièrement, au niveau théorique, ils permettent de venir renforcer la théorie du spectre économique mondial tel qu'énoncé par Reich et al. (1999) et Wright et al. (2004) qui proposent l'existence d'un continuum mondial de l'économie de la feuille auquel toutes les espèces de plantes sont soumises. Ce spectre mondial est appuyé par la covariance de six traits foliaires qui sont étroitement liés aux stratégies d'investissement de la feuille (Wright et al. 2004) et deux de ces traits (Rd et Amax) représentent les deux extrêmes de la courbe photosynthèse-lumière. Ainsi, en confirmant la possibilité de prévoir, sans tenir compte de l'environnement, toute la courbe photosynthèse-lumière avec les traits [N] et LMA qui font aussi partie des six traits du spectre économique mondial, on apporte un argument de plus dans la validité de cette théorie. Deuxièmement, au niveau pratique, en confirmant la possibilité de

prévoir les courbes photosynthèse-lumière d'une feuille avec [N] et LMA dans tous les environnements de croissance, il devient possible d'obtenir une estimation beaucoup plus précise de la photosynthèse dans des modélisations d'écosystèmes ou de communautés végétaux. Puisqu'il existe des bases de données regroupant les valeurs de traits pour une multitude d'espèces au niveau mondial telles GLOPNET (Wright et al. 2004) et TRY (Kattge et al., en préparation), on peut calculer les courbes photosynthèse-lumière de la plupart des espèces sans avoir à déterminer expérimentalement les courbes moyennes de ces espèces dans les différents environnements de croissance possibles.

Ces résultats ouvrent toutefois la voie à de nouvelles études puisqu'ils ne répondent qu'en partie aux objectifs généraux qui sont de déterminer jusqu'à quel point il est possible de prévoir les courbes photosynthèse-lumière avec des traits foliaires sans tenir compte de l'environnement. Les résultats de mon étude démontrent seulement qu'il est possible de prévoir ces courbes pour des herbacées peu importe la disponibilité en nutriments ou en lumière lors de la croissance. On ne sait cependant pas si ces résultats s'appliquent à plus large échelle. Il est donc important de déterminer si les résultats de cette étude sont généralisables à d'autres facteurs environnementaux ou à d'autres types de plantes tels des arbres ou des plantes qui possèdent un métabolisme photosynthétique de type C4 ou CAM. Aussi, du point de vue d'une amélioration des modèles de communautés végétales, certains aspects restent à améliorer. Les courbes photosynthèse-lumière mesurées dans l'étude sont basées sur une lumière statique où la feuille peut s'habituer à chacune des intensités lumineuses. Cependant, en nature la feuille est soumise à une luminosité beaucoup plus dynamique (Givnish et al. 2008) et il est difficile de déterminer le comportement de la photosynthèse dans ces conditions. De plus, la prédiction des courbes photosynthèse-lumière est possible au niveau de la feuille; cependant, pour une même plante, la valeur des traits foliaires peut différer selon la position de la feuille dans la canopée. Il serait donc pertinent de déterminer comment prévoir la photosynthèse de toute la canopée plutôt que d'utiliser des valeurs moyennes de traits par espèce; certaines études suggèrent déjà quelques pistes (Ollinger et al. 2008).

En conclusion, les résultats obtenus permettent (1) un pas de plus dans la compréhension des stratégies de l'économie de la feuille en renforçant la théorie du spectre économique mondial et (2) un potentiel d'amélioration des modèles de foresterie et des communautés végétales. Ces résultats mettent aussi en lumière l'importance et la place de l'écologie fonctionnelle face aux approches plus traditionnelles pour la compréhension des mécanismes évolutifs en écologie.

ANNEXE A

Sommaire des attributs des feuilles pour chacune des 25 espèces herbacées utilisées dans l'étude.

Espèce	Statistique	LMA	[N]	Amax	QLCP	LCP	Gmax	K	Rd
<i>Agrostis gigantea</i>	Moyenne	0.0029	3.4715	0.369	0.0019	13.12	0.5662	228.6	0.0255
	Min	0.0013	1.1151	0.127	0.0009	5.60	0.1693	86.3	0.0112
	Max	0.0044	6.8736	0.909	0.0036	25.43	1.3923	433.5	0.0528
	E.T.	0.0011	2.2567	0.215	0.0010	5.55	0.3655	104.1	0.0112
<i>Althaea officinalis</i>	Moyenne	0.0030	2.9323	0.307	0.0015	23.07	0.4594	230.9	0.0369
	Min	0.0016	0.7194	0.055	0.0005	2.61	0.0733	57.1	0.0082
	Max	0.0068	5.2663	0.633	0.0025	57.80	0.9234	499.9	0.0987
	E.T.	0.0014	1.9399	0.189	0.0006	16.96	0.3130	157.0	0.0286
<i>Beckmania syzigachne</i>	Moyenne	0.0032	3.4852	0.329	0.0016	14.96	0.4630	234.1	0.0217
	Min	0.0015	2.0330	0.075	0.0005	4.60	0.1121	89.0	0.0096
	Max	0.0059	5.6733	0.665	0.0034	29.53	0.9831	446.4	0.0345
	E.T.	0.0015	1.4432	0.202	0.0009	7.93	0.2905	108.2	0.0094
<i>Bidens frondosa</i>	Moyenne	0.0021	3.5596	0.429	0.0028	11.51	0.5795	170.5	0.0330
	Min	0.0009	1.4686	0.134	0.0015	5.06	0.1773	32.2	0.0126
	Max	0.0031	6.2734	0.790	0.0049	23.12	1.0511	413.6	0.0644
	E.T.	0.0009	2.1294	0.249	0.0015	6.10	0.3398	127.9	0.0180
<i>Centaurea cyanus</i>	Moyenne	0.0029	3.3992	0.419	0.0020	13.49	0.5986	230.4	0.0289
	Min	0.0019	1.0820	0.146	0.0010	5.32	0.1941	86.3	0.0107
	Max	0.0046	5.5628	0.680	0.0029	27.89	1.0357	437.2	0.0612
	E.T.	0.0009	2.0581	0.221	0.0006	7.64	0.3443	129.4	0.0161
<i>Cichorium intybus</i>	Moyenne	0.0024	3.0384	0.347	0.0021	10.33	0.4719	183.8	0.0226
	Min	0.0013	1.1850	0.174	0.0012	2.11	0.2010	47.4	0.0059
	Max	0.0037	5.0370	0.621	0.0031	23.70	0.8588	388.9	0.0446
	E.T.	0.0007	1.5101	0.152	0.0006	5.24	0.2288	104.3	0.0112
<i>Chenopodium polyspermum</i>	Moyenne	0.0045	4.4246	0.354	0.0012	31.77	0.6538	398.6	0.0366
	Min	0.0020	2.8925	0.128	0.0006	20.19	0.2074	184.9	0.0276

<i>polyspermum</i>	Max	0.0075	6.2366	0.687	0.0018	40.84	1.3162	816.8	0.0494
	E.T.	0.0025	1.6410	0.273	0.0006	9.31	0.4772	216.4	0.0079
	Moyenne	0.0025	2.6203	0.332	0.0017	16.49	0.4699	199.6	0.0326
<i>Dactylis glomerata</i>	Min	0.0018	1.0192	0.113	0.0007	8.98	0.1460	76.7	0.0096
	Max	0.0034	4.7493	0.651	0.0028	47.87	0.9379	381.5	0.1115
	E.T.	0.0006	1.5094	0.194	0.0007	10.42	0.2904	97.0	0.0256
	Moyenne	0.0018	5.1497	0.592	0.0038	11.36	0.7831	158.5	0.0445
<i>Echium angustifolia</i>	Min	0.0014	4.4243	0.530	0.0028	5.35	0.7323	106.7	0.0263
	Max	0.0025	5.5135	0.739	0.0059	16.86	0.9284	207.7	0.0573
	E.T.	0.0004	0.4581	0.068	0.0010	4.04	0.0693	36.9	0.0110
	Moyenne	0.0031	2.9147	0.336	0.0019	13.83	0.4626	186.5	0.0275
<i>Epilobium glandulosum</i>	Min	0.0016	1.2493	0.168	0.0010	5.15	0.2292	83.6	0.0099
	Max	0.0049	4.9520	0.630	0.0032	22.82	0.8625	327.8	0.0454
	E.T.	0.0009	1.4582	0.154	0.0007	5.01	0.2173	75.9	0.0104
	Moyenne	0.0034	3.5532	0.370	0.0019	11.49	0.5182	208.1	0.0242
<i>Epilobium vulgare</i>	Min	0.0019	1.2016	0.098	0.0010	3.90	0.1155	68.3	0.0045
	Max	0.0056	5.8960	0.688	0.0029	27.93	0.9815	388.6	0.0558
	E.T.	0.0012	2.0081	0.179	0.0005	6.38	0.2773	119.9	0.0134
	Moyenne	0.0020	4.3796	0.501	0.0030	13.70	0.7206	196.8	0.0434
<i>Galeopsis tetrahit</i>	Min	0.0013	2.3356	0.209	0.0019	4.41	0.2739	72.1	0.0161
	Max	0.0026	5.8877	0.777	0.0044	28.63	1.2282	437.1	0.0740
	E.T.	0.0005	1.4845	0.199	0.0009	7.40	0.3267	134.0	0.0173
	Moyenne	0.0023	3.9443	0.441	0.0020	17.15	0.6337	239.8	0.0366
<i>Hyoscyamus niger</i>	Min	0.0016	1.4119	0.064	0.0005	7.86	0.0898	100.9	0.0111
	Max	0.0048	5.7707	0.681	0.0027	24.50	0.9947	410.4	0.0509
	E.T.	0.0009	1.8350	0.184	0.0007	4.47	0.2746	93.7	0.0125
	Moyenne	0.0048	3.0222	0.263	0.0011	17.92	0.3769	302.9	0.0221
<i>Koeleria macrantha</i>	Min	0.0033	2.2036	0.130	0.0007	10.78	0.1775	199.9	0.0073
	Max	0.0064	3.9686	0.374	0.0016	31.70	0.5975	471.7	0.0355
	E.T.	0.0012	0.8135	0.099	0.0003	7.22	0.1661	109.1	0.0097
	Moyenne	0.0027	3.0143	0.354	0.0018	14.30	0.5554	270.1	0.0282
<i>Leontodon autumnalis</i>	Min	0.0015	1.1367	0.106	0.0006	4.07	0.1468	82.5	0.0065
	Max	0.0045	5.0246	0.837	0.0032	24.82	1.3131	663.7	0.0673
	E.T.	0.0011	1.6415	0.213	0.0007	6.47	0.3454	198.9	0.0184
	Moyenne	0.0023	3.2187	0.442	0.0031	11.42	0.5907	147.2	0.0367

<i>Lythrum salicaria</i>	Moyenne	0.0023	3.2187	0.442	0.0031	11.42	0.5907	147.2	0.0367
	Min	0.0014	0.9849	0.100	0.0015	4.43	0.1221	29.7	0.0113
	Max	0.0031	5.4469	0.610	0.0064	23.07	0.8665	299.2	0.0655
	E.T.	0.0007	1.5001	0.175	0.0013	5.37	0.2424	83.5	0.0170
<i>Oenothera biennis</i>	Moyenne	0.0030	3.7437	0.348	0.0018	14.87	0.5212	224.9	0.0297
	Min	0.0014	0.8302	0.060	0.0005	7.77	0.0752	51.2	0.0046
	Max	0.0072	6.1105	0.687	0.0034	31.34	0.9502	470.4	0.0497
	E.T.	0.0017	2.3337	0.228	0.0009	7.71	0.3355	144.4	0.0164
<i>Phleum major</i>	Moyenne	0.0023	5.2057	0.474	0.0022	19.24	0.6822	261.8	0.0416
	Min	0.0015	4.5804	0.359	0.0013	6.42	0.5431	191.9	0.0217
	Max	0.0033	5.8086	0.570	0.0029	31.59	0.8130	331.7	0.0523
	E.T.	0.0007	0.4970	0.086	0.0006	8.41	0.0986	54.2	0.0104
<i>Plantago pratense</i>	Moyenne	0.0025	3.5109	0.379	0.0018	18.19	0.5531	243.4	0.0342
	Min	0.0013	1.0339	0.108	0.0009	8.99	0.1420	106.6	0.0094
	Max	0.0039	5.1299	0.592	0.0029	34.84	0.8956	448.4	0.0628
	E.T.	0.0008	1.6686	0.169	0.0007	7.64	0.2574	121.5	0.0146
<i>Potentilla recta</i>	Moyenne	0.0033	3.6005	0.462	0.0024	13.83	0.6576	191.8	0.0388
	Min	0.0012	0.8575	0.084	0.0007	5.09	0.1028	41.5	0.0067
	Max	0.0080	7.2324	1.309	0.0048	24.18	1.9420	348.1	0.1170
	E.T.	0.0024	2.3106	0.385	0.0014	6.55	0.5802	107.7	0.0344
<i>Prunella vulgaris</i>	Moyenne	0.0034	3.4627	0.260	0.0017	14.50	0.3476	134.3	0.0241
	Min	0.0014	1.1658	0.060	0.0006	4.22	0.0750	58.8	0.0061
	Max	0.0093	4.7787	0.460	0.0032	28.58	0.6124	216.1	0.0404
	E.T.	0.0023	1.5973	0.154	0.0010	7.67	0.1973	48.5	0.0119
<i>Rudbeckia hirta</i>	Moyenne	0.0032	3.6959	0.320	0.0018	17.97	0.4530	242.2	0.0273
	Min	0.0011	0.7499	0.052	0.0004	6.85	0.0686	84.5	0.0057
	Max	0.0060	6.7567	0.551	0.0042	40.64	0.7558	583.4	0.0408
	E.T.	0.0017	2.5019	0.174	0.0014	10.59	0.2483	191.4	0.0126
<i>Rumex obtusifolius</i>	Moyenne	0.0019	4.5317	0.493	0.0023	20.29	0.7178	248.5	0.0486
	Min	0.0012	1.6345	0.171	0.0012	8.65	0.2253	86.5	0.0165
	Max	0.0035	5.5034	0.602	0.0034	45.76	0.9246	421.3	0.0830
	E.T.	0.0007	1.5415	0.163	0.0007	11.48	0.2542	106.8	0.0219
<i>Silene cucubalus</i>	Moyenne	0.0019	5.4925	0.503	0.0029	14.51	0.6913	193.5	0.0441
	Min	0.0011	5.2175	0.184	0.0010	8.62	0.2512	111.6	0.0160
	Max	0.0025	5.6661	0.638	0.0046	19.78	0.8648	270.1	0.0658

	E.T.	0.0005	0.1949	0.152	0.0013	3.60	0.2075	63.3	0.0162
	Moyenne	0.0028	3.6410	0.382	0.0026	11.23	0.5026	140.2	0.0312
<i>Solidago</i>	Min	0.0013	2.0253	0.120	0.0011	3.08	0.1428	85.7	0.0041
<i>canadensis</i>	Max	0.0046	5.2856	0.668	0.0054	17.51	0.8447	213.7	0.0499
	E.T.	0.0012	1.3416	0.180	0.0014	4.02	0.2319	45.1	0.0137

BIBLIOGRAPHIE

Aber, J.D. and Mellilo, J.M., (1991) *Terrestrial Ecosystems*. Harcourt Academic Press : San Diego USA.

Bloom, A.J., Chapin, F.S.III, Mooney, H.A., (1985) Resource limitation in plants - An economic analogy. *Annual Review of Ecology and Systematics*.16, 363-392

Botkin, D.B., Janak, J.F., Wallis, J.R. (1972) Some ecological consequences of a computer model of forest growth. *Journal of Ecology* 60, 849-872.

Carter, M.R. (1993) *Soil sampling and methods of analysis*. Lewis publishers. États-Unis p. 43-45

Fife, D.N., Nambiar, E.K.S. (1995) Effect of nitrogen on growth and water relations of radiata pine families. *Plant and Soil* 168-169, 279-285.

Givnish, T.J. (1986) *On the Economy of Plant Form and Function*. Cambridge University Press : Cambridge UK.

Givnish, T.J., Montgomery, R.A. and Golstein, G. (2004) Adaptive radiation of photosynthetic physiology and the Hawaiian lobeliads: light regimes, static light responses, and whole-plant compensation points. *American Journal of Botany* 91, 228-246.

Gratani, L., Covone, F., Larcher, W. (2006) Leaf plasticity in response to light of three evergreen species of the Mediterranean maquis. *Trees* 20, 549-558.

Hanson, H.C. (1917) Leaf-structure as related to environment. *American Journal of Botany* 4, 533-560.

Horacio, E., Watt, M.S., Clinton, P.W., Mason, E.G. (2010) Influence of ammonium and nitrate supply on growth, dry matter partitioning, N uptake and photosynthetic capacity of *Pinus radiata* seedlings. *Trees* 24, 1097-1107

Hulshof, C.M. & Swenson, N.G. (2010) Variation in leaf functional trait values within and across individuals and species : an example from a Costa Rican dry forest. *Functional Ecology* 24, 217-223.

Jarvis, P.G. (1993) Scaling physiological processes : Leaf to globe. Ehleringer, J. R.;Field, C. B. Chapter 6 : Prospects for bottom-up models. 115-126. Academic Press : San Diego, USA.

Kattge, J., Diaz, S., Lavorel, S., Prentice, I.C., Leadley, P., Bönisch, G., Garnier, E., Westoby, M. et al. (En préparation) TRY - A global database of plant traits. *Global Change Biology*.

Keddy, P.A., (1992) A pragmatic approach to functional ecology. *Functional Ecology* 6, 621-626

Keddy, P.A., (1992) Assembly and response rules : two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3, 157-164

Lambers, H., Chapin, F.S.III & Pons, T.L. (2006) *Plant physiological ecology*. Springer Science & Business Media Inc.:New York.

Levin, S.A., Grenfell, B., Hastings, A., Perelson, A.S. (1997) Mathematical and Computational Challenges in Population Biology and Ecosystems Science. *Science* 275, 334-342.

Marino, G., Aqil, M., Shipley, B. (2010) The leaf economics spectrum and the prediction of photosynthetic light-response curves. *Functional Ecology* 24, 263-272.

Markestijn, L., Poorter, L., Bongers, F. (2007) Light-dependent leaf trait variation in 43 tropical dry forest tree species. *American Journal of Botany* 94, 515-525.

Meziane, D. & Shipley, D. (2001) Direct and indirect relationships between specific leaf area, leaf nitrogen and leaf gas exchange. Effects of irradiance and nutrient supply. *Annals of Botany* 88, 915-927.

Mokany, K. & Ash, J. (2008) Are traits measured on pot grown plants representative of those in natural communities? *Journal of Vegetation Science* 19, 119-126

Montgomery, R.A. & Givnish, T.J. (2008) Adaptive radiation of photosynthetic physiology in the Hawaiian lobeliads: dynamic photosynthetic responses. *Oecologia* 155, 455-467.

Murphy, L.E. (2010) SORTIE-ND User Manual. Version 6.10.01. (www.sortie-nd.org)

Noriyuki, O., Onoda, Y., Hikosaka, K. (2010) Effects of atmospheric CO₂ concentration, irradiance, and soil nitrogen availability on leaf photosynthetic traits of *Polygonum sachalinense* around natural CO₂ springs in northern Japan. *Oecologia* 164, 41-52.

Ollinger, S.V., Richardson, A.D., Martin, M.E., Hollinger, D.Y., Frolking, S.E., Reich, P.B., Plourde, L.C., Katul, G.G. et al. (2008) Canopy nitrogen, carbon assimilation, and albedo in Temperate and boreal forests: Functional relations and potential climate feedbacks *PNAS* 105, 19336-19341.

Osmond, C.B., (1987) *Photosynthesis and Carbon Economy of Plants*. *New Phytologist* 106, 161-175.

Perttunen, J., Sievänen, R., Nikinmaa, E., Salminen, H., Saarenmaa, H., Väkeva, J. (1996) LIGNUM: A Tree Model Based on Simple Structural Units. *Annals of Botany* 77, 87-98.

Poorter, H., Niinemets, Ü., Poorter, L., Wright, I.J., Villar, R. (2009) Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA) : a meta-analysis. *New Phytologist* 183, 565-588.

R project for statistical computing. (2011) Version 2.12.2, <http://www.r-project.org/index.html>

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, 1955-1969.

Reich, P.B., Walters, M.B., Ellsworth, D.S., (1997) From tropics to tundra : Global convergence in plant functioning. *Ecology* 94, 13730-13734.

Shipley, B. (2010) From plant traits to vegetation structure. Chance and selection in the assembly of ecological communities. Cambridge University Press: Cambridge UK

Shipley, B. Lechowicz, M.J., Wright, I., Reich, P.B. (2006) Fundamental trade-offs generating the worldwide leaf economics spectrum. *Ecology* 87, 535-541

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

Wright, I.J., Reich, P.B. and Westoby, M. (2001) Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high- and low-rainfall and high- and low-nutrient habitats. *Functional Ecology* 15, 423-434.

Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J. et al. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428, 821-827.

Wylie, R.B. (1951) Principles of foliar organization shown by sun-shade leaves from ten species of deciduous dycotyledonous trees. *America Journal of Botany* 38, 355-361.