

**Prévoir la capacité photosynthétique d'une feuille à partir d'une combinaison de ses
traits fonctionnels : un test en milieu naturel**

par

Giancarlo Marino

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

FACULTÉ DES SCIENCES
UNIVERSITÉ DE SHERBROOKE

Sherbrooke, Québec, Canada, avril 2008

III-1854



Library and
Archives Canada

Bibliothèque et
Archives Canada

Published Heritage
Branch

Direction du
Patrimoine de l'édition

395 Wellington Street
Ottawa ON K1A 0N4
Canada

395, rue Wellington
Ottawa ON K1A 0N4
Canada

Your file Votre référence
ISBN: 978-0-494-49539-1
Our file Notre référence
ISBN: 978-0-494-49539-1

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.

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

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

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


Canada

Le 25 juin 2008

le jury a accepté le mémoire de M. Giancarlo Marino dans sa version finale.

Membres du jury

M. William Shipley
Directeur
Département de biologie

M. Marco Festa-Bianchet
Membre
Département de biologie

M. Marc Bélisle
Président-rapporteur
Département de biologie

SOMMAIRE

Dans les 10 dernières années, on a commencé à s'interroger sur l'existence de contraintes générales dans l'organisation des feuilles, en ce qui concerne leur structure et leurs fonctions au sein de différentes espèces. À tel propos, on a commencé à développer des méthodes pour comprendre si ces différentes façons de « construire » les feuilles varient en fonction de l'environnement et comment ce processus se déroule. Une collaboration internationale a permis de bâtir une base de données mondiale de variables mesurées sur les feuilles et ces variables sont fortement corrélées entre elles. La saisie de courbes photosynthétiques, à partir de plusieurs espèces de plantes poussées en conditions de laboratoires contrôlés, a permis de développer et tester des équations capables de prévoir les paramètres des courbes de photosynthèse sur la base d'informations déjà acquises sur les attributs. Nous nous demandons si on peut utiliser ces équations aussi sur des espèces vivantes en milieu naturel. Donc, l'objectif général de ce projet est de prévoir, sur le terrain, la réponse de la photosynthèse nette d'une feuille en fonction de l'intensité lumineuse, et ceci à partir des attributs physiologiques et morphologiques qui différencient une feuille d'une autre. Nous présenterons les résultats en provenance de 40 espèces d'arbres. Le seul attribut qui ne varie pas significativement entre feuilles de soleil et d'ombre, est le contenu en azote. Cependant, le taux de photosynthèse maximal est le seul paramètre avec une variation significative pour le même traitement. Par rapport à l'équation de Mitscherlich, seulement le point de compensation de la lumière (le point où le CO₂ dégagé par la respiration est égal à celui absorbé par la photosynthèse) est indépendant des attributs des feuilles. Par rapport à l'équation de l'hyperbole non

rectangulaire cette indépendance a été retrouvée pour le rendement quantique (la mesure de la vitesse de photosynthèse) au point de compensation de la lumière. Après avoir inclus les attributs des feuilles dans les modèles de prévision, les paramètres ne varient plus significativement entre feuilles de soleil et feuilles d'ombre. Ces modèles nous permettent de prévoir les taux de photosynthèse pour toutes les espèces et toutes les intensités de lumière avec une bonne approximation ($r=0.79, 0.80$).

Ces résultats sont importants afin d'améliorer les modèles en foresterie et en agriculture (par exemple LIGNUM), tout en tenant compte de la réponse photosynthèse – lumière dans les projets de gestion.

REMERCIEMENTS

Tout d'abord, je remercie mon directeur de recherche John William (Bill) Shipley. Il m'a ouvert la porte de son laboratoire en 2005 quand j'étais un inconnu, nouvellement diplômé d'une université italienne, en quête d'une destination sherbrookoise pour son stage post-diplôme à l'étranger. Le professeur Shipley est un scientifique de large vision qui n'a pas hésité d'accepter le pari de ma différence culturelle et professionnelle. Il m'a renouvelé sa confiance en 2006, lorsque je lui ai proposé de continuer à travailler dans son laboratoire, en tant qu'assistant de recherche bénévole. L'expérience s'est poursuivie en 2007, quand nous avons finalement embarqué dans ce projet de maîtrise. Merci Bill pour l'excellent parcours pédagogique que tu m'as offert.

J'aimerais exprimer toute ma reconnaissance à Benoit Lapointe, coordonnateur de laboratoire, pour son aide dans la résolution d'innombrables problèmes techniques, pendant la phase de démarrage de ma saison sur le terrain. Je désire aussi remercier Jessy Loranger: étudiant infatigable et déterminé, autant dans la collecte des données que dans les analyses de laboratoire. Merci à Bill Parson, professionnel du CEF, pour ses conseils, sa compétence en anglais et sa sympathie. Je veux aussi souligner ma gratitude aux professeurs Marco Festa-Bianchet et Marc Bélisle, en tant que membres de mon comité des conseillers. Enfin, merci à Julie-C. et Ginetta pour avoir toujours cru dans mes capacités et pour m'avoir appuyé et soutenu dans tous les moments difficiles, en me donnant la force de passer à travers les obstacles.

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
Encadrement générale.....	1
Aperçu sur la morphologie de la feuille.....	1
Interaction entre la feuille et son environnement.....	4
Le PPFD : principal descripteur de la photosynthèse.....	6
Le projet et ses finalités.....	7
CHAPITRE 1.....	12
Mise en contexte.....	12
Abstract.....	13
Introduction.....	15
Materials and methods.....	19

Sampling details.....	19
Photosynthetic measurements.....	20
Statistics.....	21
Results.....	23
Predicting parameters values from leaf traits.....	26
Predicting the entire photosynthetic light response curve from leaf traits.....	29
Discussion.....	31
Acknowledgements.....	35
CONCLUSION.....	36
ANNEXE.....	38
BIBLIOGRAPHIE.....	42

LISTE DES ABRÉVIATIONS

A	Absorption de CO ₂
A _m	Taux d'assimilation de C quand la lumière n'est pas un facteur limitant
ANOVA	Analyse de variance (ANalysis Of VAriance)
C	Carbone
Chl	Chlorophylle
DMSO	DiMéthyle SulphOxide
I	Intensité de lumière
LL	Durée de vie de la feuille (Leaf Lifespan)
LDMC	Rapport entre masse sèche et masse fraîche (Leaf Dry Matter Content)
LMA	Masse sèche pour unité de surface (Leaf dry Mass per unit leaf Area)
lme	Effects linéaires mixtes (Linear Mixed-Effects)
Max	Maximum
Min	Minimum
N	Azote (Nitrogen)
NRH	Hyperbole non rectangulaire (Non Rectangular Hyperbola)
nls	Modèle de régression non linéaire ajusté par moindres carrés (Nonlinear Least Squares)
P	Phosphore
PAR	Radiation photosynthétiquement active (Photosynthetically Active Radiation)

PPFD	Densité de flux de photons photosynthétiquement active (Photosynthetically active Photon Flux Density)
ϕ	Point de la compensation de la lumière
$q(\phi)$	Rendement quantique au point de compensation de la lumière
α	Rendement quantique en absence de lumière
R_d	Taux de respiration de la feuille
SD	Écart type (Standard Deviation)
SLA	Surface spécifique de la feuille (Specific Leaf Area)
θ	Paramètre qui quantifie le degré de convexité de la courbe
W_m	Taux brut de fixation du C pour $I \rightarrow \infty$

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1	Sommaire des six attributs des feuilles basé sur 40 espèces ligneuses de la forêt décidue.	Page 24
Tableau 2	Sommaire des paramètres de photosynthèse estimés à partir des courbes de réponse à la lumière mesurées sur 40 espèces ligneuses de la forêt décidue.	Page 25
Tableau 3	Composantes de la variance résiduelle des interceptes à chaque niveau hiérarchique calculés quand (i) les attributs des feuilles n'étaient pas inclus et (ii) quand le meilleur modèle de prévision était utilisé.	Page 26

LISTE DES FIGURES

- Figure 1 Structure anatomique d'une feuille bifaciale. Page 3
- Figure 2 Valeurs observées et prédites du taux de photosynthèse
sur toutes les intensités de lumière basées sur les équations
de Mitscherlich (graphiques A et B) et de l'hyperbole
non rectangulaire (graphiques C et D). Page 30

INTRODUCTION

ENCADREMENT GÉNÉRALE

L'écophysiologie définit l'influence des facteurs de l'environnement sur les caractéristiques physiologiques et morphologiques ; pourtant cette discipline s'intéresse aux rapports qu'entretient une espèce particulière avec son milieu de vie. L'interaction entre les facteurs édaphique et les caractéristiques physiques et chimiques des feuilles règlent la vitesse de tous les processus métaboliques des plantes, en particulier le taux de photosynthèse.

La photosynthèse est le processus en vertu duquel les plantes transforment l'eau en provenance des racines, et le gaz carbonique entrant à travers les stomates des feuilles, en oxygène qui s'échappe dans l'air, et en glucose utilisé comme source énergétique. Le moteur de ce processus est la lumière du soleil, captée par l'unité photosynthétique fondamentale des cellules de la plante : le chloroplaste. Majoritairement, la photosynthèse se produit via la feuille, même si une contribution mineure au processus est apportée aussi par toutes les parties vertes de la plante.

APERÇU SUR LA MORPHOLOGIE DE LA FEUILLE

La structure complète d'une feuille d'angiosperme est constituée de quatre parties : la **gaine** (qui s'enveloppe au niveau de l'insertion sur le fût); les **stipules** (deux appendices présents à la base de la feuille); le **pétiole** (la tige de la feuille); le **limbe** (la partie aplatie de la feuille). Le point où le pétiole est attaché au fût est nommé l'**aselle** de la feuille.

Il est extrêmement rare qu'une feuille présente toutes les quatre parties. Dans certaines espèces, le pétiole est absent (feuilles sessiles, comme par exemple dans le maïs), dans d'autres plantes le limbe peut être très réduit.

La feuille est considérée comme un organe de la plante. Chez les différentes espèces, elle peut présenter une structure très diversifiée. En général, une feuille est typiquement constituée des tissus suivants (Fig.1) :

1. Un **épiderme** qui couvre la surface supérieure et inférieure. La partie supérieure est souvent recouverte de la **cuticule**, une substance cireuse (**cutine**) qui rend la feuille imperméable.
2. Un **mésophylle** qui est constitué de deux **parenchymes**. Un parenchyme **palissadique** dans la partie supérieure et un **lacuneux** dans la partie inférieure. Le parenchyme à palissade est riche en *chloroplastes* tandis que le parenchyme lacuneux est caractérisé par des espaces intercellulaires amples.
3. Des **nervures** (les **faisceaux cribo-vasculaires**) avec une disposition caractéristique. Le **xylème** se trouve dans la portion supérieure et il comprend les vaisseaux d'approvisionnement en eau et en sels qui proviennent des racines. Le **phloème** se trouve dans la portion inférieure et il comprend des cellules allongées et modifiées, afin de former des canaux qui permettent le transport des produits de la photosynthèse jusqu'aux sites d'utilisation ou d'entreposage.
4. Les **stomates** qui sont des ouvertures microscopiques bouclées par des cellules de garde et disposées sur toutes les parties herbacées des plantes, particulièrement sur les feuilles; leur fonction est de maintenir les échanges gazeux avec l'extérieur, tels que la sortie de la vapeur d'eau et l'entrée de l'oxygène et du gaz carbonique.

Les feuilles qui présentent cette anatomie sont dites **bifaciales** (trait récurrent entre les dicotylédones). La face orientée vers le haut est dite supérieure ou dorsale; celle qui est orientée vers le bas est dite inférieure ou ventrale. Si les deux faces du limbe sont équivalentes, on parle de feuilles **equifaciales** (ex. Graminées). Dans l'oignon (Liliacées) la feuille présente une apparence tubulaire, donc qui expose une seule face à l'extérieur, tandis que l'autre face reste à l'intérieure et non exposé : il s'agit d'une feuille **unifaciale**. La feuille des conifères a le limbe très mince, même si elle est consistante. Une telle feuille est dite **aciculaire**.

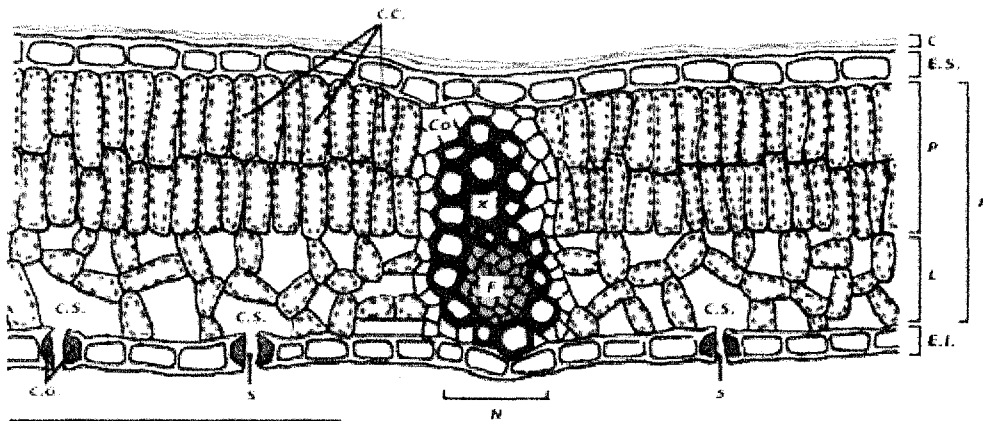


Figure 1. Structure anatomique d'une feuille bifaciale. C = Cuticule, Co = Collenchyme, C.C. = Cellules Collenchymatiques, C.G. = Cellules de Garde, C.S. = Chambres Substomatiques, E.I. = Épiderme Inferieur, E.S. = Épiderme Supérieur, F = Phloème, M = Mésophylle, N = Nervure, P = Mésophylle palissadique, S = Mésophylle spongieux, St = Stomates, X = Xilème (photo: Giancarlo Dessì).

Les feuilles de différentes espèces présentent une grande variabilité. Il est possible de quantifier cette variabilité à travers certains attributs comme le SLA (Specific Leaf Area). Il s'agit d'une mesure d'épaisseur de la feuille, laquelle est calculée en divisant la surface

d'une portion de feuille par son poids sec (Garnier et al. 2001). Les différences dans les valeurs de SLA peuvent être attribuables aux quantités de tissu de soutien et de transport de la sève brute et élaborée, à la taille des cellules de mésophylle, au nombre de rangées de ces dernières ou encore à une combinaison de ces facteurs. Ces différences peuvent avoir des conséquences importantes sur le fonctionnement telles que la transmission de lumière à travers la feuille, le taux de photosynthèse et la pression de turgescence.

INTERACTIONS ENTRE LA FEUILLE ET SON ENVIRONNEMENT

Plusieurs variables environnementales peuvent affecter la réponse photosynthétique de la feuille (température, humidité, lumière, concentration de CO₂ dans l'air, statut nutritionnel). Ils fixent l'extension des végétaux, leur vitalité et leur évolution.

La température. La température devient contraire à la vie vers des valeurs supérieures à 60 °C (seuil critique d'altération de la structure des protéines) et celles inférieures à 0 °C (seuil de détérioration par gel des structures cellulaires). Bien avant d'altérer la structure des protéines, les températures élevées peuvent provoquer une dessiccation fatale des plantes, l'action de la température sur les êtres vivants dépendant de l'humidité ambiante. En effet les plantes n'ont pas la capacité de réguler leur température interne à l'inverse des vertébrés homéothermes (oiseaux et mammifères). Dans la gamme des valeurs tolérées, l'accroissement de la température interne des plantes a pour effet d'accélérer les réactions biochimiques, dans le cas de cette étude la photosynthèse. Lorsque la température ambiante s'écarte durablement des valeurs tolérables, les végétaux ne peuvent survivre sauf si les espèces des adaptations physiologiques (abaissement du point de congélation par

déshydratation et concentration des substances dissoutes). La température varie selon un dessin géographique net et, en conséquence, les espèces végétales se distribuent selon des aires de répartition (biomes) souvent définissables à partir des isothermes.

L'humidité. Les êtres vivants renferment en moyenne 70 % d'eau nécessaires à leur bon fonctionnement. La disponibilité en eau du milieu et l'hygrométrie atmosphérique jouent donc un rôle essentiel dans l'écologie des plantes, en conjonction avec la température.

La lumière. La lumière a principalement une action énergétique mais c'est aussi un stimulus essentiel qui déclenche ou règle de nombreux comportements ou niveaux d'activité chez les plantes par son intensité, sa longueur d'onde, et par sa période (photopériode). La photopériode est, de tous les facteurs saisonniers de l'environnement le plus régulier et le plus prévisible : c'est donc un excellent synchroniseur pour les activités des organismes qui obéissent à un rythme saisonnier (ex: cycle de la reproduction ou de la floraison).

La CO₂. Étant donné l'implication directe de la CO₂ dans la photosynthèse, la concentration des gaz carboniques dans l'air est un autre facteur environnemental important pour les plantes. Toutefois ses variations se manifestent à une échelle temporelle beaucoup plus grande de celle utilisée par notre étude.

Le statut nutritionnel. Des stress nutritifs sévères induisent la sénescence des feuilles de toutes plantes, mais les espèces adaptées aux sites infertiles retiennent leurs feuilles sous des conditions de faibles disponibilités des nutriments, comparativement aux plantes

d'habitats fertiles. Il existe plusieurs avantages à l'augmentation de la longévité des feuilles dans les sites pauvres en nutriments (Chapin 1980). Dans les milieux où la photosynthèse est possible pendant la majeure partie de l'année, les feuilles de conifères permettent une meilleure balance du budget de carbone que les feuillus et ce, en climat égal. Cependant, il est à noter que le taux photosynthétique diminue avec l'âge des feuilles. Chapin (1980) suggère que la rétention du feuillage permet aux conifères de survivre lors de périodes où les réserves en nutriments sont insuffisantes pour maintenir la production de feuilles. Les espèces d'arbres retrouvées dans les environnements pauvres ont un taux de résorption des nutriments de leurs tissus sénescents très élevé. Pour exemple la rétention du feuillage de l'épinette noire lui permet d'occuper des stations à faible teneur en azote.

LE PPFD : PRINCIPAL DESCRIPTEUR DE LA PHOTOSYNTHÈSE

Notamment le taux de photosynthèse de la feuille est un excellent indicateur de l'assimilation de C, laquelle est la fonction la plus importante de la majorité des feuilles. Toutefois, le taux de photosynthèse dépend à son tour de l'intensité lumineuse. Donc la réponse photosynthétique vs la radiation lumineuse est un bon instrument de prédiction de la productivité des plantes.

Il est logique de supposer que des changements dans la densité du flux de photons photosynthétiquement actifs (PPFD) qui arrivent à la surface, représentent probablement le facteur le plus important de la croissance des plantes qui vivent dans une communauté. Étant donné que le PPFd peut changer rapidement à l'échelle temporelle de secondes, de minutes et d'heures (Singaas et Sharkey 1998), une feuille peut être soumise à une large étendue de variation du PPFd, allant de $0 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ jusqu'aux intensités de lumière où se

réalise la photoinhibition. Cette variation s'origine des fluctuations qui se produisent à l'échelle journalière et saisonnière non seulement à cause des changements météorologiques mais aussi à cause de la croissance différentielle des voisins et la compétition pour la lumière qui y résulte. Les variations dans les autres variables environnementales qui affectent la fixation du C sont généralement moins importantes (Lambers *et al.* 1998) et se produisent à long terme. À basses intensités de lumière, la fixation de C augmente linéairement avec le PPF. À hautes intensités de lumière, la photosynthèse devient saturée par la lumière et elle est limitée par le taux de carboxylation, lequel est gouverné par la diffusion de CO₂ dans la feuille et la capacité de carboxylation (Lambers *et al.* 1998).

LE PROJET ET SES FINALITÉS

Nous savons comment mesurer une courbe photosynthétique de réponse à la lumière. Nous savons aussi comment modéliser cette courbe mathématiquement pour une feuille particulière dans un environnement donné. Dans ce travail, nous avons utilisé deux modèles statistiques non linéaires bien connus pour décrire la photosynthèse nette et la photosynthèse brute (voir équation de Mitscherlich et équation de l'hyperbole non rectangulaire page 15).

Si nous arrivons à déterminer les valeurs des paramètres contenus dans les deux équations pour chacune des feuilles, alors nous pourrons prédire les changements dans le taux photosynthétique net à partir des changements dans le PPF mesuré à différentes échelles temporelles. Malheureusement la détermination des paramètres de chaque courbe demande beaucoup de temps et une technologie sophistiquée. De plus, la valeur des paramètres

change dépendamment des conditions de croissance de la plante et de l'espèce d'appartenance (Lambers *et al.* 1998 ; Niinemets, 2007). Ces problèmes limitent fortement la possibilité d'utiliser les changements dans la disponibilité de lumière dans le but d'estimer les taux de photosynthèse des différentes plantes et de les mettre au service des modèles de simulation en écologie et en foresterie, ou encore de les relier aux changements climatiques (Fearnside, 1999). Par exemple les courbes de photosynthèse sont utilisées par LIGNUM, un modèle de dynamique forestière qui décrit les activités métaboliques et l'architecture de la canopée des arbres (Perttunen *et al.* 1996). En particulier, les courbes de réponse photosynthétique à la lumière, déterminées par Beaudet *et al.* (2000), ont fourni à LIGNUM les paramètres pour modéliser trois espèces de feuillues (*Betula alleghaniensis* Britton, *Acer saccharum* Marsh., *Fagus grandifolia* Ehrh.).

Le travail de Beaudet *et al.* (2000) est limité à seulement trois espèces, à cause du temps et de la technologie qui est demandée pour mesurer la réponse photosynthétique à la lumière et déterminer ses paramètres. Il est tout à fait impossible de mesurer la valeur des paramètres pour chaque courbe de réponse à la lumière, dans chaque milieu. De plus, l'idée d'utiliser les valeurs moyennes des paramètres n'est pas une bonne solution, parce que le fait d'ignorer les différences entre espèces et environnements cause beaucoup d'erreurs. En effet deux individus d'une même espèce pourraient répondre différemment dans des conditions environnementales différentes en termes de nutriments dans le sol, disponibilité d'eau ou concentration de CO₂ dans l'air (Thomas et Bazzaz, 1999).

Une alternative à ces problèmes pourrait être la prédiction des valeurs de photosynthèse pour différentes espèces et différents environnements, en utilisant des informations qu'on

peut obtenir plus facilement à partir de certains traits morphologiques et chimiques de la feuille. En effet, dans les 10 dernières années, les chercheurs en écologie comparative des plantes ont commencé à se demander s'il existe des contraintes générales dans les différentes organisations structurelles et fonctionnelles des feuilles de différentes espèces ou si chaque espèce est unique. Entre autres, ils ont commencé à développer des méthodes pour comprendre si ces différentes façons de « construire » les plantes varient en fonction de l'environnement et comment cela se réalise (Gratani et Bombelli, 2000 ; Enquist *et al.* 2007 ; Santiago et Wright, 2007).

Dans ce contexte, la récente démonstration de l'existence d'un « spectre économique mondial de la feuille » (Wright *et al.* 2004), qui est dérivée des précédents travaux de Reich *et al.* (1998) et Reich *et al.* (1999), suggère une voie à suivre. Wright *et al.* (2004) montrent des relations allométriques significatives entre six variables de la feuille : la masse sèche par unité de surface (LMA), le taux maximal de photosynthèse nette (A_m), le taux de respiration en absence de lumière (R_d), la durée de vie de la feuille (LL), sa concentration en azote (N) et en phosphore (P). Ces relations ont été déterminées à partir d'une base de données de 2548 espèces distribuées dans 175 sites répartis dans le monde. Le 82% de la covariation entre 4 variables (A_m , LMA, LL et N) suit une tendance qui est largement indépendante de la taxonomie et de l'environnement. Ce patron est strictement relié aux contraintes qui sont à la base de la construction de la feuille (Shipley *et al.* 2006). De plus, au niveau interspécifique, deux des paramètres de la courbe de réponse photosynthétique à la lumière (A_m , R_d) peuvent être estimés à partir de simples propriétés morphologiques comme SLA et N. Toutefois :

- (1) nous ne connaissons pas la nature des relations entre A_m , R_d et les attributs des feuilles en fonction de l'exposition au soleil où à l'ombre dans la canopée;
- (2) nous ne savons pas si d'autres paramètres de la courbe de réponse à la lumière peuvent aussi être prédits au niveau interspécifique, en utilisant de simples attributs reliés à la morphologie et à la chimie des feuilles.

Cette étude constitue un avancement par rapport à un projet de maîtrise précédent (Aquil et Shipley, manuscrit en préparation). Ce projet était basé sur la prise des courbes photosynthétiques de plusieurs espèces de plantes qui ont poussé dans des conditions contrôlées laboratoires et il a permis de développer et tester des équations prévisionnelles d'un des traits fondamentaux d'une espèce à partir des valeurs connues des autres traits. Ce travail nous suggère que certaines variables, comme la surface spécifique des feuilles (SLA) et leur contenu en N et en Chl, peuvent prévoir ces paramètres. Par contre, il est basé sur seulement 25 espèces d'herbacées qui ont été cultivées dans des conditions constantes d'intensité lumineuse, de disponibilité des nutriments, de température, etc. Dans notre étude, nous nous demandons si de telles équations peuvent être développées aussi sur des espèces vivantes en milieu naturel. Si oui, quel est le niveau de prévision interspécifique possible sur le terrain quand les conditions environnementales sont beaucoup plus variables? Quelles sont les relations quantitatives entre les paramètres des courbes de photosynthèse – la lumière et les attributs fonctionnels des feuilles? C'est à ces questions que mon projet essaiera de donner une réponse.

L'objectif général de ce travail est celui de prévoir la photosynthèse nette vs les changements dans l'intensité lumineuse au niveau des feuilles, des individus et des espèces,

à partir des attributs physiologiques et morphologiques des feuilles. La prédiction des réponses photosynthétiques, provenant des attributs des feuilles, est une étape critique dans l'exploitation des bases de données disponibles dans la littérature. Cet objectif doit être atteint en créant des liens entre ces bases de données et les processus écosystémiques à différentes échelles spatiales. Nous cherchons en particulier à quantifier :

1. la variation dans chacun des paramètres de l'équation de l'hyperbole non rectangulaire et de l'équation de Mitscherlich à partir des informations sur SLA, N, Chl, LDMC (contenu en masse sèche de la feuille) et épaisseur de la feuille ;
2. les relations entre les paramètres et les traits différents dans les feuilles d'ombre par rapport aux feuilles de soleil ;
3. le niveau de précision avec lequel il est possible prévoir la variation effective de la photosynthèse au niveau de la feuille, à différentes intensités de lumière, pour différents individus et espèces, sur la base des attributs des feuilles.

CHAPITRE 1

The field prediction of photosynthetic light response curves in an interspecific context

Mise en contexte

La présente étude touche une question importante en écophysiologie végétale : la prédiction des taux de photosynthèse à partir des caractéristiques physiques et chimiques des feuilles. Les données ont été assemblées à partir de 40 espèces de plantes ligneuses dont la croissance s'est faite en milieu naturel. Cette étude confirme des expériences précédentes qui s'étaient concentrées sur un nombre inférieur d'espèces herbacées ayant crû en milieux contrôlés et elle donne des nouvelles pistes de recherche. Les auteurs de cette étude sont Giancarlo Marino et John William (Bill) Shipley. Le premier auteur a élaboré et appliqué le protocole d'échantillonnage sur le terrain. Il a aussi procédé aux principales analyses statistiques, interprété les résultats et rédigé le présent article, grâce au support et à l'expertise du deuxième auteur. Cet article est l'objet principal de ce mémoire et il a été soumis à la revue scientifique *Functional Ecology*.

Abstract

1. Ecologists have begun to study the existence of general constraints in the organization of leaves, with regard to their structure and function. Two interspecific properties of leaves, maximum net photosynthetic and dark respiration rates, are allometrically related to specific leaf area and leaf nitrogen concentration. These two rates define the endpoints of the photosynthetic light response curve. We therefore asked if the other parameters of this curve can also be related to leaf traits and how well we can predict the entire light-response curve from leaf traits.

2. We measured photosynthetic light response curves on two leaves of each of two plants of each of 40 species of broadleaf trees, growing in the field. Whenever possible, we measured both sun and shade leaves of each individual. The following leaf attributes were measured: specific leaf area, leaf nitrogen content, leaf lamina thickness, leaf chlorophyll content and leaf dry matter content. The photosynthetic measurements were fitted to a 3-parameter curve (Mitscherlich equation) and a 4 parameter curve (non-rectangular hyperbola) and empirical relationships between the leaf traits and each parameter were sought.

3. All leaf traits except leaf nitrogen content varied significantly between sun and shade leaves. The only estimated parameter of the two equations that varied significantly between sun and shade leaves was maximum photosynthetic rate. For the Mitscherlich equation, only the light compensation point was independent of the leaf traits. For the non-rectangular hyperbola, only the initial quantum yield was independent of the leaf traits. After including leaf traits, no parameter varied significantly between sun and shade leaves.

Using the prediction equations for the parameters, we could predict the actual photosynthetic rates over all species and light intensities moderately well ($r=0.79, 0.80$).

4. These results suggest a way of incorporating photosynthetic light response in tree growth models like LIGNUM at the community level using existing interspecific trait databases.

Introduction

Although many environmental conditions will affect the photosynthetic response of a leaf (temperature, water status, CO₂ concentration of the air), it is logical suppose that changes in the photosynthetically active photon flux density (PPFD) arriving at the leaf surface are probably the most important factor for plants growing in nature and within the same community. Since PPFD can change rapidly at time scales of seconds, minutes and hours (Singaas & Sharkey 1998) it is possible for a leaf to experience the entire range of PPFD from below its light compensation point to intensities in which photoinhibition can occur within a short time scale. Superimposed over this variation at a small temporal scale are daily and seasonal fluctuations. Variation in other environmental conditions affecting carbon fixation are generally more restrained and occur at longer time scales (CO₂ concentration, water and nutrient status, temperature).

Ecologists know how to measure a light-response curve and how to model this curve mathematically for a particular leaf in a given environment. In this paper we use two well-known non-linear statistical models for describing net photosynthesis (the Mitscherlich equation, (1)) and gross leaf photosynthesis (the non-rectangular hyperbola equation, (2)), where A is assimilation of CO₂ (μmol/m²/s) and I is photosynthetically active photon flux density (μmol/m²/s):

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

$$(2) \quad A = \left(\frac{1}{2\Theta} \right) \left(\alpha I + W_m - \sqrt{(\alpha I + W_m)^2 - 4\alpha\Theta W_m I} \right) - R_d$$

The Mitscherlich equation was first proposed to model plant growth as a function of soil nutrient levels, but has also been used for the photosynthetic light-response curve (Potvin, Lechowicz & Tardif 1990). The non-rectangular hyperbola equation was developed by Chartier & Prioul (1976, their equation 10) and by Thornley (1976); see also Farquhar & von Caemmerer (1981, their equation A29). Each of these equations requires the estimation of parameters. For the Mitscherlich equations we require A_m (the rate of net assimilation when the light is not a limiting factor), ϕ (the light compensation point) and $q(\phi)$ (the quantum yield (dA/dI) at the light compensation point). The non-rectangular hyperbola equation requires four parameters: W_m (the gross rate of carbon fixation when $I \rightarrow \infty$), R_d (the leaf respiration rate), θ (a shape parameter for curvature) and α (the initial quantum yield when $I=0$).

If we knew the parameter values for different leaves then we could predict changes in net photosynthetic rate given changes in PPFD measured at various temporal scales. Unfortunately, the parameterisation of such curves is time consuming, technically demanding, and the actual parameter values will change with the growth conditions of the plant (Niinemets 2007) and across species. This severely limits the incorporation of changes in light availability into estimates of photosynthetic rate for use in larger simulation models in ecology, forestry or in relation to climate change. For example, such photosynthesis curves are utilized for LIGNUM, an individual-based model of forestry dynamics that describe metabolic activities and crown architecture of trees (Perttunen *et al.* 1996). In particular, Beaudet *et al.* (2000) used photosynthetic light-response curves in a parameterization of the LIGNUM model for three species of broadleaf trees (*Betula alleghaniensis* Britton, *Acer saccharum* Marsh., *Fagus grandifolia* Ehrh.).

Presumably, the work of Beaudet *et al.* (2000) was limited to only three species as a consequence at the time and technology needed to measure and parameterize the photosynthetic light-response. Clearly, it is impossible to measure parameter values of light-response curves for every species in every environment. However, simply using “average” parameter values that ignore differences between species and environments would introduce large errors (Lambers *et al.* 1998).

An alternative would be to predict the parameter values for different species and environments using more easily-obtained information from leaf morphology and chemistry. In this context, the recent demonstration of a “worldwide leaf economics spectrum” (Wright *et al.* 2004) suggests a way forward, itself derived from prior work of Reich *et al.* (1998) and Reich *et al.* (1999). Wright *et al.* (2004) report strong allometric relations between six leaf variables: leaf dry mass per unit leaf area (LMA), maximum net photosynthetic rate (A_m), dark respiration rate (R_d), leaf lifespan (LL), nitrogen (N) and phosphorus (P) concentration in the leaf. These relations were determined from a data base of 2548 species located in 175 sites in the world. 82% of the covariation in 4 variables (A_m , LMA, LL and N) are captured by a single principal component that is largely insensitive to taxonomy and environment and is likely due to basic tradeoffs in leaf construction (Shipley *et al.* 2006). Therefore, at an interspecific level, parameterization of two components of the light response curve (A_m , R_d) might be done using simpler morphological properties like SLA and N. However, we don't know (1) whether the empirical relationships between A_m , R_d and the leaf traits holds for leaves in shaded vs. open positions of the canopy, and (2) whether the other parameters of the light response curve can also be predicted at an interspecific level using simple leaf traits related to morphology and chemistry.

The general objective of this paper is the quantitative prediction of leaf net photosynthesis *vs* changes in light intensity across leaves, individuals, and species from physiological and morphological leaf attributes. Predicting photosynthetic responses from static leaf attributes is a critical step for exploiting data sets available in the literature and for linking them to ecosystem processes at different spatial scales. In particular, we ask three questions: (1) to what degree can interspecific variation in each of the parameters of the non-rectangular hyperbola and the Mitscherlich equations be predicted given information on SLA, N, leaf chlorophyll content (Chl), leaf dry matter content (LDMC), and thickness of the leaf lamina; (2) to what degree do the quantitative relationships between the parameters and the traits differ in shade *vs.* sun leaves; (3) how well can one predict actual leaf-level variation in photosynthesis under varying light intensities across individuals and species using such leaf traits?

Materials and methods

SAMPLING DETAILS

Data were collected from May 22 until August 17 2007 within a 5km radius of the city of Sherbrooke (Quebec, Canada, latitude 45° 26' 53'' N, longitude 71° 52' 55'' W). This is the period in which leaves are fully expanded and before senescence begins. Two undamaged leaves were sampled per plant, 2 plants per species and 40 deciduous species randomly chosen (Appendix 1). Whenever possible, one leaf was sampled from the outside of the canopy (sun leaf) and one leaf from within the canopy (shade leaf).

Immediately following the photosynthetic measurements, two branches having a minimum of two other intact leaves were taken from the plant in question. These branches contained, or were in proximity to, the leaves used for photosynthetic measurements. The branches were transported back to the laboratory in a cooler and with the cut stem submerged in a tube filled with water. Upon arrival in the laboratory the end of the branch stem was again cut under water at approximately 5cm from the end to eliminate possible absorption of air in the xylem and stored overnight in this way in the dark and in water in order to allow for evacuation of non-structural carbon (Garnier *et al.* 2001).

The following day two intact leaves were chosen from each branch. One leaf was separated into lamina and petiole. The two parts were separately weighted and the thickness of the lamina was measured using a digital micrometer while avoiding major veins. The lamina was then scanned and its projected surface area was calculated using a computer image

analysis system that accurately does morphological measurements on broad leaves (WinFOLIA, *REGENT INSTRUMENTS Inc.*, Québec, Canada). After scanning, the lamina and petiole were dried at 50°C for 48h and re-weighted. Finally, this first leaf lamina was pulverized using a ball mill and its N concentration was measured with a C-N analyzer (Macro Elemental Analyzer CN, Elementar Analysensysteme GmbH, Hanau, Germany). The second fresh leaf was utilized for the extraction of chlorophyll with DMSO (dimethyl sulphoxide) (Hiscox and Isrealstam 1979). Approximately 35mg of tissue was placed in 7ml of DMSO and kept at 65°C for 20 minutes. Before the start of measurements, the volume of liquid was readjusted at 10ml with DMSO. The absorbance of the extract was measured at 645, 663 and 710nm with a spectrometer (Spectronic 1001 Plus, Milton Roy, Rochester, NY, USA). Absorbance was converted to concentrations of chlorophyll A and B ($\mu\text{mol/L}$).

PHOTOSYNTHETIC MEASUREMENTS

A photosynthetic light-response curve was estimated for each leaf based on levels of PAR (0, 50, 100, 200, 400, 800, 1600 $\mu\text{mol/m}^2/\text{s}$). Measurements were taken using a portable photosynthesis system (CI-340, *CID, Inc.*, Camas, WA, USA) in open mode. Ambient air in the leaf chamber was maintained at approximately 20°C, relative humidity was approximately 60% and CO_2 concentration of the incoming air was approximately 400ppm. The leaf was allowed to habituate to a given irradiance level for 5 minutes before measurements began at each light level. We then took 3 measurements over a 5 minute period at this irradiance level. Each measurement consisted of 80 seconds for estimating CO_2 concentration in the incoming air followed by 20 seconds for estimating CO_2

concentration in the outgoing air. Finally the net photosynthetic rates for a leaf were based on three sets of measurements over seven light levels, thus the light-response curve of each leaf was based on a total of 21 measurements.

STATISTICS

The parameters of the Mitscherlich equation for net photosynthesis were separately tested for each leaf using the non-linear regression (*nls*) function (R Development Core Team, v. 2.4.1, 2006). The non-rectangular hyperbola equation for gross leaf photosynthesis was fitted using a software that permits the direct calculation and modelling of this light response curve (Photosyn Assistant, *Dundee Scientific* Dundee, Scotland, UK).

Relations between the estimated parameters of the light-response curves for each leaf and the static leaf traits were developed with mixed model regressions using the *lme* function in R. The random components were species, individuals nested within species, and leaves nested within individuals. The fixed component of each prediction equation consisted either of (i) one parameter from either the Mitscherlich or the non-rectangular hyperbola equations as a function of the leaf traits with slopes being fixed parameters and intercepts being random or (ii) one plant trait as a function of a factor variable (sun/shade) with slopes being fixed parameters and intercepts being random.

To develop the best predictor equations for each parameter we used a forward stepwise approach. Each leaf trait was tested separately. Traits having significant relationships with the parameter in question ($p < 0.05$) were then combined together as main effects and

interactions and tested together. Only terms remaining significant were kept as the best predictor equation. Finally, in order to determine if the slopes of this predictor equation differed according to the light environment in which the leaf grew, we included the sun/shade contrast of the leaf as a covariate and testing for a significant difference in the intercept or slopes. Variables were transformed to their natural logarithms where appropriate to insure normality and linearity of residuals.

Results

Table 1 summarizes the six measured leaf traits (SLA, LDMC, fresh mass, thickness, N and Chl concentration) in the sun and shade leaves. Data are based on one sun and one shade leaf per individual, 2 individuals per specie, and 40 species (Appendix 1). The probability that the trait values are equal between the two types of leaves is also shown in Table 1. All traits except for leaf nitrogen content differed significantly between sun and shade leaves. In particular, the means of Chl and SLA were larger for shade leaves and the means of leaf thickness, LDMC and fresh mass were larger for sun leaves.

Table 2 summarizes the estimated parameter values of the light-response curves of each leaf for the Mitscherlich equation and for the non-rectangular hyperbola equation. The probability that the parameter values are equal between the two types of leaves is also shown in Table 2. Only the net (A_m) and gross (W_m) maximum photosynthetic rates differed significantly between the sun and shade leaves; in both cases the mean values were higher for sun leaves. This is consistent with the results of Table 1.

Table 1. Summary of the 6 leaf traits based on 40 deciduous forest woody species. Means and standard deviations are calculated based on ln-transformed values since the traits are not normally distributed. Traits not normally distributed are shown with an asterisk (*).

Leaf attribute	Light level	Min	Max	Mean (mean-SD, mean+SD)	Probability of sun/shade difference
N (% g/g)	sun	0.700	4.210	2.36 (1.72, 3.00)	$F_{1,79} = 1.256$, $p = 0.30$
	shade	0.790	4.330	2.43 (1.82, 3.04)	
Chl ($\mu\text{mol/g}$)	sun	0.890	4.970	2.37 (1.62, 3.12)	$F_{1,79} = 42.510$, $p < .0001$
	shade	1.110	5.900	2.92 (1.91, 3.93)	
Thickness (mm)	sun	0.090	0.390	0.18 (0.13, 0.23)*	$F_{1,79} = 20.321$, $p < .0001$
	shade	0.070	0.380	0.16 (0.11, 0.22)*	
SLA (cm^2/g)	sun	100.2	599.6	170.4 (135.9, 306.1)*	$F_{1,79} = 74.714$, $p < .0001$
	shade	135.0	651.2	257.2 (181.3, 365.0)*	
LDMC (g/g)	sun	0.200	0.530	0.32 (0.26, 0.41)*	$F_{1,79} = 4.951$ $P = 0.03$
	shade	0.180	0.610	0.31 (0.24, 0.40)*	
Fresh mass (g)	sun	0.180	18.170	0.91 (0.37, 2.27)*	$F_{1,79} = 25.352$ $p < .0001$
	shade	0.110	9.100	0.73 (0.29, 1.82)*	

Table 2. Summary of the photosynthetic parameters estimated from light-response curves measured on 40 deciduous forest woody species. Means are calculated based on ln-transformed values where necessary to insure normality (*).

Photosynthetic parameter	Equation	Light level	Min	Max	Mean (mean-SD, mean+SD)	Probability of sun/shade difference
A_m $\mu\text{mol CO}_2\text{-m}^{-2}\text{-s}^{-1}$	Mitscherlich	sun	2.76	24.96	10.07 (6.17, 16.44)*	F1,75 =9.692, p=0.003
		shade	2.46	18.55	8.41 (5.53, 12.81)*	
$q(\phi)$ mol CO2/mol photons	Mitscherlich	sun	0.011	0.143	0.04 (0.03, 0.06)*	F1,75 =0.131, p=0.7
		shade	0.012	0.089	0.04 (0.02, 0.06)*	
ϕ $\mu\text{mol photons-m}^{-2}\text{-s}^{-1}$	Mitscherlich	sun	0.007	111.200	6.9 (1.5, 32.7)*	F1,75 =0.027, p=0.9
		shade	0.022	80.950	7.2 (1.3, 38.7)*	
W_m $\mu\text{mol CO}_2\text{-m}^{-2}\text{-s}^{-1}$	NRH	sun	3.79	27.60	12.81 (8.17, 20.09)*	F1,75 =13.788, p=0.0004
		shade	3.45	24.60	10.49 (7.17, 15.33)*	
α mol CO2/mol photons	NRH	sun	0.011	0.209	0.05 (0.03, 0.08)*	F1,75 =0.026, p=0.9
		shade	0.010	0.208	0.05 (0.03, 0.08)*	
R_d $\mu\text{mol CO}_2\text{-m}^{-2}\text{-s}^{-1}$	NRH	sun	-3.480	-0.011	-0.49 (-0.13, -1.90)*	F1,75 =0.459, p=0.5
		shade	-4.260	-0.0004	-0.56 (-0.15, -2.11)*	
θ (dimensionless)	NRH	sun	2.35e-12	0.985	0.41 (0.01, 0.82)	F1,75 =0.229, p=0.6
		shade	1.06e-11	0.989	0.39 (0.01, 0.77)	
ϕ $\mu\text{mol photons-m}^{-2}\text{-s}^{-1}$	NRH	sun	0.229	127.000	10.04 (2.73, 36.98)*	F1,75 =0.777, p=0.4
		shade	0.021	66.200	11.89 (3.59, 39.42)*	

PREDICTING PARAMETER VALUES FROM LEAF TRAITS

For each trait we looked for the best-fitting prediction equation using a mixed model, as explained in the Methods section. Table 3 lists the components of the residual variance of the intercepts at each hierarchical level for each model.

Table 3. Components of the residual variance of the intercepts at each hierarchical level calculated when (i) no leaf traits were included and (ii) when the best linear model was used.

Parameter	Level of variation	Without traits	Final model	% variation explained
A_m	species	0.048	0.026	59
	individual	0.020	0.020	0
	leaf	0.152	0.144	5
	total	0.220	0.190	14
W_m	species	0.044	0.020	55
	individual	0.015	0.015	0
	leaf	0.130	0.116	11
	total	0.189	0.151	20
R_d	species	0.122	0.097	20
	individual	0.000	0.000	0
	leaf	1.664	1.644	1
	total	1.786	1.741	3
θ	species	0.02	0.02	0
	individual	0.00	0.00	0
	leaf	0.13	0.12	8
	total	0.15	0.14	7

With respect to the parameters of the Mitscherlich equation, the light compensation point (ϕ) was independent of all leaf traits and did not vary significantly with the sun/shade contrast and so the mean value ($7.0 \mu\text{mol photons}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) will be used as the best estimate.

The same result was found for the quantum yield at the light compensation point ($q(\phi)$, mean=0.04 mol CO₂/mol photons).

In all cases the ability to predict individual parameters mostly resided at the interspecific level (Table 3). Variation at the level of individuals within a given specie remained mostly unexplained while variation within leaves of a given plant of a given specie had slightly higher predictive ability (Table 3). Since a large majority of the actual variation in the parameters of the light response curves also reside at the interspecific level such results remain encouraging.

Only the maximum net photosynthetic rate (A_m) was predictable and SLA was the only trait that was significant when controlling for any other combination of traits. In particular, the significant sun/shade difference disappeared when including SLA in the model, showing that the sun/shade differences in A_m were due to differences in SLA. This model explained 59% of the interspecific variance but very little of the variance at lower levels. The prediction equation is given below; values in parentheses give the standard errors of the estimates of the intercept and slope:

$$\text{Prediction of } A_m \quad \ln(A_m) = 4.4538 - 0.4124 * \ln(\text{SLA})$$
$$(0.5363) \quad (0.0984)$$

With respect to the non-rectangular hyperbola equation, three of the four parameters (W_m , R_d , θ) could be predicted from leaf traits. The initial quantum yield (α) was independent of

all leaf traits and did not vary significantly with the sun/shade contrast and so the mean value (0.05 mol CO₂/mol photons) is used as the best estimation. Gross maximum photosynthetic rate (W_m) was best predicted by SLA. Again, the sun/shade contrast disappeared once SLA was included. The highest percent of variance in W_m is always at the interspecific level (55%). The prediction equation was:

$$\begin{aligned} \text{Prediction of } W_m \quad \ln(W_m) &= 4.8993 - 0.4507 * \ln(\text{SLA}) \\ &(0.4825) \quad (0.0885) \end{aligned}$$

Leaf respiration rate was best predicted by leaf thickness. Once more, most of the explained variance was at the interspecific level but, even at this level, only about 20% of variation in R_d was explained. The prediction equation was:

$$\begin{aligned} \text{Prediction of } R_d \quad \ln(R_d) &= 0.8220 + 0.8149 * \ln(\text{Thickness}) \\ &(0.6808) \quad (0.3728) \end{aligned}$$

The shape parameter (θ) was best predicted by leaf nitrogen although only a small amount of variance, primarily at the leaf level, was explained. The prediction equation was:

$$\begin{aligned} \text{Prediction of } \theta \quad \theta &= -0.6408 - 0.2857 * \ln(N) \\ &(0.1051) \quad (0.2548) \end{aligned}$$

PREDICTING THE ENTIRE PHOTOSYNTHETIC LIGHT RESPONSE CURVE FROM LEAF TRAITS.

To what degree can the entire light response curve of leaf photosynthesis be predicted from leaf traits? To determine this, we replaced the estimated parameters of the curve of each leaf by the values predicted from the leaf traits. Those parameters for which no prediction equation was found were replaced by their mean values. In Figures 2.A and 2.B, the correlation between observed and predicted net photosynthetic rate over all plants and light intensities was 0.79. Similarly, in Figures 2.C and 2.D, the correlation between observed and predicted net photosynthetic rate over all plants and light intensities was 0.80. In both cases, predictions are better when the photosynthetic rate is less than about $12\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^2\cdot\text{s}^{-1}$. Hence, a part of predicted photosynthesis rates from parameters are underestimated in comparison to the correspondent photosynthesis rates from leaf traits.

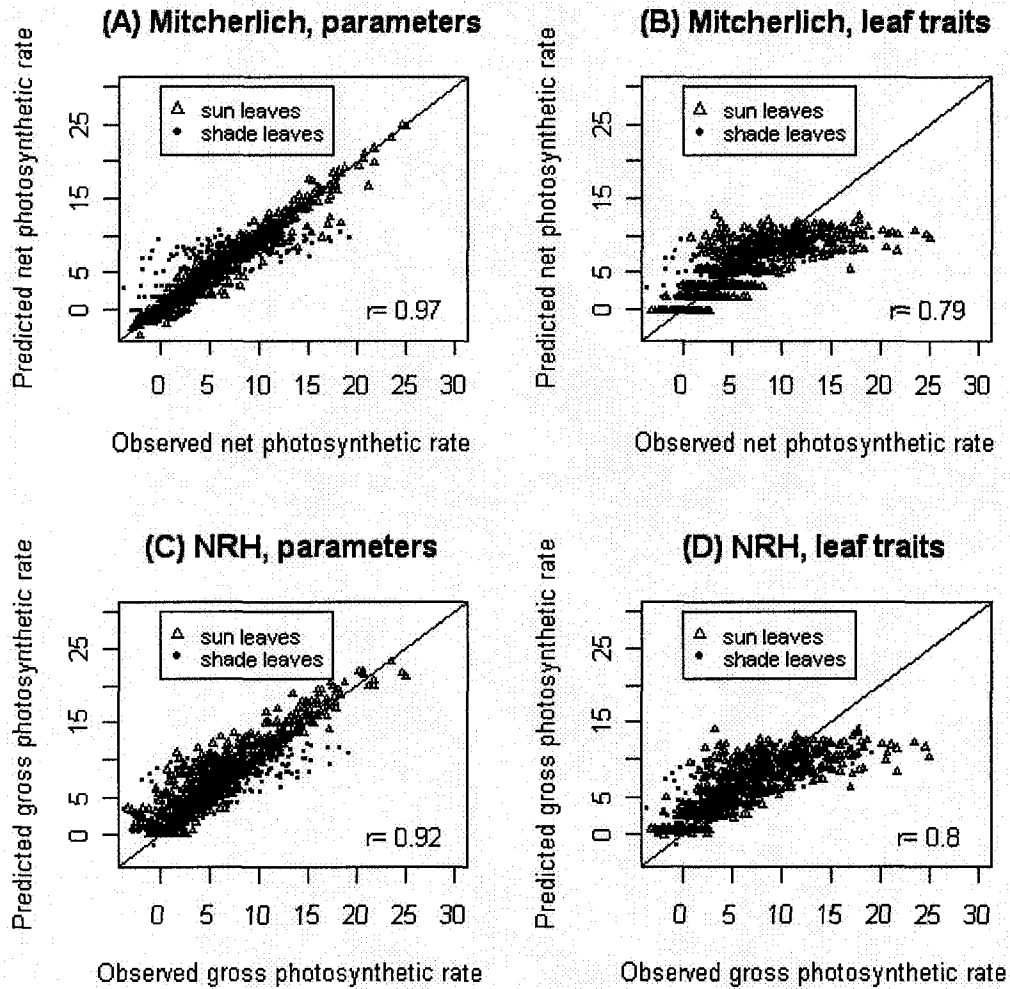


Figure 2. Observed and predicted values of photosynthetic rate over all measured light intensities based on the Mitscherlich (graphs A and B) and the Non-Rectangular equations (graphs C and D). Graphs A and C show predictions based on the actual parameters of the curves while graphs B and D show predictions when the actual parameters are replaced by the predicted parameter values using the leaf traits. Observed and predicted photosynthetic rates are measured in $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$.

Discussion

Plant growth, at its most basic, is driven by the ability of plants to capture and retain resources. Since such resources vary in time and in space and over many scales, the prediction of plant growth requires that the model be able to account for this variation in resource capture. Given the importance of photon flux density, and especially its temporal variation, in determining variation in leaf-level carbon fixation it is especially important that we be able to model changes in photosynthetic rate due to changes in irradiance in the field and across species. Although ecologists have been measuring photosynthetic light-response curves of various species, and fitting these data to mathematical models, for a long time this strategy is clearly not practical when interest resides at the level of entire communities.

On the other hand, if the parameters of mathematical models of photosynthetic light response curves could be predicted from easily-measured leaf properties, then one could use such properties to predict the photosynthetic light response curves rather than having to parameterize them for each species and environment. In order to explore this possibility we asked three questions. (1) To what degree can interspecific variation in each of the parameters of the non-rectangular hyperbola and the Mitscherlich equations be predicted given information on SLA, N, Chl, LDMC (leaf dry matter content), and thickness of the leaf lamina? Such leaf properties are easy to measure over large numbers of species and many are already represented in large data bases (for example, Wright *et al.* 2004; Reich, *et al.* 2007). (2) To what degree do the quantitative relationships between the parameters

and the traits differ in shade vs. sun leaves? Since it is well known that the form of the photosynthetic light-response curve changes between sun and shade leaves (Lambers *et al.* 1998), then our strategy would be reduced in effectiveness if different prediction equations were required for leaves that develop in different environments. (3) How well can one predict actual leaf-level variation in photosynthesis under varying light intensities across individuals and species using such leaf traits?

Our results provide some initial answers. We found, as have many others (Reich *et al.* 1999; Storkey 2005; Shipley *et al.* 2005) that maximum photosynthetic rate (W_m and A_m) were related to SLA. We could also predict R_d and θ , but the relations are less strong. However, we could not predict variation in light compensation points or in quantum yield. None the less, the poor predictive ability of some parameters remains to be solved. An obvious path would be to look for other leaf functional traits but one must also consider to possibility that measurement error in our data simply overwhelmed any patterns in these more conservative parameters. In order to maximize the number of species we had to reduce the number of measurements per leaf to a minimum. Although we concentrated the measurements at those irradiance levels for which we expected the photosynthetic responses to change most rapidly, it is likely that more measurements per leaf, and more control over other variables affecting the response, would allow one to detect the smaller range of variation in parameters like the quantum yield and light compensation points.

With respect to our second question our results are also encouraging. The only parameters that showed significant differences in sun vs. shade leaves were W_m and A_m .

In each case, the inclusion of our leaf traits (SLA) removed this sun/shade difference. In other words, the sun/shade difference in the parameters was mediated by the sun/shade differences in the leaf traits:

sun/shade exposition → leaf traits → photosynthetic parameter

meaning that the inclusion of the leaf traits automatically corrects for sun/shade differences. We do not know if this mediation is causal but it is expected given the model of Shipley *et al.* (2006).

After replacing the actual fitted parameters of each leaf by values predicted from the leaf traits, while simply using the mean values of light compensation points and quantum yield, how well can we predict that photosynthetic light response curves? The result is shown in Figure 1. There is relatively good predictive ability until the photosynthetic rate reaches about $12 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, after which the relationship breaks down. This is because the values of A and W , predicted from the leaf traits, do not go above this range. We cannot explain this result but note that this is actually close to the upper range for tree species in our area predicted by the much larger trait data base of Wright *et al.* (2004). That data base reported A_{max} values for 13 of our species:

Acer rubrum, $12.88 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$

Alnus rugosa, $9.77 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$

Betula papyrifera, $19.50 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$

Betula populifolia, 7.24 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$

Celtis occidentalis, 9.77 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$

Crataegus sp., 12.88 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$

Populus deltoides, 14.79 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$

Populus tremuloides, 12.02 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$

Prunus serotina, 18.62 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$

Quercus macrocarpa, 15.85 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$

Tilia cordata, 3.90 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$

Ulmus Americana, 13.80 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$

Quercus robur, 7.41 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$

If our maximal values are overestimates of the typical maximum values then the errors of prediction in our results might be less important, especially since such values would be reached only when irradiance is at its highest (around $1600 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$); values that occur naturally only rarely during a growing season.

Our results suggest that it might be possible to predict interspecific variation in photosynthetic light response from the sort of easily measured leaf functional traits that exist in large data bases. If so, then it will be possible to use such information to simulate the leaf-level photosynthetic rates of entire plant communities. Combined with such growth models as LIGNUM Perttunen *et al.* 1996, this might improve our ability to predict net primary productivity in communities. We note also the potential for improving

atmospheric models of gas exchange and climate change by better incorporating the effects of different plant communities on the carbon cycle.

Acknowledgements

This research was financially supported by the Natural Sciences and Engineering Research Council (NSERC) of Canada. Benoit Lapointe and Jessy Loranger helped in both the laboratory and in the field work.

CONCLUSION

1. Nos résultats suggèrent qu'il est possible de prédire la variation interspécifique dans la réponse photosynthétique à la lumière, à partir d'attributs fonctionnels de la feuille qui sont facilement mesurables et qui existent déjà dans des grandes bases de données. Il sera possible d'utiliser ces informations pour simuler les taux de photosynthèse au niveau de la feuille, dans toutes les communautés de plantes. En les incluant dans des modèles de croissance comme LIGNUM (Perttunen *et al.* 1996), ces informations peuvent accroître notre habileté à prédire la productivité primaire à l'intérieur des communautés. En outre, nous considérons ces résultats comme une base potentielle pour améliorer les modèles atmosphériques d'échanges de gaz en relation avec les changements climatiques, étant donné qu'ils peuvent contribuer à une meilleure quantification des effets des différentes communautés de plantes dans le cycle du carbone.

2. Le taux maximal de photosynthèse ne semble pas être affecté par le choix du site (moyenne $12.7 \pm 2.1 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), lequel pourrait comporter de changement dans la disponibilité de nutriments et d'eau. Toutefois, afin de maximiser la variabilité nous avons choisi des espèces toujours différentes dans chaque site. D'autres expériences comparant les mêmes espèces dans des sites différents pourraient donner plus de crédibilité à cette affirmation.

3. Une autre possible piste à suivre dans le future serait de tester des attributs des feuilles autres que ceux qui ont été objet de cette étude. Cela dans le but de trouver des

équations empiriques de plus en plus puissantes en termes de capacité prévisionnelle des paramètres des courbes de photosynthèse.

4. En rapport avec notre hypothèse de surestimation du taux maximal de photosynthèse pour certaines mesures effectuées par notre appareil, une prochaine étape de la recherche pourrait être celle de vérifier le niveau de reproductibilité des mesures. Dans ce but, on pourrait prendre deux mesures photosynthétiques par échantillon avec notre instrument et avec un autre instrument. Des appareils de mesure similaires sont produits par *PP Systems* (Hitchin, U.K.), *Analytical Development Co.* (Hoddesdon, U.K.), *Walz Mess-und Regeltechnik* (Effeltrich, Germany) and *LI-COR* (Lincoln, U.S.A.). En général, chacun de ces instruments sont capables de mesurer les concentrations relatives et absolues de CO₂ et H₂O, la température, l'irradiance et la pression atmosphérique (Parsons *et al.* 1997).

ANNEXE

Sommaire des attributs des feuilles pour chacune de 40 espèces ligneuses qui font objet d'étude (4 individus par espèce).

Espèce	Variable statistique	Masse fraîche (g)	Epaisseur (mm)	SLA (cm ² /g)	LDMC (g/g)	N (% g/g)	Chl (µmol/g)
<i>Acer negundo</i>	min	0.60	0.15	250.83	0.210	2.79	1.39
	max	2.63	0.20	358.69	0.226	3.11	2.60
	moyenne	1.33	0.18	316.72	0.215	2.99	1.79
	E.T.	0.89	0.02	46.78	0.008	0.14	0.55
<i>Acer pensylvanicum</i>	min	0.49	0.09	415.12	0.217	2.45	2.07
	max	1.58	0.19	501.16	0.229	3.19	2.18
	moyenne	1.15	0.15	450.17	0.224	2.85	2.12
	E.T.	0.51	0.04	38.75	0.005	0.31	0.06
<i>Acer rubrum</i>	min	0.58	0.12	193.70	0.297	1.10	1.57
	max	1.11	0.16	237.79	0.397	2.04	3.09
	moyenne	0.82	0.14	214.01	0.342	1.57	2.22
	E.T.	0.22	0.02	19.94	0.049	0.46	0.76
<i>Acer saccharinum</i>	min	0.78	0.13	168.76	0.325	1.40	1.24
	max	1.47	0.15	200.84	0.381	1.97	2.41
	moyenne	1.20	0.15	186.74	0.359	1.74	1.77
	E.T.	0.31	0.01	15.33	0.024	0.26	0.61
<i>Acer saccharum</i>	min	0.79	0.10	161.37	0.365	1.45	1.46
	max	2.37	0.16	307.35	0.414	1.87	3.37
	moyenne	1.56	0.13	236.00	0.383	1.69	2.48
	E.T.	0.69	0.03	73.72	0.023	0.18	0.91
<i>Aesculus hippocastanum</i>	min	3.79	0.16	144.02	0.263	2.70	3.53
	max	18.17	0.38	282.75	0.343	3.19	4.63
	moyenne	9.54	0.24	199.43	0.304	3.01	4.18
	E.T.	6.16	0.10	59.11	0.033	0.22	0.50
<i>Alnus rugosa</i>	min	0.53	0.16	137.02	0.313	1.98	3.07
	max	1.05	0.26	228.56	0.349	3.94	4.16
	moyenne	0.77	0.20	197.23	0.330	2.82	3.66
	E.T.	0.23	0.04	40.93	0.016	0.94	0.49
<i>Betula alleghaniensis</i>	min	0.50	0.13	175.64	0.309	1.91	2.02
	max	0.69	0.19	258.37	0.610	2.63	3.15
	moyenne	0.58	0.17	205.05	0.404	2.25	2.58
	E.T.	0.08	0.03	36.91	0.138	0.30	0.47
<i>Betula papyrifera</i>	min	0.41	0.14	155.46	0.286	1.84	2.38
	max	0.67	0.19	246.84	0.382	2.32	3.05
	moyenne	0.58	0.17	199.06	0.342	2.08	2.64
	E.T.	0.11	0.02	46.32	0.046	0.23	0.30

Espèce	Variable statistique	Masse fraîche (g)	Epaisseur (mm)	SLA (cm ² /g)	LDMC (g/g)	N (% g/g)	Chl (µmol/g)
<i>Betula populifolia</i>	min	0.16	0.12	189.65	0.332	2.53	2.12
	max	0.29	0.14	285.56	0.397	3.11	3.83
	moyenne	0.21	0.14	226.91	0.366	2.76	2.99
	E.T.	0.06	0.01	41.41	0.027	0.27	0.79
<i>Castanea sativa</i>	min	0.34	0.07	299.37	0.394	2.11	3.01
	max	0.46	0.10	375.18	0.434	2.58	5.19
	moyenne	0.39	0.09	338.91	0.414	2.34	3.93
	E.T.	0.06	0.01	41.94	0.016	0.21	0.92
<i>Celtis occidentalis</i>	min	0.62	0.16	121.19	0.355	1.89	1.63
	max	0.99	0.19	228.60	0.499	2.54	2.74
	moyenne	0.83	0.18	168.83	0.416	2.27	2.35
	E.T.	0.17	0.01	45.22	0.060	0.29	0.51
<i>Cornus alternifolia</i>	min	0.36	0.14	169.36	0.364	1.59	1.85
	max	0.52	0.16	231.03	0.394	1.79	3.25
	moyenne	0.45	0.15	197.84	0.384	1.68	2.54
	E.T.	0.08	0.01	25.59	0.014	0.09	0.57
<i>Cornus stolonifera</i>	min	0.31	0.12	130.14	0.294	2.43	2.92
	max	0.80	0.21	295.80	0.384	2.62	4.00
	moyenne	0.48	0.16	206.86	0.341	2.52	3.43
	E.T.	0.22	0.04	85.13	0.045	0.09	0.55
<i>Crataegus sp.</i>	min	0.16	0.11	167.41	0.276	1.50	2.79
	max	0.32	0.20	334.80	0.396	2.20	3.25
	moyenne	0.24	0.15	262.57	0.329	1.74	2.94
	E.T.	0.07	0.04	74.25	0.053	0.31	0.21
<i>Fagus grandifolia</i>	min	0.46	0.09	584.74	0.244	2.03	2.03
	max	0.63	0.14	651.25	0.257	3.01	2.84
	moyenne	0.53	0.11	609.67	0.251	2.49	2.40
	E.T.	0.07	0.02	28.84	0.005	0.46	0.33
<i>Fraxinus americana</i>	min	0.69	0.12	331.00	0.193	1.73	1.71
	max	4.68	0.16	548.08	0.206	2.20	2.13
	moyenne	2.72	0.15	437.80	0.199	2.05	1.88
	E.T.	2.17	0.02	114.53	0.005	0.22	0.19
<i>Fraxinus Pennsylvanica lanceolata</i>	min	0.76	0.10	101.49	0.395	2.06	2.08
	max	2.24	0.19	261.76	0.529	2.39	3.07
	moyenne	1.59	0.14	159.57	0.463	2.24	2.70
	E.T.	0.64	0.04	71.62	0.063	0.14	0.43
<i>Juglans cinerea</i>	min	2.26	0.15	255.57	0.267	2.99	2.44
	max	4.47	0.17	362.69	0.335	3.30	4.52
	moyenne	3.56	0.16	306.59	0.310	3.12	3.47
	E.T.	1.08	0.01	53.62	0.030	0.14	0.99
<i>Malus pumila</i>	min	0.30	0.15	132.51	0.313	2.23	1.11
	max	0.55	0.20	240.52	0.360	2.59	2.05
	moyenne	0.42	0.18	181.80	0.336	2.38	1.78
	E.T.	0.11	0.02	47.64	0.021	0.18	0.45

Espèce	Variable statistique	Masse fraiche (g)	Epaisseur (mm)	SLA (cm²/g)	LDMC (g/g)	N (% g/g)	Chl (µmol/g)
<i>Ostrya virginiana</i>	min	0.16	0.17	357.99	0.260	1.96	2.33
	max	0.28	0.21	464.17	0.301	2.50	3.01
	moyenne	0.21	0.19	418.94	0.285	2.15	2.54
	E.T.	0.05	0.02	50.68	0.018	0.26	0.32
<i>Parthenocissus quinquefolia</i>	min	1.45	0.17	155.81	0.211	2.72	2.32
	max	2.63	0.22	275.10	0.270	3.39	3.10
	moyenne	1.98	0.18	222.65	0.246	3.11	2.77
	E.T.	0.56	0.02	50.94	0.026	0.33	0.33
<i>Quercus robur</i>	min	0.79	0.13	124.17	0.293	1.56	2.24
	max	0.98	0.22	304.03	0.371	2.27	2.67
	moyenne	0.86	0.17	200.10	0.342	1.82	2.52
	E.T.	0.09	0.04	80.18	0.036	0.32	0.19
<i>Quercus rubra</i>	min	0.87	0.13	214.96	0.266	0.70	1.21
	max	1.17	0.18	270.90	0.282	2.90	1.79
	moyenne	1.00	0.15	236.19	0.273	1.63	1.47
	E.T.	0.13	0.02	26.57	0.008	0.95	0.29
<i>Polygonum cuspidatum</i>	min	1.28	0.29	146.66	0.180	2.12	0.92
	max	2.01	0.36	244.74	0.261	3.25	1.37
	moyenne	1.79	0.32	197.35	0.226	2.71	1.15
	E.T.	0.35	0.03	54.10	0.040	0.53	0.21
<i>Populus balsamifera</i>	min	0.48	0.17	157.74	0.253	2.20	2.31
	max	1.00	0.26	232.04	0.350	3.07	2.84
	moyenne	0.80	0.20	200.87	0.306	2.54	2.52
	E.T.	0.24	0.04	31.11	0.041	0.38	0.25
<i>Populus deltoides</i>	min	0.99	0.26	128.16	0.267	2.46	1.48
	max	1.45	0.28	163.26	0.328	2.80	1.89
	moyenne	1.25	0.27	142.85	0.307	2.61	1.73
	E.T.	0.20	0.01	14.94	0.027	0.14	0.18
<i>Populus tremuloides</i>	min	0.29	0.15	128.03	0.412	1.822	2.38
	max	0.56	0.31	208.84	0.493	2.180	5.90
	moyenne	0.41	0.23	175.22	0.440	2.005	3.50
	E.T.	0.11	0.09	34.46	0.037	0.195	1.62
<i>Prunus serotina</i>	min	0.30	0.11	179.32	0.269	2.26	2.31
	max	0.66	0.15	370.97	0.360	3.58	3.17
	moyenne	0.45	0.12	284.24	0.309	3.00	2.68
	E.T.	0.18	0.02	82.94	0.046	0.68	0.38
<i>Quercus macrocarpa</i>	min	1.01	0.21	115.72	0.352	2.29	1.63
	max	2.61	0.39	187.88	0.398	4.21	3.07
	moyenne	1.91	0.32	152.49	0.381	2.82	2.61
	E.T.	0.76	0.08	32.98	0.020	0.93	0.66

Espèce	Variable statistique	Masse fraîche (g)	Epaisseur (mm)	SLA (cm ² /g)	LDMC (g/g)	N (% g/g)	Chl (µmol/g)
<i>Rhamnus frangula</i>	min	0.21	0.11	253.67	0.234	1.837	1.86
	max	0.28	0.16	372.84	0.270	4.328	2.41
	moyenne	0.25	0.14	329.21	0.252	2.616	2.17
	E.T.	0.03	0.02	55.30	0.018	1.153	0.23
<i>Rhus typhina</i>	min	5.74	0.16	216.83	0.231	2.43	3.24
	max	8.08	0.28	290.53	0.325	3.86	3.71
	moyenne	7.30	0.20	253.90	0.282	3.35	3.38
	E.T.	1.09	0.05	38.78	0.039	0.65	0.22
<i>Rosa rugosa</i>	min	0.48	0.18	134.89	0.351	2.02	1.53
	max	1.43	0.24	203.22	0.357	2.28	3.42
	moyenne	0.91	0.20	158.68	0.355	2.16	2.43
	E.T.	0.39	0.03	31.41	0.003	0.13	0.82
<i>Salix nigra</i>	min	0.11	0.13	156.22	0.25	0.79	0.89
	max	0.31	0.21	206.80	0.30	2.19	2.15
	moyenne	0.22	0.17	185.40	0.27	1.68	1.56
	E.T.	0.09	0.03	22.24	0.02	0.62	0.53
<i>Syringa vulgaris</i>	min	0.36	0.15	100.20	0.309	1.50	1.42
	max	0.59	0.18	193.78	0.459	2.54	3.43
	moyenne	0.52	0.17	151.00	0.369	2.19	2.57
	E.T.	0.10	0.01	38.90	0.066	0.48	0.86
<i>Tilia americana</i>	min	0.93	0.16	352.81	0.22	2.06	2.20
	max	1.97	0.20	496.02	0.23	2.43	3.92
	moyenne	1.60	0.18	405.17	0.22	2.23	2.88
	E.T.	0.46	0.02	62.57	0.01	0.15	0.75
<i>Tilia cordata</i>	min	0.37	0.19	167.27	0.236	2.41	1.99
	max	0.85	0.24	418.15	0.354	3.16	4.53
	moyenne	0.55	0.22	261.09	0.308	2.95	3.11
	E.T.	0.21	0.02	115.18	0.053	0.36	1.05
<i>Ulmus americana</i>	min	0.36	0.12	246.63	0.290	3.02	2.89
	max	1.04	0.16	276.67	0.430	3.18	4.99
	moyenne	0.73	0.13	262.30	0.380	3.11	4.44
	E.T.	0.31	0.02	14.77	0.065	0.08	1.03
<i>Ulmus rubra</i>	min	0.81	0.10	156.62	0.413	2.35	3.08
	max	1.29	0.15	207.38	0.518	2.72	4.46
	moyenne	1.10	0.13	191.49	0.467	2.56	3.92
	E.T.	0.23	0.02	23.76	0.057	0.16	0.74
<i>Vitis riparia</i>	min	0.97	0.12	175.20	0.302	1.63	1.47
	max	1.85	0.19	306.25	0.364	2.27	3.16
	moyenne	1.20	0.16	223.93	0.337	1.92	2.29
	E.T.	0.43	0.03	60.76	0.032	0.28	0.69

BIBLIOGRAPHIE

- Beaudet, M., Messier, C., Hilbert, D.W., Lo, E., Wang, Z.M. and Lechowicz, M.J. (2000) Leaf-and plant-level carbon gain in yellow birch, sugar maple, and beech seedlings from contrasting forest environments. *Canadian Journal of Forest Research* 30, 390-404.
- Chapin, F.S. III. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*11:233-260.
- Chartier, P., and Prioul, J.L. (1976). The effects of irradiance, carbon dioxide and oxygen on the net photosynthetic rate of the leaf: A mechanistic model. *Photosynthetica* 10, 20-24.
- Enquist, B.J., Kerkhoff, A.J., Stark, S.C., Swenson, N.G., McCarthy, M.C., Price, C.A. (2007). A general integrative model for scaling plant growth, carbon flux, and functional trait spectra. *Nature* 449(7), 159-218
- Farquhar, G.D., and Von Caemmerer, S. (1981). Electron transport limitations. In *Proceedings of the fifth international congress on photosynthesis*, G. Akoyunoglu, ed. (Balaban:Philadelphia), pp.163-175.
- Fearnside, P.M. (1999). Plantation forestry in Brazil: the potential impacts of climatic change. *Biomass and Bioenergy* 16(2), 91-102.
- Garnier, E., Shipley, B., Roumet, C., and Laurent G. (2001). A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Functional Ecology* 15(5), 688-695.
- Gratani, L. and Bombelli, A. (2000). Correlation between leaf age and other leaf traits in three Mediterranean maquis shrub species: *Quercus ilex*, *Phillyrea latifolia* and *Cistus incanus*. *Environmental and Experimental Botany* 43(2), 141-153.
- Hiscox, J. D. and Isrealstam, G.F. (1979) A method for the extraction of chlorophyll from leaf tissue without maceration. *Canadian Journal of Botany* 57, 1332-1334.
- Lambers, H., Chapin, F.S. III & Pons, T.L. (1998) *Plant physiological ecology* (Springer Science+Business Media Inc.:New York).

Niinemets, Ü. (2007). Photosynthesis and resource distribution through plant canopies. *Plant, Cell and Environmental* 30, 1052-1071.

Parsons, R., Weyers, J.D.B., Lawson, T. and Godber I.M. (1997) Rapid and straightforward estimates of photosynthetic characteristic using a portable gas exchange system. *Photosynthetica* 34(2), 265-279.

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

Potvin, C., Lechowicz, M.J., and Tardif, S. (1990). The statistical analysis of ecophysiological response curves obtained from experiments involving repeated measures. *Ecology* 71, 1389-1400.

R Development Core Team (2006) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.

Reich, P.B. *et al.* (1998). Relationships of leaf dark respiration to leaf nitrogen, specific leaf area and leaf lifespan—a test across biomes and functional groups. *Oecologia* 114, 471-482.

Reich, P.B., Ellsworth, D.S., Walters, M.B., Vose J.M., Gresham, C., Volin, J.C. and Bowman, W.D. (1999). Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. *Ecology* 80, 1955-1969.

Reich, P.B., Wright, I.J. and Lusk, C.H. (2007). Predicting leaf physiology from simple plant and climate attributes: A global GLOPNET analysis. *Ecological Application* 7, 1982-1988.

Santiago, L.S. and Wright, S.J. (2007). Leaf functional traits of tropical forest plants in relation to growth form. *Functional Ecology*, 21(1), 19-27.

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

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

Singsaas, E.L., and Sharkey, T.D. (1998). The regulation of isoprene emission responses to rapid leaf temperature fluctuations. *Plant, Cell and Environment* 21, 1181-1188.

Storkey, J. (2005) Modelling assimilation rates of 14 temperate arable weed species as a function of the environment and leaf traits. *Weed Research* 45, 361-370.

Thomas, S.C., and Bazzaz, F.A. (1999). Asymptotic height as a predictor of photosynthetic characteristics in Malaysian rain forest trees. *Ecology* 80(5), 1607-1622.

Thornley, J.H.M. (1976). *Mathematical models in plant physiology* (Academic Press:London).

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.