

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC

RÉPONSE DE LA PHOTOSYNTHÈSE AUX VARIATIONS ÉDAPHIQUES À L'ÉCHELLE MONDIALE ET EN ARCTIQUE

THÈSE PRÉSENTÉE

COMME EXIGENCE PARTIELLE DU

DOCTORAT EN SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT

OFFERT PAR L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

EN ASSOCIATION AVEC

L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À TROIS-RIVIÈRES

PAR

JENNIFER PAILLASSA

Novembre 2024

Université du Québec à Trois-Rivières

Service de la bibliothèque

Avertissement

L'auteur de ce mémoire, de cette thèse ou de cet essai a autorisé l'Université du Québec à Trois-Rivières à diffuser, à des fins non lucratives, une copie de son mémoire, de sa thèse ou de son essai.

Cette diffusion n'entraîne pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits de propriété intellectuelle, incluant le droit d'auteur, sur ce mémoire, cette thèse ou cet essai. Notamment, la reproduction ou la publication de la totalité ou d'une partie importante de ce mémoire, de cette thèse et de son essai requiert son autorisation.

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC
DOCTORAT EN SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT (PH. D.)
Programme offert par l'Université du Québec à Montréal (UQAM)
en association avec
l'Université du Québec à Chicoutimi (UQAC)
l'Université du Québec à Rimouski (UQAR)
l'Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue (UQAT)
et l'Université du Québec à Trois-Rivières (UQTR)

Direction de recherche :

Vincent Maire	Directeur de recherche
---------------	------------------------

Steeve Pépin	Codirecteur de recherche
--------------	--------------------------

Jury d'évaluation :

Vincent Maire	Directeur de recherche
---------------	------------------------

Steeve Pépin	Codirecteur de recherche
--------------	--------------------------

Guy Samson	Président de jury
------------	-------------------

Noémie Boulanger-Lapointe	Évaluateur interne ou externe
---------------------------	-------------------------------

Sylvain Delagrangue	Évaluateur externe
---------------------	--------------------

Thèse soutenue le

Remerciements

La première personne que je tiens à exprimer ma gratitude pour l'intégralité de cette aventure qu'a représentée mon doctorat est mon directeur, Vincent Maire. Je lui suis reconnaissante d'avoir eu foi en mes capacités et de m'avoir offert une opportunité cruciale dans mon parcours. Merci, Vincent, de m'avoir entraînée avec toi dans l'expédition du Grand Nord, une expérience extraordinaire qui laissera assurément une empreinte indélébile dans ma vie. Ma reconnaissance s'étend à la bienveillance, à la douceur et à la patience dont tu as fait preuve en tant que directeur, ainsi qu'à ton enthousiasme en tant que collaborateur. Collaborer avec toi a été une source de bonheur authentique, trouvant en toi un interlocuteur passionné avec qui échanger pendant des heures, animé d'une curiosité profonde. Je te suis reconnaissante pour ton soutien constant, en particulier face aux défis administratifs et d'immigration. Merci de m'avoir guidée vers l'accomplissement de ma vocation scientifique.

Mes remerciements s'étendent également à mon co-directeur, Steeve Pepin, et à mon co-directeur de l'ombre, Gilbert Ethier. Merci pour votre soutien, votre amabilité, ainsi que pour les discussions stimulantes qui ont constamment alimenté mon enthousiasme et ma motivation. Vos partages de connaissances et d'expérience ont été précieux pour affronter les défis du terrain de Bylot, et je suis reconnaissante de la transmission de votre passion pour le Li-Cor et la précision inhérente à la physiologie végétale et au mésophylle.

J'exprime ma sincère gratitude envers mon jury composé de Guy Samson, Sylvain Delagrangé et Noémie Boulanger-Lapointe. J'espère que la lecture de cette thèse sera agréable et suscitera des perspectives enrichissantes pour vos propres recherches. Merci d'avance pour les discussions animées et bienveillantes lors de la soutenance, ainsi que pour votre contribution scientifique précieuse.

L'expérience de mon doctorat n'aurait pas revêtu la même ampleur sans l'engagement dans l'aventure québécoise. Les deux expériences n'auraient pas été envisageables sans le soutien de mes proches, en commençant par ma famille et surtout mes parents. Mes remerciements vont à vous pour votre soutien constant, même lorsque la distance géographique complique la relation parentale, surtout à l'ère des pandémies et des formalités administratives transocéaniques. Merci

de m'avoir toujours encouragée à poursuivre mon rêve d'enfant. Si ce rêve prend forme aujourd'hui, c'est grâce à vous. Merci de m'avoir encouragée dans ma passion pour les sciences et la biologie, de m'avoir nourrie intellectuellement pour me doter de tous les outils nécessaires à la réussite. Merci de m'avoir accompagnée tout au long de mon parcours universitaire et d'avoir eu confiance en mes choix. Merci à toi, Papa, d'avoir été mon premier relecteur, puis le relecteur dont j'avais besoin. Merci de m'avoir toujours soutenue et montré la voie. Merci à tous les deux de m'avoir enseigné l'art de voler.

Mes remerciements s'étendent également à ceux qui me sont chers outre-Atlantique, ceux que j'ai dû quitter mais dont le soutien n'a pas faibli malgré la distance. Merci pour les moments de joie partagés et les évasions vécues ensemble et leur soutien inébranlable source de force. Il est indéniablement plus aisé d'avancer avec des compagnons à nos côtés. Mes remerciements vont également à ceux qui résident au Canada et avec qui j'ai pu explorer le Québec et ses contrées. Merci pour votre compagnie, vos discussions, vos sourires, et les moments de convivialité partagés autour d'une bière. Nous ne savions pas que nous étions en train de créer des souvenirs, nous nous amusons simplement. À Isabelle Gosselin, ma première collègue et surtout première amie ici, merci de m'avoir accueillie avec bienveillance et partagé avec enthousiasme nos journées au laboratoire. Merci à Lucas Deschamps pour son amitié, sa complicité, sa bienveillance, et surtout pour avoir été toujours là lorsque j'en avais besoin. Merci d'avoir été un collègue et collaborateur exceptionnel, mais surtout un ami qui a constamment cru en moi et en mes accomplissements. Mes remerciements vont à Cécilia Teillet pour sa douceur, son sourire quotidien, son amitié, et nos riches discussions du midi où nous refaisions le monde et renforçons notre confiance mutuelle. Merci à Roxanne Giguère-Tremblay et Arthur de Grandpré pour leur soutien, la confiance qu'ils m'ont accordée, ainsi que leurs relectures et conseils. Votre amitié est une précieuse source de réconfort. Enfin, la dernière année a été longue et déterminante, et elle n'aurait certainement pas été la même sans les deux rayons de soleil qui m'ont apporté un soutien considérable : Nolwenn Lucas et Gabriel Harnois. Merci pour vos sourires et nos moments d'évasion. Mes remerciements s'adressent à toutes et tous, y compris celles et ceux non mentionnés, qui m'ont insufflé la force et l'envie de prendre mon envol.

Enfin, je tiens à exprimer du fond du cœur ma reconnaissance envers la personne qui a été constamment à mes côtés tout au long de cette aventure, mon compagnon, François Jimenez, sans qui rien n'aurait été possible. Merci pour ton soutien quotidien, ton dévouement, d'avoir été mon meilleur ami et ma famille, mon partenaire inébranlable, et d'avoir représenté tant pour moi. Merci d'avoir consacré des week-ends et des soirées entières avec moi au laboratoire, de m'avoir nourrie, d'avoir pris tant soin de moi et de m'avoir accompagnée à chaque étape. Merci de croire en moi depuis 12 ans, de m'avoir suivie avec enthousiasme et amour, sans aucune réserve. Cette aventure du doctorat est également un peu la tienne, merci de l'avoir partagée. Merci de m'avoir donné les ailes nécessaires pour prendre mon envol.

La vie n'est facile pour aucun de nous. Mais quoi, il faut avoir de la persévérance, et surtout de la confiance en soi. Il faut croire que l'on est doué pour quelque chose, et que, cette chose, il faut l'atteindre coûte que coûte.

Marie Curie

À mes parents et à mon grand-père

Je suis de celles qui pensent que la science est d'une grande beauté. Une scientifique dans son laboratoire est non seulement une technicienne : elle est aussi une enfant placée devant des phénomènes naturels qui l'impressionnent comme des contes de fées.

Rien dans la vie n'est à craindre, tout doit être compris. C'est maintenant le moment de comprendre davantage, afin de craindre moins.

Marie Curie

Table des matières

REMERCIEMENTS.....	3
TABLE DES MATIERES	7
RÉSUMÉ.....	9
ABSTRACT.....	13
INTRODUCTION	17
I. PHOTOSYNTÈSE C3 ET DIFFUSION DU CO2	20
A. LA PHOTOSYNTÈSE C3.....	20
B. DIFFUSION DU CO ₂	23
1. <i>Conductance stomatique</i>	23
2. <i>Conductance mésophyllienne</i>	24
3. <i>Rubisco et V_{cmax}</i>	25
C. PHOTOSYNTÈSE ET NUTRITION	26
II. PHOTOSYNTÈSE ET ÉCOPHYSIOLOGIE	28
A. LA PHOTOSYNTÈSE ET SON ENVIRONNEMENT, CLIMAT ET SOL.....	29
B. DE LA COORDINATION À LA THÉORIE DU MOINDRE COÛT	31
C. MODÉLISATION PHOTOSYNTHÉTIQUE	32
III. ÉCOSYSTÈME ARCTIQUE.....	33
A. DESCRIPTION	34
B. VÉGÉTATION ARCTIQUE : PROBLÈMES ET ENJEUX	36
C. PHOTOSYNTÈSE EN ARCTIQUE	38
IV. CONTEXTE ET OBJECTIFS	40
A. CHAPITRE 1 : QUAND ET OÙ LE SOL EST IMPORTANT POUR MODIFIER L'ÉCONOMIE DE CARBONE, D'AZOTE ET D'EAU DES FEUILLES ?	40
B. CHAPITRE 2 : LA CAPACITÉ DE CARBOXYLATION EST LA PRINCIPALE LIMITATION DE L'ASSIMILATION DU CARBONE CHEZ LES ARBUSTES DU HAUT ARCTIQUE	41

C. CHAPITRE 3 : L'ACCLIMATATION ET L'ADAPTATION GUIDENT LA RÉPONSE DE LA PHOTOSYNTÈSE AUX GRADIENTS ENVIRONNEMENTAUX DES FEUILLES DE TROIS ESPÈCES DE SAULES DANS LA VALLÉE DU GLACIER DE QARLIKTURVIK DANS LA TOUNDRA ARCTIQUE (NUNAVUT, CANADA).....	42
CHAPITRE 1.....	44
ABSTRACT	45
INTRODUCTION	46
MATERIAL AND METHODS.....	49
RESULTS.....	56
DISCUSSION.....	66
CONCLUSION	70
ACKNOWLEDGMENTS	71
REFERENCES	72
SUPPLEMENTARY MATERIALS	80
CHAPITRE 2.....	89
ABSTRACT	90
INTRODUCTION	91
MATERIALS AND METHODS	94
RESULTS.....	101
DISCUSSION.....	110
CONCLUSION	114
REFERENCES	115
SUPPLEMENTARY MATERIALS	124
CHAPITRE 3.....	129
ABSTRACT	130
INTRODUCTION	131
MATERIAL AND METHODS.....	135
RESULTS.....	143
DISCUSSION.....	154

CONCLUSION	157
ACKNOWLEDGEMENTS.....	157
REFERENCES	158
SUPPLEMENTARY MATERIALS	167
DISCUSSION GÉNÉRALE	173
INTÉGRATION DES PARAMÈTRES ÉDAPHIQUES POUR COMPRENDRE ET ESTIMER L'ACQUISITION DU CARBONE ET LA GESTION DE L'EAU DES PLANTES À L'ÉCHELLE GLOBALE	174
COMPRÉHENSION DES MÉCANISMES ET DES LIMITATIONS DE L'ACQUISITION DU CARBONE EN ARCTIQUE	177
APPLICATION DES THÉORIES POUR APPROFONDIR NOTRE COMPRÉHENSION DE L'INTERACTION ENTRE LES PLANTES ARCTIQUES ET LEUR ENVIRONNEMENT	180
PERSPECTIVES : ÉQUATIONS MOINDRE COÛT ET G_M	183
CONCLUSION	189
BIBLIOGRAPHIE GÉNÉRALE	191

Résumé

En 2020 dans la revue Nature Communications, Thomas et al. soulignaient la lacune dans notre compréhension du fonctionnement végétal pour certains biomes, notant que "la compréhension

actuelle a été largement formulée en utilisant des données tropicales et tempérées qui représentent 90 % des observations mondiales des caractéristiques végétales." Alors que l'écosystème Arctique fait face à des transformations remarquables, la connaissance sur les performances des espèces végétales dans ce biome reste encore rare.

La photosynthèse est un processus crucial de la vie végétale régulant la conversion du CO_2 atmosphérique en sucres. Il repose notamment sur des processus clés tels que la conductance stomatique (g_{sc}), régulée par la disponibilité de l'eau, et la vitesse maximale de carboxylation de la Rubisco ($V_{c_{max}}$), reliée à la disponibilité en azote. La théorie du moindre-coût de la photosynthèse établie que la coordination de $V_{c_{max}}$ et g_s est régulée par des facteurs environnementaux qui influent sur le coût associé à l'acquisition, le transport et l'utilisation des ressources eau et azote. Alors que la recherche antérieure sur la théorie du moindre coût s'est principalement concentrée sur la réponse de la photosynthèse aux variables climatiques régulant les ressources eau et azote, l'influence des propriétés du sol sur les coûts associés à ces deux ressources demeure à explorer. Pour ce faire, il est nécessaire d'analyser comment les propriétés du sol influencent la biodisponibilité de l'eau et de l'azote de manière indépendante du climat, et comment elles atténuent ou intensifient les coûts liés au climat. Ces observations devront être intégrées de manière systématique dans un cadre global pour l'écologie fonctionnelle des plantes, qui englobe à la fois l'environnement climatique et édaphique.

Dans le premier chapitre de cette thèse nous explorons le postulat de la théorie du moindre-coût de la photosynthèse selon laquelle la combinaison optimale de traits pour un environnement donné est celle où les coûts cumulés de l'acquisition/transport/utilisation de l'eau et des nutriments pour la photosynthèse sont minimisés. Les effets de la disponibilité en eau du sol et des nutriments sur la photosynthèse devraient être plus prononcés à mesure que les coûts liés au climat pour ces deux ressources augmentent. Deux bases de données sur les traits photosynthétiques, associées aux variables climatiques et du sol, ont été utilisées pour quantifier les limitations biophysiques et biochimiques de la photosynthèse, ainsi que la variable clé C_i/C_a (capture de CO_2 pendant la photosynthèse). Nous avons révélé que $V_{c_{max}}$ et la teneur en azote des feuilles augmentaient de manière linéaire avec le pH des sols, avec un effet plus marqué dans les sites plus arides, où les coûts unitaires de l'eau sont probablement plus élevés. Le sol a ainsi joué un rôle important dans le

contrôle de l'équilibre optimal entre les coûts de l'eau et de l'azote pour la photosynthèse, modifiant jusqu'à 30% les prédictions basées sur l'influence climatique seul de la photosynthèse.

L'exploration des interactions entre les propriétés du sol, le climat et la photosynthèse constitue une base essentielle pour comprendre les mécanismes de régulation des processus biologiques fondamentaux des plantes. Cependant, cette compréhension demeure incomplète sans une investigation approfondie des environnements extrêmes, tels que l'Arctique, où les conditions climatiques et édaphiques divergent considérablement du reste du monde. La photosynthèse dans l'Arctique présente des défis uniques, avec une très courte saison de végétation avec une température moyenne loin des optimums de la photosynthèse et des cryosols limitant fortement la disponibilité des ressources eau et azote. En examinant la photosynthèse dans ces conditions arctiques, nous pouvons étendre notre compréhension des mécanismes écologiques et des réponses adaptatives des plantes à des environnements extrêmes, enrichissant ainsi notre perspective sur la complexité des interactions entre le climat, le sol et les processus biologiques fondamentaux. L'objectif de cette recherche est de mieux appréhender les variations de la photosynthèse en Arctique, en mettant l'accent sur le rôle des propriétés édaphiques.

Le deuxième chapitre de la thèse se concentre sur les stratégies et les limitations de la photosynthèse chez trois espèces de saules, *S. arctica*, *S. reticulata* et *S. richardsonii*, coexistant et représentatif de la toundra de l'île de Bylot, Nunavut. J'ai mesuré le taux de photosynthèse sur 162 individus et examiné les facteurs explicatifs, tels que la morphologie foliaire, la concentration en azote, les conductances stomatique et mésophyllienne (g_m), et la capacité de carboxylation $V_{c_{max}}$. Premièrement, ces arbustes arctiques ont montré des niveaux élevés de phosphore et d'azote dans leurs feuilles comparativement à un jeu mondial de données sur la photosynthèse. Ces teneurs en nutriments plus élevées permettaient d'obtenir un niveau de photosynthèse plus élevé que celui attendu à la faible température de la toundra. Néanmoins, malgré ces teneurs élevées de nutriments, la capacité de carboxylation, nécessitant beaucoup d'azote, était la principale limitation du taux de photosynthèse. La conductance mésophyllienne avait également un rôle limitant dans la régulation de la photosynthèse, en particulier à des niveaux faibles d'azote des feuilles. L'analyse par espèce a mis en évidence une voie plus fortement influencée par l'azote pour augmenter la photosynthèse, impliquant $V_{c_{max}}$ et g_m chez les espèces prostrées de milieu mésique, *S. arctica* et *S. reticulata*,

tandis que l'espèce érigée de milieu humide, *S. richardsonii*, a préférentiellement utilisé une voie par l'utilisation de l'eau via la conductance stomatique pour augmenter son taux de photosynthèse. Ces résultats indiquent une adaptation écophysiological contrastée des espèces d'arbustes arctiques, suggérant des implications importantes pour la dynamique d'expansion des arbustes érigés et leur impact potentiel sur la rétroaction négative de capture du carbone par la toundra du Haut Arctique au Canada suite au réchauffement mondial.

Le troisième chapitre a pour objectif d'appliquer des concepts théoriques pour analyser en profondeur les mécanismes d'acclimatation et d'adaptation des trois espèces de saule en réponse aux variations environnementales spatiales de la vallée Qarlikturvik de l'île Bylot, Nunavut. Cette approche vise à fournir des perspectives cruciales sur la physiologie des plantes dans l'Arctique, en mettant en lumière l'influence de la diversité des sols sur les processus photosynthétiques. La vallée de Qarlikturvik, avec sa diversité géomorphologique, offre un cadre idéal pour étudier les réponses photosynthétiques de trois espèces de saules aux gradients environnementaux. Les caractéristiques et processus photosynthétiques ont été significativement influencés par trois dimensions environnementales indépendantes, à savoir la proportion de limon du sol (silt), l'humidité du sol (SM) et la teneur en matière organique du sol (OM). L'augmentation du limon et la diminution de la OM (= augmentation de la fertilité du sol) ont eu des effets positifs substantiels sur les caractéristiques et les processus photosynthétiques (par exemple $V_{c_{max}}$, et g_{sw}), tandis que l'augmentation de l'humidité du sol a eu un effet négatif. Les trois espèces de saules ont utilisé une réponse étroitement coordonnée entre les processus photosynthétiques pour répondre aux gradients environnementaux, ce qui a conduit à une valeur C_i/C_a constante. La réponse moyenne de la photosynthèse aux variations environnementales semble ainsi s'être réalisée par une acclimatation coordonnée des différents processus photosynthétiques. Cependant, dans le cas de *S. arctica*, la réponse résulte de signaux écophysiological clairs d'adaptation génétique des individus au sein de la population. Ces travaux devront être confirmés par une approche génétique mais appelle à considérer les différences entre espèces arctiques pour comprendre et prédire leur réponse aux changements environnementaux.

En conclusion, cette thèse met en lumière la complexité des interactions entre la photosynthèse et l'environnement en Arctique, offrant des perspectives significatives pour la

modélisation et la compréhension de la dynamique de la végétation dans ce biome extrême. L'échelle locale s'avère notamment cruciale pour extrapoler à large échelle la compréhension d'un écosystème encore peu exploré.

Abstract

In 2020, in the journal Nature Communications, Thomas et al. highlighted the gap in our understanding of plant functioning in certain biomes, noting that "current understanding has largely been formulated using tropical and temperate data, which account for 90% of global observations

of plant traits." As the Arctic ecosystem faces remarkable transformations, knowledge about the performance of plant species in this biome remains sparse.

Photosynthesis is a crucial process in plant life, regulating the conversion of atmospheric CO₂ into sugars. It relies on key parameters such as stomatal conductance (g_{sc}), regulated by water availability, and the carboxylation rate of Rubisco ($V_{c_{max}}$), linked to nitrogen availability. The least-cost theory of photosynthesis posits that the coordination of $V_{c_{max}}$ and g_{sc} is regulated by environmental factors that influence the cost associated with the acquisition, transport, and use of water and nitrogen resources. While previous research on the least-cost theory has primarily focused on the response of photosynthesis to climatic variables regulating water and nitrogen resources, the influence of soil properties on the costs associated with these two resources remains to be explored. To do this, it is necessary to analyze how soil properties influence the bioavailability of water and nitrogen independently of climate, and how they mitigate or intensify climate-related costs. These observations need to be systematically integrated into a global framework for plant functional ecology, encompassing both climatic and edaphic environments.

In the first chapter of this thesis, we explore the premise of the least-cost theory of photosynthesis, which posits that the optimal combination of traits for a given environment is where the cumulative costs of water and nutrient acquisition/transport/use for photosynthesis are minimized. The effects of soil water and nutrient availability on photosynthesis should be more pronounced as climate-related costs for these two resources increase. Two databases of photosynthetic traits, associated with climatic and soil variables, were used to quantify the biophysical and biochemical limitations of photosynthesis, as well as the key variable C_iCa (CO₂ capture during photosynthesis). We revealed that $V_{c_{max}}$ and leaf nitrogen content increased linearly with soil pH, with a more marked effect in more arid sites, where unit water costs are likely higher. Thus, soil played an important role in controlling the optimal balance between water and nitrogen costs for photosynthesis, modifying predictions based on the climatic influence alone of photosynthesis by up to 30%.

Exploring the interactions between soil properties, climate, and photosynthesis provides a crucial basis for understanding the regulatory mechanisms of fundamental plant processes.

However, this understanding remains incomplete without a thorough investigation of extreme environments, such as the Arctic, where climatic and edaphic conditions differ significantly from the rest of the world. Photosynthesis in the Arctic presents unique challenges, with a very short growing season with an average temperature far from the photosynthesis optima and cryosols severely limiting the availability of water and nitrogen resources. By examining photosynthesis under these Arctic conditions, we can extend our understanding of ecological mechanisms and plant adaptive responses to extreme environments, enriching our perspective on the complexity of interactions between climate, soil, and fundamental biological processes. The goal of this research is to better understand variations in Arctic photosynthesis, focusing on the role of edaphic properties.

The second chapter of the thesis focuses on the strategies and limitations of photosynthesis in three willow species, *S. arctica*, *S. reticulata*, and *S. richardsonii*, coexisting and representative of the tundra of Bylot Island, Nunavut. I measured the photosynthesis rate on 162 individuals and examined explanatory factors such as leaf morphology, nitrogen concentration, stomatal and mesophyll conductances (g_m), and carboxylation capacity $V_{c_{max}}$. Firstly, these Arctic shrubs showed high levels of phosphorus and nitrogen in their leaves compared to a global dataset on photosynthesis. These higher nutrient levels allowed for a higher level of photosynthesis than expected at the low temperatures of the tundra. Nevertheless, despite these high nutrient levels, carboxylation capacity, requiring a lot of nitrogen, was the main limitation of the photosynthesis rate. Mesophyll conductance also played a limiting role in regulating photosynthesis, particularly at low leaf nitrogen levels. Species-specific analysis highlighted a nitrogen-influenced pathway to increase photosynthesis, involving $V_{c_{max}}$ and g_m in the prostrate mesic species, *S. arctica* and *S. reticulata*, while the erect wetland species, *S. richardsonii*, preferentially used a water-based pathway via stomatal conductance to increase its photosynthesis rate. These results indicate contrasting ecophysiological adaptations of Arctic shrub species, suggesting significant implications for shrub expansion dynamics and their potential impact on the negative feedback of carbon capture by the High Arctic tundra in Canada following global warming.

The third chapter aims to apply theoretical concepts to deeply analyze the acclimation and adaptation mechanisms of the three willow species in response to spatial environmental variations

in the Qarlikturvik Valley of Bylot Island, Nunavut. This approach aims to provide crucial insights into Arctic plant physiology, highlighting the influence of soil diversity on photosynthetic processes. The Qarlikturvik Valley, with its geomorphological diversity, offers an ideal framework to study the photosynthetic responses of three willow species to environmental gradients. Photosynthetic characteristics and processes were significantly influenced by three independent environmental dimensions: soil silt proportion, soil moisture (SM), and soil organic matter content (OM). Increased silt and decreased OM (= increased soil fertility) had substantial positive effects on photosynthetic characteristics and processes (e.g., V_{cmax} , and g_{sw}), while increased soil moisture had a negative effect. The three *Salix* species used a closely coordinated response between photosynthetic processes to respond to environmental gradients, leading to a constant C_i/C_a value. Thus, the average photosynthetic response to environmental variations appears to have been achieved by a coordinated acclimation of various photosynthetic processes. However, in the case of *S. arctica*, the response resulted from clear ecophysiological signals of genetic adaptation of individuals within the population. These findings need to be confirmed by a genetic approach but call for considering differences between Arctic species to understand and predict their response to environmental changes.

In conclusion, this thesis highlights the complexity of interactions between photosynthesis and the environment in the Arctic, offering significant perspectives for modeling and understanding vegetation dynamics in this extreme biome. The local scale proves crucial for extrapolating a large-scale understanding of a still little-explored ecosystem.

Introduction

Les végétaux, en tant qu'organismes immobiles, sont intrinsèquement liés à leur environnement initial dès la germination. La photosynthèse, processus biologique primaire et complexe, est régulée par les conditions environnementales, voire étroitement optimisée à celles-ci pour assurer la survie de l'individu. Centrale au cycle du carbone terrestre, elle revêt une importance cruciale dans la capacité de la végétation à assimiler le carbone atmosphérique et atténuer les émissions anthropiques du dioxyde de carbone (CO₂). Pour quantifier cette capacité de capture et régulation du CO₂ atmosphérique, des modèles mécanistiques biochimiques, tels que le modèle FvCB (Farquhar, Von Caemmerer & Berry 1980), sont utilisés et sont au cœur de la modélisation à large échelle spatio-temporelle de la dynamique de la végétation et de ses flux, tels que la productivité primaire brute (Fatichi et al., 2014). La calibration des modèles de photosynthèse, incluant des valeurs de référence dans un environnement donné des capacités enzymatiques de la photosynthèse et également des paramètres de leurs réponses aux fluctuations de l'environnement (température, humidité...), a été originellement réalisée sur des espèces types (*Nicotiana tabacum*, *Arabidopsis thaliana*...), cultivées en conditions contrôlées (serres, chambres de croissance...) (Bernacchi et al. 2001). Leur application à l'échelle mondiale nécessite au préalable une calibration pour des plantes évoluant en milieu naturel. Pour cela, on utilise habituellement des études de la photosynthèse réalisées *in-situ* (e.g. Wohlfahrt et al., 1998) qui sont ensuite colligés dans des bases de données mondiales (e.g. TRY (Kattge et al. (2011a,b)), Globamax (Maire et al., 2015)). La réponse de la photosynthèse aux variations de l'environnement est alors analysée sur de larges gradients environnementaux (e.g. température, précipitation, Wright et al., 2003) afin d'être représentatif du plus grand nombre d'espèces végétales. Cependant, Kattge et al. (2009) ont observé que ces réponses à l'environnement dépendaient du type fonctionnel de végétation (forêt de conifères, forêt tempérée, arbustaie, herbacées de type C3...) et probablement du contexte biogéographique dans lequel la flore avait évolué (forêt tropicale sur oxisol vs forêt tropicale sur autre type de sol). Afin d'améliorer les prédictions relatives à la réponse des écosystèmes et de la photosynthèse C3 aux scénarios futurs de changement climatique, il est impératif que ces relations entre le processus de photosynthèse et l'environnement soient robustes, représentatives et évolutives pour répondre aux changements dynamiques de végétation.

Malgré l'éloignement et la faible densité de population des régions arctiques, il est désormais reconnu qu'elles seront plus sévèrement affectées par le changement climatique que

n'importe quel autre écosystème sur Terre, phénomène connu sous le nom d'amplification arctique (Cohen et al., 2014). Un impact soulevé par le groupe d'experts international sur l'évolution du climat ou très célèbre GIEC qui y soulève l'urgence de la situation dans son 6^{ième} rapport de 2023. Ainsi, une meilleure appréhension de l'impact des changements climatiques sur la végétation arctique nécessite une étude directe de la distribution des espèces et de leurs traits dans cet environnement exceptionnel. Une compréhension approfondie des processus métaboliques, en particulier ceux associés à la photosynthèse, revêt une importance cruciale pour faciliter cette analyse.

Dans la compréhension de la réponse de la plante et de sa photosynthèse à l'environnement, le sol, en tant que fournisseur d'eau et de nutriments essentiels à la vie végétale, est un acteur majeur souvent négligé dans la modélisation globale de la photosynthèse. Pourtant, le sol, avec sa diversité et sa complexité, constitue un sujet de fascination pour les disciplines de géologie et de géographie. Si cette complexité a freiné l'intégration des paramètres édaphiques dans la modélisation de la physiologie végétale, de plus en plus d'études révèlent des facteurs influençant directement le fonctionnement photosynthétique (Wang et al., 2014 ; Cornwell et al., 2017 ; Maire et al., 2015 ; Batjes et al., 2016). Le réchauffement climatique ajoute une couche supplémentaire de complexité à cette dynamique. Les changements de température et les fluctuations des précipitations modifient les propriétés physiques et chimiques du sol, affectant ainsi la disponibilité en eau et en nutriments. Par exemple, l'augmentation des températures peut favoriser la décomposition de la matière organique du sol, libérant davantage de nutriments, mais elle peut également exacerber la sécheresse, réduisant l'accès à l'eau pour les plantes (Reich et al., 2018). Ces interactions entre le sol et le climat sont cruciales pour la modélisation de la photosynthèse (Reich et al., 2004), car elles déterminent les conditions dans lesquelles les plantes peuvent optimiser leurs processus photosynthétiques.

Cette thèse s'engage dans une quête visant à étendre notre compréhension des interactions entre la photosynthèse et son environnement. Elle se penche particulièrement sur deux éléments souvent négligés dans les modèles, à savoir la réponse de la photosynthèse aux variations environnementales de la composante édaphique, i.e. le sol, et une meilleure compréhension de la régulation de la photosynthèse dans le biome de toundra arctique. L'exploration de cette interaction

débutera à une échelle mondiale avant de se concentrer spécifiquement sur la région arctique. Cet examen approfondi vise à élucider le fonctionnement de ces processus dans le contexte singulier de ce biome. Avant d'entrer dans ces éléments, je débuterais ma thèse par rappeler quelques notions fondamentales nécessaire à l'élaboration de ma problématique et de mes objectifs de thèse. Cela inclut notamment le fonctionnement de la photosynthèse foliaire de type C3 à travers les processus liés à la diffusion du CO₂ de l'extérieur de la feuille vers son utilisation et sa transformation en glucose. Ensuite, j'examinerai comment ces processus photosynthétiques et leurs interactions répondent à différentes dimensions de l'environnement, en distinguant les aspects climatiques et édaphiques. J'aborderai les théories qui tentent d'intégrer la physiologie foliaire dans les modèles globaux de végétation en utilisant la réponse des processus photosynthétiques à l'environnement. La troisième partie de mon introduction se concentrera sur l'écosystème arctique, en commençant par la description de sa végétation, puis en abordant les problèmes et enjeux spécifiques à ce biome, pour enfin se pencher sur les défis liés à la photosynthèse dans cet environnement.

I. Photosynthèse C3 et diffusion du CO2

La photosynthèse est un processus fondamental assurant l'approvisionnement énergétique de la biosphère par la conversion de l'énergie lumineuse en énergie chimique stockée dans des glucides. Elle opère la transformation du carbone inorganique atmosphérique en carbone organique, offrant ainsi une source de nutriments au reste du règne vivant. Pour les végétaux terrestres, la photosynthèse se révèle particulièrement sensible aux variations environnementales, telles que la température, l'humidité et la composition du sol, englobant ses propriétés texturales, la teneur en matière organique et en minéraux (Ordoñez et al., 2009 ; Maire et al., 2015 ; Reich et al., 2018). Ainsi, l'étude de la photosynthèse se déploie en un domaine d'envergure et pluridisciplinaire, englobant, entre autres, la biologie moléculaire, l'écologie et la physiologie végétale.

A. La photosynthèse C3

La photosynthèse de type C3 représente l'une des trois principales voies de fixation du carbone chez les plantes, aux côtés des types C4 et de la photosynthèse CAM (Crassulacean Acid

Metabolism). Ce processus est observé chez la plupart des plantes et des algues, et son appellation découle des trois atomes de carbone présents dans le premier composé carboné généré lors de la fixation du dioxyde de carbone (CO_2), le 3-phosphoglycérate. La photosynthèse convertit l'énergie lumineuse en énergie chimique, stockée dans l'ATP et le NADPH. Le cycle de Calvin-Benson utilise cette énergie des transporteurs pour convertir le CO_2 en composés organiques utilisables par l'organisme. Ce métabolisme, au sein duquel la Rubisco joue un rôle clé, constitue l'une des voies majeures de fixation du carbone. La Rubisco, enzyme bifonctionnelle, tire son nom de la carboxylase/oxygénase (Ogren, 2003), reflétant ses deux activités enzymatiques. Souvent qualifiée de catalyseur "lent", sa carboxylation est entravée par l'oxygène atmosphérique, utilisant le même substrat intermédiaire, le Ribulose-1,5-bisPhosphate ou RuBP (Bathellier et al., 2018). Selon le modèle de photosynthèse C_3 de Farquhar, von Caemmerer et Berry (1980), la carboxylation du RuBP est limitée soit par la régénération de celui-ci, déterminée par le taux de transport d'électrons, soit par l'activité carboxylase de la Rubisco (Galmès et al., 2016). Mais l'activité oxygénase de la Rubisco génère aussi de la photorespiration, un processus énergivore qui entraîne une perte de carbone pouvant atteindre 50 % (Andersson et Backlund, 2008) et limite l'efficacité de la Rubisco.

Il convient de noter que les autres types de photosynthèses, tels que la photosynthèse de type C_4 et la photosynthèse CAM, bien que tout aussi importantes dans d'autres contextes écologiques, seront délibérément omises de cette étude en raison de leur absence fréquente dans les environnements arctiques. En effet, les conditions climatiques et environnementales particulières de l'Arctique ne favorisent pas la prévalence de ces mécanismes photosynthétiques alternatifs. Ainsi, notre exploration se concentrera exclusivement sur la photosynthèse de type C_3 , offrant ainsi une compréhension approfondie des interactions spécifiques entre ce processus métabolique et les conditions environnementales uniques qui caractérisent les régions arctiques.

Pour assurer son fonctionnement optimal, la photosynthèse de type C_3 requiert un approvisionnement continu en CO_2 afin de saturer constamment les sites enzymatiques, assurant ainsi une capacité et une vitesse maximale de carboxylation de la Rubisco ($V_{c_{\max}}$). Cet apport dépend de l'efficacité du transport du CO_2 depuis l'atmosphère jusqu'aux sites catalytiques de l'enzyme. Parmi les obstacles limitant ce transport, deux facteurs prédominants sont identifiés : la conductance stomatique au CO_2 (g_{sc}), qui représente le passage du CO_2 de l'atmosphère à l'intérieur

de la feuille par les stomates, et la conductance mésophyllienne (g_m), qui englobe la traversée de la structure interne de la feuille à travers le mésophylle (Figure 1). La biochimie photosynthétique, via l'enzyme de la Rubisco, émerge comme la première limitation de la capacité des plantes terrestres à fixer le carbone, suivie de près par la conductance de la diffusion du CO_2 de l'atmosphère au site de carboxylation dans le chloroplaste, représentant ainsi la limitation physique de la photosynthèse (Warren, 2008). Le taux de photosynthèse dépend intrinsèquement des trois traits, $V_{c_{max}}$, g_{sc} et g_m , pour son approvisionnement en carbone, lesquels sont à leur tour soumis à l'influence de facteurs environnementaux tels que la température et l'aridité du milieu dans lequel l'organisme évolue (Sage et al., 2002 ; Galmès et al., 2016). La capacité de la plante à coordonner le fonctionnement de ces trois traits photosynthétiques en réponse à son environnement détermine fondamentalement sa capacité à obtenir les unités de carbone nécessaires à sa croissance, à sa survie et à sa reproduction.

B. Diffusion du CO₂

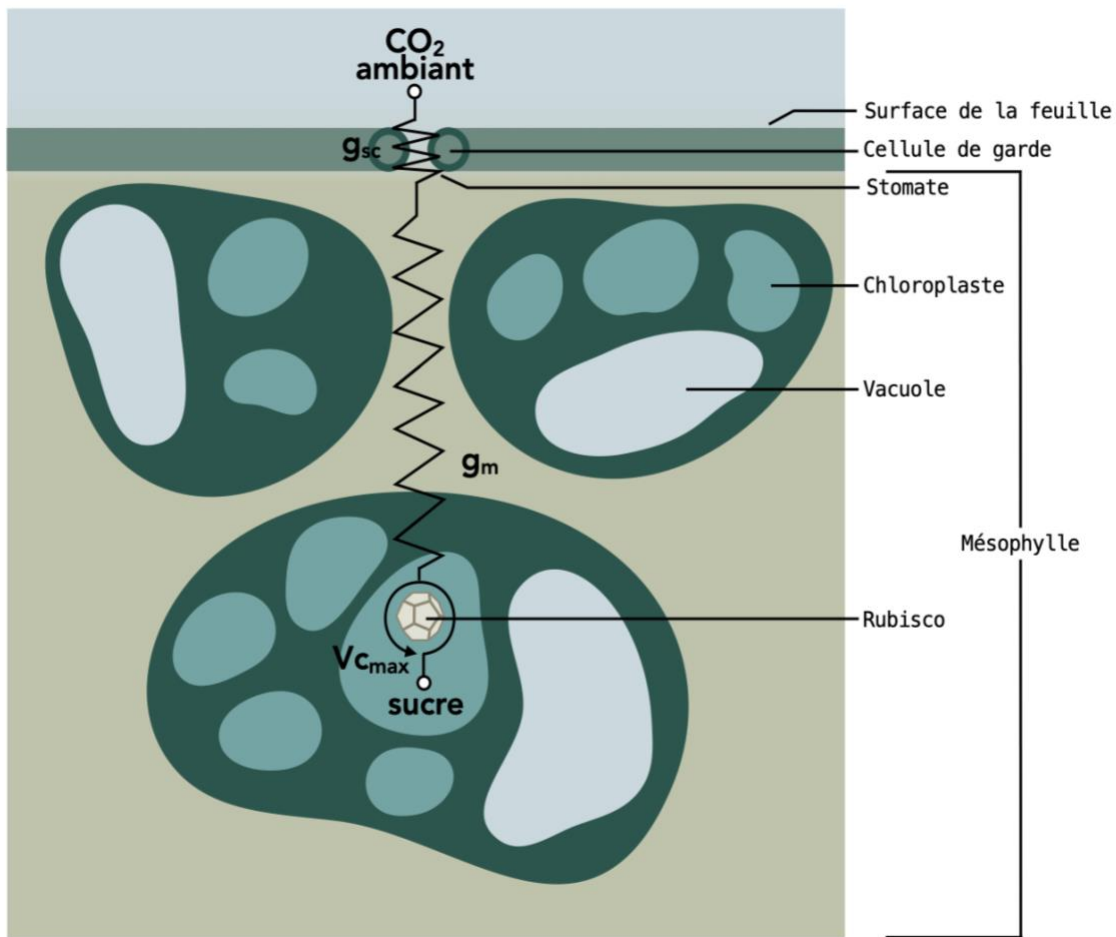


Figure 1 : schéma du trajet du CO₂ depuis l'atmosphère jusqu'au site de carboxylation de la Rubisco. Les obstacles physiques, symbolisées par les stomates et les cellules du mésophylle, sont représentées sous forme de résistances.

1. Conductance stomatique

La conductance stomatique, processus crucial de la physiologie végétale, assume un rôle essentiel dans la régulation des échanges gazeux entre les plantes et leur environnement. Principalement associée aux stomates, microstructures présentes à la surface des feuilles et des tiges, elle opère tel un dispositif de régulation pour la transpiration et la photosynthèse. Ces stomates se composent d'une paire de cellules spécialisées, les cellules stomatiques ou de garde, gouvernant leur ouverture et leur fermeture. La conductance stomatique se réfère à la capacité des stomates à faciliter le

passage de gaz, notamment du CO₂ et de la vapeur d'eau, entre la plante et l'atmosphère. Ce processus dynamique dépend de plusieurs variables, dont la lumière, la température, l'humidité de l'air, la disponibilité d'eau dans le sol et la concentration de CO₂ dans l'air ambiant. Sa régulation s'opère par le biais d'un mécanisme complexe impliquant des signaux biochimiques et des variations de turgescence au sein des cellules stomatiques.

En présence de lumière, l'activation de la photosynthèse entraîne une demande accrue en CO₂ par les cellules végétales. En réponse, les stomates s'ouvrent, facilitant la pénétration du CO₂ dans les feuilles et permettant ainsi le fonctionnement de la photosynthèse. Toutefois, cette ouverture des stomates engendre simultanément une perte d'eau par transpiration. La conductance stomatique représente un premier levier stratégique pour la plante dans la régulation de sa productivité et la gestion de son eau, via les cellules de garde qui captent directement les signaux environnementaux ou les reçoivent par des molécules de signalisation, reliant ainsi l'activité photosynthétique du mésophylle à leur fonction (Gago et al., 2020).

À l'échelle des temps géologiques, on suppose largement que la concentration atmosphérique de CO₂ a joué un rôle prépondérant dans la morphologie et la physiologie des stomates (Franks et Beerling, 2009 ; Brodribb et McAdam, 2016). Pour assurer sa survie, la plante doit établir un équilibre délicat entre la maximisation de la photosynthèse et la minimisation de la perte d'eau (Medlyn et al., 2011). Dans ce contexte, la conductance stomatique, en régulant les échanges gazeux, constitue un élément fondamental de la physiologie végétale. Cependant, une fois le dioxyde de carbone à l'intérieur de la feuille, la conductance mésophyllienne entre en jeu pour assurer la progression efficace de ce gaz au sein des tissus végétaux.

2. Conductance mésophyllienne

À la suite de la régulation des échanges gazeux entre la feuille et l'atmosphère par la conductance stomatique, la conductance mésophyllienne, g_m , est une nouvelle étape rendant compte de la diffusion du dioxyde de carbone à travers les cellules du mésophylle, la partie centrale du limbe foliaire. La g_m désigne la facilité avec laquelle le CO₂ traverse ces cellules pour atteindre les sites de carboxylation de la Rubisco. Ses déterminants comprennent l'épaisseur des cellules du mésophylle, la perméabilité des membranes, la densité des chloroplastes, et leur surface exposée.

La structure particulière des cellules du mésophylle, avec de nombreux chloroplastes et des espaces intercellulaires plus importants, favorise une diffusion plus rapide du CO₂ (Onoda & Wright, 2018). L'efficacité de la conductance mésophyllienne dépend ainsi en grande partie des caractéristiques structurales et physiques de la feuille.

L'anatomie de la feuille joue ainsi un rôle majeur dans la réponse de la g_m à son environnement (Houston et al., 2016; Théroix-Rancourt et Gilbert, 2017). Par exemple, Xu et al. (2023) ont observé chez le peuplier que des variations anatomiques, telles que l'épaisseur des parois cellulaires, l'épaisseur de la feuille, l'espace aérien intercellulaire ou encore la surface de mésophylle exposée à l'espace aérien intercellulaire par surface de feuille, entraînaient des modifications de g_m par le changement de la structure du mésophylle. Cette modification de la diffusion du CO₂ peut notamment se réaliser de manière indépendante à la conductance stomatique (Ma et al., 2021). Cependant, la manière dont les modifications structurelles de l'anatomie interne de la feuille peuvent impacter concrètement la conductance mésophyllienne n'est pas toujours évidente. Par exemple, Xiong (2023) n'a pas trouvé d'explication anatomique à la large variabilité de g_m chez les plantes agronomiques. Cette disparité souligne la complexité des interactions entre la structure foliaire et les processus physiologiques, suggérant que d'autres facteurs, tels que des régulations biochimiques ou des différences autres qu'anatomiques, pourraient également jouer un rôle significatif.

La compréhension de la conductance mésophyllienne et de ses relations avec l'anatomie foliaire constitue un volet essentiel de la physiologie végétale. Ce mécanisme, intrinsèquement lié à la diffusion du CO₂ à travers les cellules du mésophylle, nous conduit à explorer un autre processus fondamental, à savoir la capacité maximale de carboxylation de la Rubisco, $V_{c_{max}}$.

3. Rubisco et $V_{c_{max}}$

La capacité maximale de carboxylation ($V_{c_{max}}$) de la Rubisco représente la vitesse maximale à laquelle le CO₂ peut être fixé lorsque tous ses sites actifs sont saturés. Cela offre un indicateur de la capacité de la plante à convertir le CO₂ en hydrates de carbone. En tant qu'enzyme, la Rubisco est sensible à la température, impactant sa structure tridimensionnelle, son affinité avec ses substrats, et ultimement sa vitesse de réaction. Elle répond ainsi à des variations directes et

instantanées de la température foliaire et atmosphérique (Bernacchi et al., 2001). La valeur de $V_{c_{max}}$ varie également entre les espèces végétales (Medlyn et al., 2002) reflétant une adaptation spécifique à différents environnements, notamment selon la température moyenne de leur aire d'origine (Kumarathunge et al., 2018 ; Sage et al., 2002 ; Galmès et al., 2016). Bien que les différences globales entre les espèces froides et chaudes soient modérées, Galmès et al. (2016) ont démontré des réponses cinétiques de la Rubisco à la température (structure 3D, affinités avec son substrat, vitesse, etc.) plus performantes chez les plantes d'environnements froids, conduisant à un taux de photosynthèse brute plus élevé que chez les espèces d'environnements chauds lorsqu'elles sont exposées à des températures plus basses. Cette variation de réponse à la température de la Rubisco est également observée entre différents groupes phylogénétiques (Galmès et al., 2016), soulignant des différences spécifiques aux espèces dans les valeurs cinétiques de la Rubisco en fonction de la température. Cette comparaison met en lumière la limitation de l'utilisation d'une seule valeur de $V_{c_{max}}$ de la Rubisco selon la température pour simuler la photosynthèse de toutes les espèces végétales dans les modèles globaux.

L'enzyme Rubisco, présente dans les chloroplastes des cellules végétales et constituant environ 20% des protéines totales de la feuille, joue ainsi un rôle central dans le processus de la photosynthèse (Onoda et al., 2017). En raison de sa composition riche en azote, elle exerce une influence déterminante sur l'allocation de l'azote dans la plante (e.g. Dong et al., 2022). La proportion d'azote investie dans la Rubisco varie considérablement selon les espèces végétales et les conditions environnementales, allant de 5,8 % à 45 % de l'azote total des feuilles. Il est alors impératif de considérer le rôle essentiel de la nutrition des plantes et de la fertilité des sols pour mieux appréhender la dynamique de $V_{c_{max}}$ et de la photosynthèse. L'exploration du rôle complexe de la nutrition végétale dans la photosynthèse permet notamment de mettre en lumière les liens intrinsèques entre les processus biochimiques et les conditions environnementales.

C. Photosynthèse et nutrition

L'azote, en tant que composant essentiel des protéines, de la chlorophylle, et des acides nucléiques (ADN et ARN), occupe une position cruciale dans le métabolisme végétal, exerçant ainsi un contrôle déterminant sur la synthèse de la Rubisco (Kattge et al., 2009). Selon Onoda et al. 2017,

la composition des protéines impliquées dans la photosynthèse et dans les parois cellulaires, représentent en moyenne 46 % de l'allocation totale d'azote des feuilles. Une insuffisance en azote et en éléments nutritifs peut entraîner une diminution tant quantitative que qualitative de la Rubisco mais aussi de la chlorophylle et des complexes photochimiques, restreignant ainsi la fixation du CO₂ atmosphérique et, par conséquent, la photosynthèse (Fatichi et al., 2014). Outre l'azote, la construction des tissus requiert une stœchiométrie équilibrée de divers éléments nutritifs, tels que le phosphore, le potassium, le magnésium, le calcium, ainsi que d'autres oligo-éléments (Körner et al., 2015). À titre d'exemple, le phosphore s'avère essentiel pour la régénération de l'ATP et la capacité de la plante à maintenir un taux de photosynthèse par unité d'azote (Westerband et al., 2023), une concentration faible en phosphore diminuera cette efficacité de la photosynthèse (Wright et al., 2003 ; Reich et al., 2009). Des faibles teneurs en magnésium diminueront également l'efficacité de la photosynthèse par unité d'azote et de phosphore (Wang et al., 2018). L'activation de la Rubisco dépend de la concentration en Mg⁺⁺ au sein du chloroplaste (Stec 2012). Les travaux de Farquhar & Von Cammerer en 1982 proposaient d'ailleurs un formalisme mathématique pour décrire cette relation, mais qui n'a pas été retenu par la littérature.

Ces nutriments acheminés principalement par le flux hydrique, dépendent de la capacité de transpiration des plantes pour être transportés jusqu'aux feuilles (Cramer et al., 2009, sauf le phosphore pour qui la diffusion est le principal mécanisme de nutrition). Ce lien étroit entre approvisionnement en nutriments, perte en eau et gain en carbone conditionne une covariation positive entre g_s et $V_{c_{max}}$ pour garantir un apport adéquat de nutriments aux feuilles et réguler la photosynthèse (Wang et al., 2017). La concentration en azote des feuilles influence aussi positivement la conductance du mésophylle (Gao et al., 2020 ; Xiong et al., 2022). L'azote entre dans la composition des parois cellulaires et influence ainsi la capacité du CO₂ à diffuser à travers elles (Onoda et al., 2015).

En appréhendant les connexions entre les nutriments et les traits photosynthétiques, il devient possible de concevoir les relations entre l'environnement et les processus biologiques qui s'y ajustent. Ainsi, la physiologie végétale requiert l'apport de l'écologie pour intégrer la mécanique photosynthétique aux réalités vécues par la plante.

II. Photosynthèse et écophysologie

La réponse de la photosynthèse face à son environnement se déploie sur diverses échelles temporelles et spatiales (Mercado et al., 2018). Les progrès substantiels amorcés par Farquhar et al., en 1980, dans la compréhension de la physiologie photosynthétique ont mis en exergue la sensibilité de ce processus aux variations de ressources immédiates, telles que la lumière, s'étalant de la milliseconde aux fluctuations intra-annuelles. À ces échelles temporelles courtes, les végétaux peuvent par exemple ajuster leur optimum thermique photosynthétique selon les températures de début de saison, favorisant ainsi une photosynthèse plus efficace et potentiellement maximisant l'absorption du carbone (Berry & Bjorkman, 1980 ; Hikosaka et al., 2007 ; Yamori et al., 2009 ; Smith & Dukes, 2017). À ces échelles de temps, la photosynthèse s'acclimate aux conditions environnementales. Sur le long terme, les plantes présentent aussi une gamme de mécanismes adaptatifs pour optimiser la photosynthèse face aux changements environnementaux tels des ajustements aux conditions de lumière et de température (Berry et al., 1980 ; Yamori et al., 2009), le maintien de l'homéostasie redox (Schiebe et al., 2005), ainsi que des modifications structurales et métaboliques (Nourri et al., 2005). La photosynthèse en C4 et CAM sont des voies spécialisées qui ont évolué pour améliorer l'efficacité photosynthétique dans des conditions environnementales spécifiques, telles que les faibles niveaux de CO₂ atmosphérique, les températures élevées et les environnements arides (Sage et al., 2007). Ces voies ont permis aux plantes de dominer dans des habitats trop stressants pour les plantes en C3 (Sage et al., 2007). Mieux comprendre ces acclimations et adaptations liées à l'optimisation de la photosynthèse permettra de mieux anticiper la résilience des plantes face au changement climatique mondial.

Au cours des vingt dernières années, la constitution de bases de données étendues a permis de cerner les déterminants spatiaux de l'adaptation génétique, englobant des paramètres climatiques et pédologiques. Toutefois, une échelle intermédiaire, entre l'échelle globale et l'individu, une échelle plus locale, demeure lacunaire, entravant la transition des réponses physiologiques spécifiques (acclimation) vers des gradients spatiaux plus vastes (adaptation). Cette échelle intermédiaire revêt une importance cruciale pour affiner la paramétrisation de nos modèles de végétation, améliorant ainsi notre compréhension des réponses des écosystèmes aux changements environnementaux.

A. La photosynthèse et son environnement, climat ET sol

Le climat exerce une influence majeure sur la physiologie et la photosynthèse des plantes en régulant des variables clés telles que la lumière, la température, l'aridité et la concentration atmosphérique en CO₂ (Farquhar, Von Cammerer & Berry 1982). Son rôle dans la régulation de la photosynthèse est particulièrement bien connu des physiologistes et a été formalisé en modèles permettant de simuler la variation de la photosynthèse à l'échelle mondiale suivant quelques variables clefs tel que mentionné précédemment (Farquhar et al., 1982). La température a un effet majeur sur les réactions enzymatiques et les processus membranaires (surtout sur la fluidité des membranes), par conséquent elle influence directement le processus de photosynthèse. Les habitats plus chauds possèdent ainsi globalement un taux photosynthétique supérieur, par opposition aux habitats plus froids (Lambers et al., 1998). Le climat va également déterminer le statut hydrique de la feuille par les précipitations et par le déficit en pression vapeur de vapeur d'eau (VPD) ou humidité atmosphérique dont va dépendre l'ouverture stomatique des feuilles pour réguler la transpiration. L'humidité est un paramètre climatique important pour prédire l'ouverture stomatique (Medlyn et al., 2011), conduisant ensuite à faire varier la relation entre g_{sc} et le taux de photosynthèse (Ball et al., 1987) du fait de la régulation par g_{sc} de l'apport en CO₂.

Le sol, en fournissant les nutriments nécessaires à la croissance des plantes et à leur machinerie photosynthétique, est un facteur clé de la physiologie végétale (Mooney et al., 1983). Les propriétés du sol, telles que le pH, la texture et d'autres caractéristiques, influencent la capacité photosynthétique des plantes en déterminant à quelle vitesse ces nutriments pourront être disponibles au moment où les plantes en auront besoin (e.g. Niinemets et al. 2001). En effet, le pH du sol est un facteur clé qui influence la solubilité des nutriments et ainsi leur disponibilité pour les plantes qui pourront les investir dans la machinerie photosynthétique (Maire et al., 2015; Wang et al., 2018; Westerband et al., 2022). La texture du sol quant à elle va permettre la rétention de ces nutriments et de l'eau et donc elle aussi influencer la capacité d'investissement des plantes dans leur photosynthèse (Maire et al., 2015 ; Westerband et al., 2022). Il est difficile d'envisager la disponibilité des nutriments sans considérer les propriétés du sol pour expliquer des schémas d'allocation du carbone (Fernandez-Martinez et al., 2014).

Il apparaît manifeste que le sol et le climat revêtent une importance cruciale dans le cadre de notre appréhension de la variation photosynthétique. Néanmoins, les variables édaphiques demeurent largement négligées dans les modélisations globales de végétation. L'identification de l'échelle spatiale appropriée pour analyser les différences environnementales auxquelles les végétaux sont soumis constitue un préalable essentiel. Toutefois, il est impératif de d'abord acquérir une connaissance approfondie des réponses directes de la photosynthèse aux variables explicatives du sol. Ce n'est pas nécessairement évident car les variables du sol dépendent fortement de la température et des précipitations moyennes du climat. En 1941, Hans Jenny a formulé l'équation de formation du sol en tant que fonction du climat, de la roche-mère, du relief, du biota, du temps et de l'impact humain. Ces facteurs fonctionnent ensemble dans des processus complexes pour créer une grande diversité de types de sols dans le monde, chaque sol ayant des caractéristiques uniques en fonction de la combinaison et de l'intensité de ces facteurs.

Le climat joue un rôle prépondérant dans la formation des sols, comme illustré par la relation entre le pH du sol et le rapport entre précipitations (PPT) et évapotranspiration (PET) à l'échelle mondiale, comme exposé par Slessarev et al. (2016). Cependant, l'amplitude de la relation pH-PPT/PET peut varier considérablement en raison d'autres facteurs intervenant dans la fonction de Jenny (1941) régissant la formation des sols. Un exemple concret illustrant la complexité de la relation entre le sol et son pH concerne la région viticole du Bordelais. Les variations de sol et de pH, contrôlées non seulement par le climat mais également par d'autres facteurs tels que la nature de la roche mère et sa texture, reflètent la diversité des régions viticoles au sein d'une même enveloppe climatique. Cet exemple souligne l'importance de réfléchir à la résolution optimale des données climatiques et édaphiques, ainsi qu'à leur combinaison. L'exploration des intrications complexes entre le substrat édaphique, le climat et la photosynthèse met en relief l'impératif d'intégrer de manière substantielle les variables édaphiques dans notre compréhension de la variation de la photosynthèse à travers l'espace. Cette dernière a fait l'objet de théories photosynthétiques que nous explorons ci-dessous.

B. De la Coordination à la Théorie du moindre coût

Si pour tout habitat, il ne semble pas y avoir de "meilleure solution" unique, il semble néanmoins exister un spectre de solutions viables prévisibles pour la survie (Wright et al., 2003). La littérature rapporte que les caractéristiques des feuilles sont corrélées d'une espèce à l'autre et les combinaisons observées de ces caractéristiques sont coordonnées entre elles et donnent lieu à des théories permettant d'étendre des généralisations (Wright et al., 2003). Ces théories sont axées sur les mécanismes subtils régissant l'efficacité et l'optimisation des processus photosynthétiques, et revêtent une pertinence cruciale dans la quête d'une appréhension holistique des interactions entre les végétaux, leur environnement incluant les contraintes édaphiques spécifiques.

La théorie de l'optimisation (Mooney 1983) et celle de la coordination (Chen et al., 1993 ; Maire et al., 2012) proposent deux approches conceptuelles différentes pour comprendre le comportement des plantes et la covariation des processus biochimiques de la photosynthèse. Selon Mooney (1983), la première vise à « maximiser une fonction spécifique, comme l'assimilation quotidienne du carbone, en choisissant la fonction de contrôle optimale parmi diverses options, telles que la distribution exponentielle décroissante de l'azote foliaire du haut vers le bas du profil de la végétation ». Selon Chen et al. 1992, la théorie de la coordination se concentre sur « les mécanismes internes qui régulent la réponse des plantes à leur environnement, suggérant notamment une acclimatation de $V_{c_{max}}$ et J_{max} , la vitesse maximale de transport d'électrons, pour que la carboxylation et la régénération du RuBP soient co-limitantes dans des conditions diurnes moyennes » (Chen et al., 1992 ; Maire et al., 2012 ; Togashi et al., 2018). Finalement, elle explique comment les processus photochimiques et biochimiques de la photosynthèse sont étroitement coordonnés pour optimiser la conversion de l'énergie lumineuse en énergie chimique. Cette coordination est essentielle pour la croissance et la survie des plantes.

La théorie du moindre coût (Wright et al., 2003) va plus loin et se penche sur la question de la coordination entre $V_{c_{max}}$ et g_s , i.e. de l'apport en eau et en azote pour la photosynthèse des plantes. Les auteurs prédisent que le taux de photosynthèse résultera de la minimisation des dépenses énergétiques liées à l'acquisition, au transport et à l'utilisation des ressources en eau et en azote. La physiologie des plantes serait capable de s'ajuster pour réguler la photosynthèse en fonction de la

disponibilité minimale de l'eau et de l'azote dans leur environnement (Wright et al., 2004 ; Dong et al., 2017a). Les plantes doivent ainsi équilibrer l'absorption de CO_2 par les stomates avec la perte d'eau par la transpiration. En cas de stress hydrique, les plantes peuvent fermer partiellement leurs stomates pour réduire la perte d'eau, même si cela limite l'absorption de CO_2 et la photosynthèse. Finalement, les plantes optimisent généralement leurs taux photosynthétiques en ajustant la quantité d'énergie lumineuse absorbée, la quantité d'eau transpirée, la quantité d'azote absorbée ainsi que la densité foliaire et la morphologie des feuilles en fonction des contraintes environnementales (Wright et al., 2004 ; Dong et al., 2017a).

C. Modélisation photosynthétique

La modélisation de la photosynthèse en biologie végétale repose sur des modèles mathématiques pour comprendre et prédire la variation des processus de la photosynthèse dans le temps et l'espace. Cette approche est cruciale pour étudier les réponses des plantes aux changements environnementaux. Ces modèles sont des représentations des réactions chimiques et biologiques de la photosynthèse, permettant de décrire, entre autres, la cinétique des réactions, la diffusion des gaz, la régulation enzymatique. Deux catégories principales de modèles existent : les modèles mécanistes, qui tentent d'expliquer en détails les mécanismes sous-jacents de la photosynthèse, et les modèles empiriques, basés sur des données expérimentales et des corrélations statistiques.

Parmi les modèles mécanistes, les modèles cinétiques se concentrent sur les réactions enzymatiques spécifiques dans les chloroplastes, y compris celles impliquant la Rubisco et le cycle de Calvin-Benson (e.g. Maire et al. 2013). Ces derniers aident à la compréhension de la régulation de la photosynthèse en réponse à la lumière, la température et la disponibilité en CO_2 . Les modèles de transfert de masse et de chaleur considèrent la diffusion des gaz, la transpiration et l'échange de chaleur sensible dans les plantes et prennent en compte des facteurs environnementaux tels que le vent et l'humidité de l'air.

Les modèles empiriques comme les modèles phénoménologiques ou de réponses à l'environnement prédisent comment les plantes réagiront à des conditions variables, telles que des variations de température, d'humidité et de concentration en CO_2 et permettent d'anticiper les

impacts du changement climatique. Pour être valides, les modèles empiriques de photosynthèse nécessitent des données expérimentales précises, collectées à partir de mesures telles que la fluorescence de la chlorophylle, la consommation d'oxygène et la fixation du carbone.

Les modèles de végétation à l'échelle mondiale négligent souvent le rôle du sol et de ses propriétés, en se concentrant principalement sur les facteurs climatiques. Il est tentant de minimiser l'importance du sol, en supposant que les plantes peuvent s'adapter pour réguler leur nutrition en réponse aux conditions environnementales. Cependant, des études empiriques ont montré que l'effet du sol sur les traits photosynthétiques est direct et peut exercer une influence significative (Ordoñez et al., 2009 ; Maire et al., 2015 ; Paillassa et al., 2020). De plus, différents types de sol au sein d'une même zone climatique peuvent entraîner des adaptations de la photosynthèse (Maire et al., 2015 ; Cornwell et al., 2017). Au-delà de ces relations empiriques, le rôle du sol et de ses propriétés n'est pas ou peu inclus dans les modèles de végétation qui simulent les flux de carbone à l'échelle mondiale (DGVMs, DynamicGlobal Vegetation Models, Stocker et al., 2016). Pour mieux comprendre le rôle du sol dans les traits photosynthétiques, des études à des résolutions plus fines que celles du climat sont nécessaires. Cela aidera à déterminer les résolutions optimales pour l'étude des relations entre les traits photosynthétiques et l'environnement.

La modélisation de la photosynthèse nette et de sa respiration en écologie est un outil puissant pour comprendre les processus qui sous-tendent la dynamique des écosystèmes. Les modèles aident à prédire comment les écosystèmes répondront aux changements environnementaux, à évaluer les impacts des perturbations et à élaborer des stratégies de conservation.

III. Écosystème Arctique

Les environnements extrêmes sont caractérisés par des conditions abiotiques difficiles qui limitent le fonctionnement normal des processus physiologiques fondamentaux des plantes, tels que l'assimilation du carbone (Fernandez-Marin et al., 2020). Dans la toundra, en raison des basses températures ralentissant la croissance cellulaire, l'activité du puit (expansion des tissus) semble en moyenne davantage limiter la croissance végétale plutôt que l'activité de la source (assimilation du carbone) (Chapin et al., 1995; Fatichi et al., 2014). Cependant, il reste pertinent de s'intéresser aux

variations de la photosynthèse (activité puit) en réponse aux variations de l'environnement car les contraintes en eau et en nutriments de cet écosystème sont suffisamment importantes pour limiter la croissance végétale et la photosynthèse (e.g. Chapin et al. 1995; Deschamps et al. 2022). Les plantes des écosystèmes arctiques, étroitement adaptés à leur milieu, sont particulièrement sensibles aux changements environnementaux rendant l'étude de la photosynthèse dans cette région d'une grande importance pour l'établissement de modèles mondiaux de végétation plus justes et l'évaluation des capacités d'adaptation de ce biome.

A. Description

En raison de sa latitude, la région arctique est principalement caractérisée par des variations extrêmes de la durée du jour tout au long de l'année, avec des jours très courts en hiver et des journées extrêmement longues en été (Schultz, 2005). Cela se traduit par une faible exposition à l'énergie solaire, ce qui rend la région froide tant en été qu'en hiver (Schultz, 2005). De plus, la présence constante de neige sur les terres et de glace sur la mer pendant la majeure partie de l'année renvoie une part significative de l'énergie solaire incidente (Overland et al., 2017). Par conséquent, la végétation prédominante de cette région est la toundra, caractérisée par une végétation arbustive, des plantes herbacées et l'absence d'arbres.

La région arctique de l'Amérique du Nord se divise en deux zones principales en fonction de leurs caractéristiques physiques et biologiques, à savoir le Bas-Arctique et le Haut-Arctique. Pendant l'été, le Haut-Arctique se distingue par une saison de croissance très courte, d'environ 1,5 à 2,5 mois, associée à des températures basses (environ 3 à 8°C) et de faibles précipitations (25 à 100 mm), tandis que la lumière du jour est disponible presque 24 heures sur 24 (Bliss 1997). Le sol dans cette région est généralement gelé en permanence, à l'exception de la couche supérieure, appelée mollisol, qui dégèle annuellement pendant l'été (Bliss 1997). Ces conditions environnementales exercent une influence significative sur la distribution des plantes et les activités animales, limitant la diversité des espèces végétales et animales (Bliss 1981; Bliss 1997).

Le paysage du Haut-Arctique se divise en trois catégories principales de végétation : la toundra arbustive, qui occupe une petite superficie d'environ 6%, les semi-déserts polaires et les

déserts polaires, qui couvrent une grande proportion du territoire, représentant respectivement environ 45% et 41% (Duclos 2002). Ces catégories de végétation se distinguent par leur couvert végétal, leur composition en espèces végétales, la structure de leurs communautés végétales et la diversité des animaux qui les fréquentent (Bliss 1981; Bliss 1997). La toundra affiche un couvert végétal plus élevé, une plus grande richesse spécifique et une plus grande productivité, tandis que les déserts polaires présentent le couvert végétal le plus bas.

La végétation du Haut-Arctique (Figure 2) est principalement constituée de plantes de faible hauteur qui se sont adaptées pour résister aux vents violents, aux températures très basses du sol et de l'air, ainsi qu'à des variations d'humidité du sol extrêmes (Billings 1987; Bliss 1997). Certaines espèces, notamment *Salix arctica*, *Dryas integrifolia* et *Cassiope tetragona*, sont omniprésentes dans le Haut-Arctique et dominent divers habitats. Les communautés végétales xériques sont courantes dans les déserts et semi-déserts polaires, caractérisées par une exposition au vent durant l'hiver, une faible accumulation de neige, une disponibilité en eau limitée, des températures froides et une saison de croissance plus courte (Bliss et al., 1984). Les déserts polaires présentent un couvert végétal faible, d'environ 5 à 10%, tandis que dans les semi-déserts polaires, le couvert varie de 5 à 73%, parfois avec une couche épaisse de mousses et de lichens (jusqu'à 50%). En règle générale, les arbustes ne poussent pas dans les déserts polaires, tandis que *Salix arctica* et *Dryas integrifolia* sont courants dans les semi-déserts polaires. La toundra arbustive, caractérisée par un couvert végétal plus élevé, varie de 20 à 60% de la surface, et présente la plus grande richesse spécifique (Bergeron & Dubue, 1988).

Plusieurs études mettent en évidence l'importance critique de l'humidité du sol dans la distribution des espèces et des communautés végétales, tout en soulignant que la topographie, les matériaux de surface, les caractéristiques du sol et l'accumulation de neige ont également un impact significatif sur la répartition des communautés végétales dans le Haut-Arctique (Myers-Smith et al., 2011; Myers-Smith et al. 2018; Myers-Smith et al., 2020).

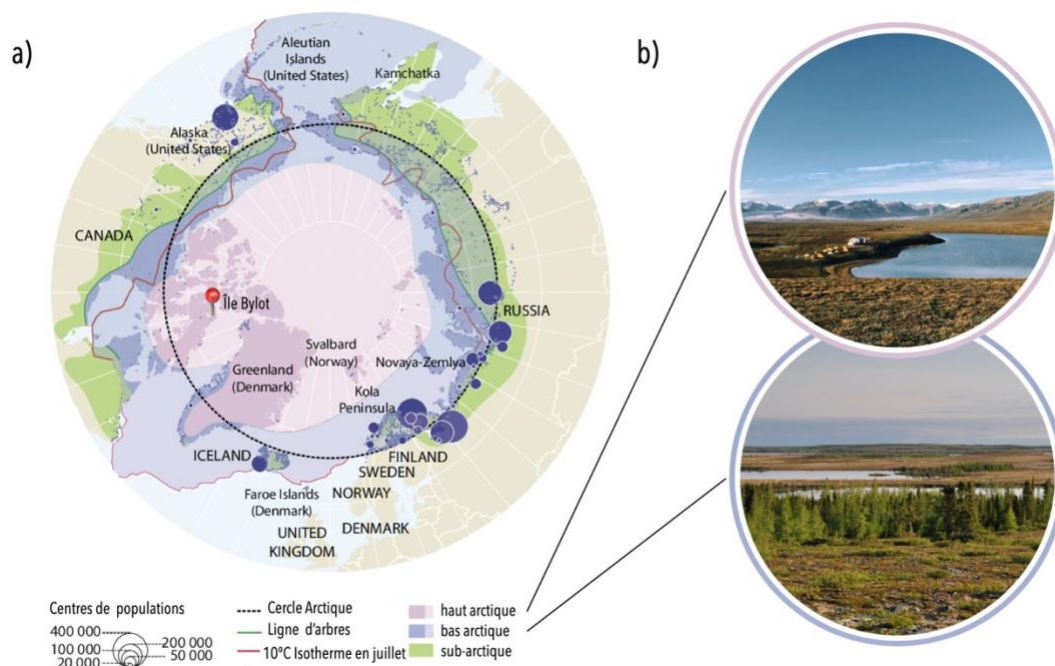


Figure 2 : (a) Carte des régions arctiques montrant les différents biomes et les centres de population humaine issue de Corell et al., 2013. L'île Bylot, au Canada, est mise en évidence par un point rouge. Les zones de l'Arctique sont classifiées en Haut Arctique, Bas Arctique et sub-Arctique, indiquées respectivement par des nuances de violet et vert. Les lignes noires pointillées délimitent le cercle arctique, la ligne rouge représente la limite des arbres, et la ligne verte indique l'isotherme de 10°C en juillet. (b) Photographies illustrant les paysages typiques de l'île Bylot du Haut Arctique (en haut) et d'un environnement du Bas Arctique (en bas). Ces images soulignent la diversité des habitats et des conditions climatiques rencontrées dans l'Arctique, et montrent l'importance de ces écosystèmes pour les études sur les interactions entre le sol, le climat et la photosynthèse des plantes.

B. Végétation arctique : problèmes et enjeux

Selon Rantanen et al. (2022), l'Arctique a connu un réchauffement près de quatre fois plus rapide que la moyenne mondiale depuis 1979. Ce réchauffement a des conséquences importantes sur l'absorption et la perte de carbone par les écosystèmes des hautes latitudes (Rogers et al., 2017). Malheureusement, ces impacts sont mal représentés dans les modèles de végétation du système

terrestre actuels utilisés et donc, des défis majeurs se posent. En toundra les contraintes sur les ressources en nutriments, en eau et en énergie lumineuse, nécessaires à la croissance de la végétation, semblent être plus importantes que la température pour déterminer la biomasse végétale (Chapin et al., 1995). Le dégel et la dégradation du pergélisol, largement constatés, devraient persister à mesure que la région se réchauffe. Ces changements altéreront la structure et la stabilité du sol, devenant particulièrement sensibles en modifiant ses caractéristiques hydrologiques. Ces perturbations devraient entraîner la libération dans l'atmosphère d'importantes quantités de carbone stocké dans le sol (Rantanen et al., 2022), et impacter de manière significatives la survie des plantes. A l'inverse, l'augmentation des concentrations de dioxyde de carbone, de la température et de la disponibilité de l'azote peuvent favoriser l'absorption du CO₂, entraînant un "verdissement" accru du paysage arctique (Rogers et al., 2017; Lamarque et al., 2023) et créer une grande incertitude quant à l'avenir du cycle du carbone dans cette région (Frost & Epstein, 2014). La nécessité d'une compréhension approfondie des processus de photosynthèse dans les hautes latitudes, essentielle pour des projections précises des flux de carbone, est soulignée par Rogers et al. (2017) et Fisher et al. (2014). Ainsi, pour anticiper les conséquences du changement climatique dans cette vaste région cruciale, il est impératif d'améliorer la compréhension de ces processus et in fine de mieux les intégrer dans les modèles de la biosphère terrestre (Fernandez-Martinez et al., 2014 ; Rogers et al., 2017).

L'écosystème Arctique présente une complexité structurelle spatiale attribuable à la forte sensibilité des cycles biologiques à la température, ce qui les rend extrêmement dépendants de leur environnement dans un paysage marqué par de fortes disparités saisonnières (Post et al., 2009). Cette diversité est mise en évidence par la vallée de Quarlikturvik à Bylot, où l'hétérogénéité spatiale caractéristique des latitudes arctiques est manifeste. L'expansion des zones de végétation arbustive érigée dans des zones historiquement dépourvues de celles-ci en raison du réchauffement climatique constitue une réponse notable à ces changements environnementaux (Post et al., 2009). Ce phénomène appelé « arbustation » induit des transformations dans la composition végétale et peut affecter l'ensemble de l'écosystème, de la dynamique des herbivores aux interactions compétitives entre les espèces végétales, jusqu'aux microorganismes décomposeurs présents dans le sol, influençant ainsi tous les niveaux trophiques (Post et al., 2009).

Une attention accrue à la compréhension des réponses anticipées aux changements climatiques en Arctique est essentielle pour élucider les questions relatives au stockage et à la libération nette de carbone dans cet écosystème en évolution (Post et al., 2019). La recherche récente a ravivé l'intérêt pour l'identification des moteurs du stockage de carbone autres que la température, mettant en lumière l'impact de facteurs tels que l'humidité, les événements climatiques extrêmes et l'épaisseur de la couverture neigeuse, avec de nouvelles opportunités offertes par des sources de données émergentes pour aborder ces incertitudes (Post et al., 2019). Dans certaines régions, le réchauffement de l'atmosphère pourrait grandement augmenter l'évapotranspiration et favoriser une augmentation du couvert nuageux (Box et al., 2019). Avec le réchauffement global, les ressources de l'environnement arctique (nutriments, CO₂, eau, lumière) vont donc suivre des dynamiques temporelles contrastées, rendant difficile de prédire l'évolution de la photosynthèse selon la seule dimension de la température.

La littérature existante sur la photosynthèse en Arctique se concentre principalement sur des aspects de réponse aux nutriments et à la lumière, avec peu d'attention portée à la réponse au CO₂, limitant ainsi la compréhension des capacités d'assimilation du CO₂ par les plantes arctiques (Tieszen, 1972; Johnson & Tieszen, 1976; Oechel et al., 1997). Les recherches récentes sur les flux de CO₂ dans l'Arctique se sont principalement concentrées sur l'échelle des écosystèmes et du sol, laissant un vide dans la compréhension des interactions entre les traits foliaires au niveau des communautés végétales et de l'environnement arctique (Bjorkman, Elmendorf, & Oberbauer, Muraoka et al., 2002; Fletcher et al., 2012; Shaver et al., 2007; Bredahl et al., 2004). Il existe donc un besoin urgent de recherches sur les processus photosynthétiques et leurs limitations dans les écosystèmes arctiques, telles que celles menées par Saez et al. en Antarctique, qui ont démontré un potentiel significatif dans la compréhension des adaptations végétales dans des régions polaires similaires à l'Arctique.

C. Photosynthèse en Arctique

Peu d'études ont examiné le taux de photosynthèse des espèces arctiques et encore moins sur les processus photosynthétiques tels que $V_{c_{max}}$, g_s et g_m . Pourtant les processus de croissance et d'expansion des arbustes sont influencés par leur capacité photosynthétique, qui elle-même est

affectée par les conditions arctiques extrêmes. Et alors que l'étude du phénomène d'arbustation se retrouve assez fréquemment à travers l'Arctique, le taux de photosynthèse n'a été mesurée que chez une poignée d'espèces arbustives (*Betula nana*, *Salix arctica*, *S. glauca*, *S. polaris*, *S. pulchra*) sur huit sites à ce jour (Bredahl et al., 2004; Johnson & Tieszen, 1976 ; Chapin & Shaver, 1989 ; Fletcher et al., 2012 ; Baddeley et al., 1994 ; Muraoka et al., 2002).

En réponse aux contraintes de l'environnement Arctique, les plantes de toundra se caractérisent en moyenne par des feuilles plus épaisses, denses, et avec une longue durée de vie, adaptée à la courte saison de croissance et à la faible disponibilité en nutriments (Chapin et al., 1995). Ces caractéristiques se retrouvent sur les espèces végétales de l'Antarctique limitant la conductance mésophyllienne au CO₂ (Saéz et al., 2018). Pour contrer les effets de cette faible conductance, les plantes adaptées aux écosystèmes froids du pôle Sud, ont développé des ajustements cinétiques de la Rubisco (Saéz et al., 2017). Par ailleurs la faible disponibilité d'azote, typique des écosystèmes de toundra, s'ajoute aux contraintes liées à l'eau, réduisant ainsi la concentration de Rubisco par contrôle de la production d'enzymes essentielles (Kattge et al., 2009). Bien que la conductance stomatique et la capacité maximale de carboxylation soient reconnues comme des limitations possible de la photosynthèse, c'est la conductance mésophyllienne, qui contrôle la diffusion du CO₂ dans la feuille, qui joue le rôle prépondérant dans les écosystèmes tels que la toundra en Antarctique. Cette constatation incite à prendre en compte sérieusement le rôle de la limitation de la conductance mésophyllienne dans la photosynthèse arctique, en association avec d'autres contraintes. Car si les écosystèmes des deux pôles se ressemblent en termes d'extrêmes climatiques, ils sont néanmoins très différents en termes de paysages, de faune et de flore, et il est légitime de se demander si les plantes arctiques ont développé des stratégies similaires.

Enfin, dans ces environnements extrêmes, le compromis entre l'économie des ressources de la feuille et la capacité photosynthétique va jouer un rôle central (Wright et al., 2004 ; Reich, 2014). Des températures plus élevées vont probablement lever des limitations enzymatiques de la photosynthèse alors qu'une plus faible teneur en eau du sol pourrait entraîner la fermeture des stomates, limitant ainsi l'entrée de CO₂ disponible pour la photosynthèse (Wang et al., 2014 ; Peng et al., 2011). Les variations concomitantes de température, de précipitations, d'humidité du sol, et

de saisonnalité auront certainement des conséquences significatives sur le maintien de ce compromis pour les plantes (D'Orangeville et al., 2016).

IV. Contexte et Objectifs

Selon Thomas et al., 2020 : « notre connaissance actuelle des relations entre les traits photosynthétiques et l'environnement est majoritairement fondée sur des données tropicales et tempérées, qui représentent plus de 90 % des données mondiales ». En 2022, Westerband et al., montraient qu'en Australie, les traits photosynthétiques des plantes sont influencés par les propriétés du sol, le climat expliquant jusqu'à 52 % de la variation des traits et les propriétés du sol expliquant jusqu'à 30 % de la variation de chaque trait soulignant l'importance de considérer à la fois les facteurs du sol pour comprendre et modéliser les stratégies photosynthétiques des plantes. L'objectif de cette thèse vise à approfondir la compréhension et l'intégration du rôle du sol sur la variation de photosynthèse à l'échelle mondiale, et particulièrement en Arctique, où il est admis que la productivité est limitée par l'azote du sol (Elser et al., 1999). Elle mettra en lumière les limitations de la photosynthèse en Arctique, et le rôle respectif de l'acclimatation et de l'adaptation

A. Chapitre 1 : Quand et où le sol est important pour modifier l'économie de carbone, d'azote et d'eau des feuilles ?

Les biomes extrêmes ont souvent été négligés dans les modèles de végétation, et l'impact du sol sur les caractéristiques photosynthétiques a longtemps été sous-estimé (Ordoñez et al., 2009 ; Ordoñez & Olf, 2013). Comprendre cette relation est complexe car le climat joue un rôle essentiel dans les caractéristiques photosynthétiques (Reich & Oleksyn, 2004) et influence la formation du sol. La fertilité du sol peut covarier avec la disponibilité de l'eau, ce qui pourrait se traduire par une augmentation de la conductance stomatique et une réduction de la capacité de carboxylation dans des climats humides. Toutefois, cette simplification de la relation entre sol et climat nécessite une réévaluation. Alors que les recherches sur la théorie du moindre coût se sont principalement concentrées sur les modèles spatiaux de photosynthèse en réponse aux variables climatiques, l'impact des propriétés du sol sur les coûts en eau et en azote reste largement inexploré. Il est crucial d'étudier comment les propriétés du sol, indépendamment du climat, peuvent influencer la

biodisponibilité de l'eau et de l'azote, tout en atténuant ou en renforçant les coûts liés au climat. Pour un climat donné, il est plausible que les caractéristiques du sol qui augmentent la disponibilité de l'eau (réduisant ainsi le coût en eau) intensifient la transpiration à un taux donné de carboxylation. Parallèlement, les propriétés du sol qui réduisent les coûts d'acquisition de l'azote peuvent avoir l'effet inverse. Par exemple, une teneur en eau volumétrique plus élevée du sol a été associée à une augmentation du taux de photosynthèse des espèces d'arbres boréaux, en augmentant la conductance stomatique (Reich et al., 2018), ce qui pourrait réduire les coûts liés à l'acquisition d'eau par unité de carbone investi.

La quantification des influences conjointes du climat et des caractéristiques du sol sur l'adaptation des plantes a été complexe en raison du fait que le climat joue un rôle central dans le développement des propriétés du sol (Jenny, 1941). Cependant, la variation du pH du sol demeure significative à un niveau donné d'évapotranspiration, car d'autres variables, telles que le temps, le matériau parental, le biote et la topographie, influent sur la formation des sols (Jenny, 1941). En conséquence, une partie de la variabilité des caractéristiques des plantes peut être expliquée par des propriétés du sol qui ne se recoupent pas nécessairement avec les facteurs climatiques. Par conséquent, les sols et le climat ont été reconnus comme des facteurs distincts et essentiels influençant la photosynthèse des feuilles à l'échelle mondiale (Maire et al., 2015). Toutefois, la question clé ne réside pas tant dans la primauté de l'un par rapport à l'autre, mais plutôt dans le moment et le lieu où les propriétés du sol sont susceptibles de moduler les caractéristiques de fixation du carbone en tenant compte du climat.

B. Chapitre 2 : La capacité de carboxylation est la principale limitation de l'assimilation du carbone chez les arbustes du Haut Arctique

La végétation arctique est mal représentée par les modèles de végétation terrestres (TBM) actuels (Reich et al., 2018), davantage de données sur l'assimilation du CO₂ dans l'Arctique nous permettrait de faire progresser notre compréhension de cette région du globe en plus d'améliorer nos modèles. Ainsi, si g_{sc} et V_{cmax} sont largement établis comme des limitations de la photosynthèse, la conductance du mésophylle représente une limitation majeure à la diffusion du CO₂ dans la feuille, principalement via la diffusion du CO₂ des stomates vers les cellules et la

Rubisco (Théroux-Rancourt et al., 2017). Alors que dans les modèles globaux de photosynthèse (FvCB) la limitation par la conductance mésophyllienne est souvent considérée comme infinie (= non-limitante), Saéz et al. (2018) ont montré qu'en Antarctique la conductance du mésophylle est la limitation la plus importante à la photosynthèse, ce qui nous amène à reconsidérer sérieusement son rôle dans la photosynthèse arctique avec d'autres limitations.

Nous nous sommes concentrés sur trois espèces de saules dans la vallée glaciaire de Qarlikturvik sur l'île de Bylot au Nunavut, Canada, pour lesquelles nous avons mesuré la photosynthèse afin d'évaluer ses limites et leurs interactions. En raison des conditions de l'écosystème arctique (froid, très peu de sol disponible au-dessus du pergélisol, faible disponibilité en eau et abrasion par le vent), il semblait raisonnable de s'attendre à ce que nos trois espèces végétales soient limitées non seulement dans leur approvisionnement en nutriments, mais aussi dans l'eau disponible, ce qui rend difficile l'absorption de ces nutriments, en plus d'être limitant pour les plantes, et donc à ce qu'elles aient des concentrations en azote et phosphore par surface de feuille, N_{area} et un P_{area} , faibles. On s'attendrait alors à une réduction de la V_{cmax} et de la g_{sc} , et à une augmentation de la g_m pour compenser ces conditions. Ainsi, après avoir exploré les valeurs inattendues des nutriments foliaires et leur efficacité dans la photosynthèse arctique, nous nous intéresserons aux limites de la photosynthèse en Arctique avant d'observer leurs interactions et d'essayer de comprendre ce qu'elles nous apprennent sur la photosynthèse dans cet écosystème si particulier. La quantité de Rubisco et donc la limitation de l'activité enzymatique, notamment de V_{cmax} , devraient diminuer en raison de la faible disponibilité en azote et des basses températures, entraînant une augmentation de la limitation par la conductance mésophyllienne, comme observé dans les conditions antarctiques (Saéz et al., 2018).

C. Chapitre 3 : L'acclimatation et l'adaptation guident la réponse de la photosynthèse aux gradients environnementaux des feuilles de trois espèces de saules dans la vallée du glacier de Qarlikturvik dans la toundra arctique (Nunavut, Canada).

Les relations entre les traits des plantes dans des environnements extrêmes, tels que la toundra arctique, restent peu explorées. La capacité des plantes vasculaires à maintenir un bilan carbone

positif dans des environnements extrêmes, tels que la toundra, est cruciale pour évaluer leur capacité à survivre et grandir dans ces milieux en changement rapide (Fernandez-Marín et al., 2020). L'étude des capacités adaptatives des plantes vasculaires dans ces environnements offre des perspectives essentielles pour améliorer nos modèles climatiques.

Dans le cadre de notre recherche, nous avons évalué la réaction des processus photosynthétiques de trois espèces de saules dans une vallée glaciaire à Bylot, Nunavut. Cette évaluation, basée sur six traits et six processus liés à la photosynthèse, a porté sur *Salix arctica*, *S. reticulata* et *S. richardsonii*, en considérant des variables de sol, climat et géomorphologie. En utilisant deux théories de la photosynthèse, nous avons cherché à discerner la réponse entre l'acclimatation physiologique et l'adaptation génétique. Nos objectifs étaient de déterminer la réaction aux gradients environnementaux, d'identifier le rôle prédominant de l'acclimatation ou de l'adaptation génétique, et de vérifier si chaque espèce de saule manifestait des réponses spécifiques aux gradients.

Ce chapitre met en évidence la nécessité d'éviter une focalisation exclusivement axée sur les changements de température pour anticiper les conséquences du réchauffement climatique sur la photosynthèse arctique. Notre but est d'appliquer des principes théoriques afin de comprendre la réaction de la photosynthèse aux variations environnementales, et d'examiner les mécanismes d'acclimatation et ceux liés à l'adaptation appliqués aux théories photosynthétiques. Cette approche vise à fournir des éclaircissements essentiels sur la physiologie des plantes en Arctique, en mettant en lumière l'influence significative de la diversité des sols sur les processus photosynthétiques. Ces éclaircissements revêtent une importance capitale pour appréhender la réponse des plantes arctiques aux changements climatiques, en soulignant la nécessité de prendre en compte diverses ressources environnementales pour anticiper ces impacts.

CHAPITRE 1

Chapter 1: When and where soil is important to modify the carbon and water economy of leaves - published, New Phytologist, May 2020.

Authors: Jennifer Paillassa, Ian J. Wright, I. Colin Prentice, Steeve Pepin, Nicholas G. Smith, Gilbert Ethier, Andrea C. Westerband, Laurent J. Lamarque, Wang Han, Will K. Cornwell, Vincent Maire

Abstract

Aim: Photosynthetic “least-cost” theory posits that the optimal trait combination for a given environment is that where the summed costs of photosynthetic water and nutrient acquisition/use are minimised. The effects of soil water and nutrient availability on photosynthesis should be stronger as climate-related costs for both resources increase.

Methods: Two independent datasets of photosynthetic traits, *Globamax* (1509 species, 288 sites) and *Glob13C* (3645 species, 594 sites), were used to quantify biophysical and biochemical limitations of photosynthesis and the key variable C_i/C_a (CO_2 drawdown during photosynthesis). Climate and soil variables were associated with both datasets.

Key results: The biochemical photosynthetic capacity was higher on alkaline soils. This effect was strongest at more arid sites, where water unit-costs are presumably higher. Higher values of soil silt and depth increased C_i/C_a , likely by providing greater H_2O supply, alleviating biophysical photosynthetic limitation when soil water is scarce.

Main conclusions: Climate is important in controlling the optimal balance of H_2O and N costs for photosynthesis, but soil properties change these costs, both directly and indirectly. In total, soil properties modify the climate-demand driven predictions of C_i/C_a by up to 30% at a global scale.

Keywords: least-cost theory, nitrogen, photosynthesis, plant functional traits, stomatal conductance, soil pH, soil fertility

Introduction

Leaf carbon dioxide (CO_2) uptake in vascular C_3 plants is driven by the interplay between biophysical and biochemical processes. Water (H_2O) and nitrogen (N) are the two central resources supporting these processes (Chapin et al., 1993; Farquhar et al., 2002). The balance of investments in water transport capacity vs carbon fixation enzymes – both essential for photosynthesis – results in a conservative ratio of the CO_2 concentration inside the substomatal cavities (C_i) to the ambient CO_2 concentration (C_a) (Field and Mooney, 1986; Franks & Brodribb, 2005). The typical C_i/C_a ratio over periods of active photosynthesis is seemingly predictable across different physical environments (Prentice et al., 2011; Wang et al., 2017). This is why it has been considered as a value optimized by natural selection (Prentice et al., 2014). The C_i/C_a ratio is also a pivotal physiological variable for the coupling of transpiration and photosynthesis from vegetated surfaces in relation to climate in Earth System Models (ESMs) (Wang et al., 2014; Stocker et al., 2020). The impact of soil environment on biophysical-biochemical interactions and C_i/C_a variation is expected to be substantial but has yet to be quantified.

The least-cost theory for photosynthesis considers H_2O and N as largely substitutable resources to achieve a given photosynthetic C gain (Wright et al., 2003). All else being equal, photosynthesis can be enhanced by higher investments per leaf area in N-rich photosynthetic enzymes (N_{area}), or by hydraulic architecture/leaf anatomical changes allowing higher stomatal conductance to CO_2 . The cost of higher N deployment reflects the costs of acquiring N from soil, and both building and maintaining the photosynthetic machinery (Cowan 1986). Water is lost through stomata during photosynthesis (transpiration), hence the cost of higher stomatal conductance to CO_2 can be indexed via the costs incurred for acquiring soil H_2O and for building and maintaining the hydraulic pathways from roots to leaves (Givnish 1986). The central tenet of least-cost theory is that the total cost per unit photosynthetic C gain associated with transpiration and carboxylation should be minimized under the typical environmental conditions to which a plant is exposed (also proposed in Cowan 1977 for H_2O , and Franks & Farquhar 1999 for N). To a first approximation, environmental conditions presumably dictate the “unit costs” of soil H_2O and N, and therefore their *relative cost* in this optimality framework.

The cost of maintaining the capacity for transpiration depends on the C required over months to years to build and maintain the plant hydraulic network, as well as on the viscosity of water and the maximum water potential difference maintained between soil and leaves (Franks & Brodribb, 2005, Prentice et al., 2014). Temperature, atmospheric pressure (dependent on elevation) and vapor pressure deficit (VPD) are all predicted to regulate the water unit-costs ($\text{gC g}^{-1} \text{H}_2\text{O}$), such that water is more costly towards lower site temperatures, higher elevations and greater VPD, leading to lower optimal C_i/C_a ratios (Prentice et al., 2014). On the other hand, the cost of carboxylation capacity is related to the N used to build and maintain photosynthetic enzymes, the CO_2 vs O_2 concentration at Rubisco carboxylation sites and the variation in Rubisco's affinity for these gases, as a function of temperature. Elevation and temperature modulate N cost ($\text{gC g}^{-1} \text{N}$), which increases at higher temperatures (the affinity of Rubisco for O_2 versus CO_2 , and thus photorespiration, increases with temperature) and lower elevations (the partial pressure of O_2 increases, and thus the apparent affinity of Rubisco for CO_2 decreases, with lower elevation) resulting in higher C_i/C_a ratios (Wang et al., 2017 a, b). Previous work at regional and global scales has shown support for the theory, with plants from arid, cold and high elevation zones typically deploying leaves with high N_{area} , high carboxylation capacity (V_{Cmax}) and low C_i/C_a , seemingly in order to economise on water use (Wang et al., 2017). The theory also predicts that species from low-nutrient soils should operate at higher stomatal conductance relative to N_{area} (or V_{Cmax}), in order to economise on N use. However, this second prediction remains largely untested, and will be the focus of this article.

While research around least-cost theory has primarily focused on spatial patterns of C_i/C_a in response to climate variables, the influence of soil properties on H_2O and N costs has yet to be tested. To do so, one would consider how soil properties (1) might modify (independently of climate) the bioavailability of H_2O and N and, (2) alleviate or intensify the costs induced by climate. It would be expected for a given climate that soil variables that increase water availability (lower H_2O cost) will increase transpiration at a given carboxylation rate and C_i/C_a , while soil properties that lower N acquisition costs will have the opposite impact. For instance, Warren (2004) reported higher carboxylation rates, and lower C_i/C_a for a given transpiration rate, in N-fertilised plants. Soil volumetric H_2O content, which has been shown to increase the leaf-level photosynthetic rate of boreal tree species through an increase in stomatal conductance (Reich et

al., 2018), is expected to lower water acquisition costs per unit C invested in roots. Finally, higher soil pH likely reduces N acquisition costs by favoring soil organic matter decomposition and N release from soil to the roots (Cheng et al., 2013), and thereby increasing the leaf N content (Han et al., 2011). Species growing on alkaline soils have also been characterised as having high carboxylation rates (Smith et al., 2019) and low C_i/C_a (Fyllas et al., 2009; Viet et al., 2013; Cornwell et al., 2018) – trends consistent with expectations from least-cost theory. However, these observations have never been embedded into a comprehensive framework for plant functional ecology that includes both the climatic and the edaphic environments.

Quantifying the interactive effects of climate and soils on plant adaptation has been hampered by the fact that climate is an important driver of soil development (Jenny 1941). For instance, soil pH is strongly influenced by leaching and correlated with evapotranspiration at a global scale (Slessarev et al., 2016). However, soil pH variation is still important at a given evapotranspiration level considering that other state variables take part in pedogenesis, including time, parent material, biota and topography (Jenny 1941). Therefore, an independent part of trait variation may be explained by soil properties that are not redundant with climate. Consequently, soil and climate have been considered as independent and important drivers modulating leaf photosynthesis worldwide (Maire et al., 2015). However, the question is not just about which is more important, but rather when and where soil is expected to modulate leaf C_i/C_a when climate is accounted for.

Using two recently published global datasets, *Globamax* and *Glob13C* (Maire et al., 2015; Cornwell et al., 2016), we here tested how soil supplies of H₂O and N interact with climate-induced costs to optimise leaf C uptake and thereby determine an optimal value of C_i/C_a . The following postulates were assessed:

- i. The supply of soil resources can explain a substantial part of the variation in leaf C_i/C_a ratio, independently of the variation explained by climate ;
- ii. Higher N supply reduces N cost, resulting in a higher carboxylation rate at a given transpiration rate and leading to lower C_i/C_a . Higher H₂O supply has the opposite effect ;

- iii. The effects of soil resource supply on C_i/C_a ratio become stronger as climate-related costs increase (e.g., at low vapour pressure deficit (VPD) and low temperature);
- iv. The balance between carboxylation and stomatal conductance varies along climatic and edaphic gradients, consistent with their expected impact on N and H₂O costs.

Material and Methods

Trait data

The *Globamax* dataset consists of field-measured photosynthetic trait data representing the biochemical and biophysical limitations of photosynthesis and including direct measurement of the C_i/C_a ratio. For 1509 species from 288 geo-referenced sites, it originally included A_{sat} and g_s (net photosynthetic rate, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, and stomatal conductance to H₂O vapour, $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectively, both measured under near-saturating irradiance), N_{area} (N per unit leaf area; g m^{-2}) and LMA (leaf mass per unit area; g m^{-2}) (Maire et al., 2015). Subsequently we added the following information when available from the original references: leaf temperature (T_L) measured during photosynthetic measurements, internal CO₂ concentration (C_i) and atmospheric CO₂ concentration (C_a). Maximal carboxylation capacities (V_{Cmax}) were estimated assuming that A_{sat} is limited by ribulose-1,5-bisphosphate (RuBP) carboxylation (De Kauwe et al., 2015). V_{Cmax} values were standardised to the reference temperature of 25°C using the parameters estimated by Bernacchi et al. (2001) :

$$V_{Cmax} = (A_{sat} - R_d) \cdot \frac{C_i + K_m}{C_i + \Gamma^*} \quad \text{Eq. 1a}$$

$$V_{Cmax_std} = V_{Cmax} / \exp\left(\frac{65330 \cdot (T_L - 25)}{R \cdot T_L \cdot 25}\right) \quad \text{Eq. 1b}$$

$$R_d = \exp\left(\frac{46390 \cdot (T_L - 25)}{R \cdot T_L \cdot 25}\right) \quad \text{Eq. 1c}$$

where R_d is the dark respiration ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), Γ^* and K_m are C_i -based estimates ($\mu\text{mol mol}^{-1}$) of the photorespiratory compensation point and the effective Michaelis–Menten coefficient of Rubisco respectively, and R is the universal gas constant ($\text{J mol}^{-1} \text{K}^{-1}$). Dark respiration at 25°C was

set equal to 0.015 V_{Cmax} at 25°C based on global-scale analyses (Atkin et al., 2015; Smith & Dukes 2018; Wang et al., 2020).

The *Glob13C* dataset consists of stable carbon isotope discrimination data ($\Delta^{13}C$; the difference between the leaf $^{13}C:^{12}C$ isotope ratio and that of the atmosphere) measured on mature leaves of 3642 C_3 species from 594 geo-referenced sites worldwide (Cornwell et al., 2018, Fig. S1). $\Delta^{13}C$ provides an integrative record of C_i/C_a , the drawdown of CO_2 during photosynthesis. C_i/C_a is calculated following the standard formula developed by Farquhar et al. (1982) and modified accordingly:

$$\frac{C_i}{C_a} = \frac{\Delta^{13}C - a_s}{(b' - a_s)} \quad \text{Eq. 2}$$

where a_s (4.4‰) and b' (27‰) represent the carbon isotope discrimination caused by diffusion in air and by intracellular diffusion-reaction processes dominated by the Rubisco, respectively. The value of $b' = 27‰$ (Farquhar et al., 1982; Cernusak et al., 2013) was originally proposed based on empirical fits of Eq. 2 using measurements of $\Delta^{13}C$ from bulk leaf material, and therefore lumps together all intra-leaf C isotope fractionation steps, including post-photosynthetic fractionation (Ubierna and Farquhar 2014). To potentially improve the weighing of the diffusional vs biochemical fractionation steps in Eq. 2, we also tested a more comprehensive formulation of $\Delta^{13}C$ that decomposes b' into its carboxylation and respiration components and accounts for the CO_2 drawdown from the substomatal cavity to the carboxylation sites within the chloroplasts (Evans et al., 1986):

$$\Delta^{13}C = a_s \cdot \left(1 - \frac{C_i}{C_a}\right) + a_m \cdot \left(\frac{C_i}{C_a} - \frac{C_c}{C_a}\right) + b_3 \cdot \frac{C_c}{C_a} - f \cdot \frac{\Gamma^*}{C_a} \quad \text{Eq. 3a}$$

where C_c is the CO_2 concentration at the carboxylation sites, a_m , b_3 and f are respectively the fractionations associated with CO_2 dissolution and diffusion into cellular water (1.8‰), Rubisco carboxylation (30‰), and photorespiration (16‰). Fractionation arising from R_d was assumed to be near zero (Cernusak et al., 2013) and so was excluded from Eq. 3a. Following Wang et al. (2017b), the ratio between C_i and C_a can be solved from Eq. 3a as:

$$\frac{C_i}{C_a} = \frac{\Delta^{13}C - a_s + \frac{g_{sc}}{g_m} \cdot (b_3 - a_m) + f \cdot \frac{r^*}{C_a}}{b_3 - a_s + \frac{g_{sc}}{g_m} \cdot (b_3 - a_m)} \quad \text{Eq. 3b}$$

where the ratio between g_m [the mesophyll conductance given as $A_{\text{sat}} / (C_i - C_c)$] and g_{sc} (the stomatal conductance to CO_2) is expected to be well-conserved (median value of 1.4) across the A_{sat} range according to the data compilation of Onoda et al. (2017).

Environmental data

Climatic variables

Climate variables were selected following the version of least-cost theory that predicts C_i/C_a ratio as a function of growth temperature, elevation and vapour pressure deficit (Wang et al., 2017b). Site elevations were extracted from the original reference papers included in the dataset. Growth temperature and vapour pressure deficit (VPD) were calculated using monthly temperature and sunshine percentage from the Climatic Research Unit CL v.2 dataset, which provides month-by-month variations in average climate over the period 1961-1990, provided on a 10 arc-minute resolution grid. Growth temperature data were calculated as the sum of daily temperatures ($^{\circ}\text{C}$) greater than zero divided by the number of days when the daily temperature exceeded zero. In order to obtain VPD (kPa) at 10 arc-minute resolution, the following equation was used (see Prentice et al., 2014 and Davies et al., 2017 for details):

$$VPD = E_q (1 + \omega - \alpha_0) / G_0 \quad \text{Eq. 4}$$

where E_q (mm month^{-1}) is the equilibrium evapotranspiration, which is the theoretical evapotranspiration from a homogeneous, well-watered surface under constant atmospheric conditions and is derived from net radiation (Raupach, 2000), $(1 + \omega)$ is the Priestley-Taylor potential evapotranspiration with $\omega \approx 0.26$ (dimensionless), α_0 is calculated from climatological data using the Cramer-Prentice algorithm (dimensionless, Gallego- Sala et al., 2010), and G_0 is an atmospheric parameter that varies over a limited range and is set here at 1318 ($\text{mm month}^{-1} \text{ kPa}^{-1}$, Huntingford & Monteith, 1998).

Edaphic variables

Soil variables were not chosen according to a theoretical model, but rather according to the soil information that is available at the global scale (e.g. Batjes 2012), at relatively high resolution (1 km) (Hengl et al., 2014; Shangguan et al., 2014; Hengl et al., 2017), representing good indicators of soil quality (sensu Bünemann et al., 2018), and showing relatively good agreement with observations (Hengl et al., 2014, 2017). For this we used the SoilGrids 1 km dataset (Hengl et al., 2014), a system for automated soil mapping based on global soil profiles and covariate data to estimate soil organic matter content (SOM), soil pH, soil cation exchange capacity (CEC), soil texture (clay, silt, sand), soil bulk density, and soil available water content (AWC) of the 0-30 cm soil layer as well as absolute soil depth (Shangguan et al., 2016). According to a recent review by Bünemann et al (2018) on soil quality indicators, soil chemical nature and nutrient supply are best characterized by soil pH and SOM (i.e. used in > 80% of studies) and to a lesser extent by soil CEC (found in 30% of studies). Soil depth, texture, bulk density and AWC represent the preferred variables to describe soil physical nature and water supply (used in 30-60% of studies). Given that SOM is a critical variable for AWC calculation, it may play a dual role as a supplier of both nutrients and water. Its fertility role likely increases from low to moderate content (Perveen et al., 2019) and decrease at high content, while its physical role likely predominates from medium to high content. Silt can also be considered as having a dual role, as silty soils adsorb nutrients and retain water more effectively than sandy soils while releasing both resources more easily than clayey soils. Such soil variables have proved to be successful in explaining part of the observed variation in leaf nutrient content, stomatal conductance and leaf water use efficiency at large spatial scales (Fyllas et al., 2009; Maire et al., 2015; Reich et al., 2018).

Least-cost theory for leaf photosynthesis

Least-cost theory (Wright et al., 2003; Prentice et al., 2014) predicts variation in the average value of the optimal leaf C_i/C_a ratio over the growing season, χ_o , as follows:

$$\chi_o = \Gamma^*/c_a + (1 - \Gamma^*/c_a) \cdot \xi / (\xi + \sqrt{VPD}), \quad \text{Eq. 5a}$$

$$\text{where } \xi = \sqrt{[b \cdot (K_m + \Gamma^*) / 1.6 \cdot a]} \quad \text{Eq. 5b}$$

and ξ determines the sensitivity of χ_o to VPD (as the parameter ‘g1’ does in previous optimization models of stomatal behavior; Ball et al., 1987; Leuning, 1995; Medlyn et al., 2011). The response

of stomata to VPD is considered rapid (minute). In addition, ξ includes the enzymatic response to CO₂ concentration at carboxylation sites and to temperature, which can show acclimation to long-term trend (days-months, Lin et al 2015; Marchin et al 2016). Finally, ξ includes parameters a and b that were originally defined as dimensionless cost factors for the respiratory maintenance of transpiration rate (E) and overall photosynthetic capacity, respectively formulated as (Prentice et al., 2014):

$$a = R_s/E \quad \text{Eq. 6a}$$

$$b = R_d/Vc_{max} \quad \text{Eq. 6b}$$

where R_s is the maintenance respiration rate of the entire sapwood volume (i.e. from roots to leaves inclusively) expressed per unit leaf area (Reid et al., 2005). Experimental studies have demonstrated that leaf respiration at a given photosynthetic rate increased with water stress (Flexas et al., 2005; Galmes et al., 2007; Smith & Dukes 2018) as well as nutrient stress (Galmès et al., 2007; Rowland et al., 2017), everything else being equal. As such, we extend the definition of a and b as ratios of costs determined by both climate and soil to acquire, transport and use a given resource for photosynthesis. We hypothesize that maintenance respiration costs increase (at a given transpiration or carboxylation level) when the soil resource supply (of either water or nutrients) is low. Considering that the optimal C_i/C_a ratio is proportional to the b/a ratio (Eq. 5), we expect that C_i/C_a ratio should decrease with soil N supply and lower b , but increase with soil H₂O supply and lower a .

The theory also predicts a change in the slope of the $V_{c_{max}} - g_s$ relationship, which is a function of χ_0 as follows (see Prentice et al., 2014 for details):

$$\frac{V_{c_{max}}}{g_s} = c_a \cdot (1 - \chi_0) + K_m \cdot (1/\chi_0 - 1) \quad \text{Eq. 7}$$

As χ_0 is a function of the b/a cost ratio (Eq 5a – 6b), it is expected that the slope increases towards $V_{c_{max}}$ when H₂O cost increases and decreases when N cost increases. Considering the new definition of a and b , it is also expected that the slope increases with N supply and decreases with H₂O supply.

Data analysis

Testing the theoretical effect of soil supply on the least-cost theory

Based on the least-cost theory formalism (Eq. 5), theoretical simulations were conducted to explore the potential impact of soil N and H₂O supply on the response of leaf C_i/C_a and $V_{c_{max}}-g_s$ slope to variation in VPD and growth temperature. For that purpose, we used the global-average ratio of N to H₂O costs (b/a) estimated at 1/240 by Wang et al. (2017b) based on their analysis of global leaf carbon isotope data. Assuming that b can be approximated as $R_d/V_{c_{max}}$ (Eq. 6b) which we set equal to 0.015 to allow the estimation of $V_{c_{max}}$ from the *Globamax* database (see Eq. 1 explanation above), a was thus estimated at 3.6. The response of the leaf C_i/C_a ratio to VPD was then considered under low and high levels of soil H₂O supply, with a set arbitrarily at 1.8 and 7.2, respectively. The C_i/C_a response to growth temperature was assessed under low and high levels of soil N supply, with b set arbitrarily at 0.0075 and 0.03, respectively.

Testing the change in the balance between $V_{c_{max}}$ and g_s along environmental gradients

$V_{c_{max}}-g_s$ plots generated from theoretical simulations (see previous section) may be compared with corresponding plots obtained from the *Globamax* database to confirm the predictions of the least-cost theory. Specifically, the directionality of effects of one environmental variable at a time on the balance between biochemical and biophysical limitation of photosynthesis. Using *Globamax*, the effects of climate and soil variables on the change of slope in the $V_{c_{max}}-g_s$ relationships were quantified using the package ‘smatr’ (v3.4-8, R core team, 2020) and considering no intercept as expected from Eq. 7. Each environmental variable was transformed as necessary (D, SOM, AWC) to meet assumptions of normality and binned in equal classes of values prior to analysis.

Testing the effect of soil supply on the C_i/C_a ratio

The effects of soil conditions and their interaction with climate on the variation in C_i/C_a ratios were quantified using both *Globamax* and *Glob13C* datasets from a series of four mixed regression models. Model 1 considered the unique effect of climate with the three climatic variables from least-cost theory (VPD, growth temperature and elevation, Prentice et al., 2014). Model 2 considered the unique effect of soil using a stepwise procedure approach to select the model with the best combination of explanatory variables based on Akaike information criterion (AICc,

‘MuMIn’ v1.43.6, R core team, 2020). Contrary to Model 1 that used an *a priori* approach for the choice of explanatory variables based on recent advances in climate-vegetation modelling (Wang et al 2017b), soil-vegetation modelling is not sufficiently theoretically grounded to specify a minimal set of explanatory variables in Model 2. Models 3 and 4 considered the additive and interactive effects of the combination of both climate and soil variables that were selected in models 1 and 2, respectively. Model 3 quantified the additional explanatory power of soils over climate (or climate over soils) for global C_i/C_a variation. Model 4 tested if the impact of the soil variables on the C_i/C_a ratio depended on the state of climate variables, and vice versa. In all models, soil and climate variables were treated as fixed effects while site and species were considered as random intercept terms. The C_i/C_a ratio was log-transformed. Other transformations (e.g. logit) and other regression models (e.g. generalised regression with a beta distribution) were previously tested but either did not satisfy regression assumption rules or were less powerful to reproduce posterior distributions. The site and species effects accounted for the hierarchical and unbalanced structure in the sampling design (different number of samples / species between sites). Models were fitted using the R package ‘lme4’ (v1.1-21) and adjusted r^2 values were calculated following Warton et al. (2004). All regression models fulfilled assumptions of normality, independence, and homoscedasticity (see also posterior distribution of models in Fig. S2).

Extrapolating the effect of soil supply on the C_i/C_a ratio worldwide

We calculated C_i/C_a ratios at global scale at a 10 arc-min resolution considering the unique effect of climate, then soil and the combined effect of climate and soils using the parameters of mixed effect models 1 and 4 and where C_i/C_a were calculated from Eq. 2. Climate and soil variables were extracted using CRU CL v.2 and *soilgrids* datasets for each pixel. Then, for each pixel we calculated the C_i/C_a ratio difference between models 4 and 1 to better visualise where the soil-climate interactive effect was the most likely to modulate the C_i/C_a ratio. C_i/C_a ratios at global scale are available as geotiff file (see Fig. S3 for details).

Results

Predictions from the least-cost theory for photosynthesis

In theory and under a nitrogen/water cost ratio of 1/240 ('Standard' scenario), photosynthetic C_i/C_a ratios decrease exponentially with increasing VPD (Fig. 1a; grey thin curve). The C_i/C_a ratio decrease was steeper at a higher water cost (Fig. 1a, red thick curve), as in low temperature environments where water viscosity increases or in sandy soils where soil water retention is low. A similar pattern was observed when N cost was lower (e.g. higher temperature, blue dotted curve) or at higher N supply (e.g. higher soil nutrient bioavailability) (Fig. 1a), which is as expected, since water and nitrogen are considered as substitutable resources in the theory. As VPD and the nitrogen/water cost ratio decreased, plants are predicted to operate at lower C_i/C_a at a given g_s , both through higher N_{area} and higher V_{cmax} (Fig. 1c). In contrast, the decrease of the C_i/C_a ratio with VPD was smoother with higher nitrogen/water cost ratio and led to plants operating at higher g_s values at a given V_{cmax} (Fig. 1a, 1d, blue dotted curve).

The C_i/C_a ratio decreased with declining mean annual temperature (Fig. 1b, 'standard' scenario), which is expected as the affinity of Rubisco for CO_2 vs O_2 increases (decreasing N cost), while the viscosity of water decreases (increasing water cost). At low temperature, plants were expected to operate at high V_{cmax} at a given g_s . Under low water supply or high N supply (Fig. 1b, red thick curve), C_i/C_a ratio declined more rapidly than the standard scenario leading to higher V_{cmax}/g_s ratio (Fig. 1d), while the opposite trait syndrome occurred under high water supply or low N supply (Fig. 1b, d blue dotted curve).

From this theoretical approach, we predict that:

- Soil variables that increase N supply, i.e. decrease the unit cost of carboxylation, will have a negative impact on the C_i/C_a ratio; while ones that increase H_2O supply, i.e. decrease the unit cost of water transport, will have a positive impact.
- Variation in soil supply of resources will have a stronger impact on the C_i/C_a ratio when the climate costs are high. Thus, in arid conditions, soil water holding capacity will play a key role in the variation of C_i/C_a .

- As H₂O and N are considered to be substitutable resources, the cost related to one resource can be alleviated by increased supply of the other.

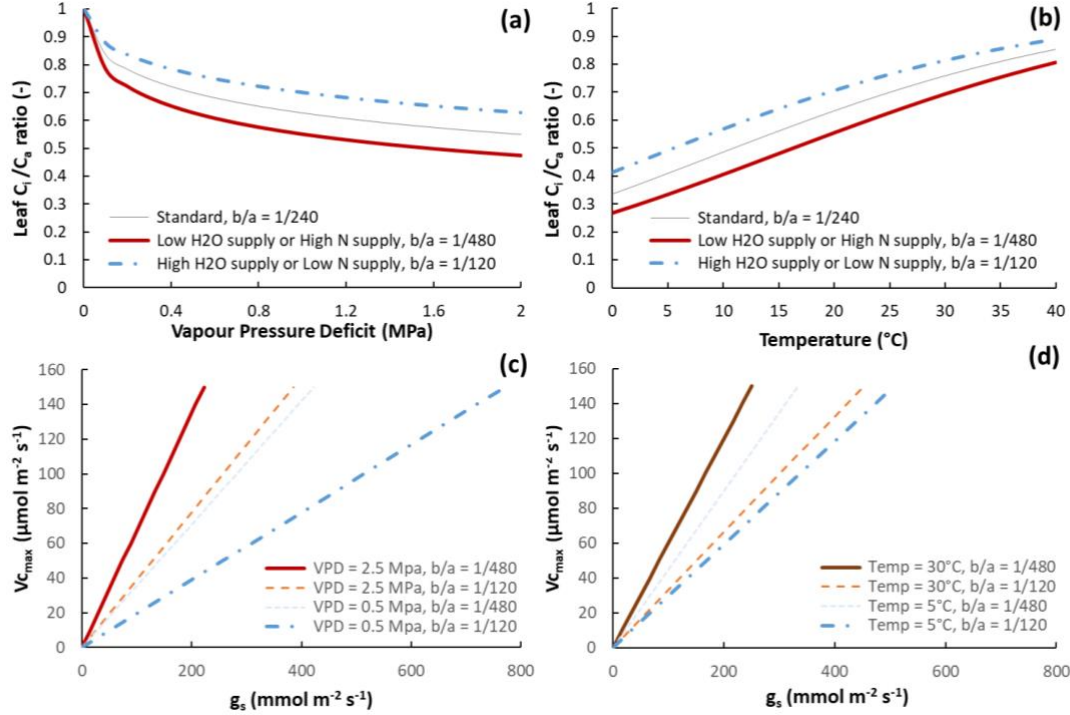


Figure 1 : Theoretical plots based on the least-cost theory (Eq. 5) simulating the variation of the leaf C_i/C_a ratio (a and b) and the V_{cmax} - g_s slope (c and d). The figure shows the response to vapor pressure deficit and growth mean annual temperature under potential low and high levels of soil water or nitrogen supply. Standard scenario in panels a and b correspond to the ratio of nitrogen to water costs of $b/a = 1/240$. Low H₂O supply or high N supply were simulated using the ratio $b/a = 1/480$, while high H₂O supply or low N supply were simulated with $b/a = 1/120$.

Effect of environmental variables on the balance between carboxylation vs transpiration processes – *Globamax* dataset

As predicted by the theory (Fig. 1c, d), we typically observed steeper V_{cmax} - g_s slopes at sites with higher vapour pressure deficit, lower growing-season temperature, and higher elevation (Fig. 2a-c). The effect of soil pH was also remarkably clear. We observed steeper V_{cmax} - g_s slopes at sites with higher soil pH (Fig. 2d). There was some tendency for higher values of silt content and soil depth to be associated with steeper V_{cmax} - g_s slopes (Fig. 2d, e), but these effects were less consistent than for other variables.

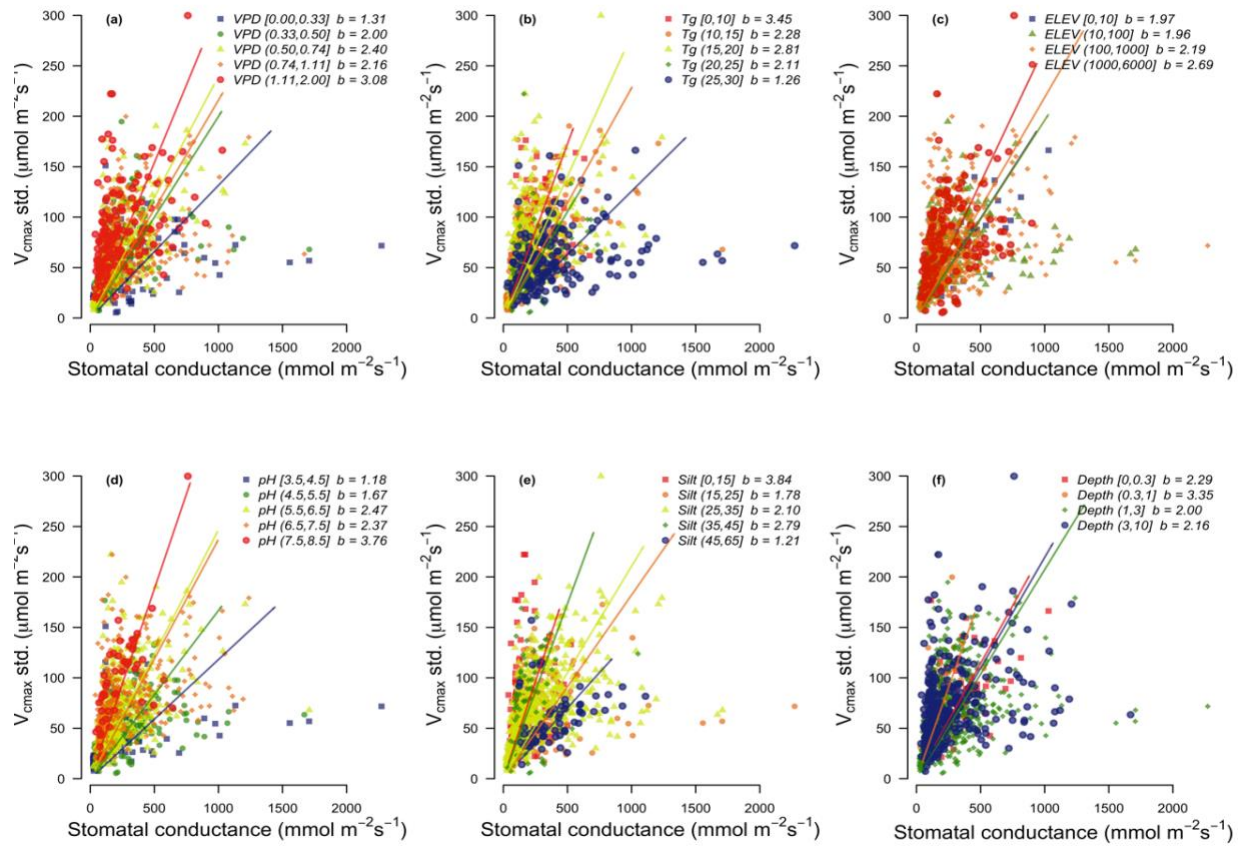


Figure 2: Relationships between carboxylation capacity (V_{cmax}) at standard leaf temperature of 25°C and stomatal conductance to H_2O ($n = 927$) with data classed by climatic and edaphic variables: vapour pressure deficit (A), growth temperature (B), elevation (C), soil pH- H_2O (D), soil silt content (E) and soil depth (F). Fitted lines correspond to standard major axis regressions with intercept set to zero, as logically required by least-cost theory. Statistics for regressions: Likelihood ratio statistic (A) = 153, (B) = 186, (C) = 48, (D) = 153, (E) = 186, (F) = 48. Slope values reported in the figure were multiplied by ten.

Figure 3 shows that the modulation of leaf N_{area} across environmental gradients followed similar patterns to that for V_{cmax} . This was expected, as the theory considers N as the key resource supporting carboxylation capacity (Wright et al., 2003). We also investigated whether shifts in N_{area} - g_s slopes were related to leaf morphology as indexed by LMA. Figure S4 shows that variation in leaf morphology contributed partially to variation in N_{area} .

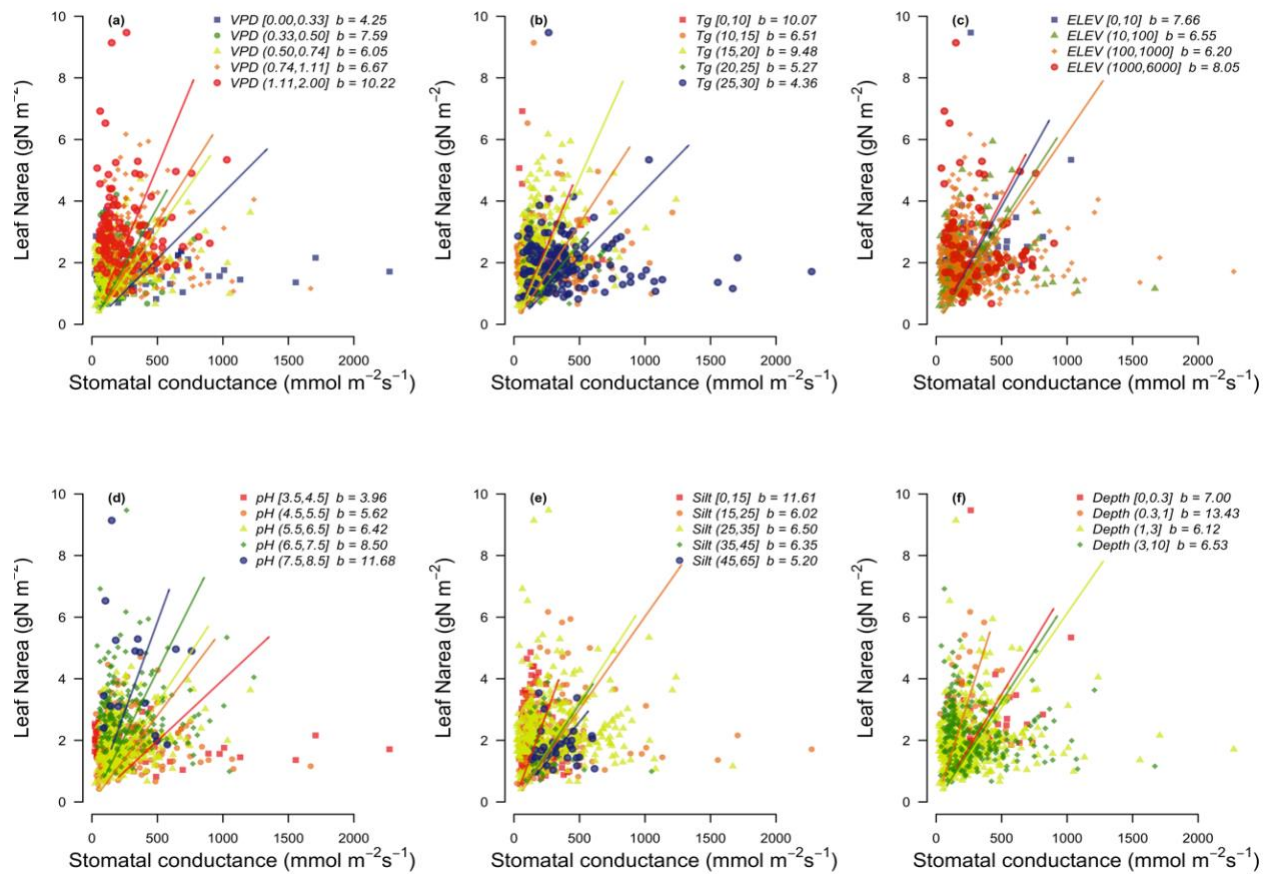


Figure 3: Relationships between leaf nitrogen content per leaf area and stomatal conductance to H₂O ($n = 732$) with data classed by climatic and edaphic variables: vapour pressure deficit (A), growth temperature (B), elevation (C), soil pH-H₂O (D), soil silt content (E) and soil depth (F). Fitted lines correspond to standard major axis regressions with intercept set to zero. Likelihood ratio statistic (A) = 79, (B) = 137, (C) = 13, (D) = 69, (E) = 78, (F) = 63; For the sake of clarity, slope values reported in the figure were multiplied by 10^3 .

Worldwide variation in the leaf C_i/C_a ratio – *Glob13C* and *Globamax* dataset

For the *Glob13C* dataset, the regression model using the key climate variables from least-cost theory (T_{growth} , D, elevation; Wang et al., 2017a, b) explained 41% of the variation in C_i/C_a (Table 1, r^2 is for fixed effects, here and thereafter). For soils, the stepwise soil regression model with lowest AICc selected three soil variables from among nine (see Edaphic variables section) and explained 46% of the C_i/C_a variation. The chosen variables were soil pH, absolute soil depth and

soil silt content. Increasing soil pH and depth decreased the C_i/C_a ratio, while higher soil silt content increased C_i/C_a (Table 1).

While a climate-soil additive model notably improved explanatory power for C_i/C_a ($r^2 = 51\%$, $\Delta AICc = 17$), a stronger result again was achieved by considering interactions between soil and climate variables ($r^2 = 56\%$; $\Delta AICc = 0$, Table 1). Posterior distributions revealed a range of differences (-0.04 to 0.08) in the prediction of C_i/C_a between additive climate and climate-soil interaction models (Fig. S2). In the interactive model, soil variables had significant additive and interactive effects with climate (Table 1). Soil pH negatively impacted the C_i/C_a ratio both additively and interactively with VPD (Table 1). As VPD increased, soil pH showed an increasing negative impact on the C_i/C_a ratio (Figs. 4a, 5). Soil absolute depth showed a significant interaction with VPD (Table 1), with an increasing positive impact on the C_i/C_a ratio with increasing VPD (Fig. 4c, Fig. S5c). Finally, soil silt content showed significant interactions with both VPD and temperature (Table 1). With increasing silt content, the C_i/C_a ratio decreased under low VPD and high temperature and increased under high VPD and low temperature (Fig. 4b, d, Fig. S5b, d).

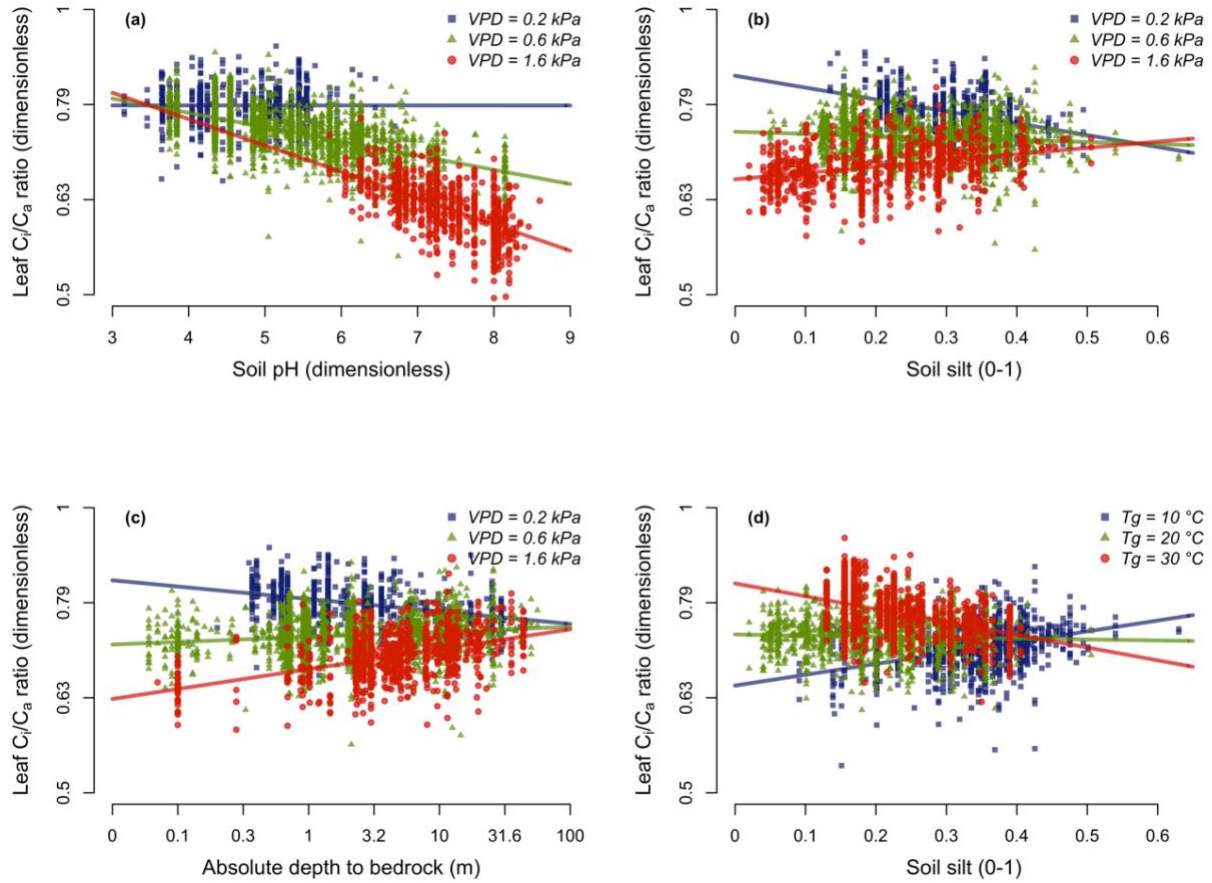


Figure 4: Relationships between leaf C_i/C_a ratio and key soil variables, considered at different levels of key climate variables. Panels A-C consider the effects of soil pH, soil silt content and absolute depth to bedrock on leaf C_i/C_a ratio at three levels of vapour pressure deficit (VPD) while panel D consider the effect of soil silt at three levels of growth temperature. The plots correspond to conditional plots resulting from the interactive factors in multiple mixed regression models presented in Table 1. This means that all factors of the regression are kept constant at the median values of the explanatory variables, except the ones involved in the presented relationship. Leaf C_i/C_a ratio and VPD were log-transformed.

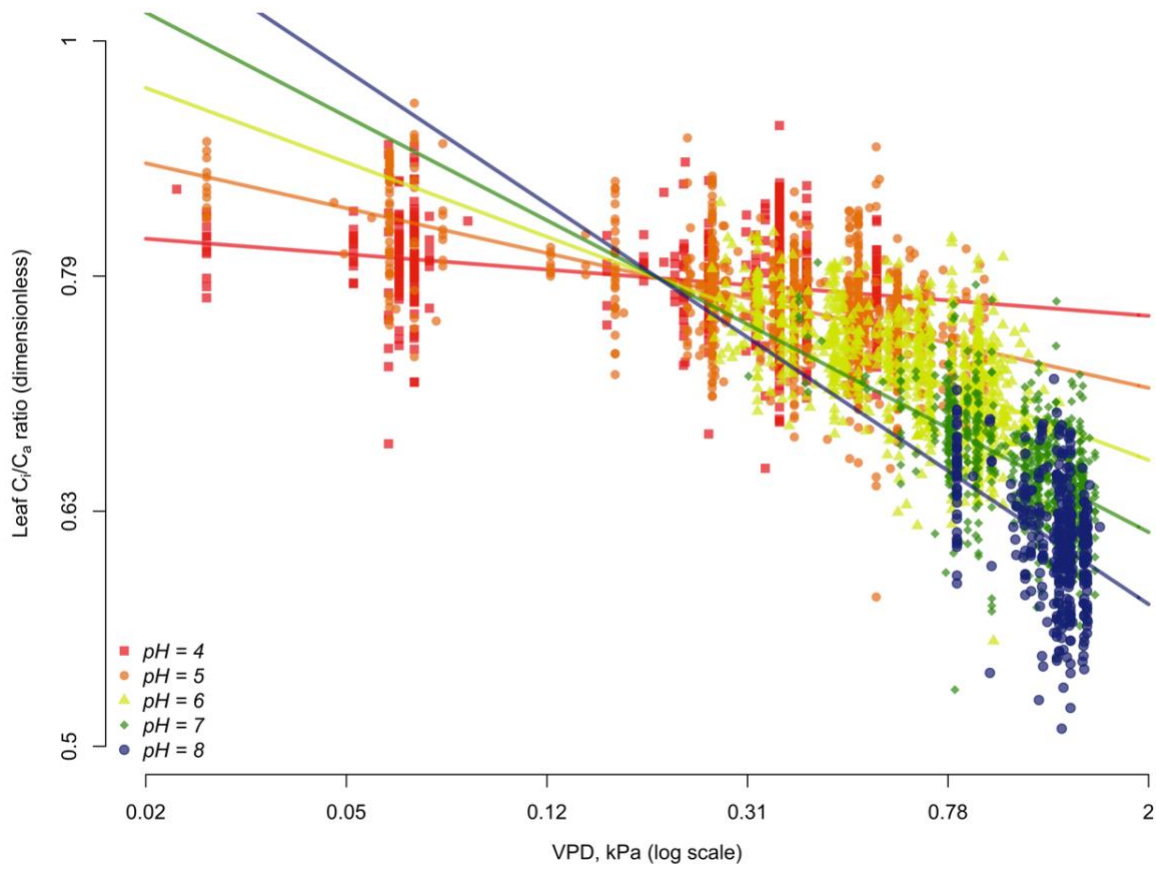


Figure 5: Relationships between leaf C_i/C_a ratio and site climate considering different levels of soil pH.

Similar results were obtained when estimating C_i/C_a based on a $\Delta^{13}\text{C}$ equation that describes the isotope effects of mesophyll conductance and photorespiration more explicitly (Eq. 3b) rather than lumped into a fixed intra-leaf fractionation factor b' (Eq. 2), but with higher explanatory power (up to 64%; Table 1). From the *Globamax* dataset, which considered instantaneous estimates of C_i/C_a rather than time-integrated estimates as in the *Glob13C* dataset, qualitatively similar trends were observed. That is, climate and soil variables significantly interacted to explain variation in C_i/C_a . However, the explanatory power in all of these regression models for *Globamax* was substantially lower than the equivalent analyses of *Glob13C* (Table 1; r^2 up to 0.24).

	<i>GLOB13C</i>						<i>GLOBAMAX</i>		
	C_i/C_a ratio (Eq. 2)			C_i/C_a ratio (Eq. 3b)			C_i/C_a ratio		
	Coeff	SE	<i>t</i>	Coeff	SE	<i>t</i>	Coeff	SE	<i>t</i>
Climate model									
Intercept	-2.16·10 ⁻¹	3.56·10 ⁻³	-60	-8.63·10 ⁻²	9.80·10 ⁻⁴	-88	-1.58·10 ⁻¹	1.006·10 ⁻²	-16
T _{growth}	8.17·10 ⁻⁴	2.89·10 ⁻⁴	3	8.41·10 ⁻⁴	7.93·10 ⁻⁵	11	2.32·10 ⁻³	7.97·10 ⁻⁴	3
VPD	-3.85·10 ⁻²	2.48·10 ⁻³	-16	-1.11·10 ⁻²	6.77·10 ⁻⁴	-16	-2.54·10 ⁻²	6.82·10 ⁻³	-4
Elevation	-1.72·10 ⁻²	2.23·10 ⁻³	-7	-4.48·10 ⁻³	6.39·10 ⁻⁴	-7	-	-	-
Whole	<i>r</i> ² = 0.41	ΔAIC = 98		<i>r</i> ² = 0.52	ΔAIC = 77		<i>r</i> ² = 0.08	ΔAIC = 18	
Soil model									
Intercept	-5.72·10 ⁻²	1.15·10 ⁻²	-5	-3.81·10 ⁻²	3.43·10 ⁻³	-11	-6.72·10 ⁻²	4.46·10 ⁻²	-1.5
pH	-2.75·10 ⁻²	1.69·10 ⁻³	-16	-8.19·10 ⁻³	5.04·10 ⁻³	-16	-2.48·10 ⁻²	4.52·10 ⁻³	-5.5
Silt	7.39·10 ⁻²	1.63·10 ⁻²	5	5.69·10 ⁻⁴	4.80·10 ⁻³	1	1.23·10 ⁻³	5.17·10 ⁻⁴	2.4
Depth	-2.32·10 ⁻²	3.06·10 ⁻⁴	-8	-7.54·10 ⁻³	9.14·10 ⁻⁴	-8	-	-	-
Whole	<i>r</i> ² = 0.46	ΔAIC = 49		<i>r</i> ² = 0.49	ΔAIC = 122		<i>r</i> ² = 0.17	ΔAIC = 13	
Climate - Soil additive model									
Intercept	-8.22·10 ⁻²	1.53·10 ⁻²	-5	-4.89·10 ⁻²	4.23·10 ⁻³	-11	-9.26·10 ⁻²	5.51·10 ⁻²	0.09
T _{growth}	1.14·10 ⁻³	3.03·10 ⁻⁴	4	8.25·10 ⁻⁴	8.40·10 ⁻⁵	11	2.39·10 ⁻³	8.51·10 ⁻⁴	0
VPD	-9.49·10 ⁻³	3.54·10 ⁻³	-3	-3.22·10 ⁻³	9.72·10 ⁻⁴	-3	-7.06·10 ⁻³	8.82·10 ⁻³	0.4
Elevation	-1.03·10 ⁻¹	1.18·10 ⁻¹	-1	-4.52·10 ⁻³	8.46·10 ⁻⁴	-5	2.24·10 ⁻⁶	7.57·10 ⁻⁶	0.7
pH	-2.32·10 ⁻²	2.33·10 ⁻³	-10	-6.36·10 ⁻³	6.51·10 ⁻⁴	-10	-1.63·10 ⁻²	6.43·10 ⁻³	0.01
Silt	9.25·10 ⁻²	1.88·10 ⁻²	5	2.17·10 ⁻²	5.17·10 ⁻³	4	1.60·10 ⁻³	5.40·10 ⁻⁴	0
Depth	8.50·10 ⁻³	1.18·10 ⁻²	1	2.99·10 ⁻⁴	1.21·10 ⁻³	1	3.16·10 ⁻⁴	1.06·10 ⁻²	1
Whole	<i>r</i> ² = 0.51	ΔAIC = 17		<i>r</i> ² = 0.59	ΔAIC = 20		<i>r</i> ² = 0.16	ΔAIC = 16	
Climate - Soil interactive model									
Intercept	-1.08·10 ⁻¹	1.55·10 ⁻²	-1	-4.48·10 ⁻²	4.23·10 ⁻³	-11	-1.17·10 ⁻¹	8.74·10 ⁻²	-1
T _{growth}	5.37·10 ⁻³	8.42·10 ⁻⁴	6	2.07·10 ⁻³	2.31·10 ⁻⁴	9	1.09·10 ⁻²	4.48·10 ⁻³	2
VPD	1.89·10 ⁻²	1.47·10 ⁻²	1	1.91·10 ⁻³	4.02·10 ⁻³	1	-6.86·10 ⁻²	5.44·10 ⁻²	-1
Elevation	-1.79·10 ⁻²	2.98·10 ⁻³	-6	-4.70·10 ⁻³	8.16·10 ⁻⁴	-6	1.001·10 ⁻⁴	5.56·10 ⁻⁵	2
pH	-2.13·10 ⁻²	2.23·10 ⁻³	-9	-5.81·10 ⁻³	6.23·10 ⁻⁴	-9	-1.70·10 ⁻²	9.20·10 ⁻³	-2
Silt	-2.73·10 ⁻²	3.19·10 ⁻²	-1	-1.10·10 ⁻²	8.70·10 ⁻³	-1	3.002·10 ⁻³	6.79·10 ⁻⁴	4
Depth	1.25·10 ⁻²	4.84·10 ⁻³	3	3.52·10 ⁻³	1.32·10 ⁻³	3	2.91·10 ⁻⁴	1.84·10 ⁻²	0
VPD*pH	-1.34·10 ⁻²	2.58·10 ⁻³	-5	-3.32·10 ⁻³	7.06·10 ⁻⁴	-5	-1.72·10 ⁻²	8.79·10 ⁻³	-2
VPD*Silt	8.83·10 ⁻²	2.50·10 ⁻²	4	2.69·10 ⁻²	6.81·10 ⁻³	4	2.31·10 ⁻³	6.99·10 ⁻⁴	3
VPD*Depth	1.65·10 ⁻³	3.94·10 ⁻⁴	4	4.89·10 ⁻³	1.08·10 ⁻³	5	2.90·10 ⁻²	1.52·10 ⁻²	2
T _g *Silt	-1.24·10 ⁻²	2.64·10 ⁻³	-5	-3.55·10 ⁻³	7.22·10 ⁻⁴	-5	-	-	-
T _g *Depth	-	-	-	-	-	-	-2.36·10 ⁻³	1.30·10 ⁻³	-2
Elev*pH	-	-	-	-	-	-	-1.46·10 ⁻⁵	8.96·10 ⁻⁶	-2
Whole	<i>r</i> ² = 0.56	ΔAIC = 0		<i>r</i> ² = 0.64	ΔAIC = 0		<i>r</i> ² = 0.24	ΔAIC = 0	

Table 1: Multiple mixed regression models to explain the variation of the leaf C_i/C_a ratios with climate (VPD: vapour pressure deficit; T_{growth} : growth temperature) and soil variables

characterising each site. The two first columns report the results from the *Glob13C* dataset ($n = 3645$) between 594 sites, where C_i/C_a ratio was calculated either from Eq. 2 or Eq. 3c. The third column report the result from the *Globamax* dataset ($n = 1015$) between 153 sites. First and second models consider climate and soil variables alternatively, while the third and fourth models consider their additional and interactive effects, respectively. Model residuals only followed normal distributions after log-transformation of leaf C_i/C_a ratios (a logit transformation led to a strongly skewed distribution). In our mixed regression models, a t -value ≥ 2 indicated a significant effect. The ΔAIC represents the difference in AIC of each model in the set with respect to the best one. In the *Glob13C* dataset, leaf C_i/C_a ratio were calculated from the stable C isotope ratio of leaf dry matter following Eq. 2 and Eq. 3b), respectively. Site and species were considered as random factors. Climate variables were chosen and calculated following a theoretical and validated model described in Prentice et al. (2014). Vapor pressure deficit and growth temperature were calculated using monthly temperature and radiation extracted from the Climate Unit Research dataset (New et al 2002). Soil variables were extracted from the Soilgrids dataset at a 1 km resolution (Hengl et al 2015).

Worldwide projection of the soil-climate interactive model

The range of soil and climate variables encountered in *Globamax* and *Glob13C* were adequately representative of worldwide conditions (Fig. S6), allowing us to extrapolate our regression models to the global scale. Only cold sites (T_{growth} under 7.5°C ; 5.5% of the sites in the world against 2% in our data; Fig. S6) and silty sites (greater than 45%; 2.3% of the sites in the world against 1% in our data; Fig. S6) were under-represented in our datasets (Fig. 2b, 2e). Worldwide combinations of climate variables led to C_i/C_a varying between 0.5 and 1 based on the unique effect of climate in Model 1 (Fig. 6a), while the soil-climate interactive Model 4 and worldwide variable combination led to a range in C_i/C_a from 0.4 to 1 (Fig. 6b). Comparing results from the two projections resulted in C_i/C_a differences from -0.19 to 0.11 (ca. variation of -32% to 18%) (Fig. 6c). Positive differences, which indicated plants operating at higher C_i/C_a ratios than expected from climate alone, were observed in the tropics on highly weathered soils, including oxisols and ultisols (blue shades in Fig. 6c). As shown in Table S1, plants operating at very high g_s for a given $V_{c\text{max}}$ characterized these soils. In contrast, negative differences in Fig. 6c, which indicated plants operating at lower C_i/C_a ratios than expected from climate alone, followed an azonal geographic pattern with deviating values in areas including the Andes Cordillera, Sierra Madre and Rocky Mountains, Mediterranean and Caspian watersheds, the Namibia Desert and southern Australia (red shades in Fig. 6c).

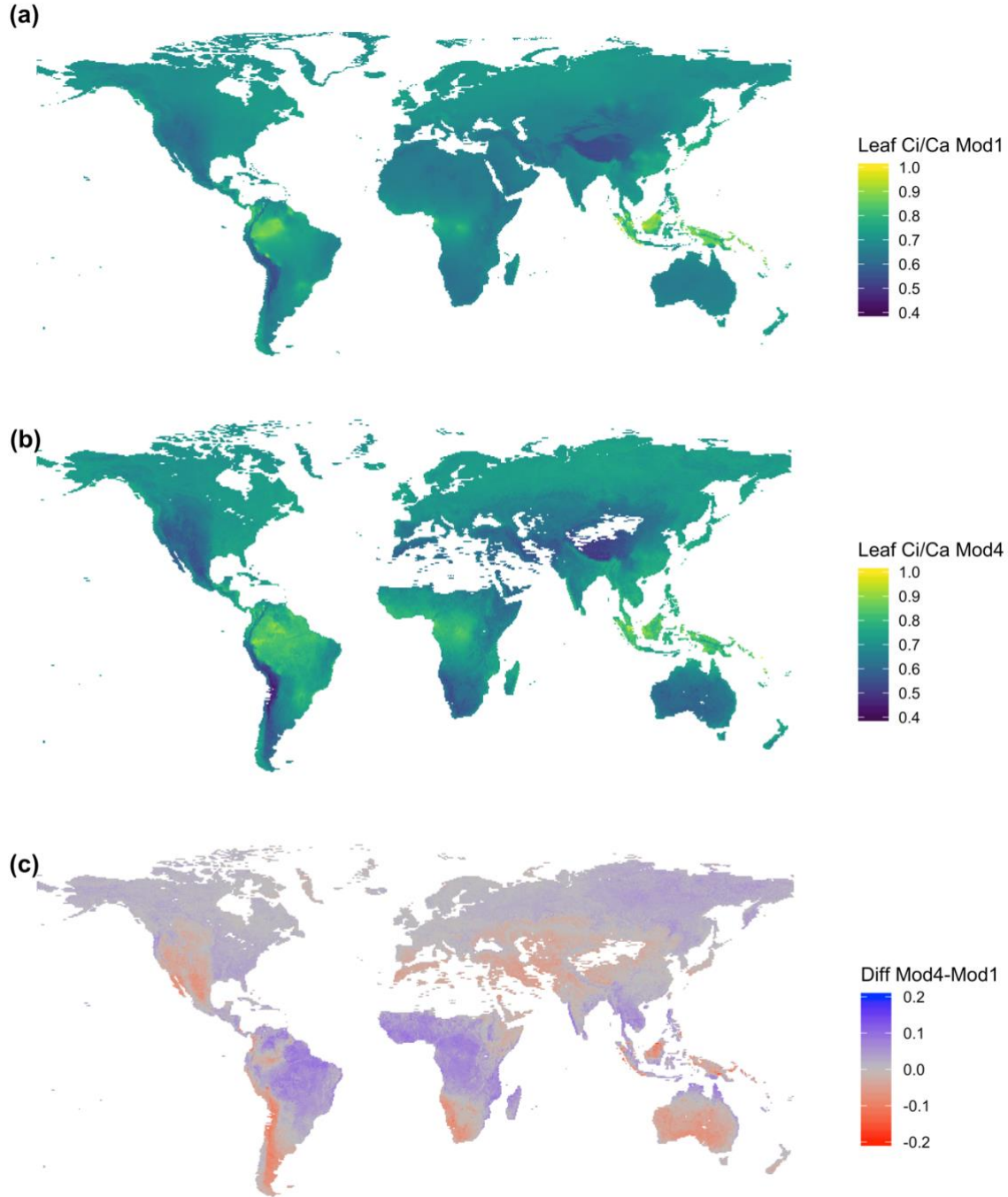


Figure 6: Projection of simulated C_i/C_a ratio at the global scale at 10 arc-minute resolution. The first map considers the unique effect of climate using climate data from CRU v2 as input variables into the mixed regression model 1 (see Table 1). The second map considers the interactive effect of soil and climate using soil data from soilgrids-v1 and CRU-v2 climate data as input variables into the mixed regression model 4. The third map considers the differences in C_i/C_a prediction

between model 4 and 1. The prediction is generated from the model where C_i/C_a is calculated according to equation 2.

Discussion

At the interface between the biochemical and biophysical limitations of photosynthesis, the leaf-internal CO_2 concentration of C_3 plants is a key variable both to understand the regulation of photosynthesis by the environment and to link the C, H_2O and N cycles from leaf to ecosystem scales. Here, we showed that a small set of environmental variables can be used to predict a substantial amount of variation in C_i/C_a ratio. This result confirms and extends previous studies at the global scale (Diefendorf et al., 2010; Wang et al., 2017 a, b; Cornwell et al., 2018). It shows that it is important to consider the interaction between soil and climate variables to improve both quantitative understanding and practical predictive ability for the C_i/C_a ratio. This result constitutes a natural extension of previous work concerning photosynthetic least-cost theory, which has been proposed as a framework to quantify changes in the carbon and water economy of leaves (Wright et al., 2003; Prentice et al., 2014; Wang et al., 2017b).

The least-cost theory as a framework to predict the interactive role of climate and soil on photosynthesis

Considering transpiration and carboxylation as the two central leaf capacities whose relative costs determine the C_i/C_a ratio, the theory predicts where the environmental conditions that regulate these costs will constrain the ratio. When H_2O is the more costly resource, it is expected that the most economical way to maximise photosynthesis is through increasing carboxylation (via greater relative N investment per unit leaf area) while operating at low C_i/C_a ratio. As expected from the theory, analyses of *Globamax* and *Glob13C* showed that plants possess higher N_{area} and V_{Cmax} and lower C_i/C_a at a given g_s under situations with high H_2O climatic demand (i.e. high VPD), low temperature and high elevation. Conversely, when carboxylation is the more expensive capacity to maintain, i.e. at high temperature and low elevation, we observed higher g_s and transpiration at a given V_{Cmax} and higher C_i/C_a ratio. To our knowledge, this is the first study analysing the global spatial patterns of the biochemical and biophysical limitations of photosynthesis, theoretically predicted, and validated by two independent datasets.

Among all environmental variables, variations in soil pH had the strongest impact on the balance between photosynthetic limitations (3.2-fold variation in $V_{\text{cmax-gs}}$ slope, Fig. 2d) and on the C_i/C_a ratio (when all environmental variables were scaled, it had the strongest absolute coefficient in the multiple regression models, leading up to +0.2 value in C_i/C_a difference from soil pH = 4 to 8 at high VPD). While climate modulates the cost of resources required for photosynthesis, soils modulate the provision of water and N to plants. Low rate of supply of a given soil resource can increase its unit cost, while a high rate supply of that resource can alleviate it. Soil pH in particular proved to be a strong edaphic driver, having an additive impact on the C_i/C_a ratio under most climatic conditions. We suggest that this can be explained through a decrease in the unit cost of N relative to that of H_2O as soil pH increases, and most likely through a decrease in the unit cost of carboxylation. Further work should explore the nature of this effect (see below), but this empirical finding echoes studies showing the positive impact of high soil pH on leaf N, V_{cmax} and leaf ^{13}C at both regional (Weitner et al., 2007; Viet et al., 2013) and global scales (Maire et al., 2015; Wang et al., 2017b; Cornwell et al., 2018; Smith et al., 2019). The pattern of reduced N unit cost with increasing soil pH is supported by the study of Atkin et al. (2013), who showed that leaf respiration at a given photosynthetic rate decreases on alkaline and more fertile soils.

Variation in the slope of the $V_{\text{cmax-gs}}$ relationships and C_i/C_a ratio was also influenced by soil silt content and depth. Both variables regulate the effective soil volume that can hold water (Hillel 1980; Tuzet et al., 2003). Overall, it seems that the ratio between the unit costs of N and H_2O decreased as both variables increased. This finding is consistent with the observed increase in leaf respiration at a given photosynthetic rate in plants experiencing water stress (Flexas et al., 2005; Galmes et al., 2007; Smith & Dukes 2018), which may occur more frequently in shallow and/or non-silty soils. However, the effects of soil silt content and depth were less clear for the balance between V_{cmax} and g_s than other environmental variables.

We show that the least-cost theory framework can provide parsimonious but accurate predictions regarding the joint and relative roles of transpiration *vs* carboxylation, H_2O *vs* N availability, and soil *vs* climate for leaf photosynthesis. Other theories consider optimization in leaf carbon uptake (e.g. Farquhar et al., 2002, Givnish 2002; Katul et al., 2010; Medlyn et al., 2011; Maire et al., 2012; Sperry et al., 2016; Dewar et al., 2018) but do not consider optimizing the

balance between hydraulic vs photosynthetic costs ensued from acquiring/utilizing both resources (but see Dewar et al., 2018 considering stomatal and non-stomatal limitations), which facilitates a wider range of predictions over environmental gradients .

When and where soil is important to modulate leaf-level photosynthesis

A key result of this study is that soil-climate interactions influence the leaf C_i/C_a ratio as shown in both the *Glob13C* and the *Globamax* datasets. As VPD and the unit cost for water increased, soil pH decreased the leaf C_i/C_a ratio more and more strongly. Theoretical prediction of the potential impact of soil N supply on the ratio of unit costs also showed the strongest effect at high climate cost (Fig. 1c, d). The tendency for species to operate under high VPD at lower C_i/C_a through lower g_s or higher $V_{cmax} - N_{area}$ has long been known (e.g. Field et al., 1983; Farquhar et al., 2002; Wright et al., 2003). Our results go further, suggesting that under arid conditions, higher soil pH enhances leaf nitrogen content, resulting in downstream increases of V_{cmax} and low C_i/C_a at a given g_s (Fig. 1-4). Under these conditions, the C_i/C_a ratio could change from 0.8 to less than 0.6 as soil pH varies from 4 to 8 (Fig. 4, 5). Given that soils in arid habitats are mostly alkaline (Slessarev et al., 2016), this pattern might be artefactual. However, acidic soils can locally occur in arid habitats (Slessarev et al., 2016), for instance over siliceous parent rock (e.g. granite, microgranite, rhyolite) as well as under vegetation patches. In addition, the global map showed a large area of lower C_i/C_a ratio than expected by only climate (red color in Fig. 6c), supporting a non-negligible impact of soils. Such a shift of photosynthetic strategy from low to high pH in arid habitats should be further explored experimentally.

Finally, we have emphasized the interactive effects of soil silt and soil depth with VPD and temperature. For instance, when climate constrains high H_2O unit cost relative to N unit costs (e.g. high D, low temperature), higher silt content or soil depth seems to increase available water content, increasing the C_i/C_a ratio. In contrast, when climatic conditions lead to high unit costs for N relative to H_2O unit costs (high temperature, low elevation, low D), higher silt content and depth seem help provide N, decreasing the C_i/C_a ratio (Fig. 4b-d). These findings are consistent with the dual role played by soils as suppliers of both water and nutrients (Hillel 1980, Brady 1990).

Developing the least-cost theory with soil properties

Through the least-cost theory, the C_i/C_a ratio can readily be interpreted in terms of the ratio $V_{c_{\max}}/g_s$ (see Eq. 8), the parameter ξ or the ratio b/a (N cost / H₂O cost, see Eq. 5). Most current ESMs simply prescribe different values of these parameters for each plant functional type. Our analysis shows that they should, instead, allow these parameters to adjust to growth conditions following the universal least-cost theory. An improved formulation of the cost factor ‘ a ’ can derive from recent studies that formalized the hydraulic cost/risk of delivering water from soil to leaves as an explicit set of equations that can be integrated into existing ESMs (e.g. Wolf et al., 2016 PNAS; Sperry et al., 2017 PCE; Stocker et al., 2020). As such it can include the impact of soil silt content on soil and leaf hydraulic potentials, transpiration rates, the cost of water uptake and transport by plants and ultimately, the leaf C_i/C_a ratio (e.g. Tuzet et al., 2003, Sinclair et al., 2005, Dewar et al., 2018). With respect to the cost factor ‘ b ’ of building photosynthetic capacity, some ESMs, for example PGEN (Friend, 1995) and CLM5 (Kennedy et al., 2019) apply an empirical moisture stress factor depressing $V_{c_{\max}}$ rather than g_s , and this approach has recently been formulated into g_s optimisation models (see Dewar et al., 2018). To our knowledge, there is however no explicit formulation about how soil fertility and especially soil pH can influence ‘ b ’.

In the least-cost framework soil pH likely impacts the unit cost of acquisition/utilization assimilating N and other soil nutrients to build up C fixation capacity. Here we consider some (direct and indirect) potential mechanisms from molecular to ecosystem scales (see Table S4 for details). A direct effect of soil pH on plant respiration, resulting from the cost required to maintain internal homeostasis of the cytosol, whose pH oscillates between 7 and 7.5 (Minocha & Minocha, 2005; Niena et al., 2019). Soil pH also mediates the availability of particular nutrients that can have specific roles in plant respiration. For instance, pH values below 4.5 solubilize manganese and aluminium, which can be toxic to plants thereby increasing respiration requirements for detoxification (Minocha & Minocha, 2005). On the other hand, pH values above 6.5 increase the soil availability of magnesium, which can increase biochemical photosynthetic capacities for a given leaf N (and P) content and, as a consequence, for a given respiration rate (Wang et al 2018). Soil pH also modifies the balance between ammonium and nitrate in the soil solution (Husson et al., 2013). There is a long history of experimental and theoretical studies exploring their respective impact on the respiratory cost both for N and H₂O resources (e.g. Raven 1985), but contradictory results impede clear conclusions: Table S4).

Moreover, soil pH influences the activity and diversity of soil micro-organisms (Fierer & Jackson 2006). High pH increases the extracellular activities of phenol oxidase and peroxidase (Sinsabaugh et al., 2008), thus increasing the bioavailability of soil N (Schimel & Bennett 2004). Soil pH can thus be expected to promote plant N capture and use for a given C investment in root structure and exudates, and ultimately the unit N cost.

Finally, soil pH could simply be a marker of the weathering stage of ecosystems. Highly weathered (oxisols, ultisols) and well-developed soils (as defined by Lin et al., 2011, alfisol, spodosol) exhibit low pH and poor supply of N and P (Vitousek et al., 2010). Consistently, we observed the lowest $V_{c_{max}}-g_s$ slope and the highest C_i/C_a ratio values in these environments (Table S1). These observations are also consistent with reduced $V_{c_{max}}$ (Niinemets et al., 1999; Kattge et al., 2009) and reduced N allocation to Rubisco (Warren & Adams, 2002) observed under P-limited conditions. Weathered soil types occur mainly in the very old plains of the American and African Tropics, which have been subject to little tectonic and glacial activity (Huston et al., 2012), leading to lower pH and higher C_i/C_a values relative to those expected due to climatic processes alone (Fig. 6c). In contrast, in the Indonesian tropics, lower than expected C_i/C_a values might at first be surprising - but this region is known to have both relatively recent mountain activity and weathering-protected properties leading to less weathered and higher pH soil (Hartmann et al., 2014; Hengl et al., 2017), hence lower leaf C_i/C_a ratios. Conversely, soils in the early weathering stages (e.g. inceptisols, aridisols, histosols, vertisols as well as mollisols and andisols described as fertile by the United States Department of Agriculture), the soil supply in N and P is expected to be the highest (Laliberté et al., 2012). On such soil types, we observed high $V_{c_{max}}-g_s$ slope and low C_i/C_a ratios; much lower than expected from climate alone.

Conclusion

The results presented here suggest a substantial global impact of soil properties on the factors that regulate leaf photosynthesis and C_i/C_a ratios in ecosystems, additional to (and interacting with) the effects of climate. As the global pattern of soil types is partly decoupled from that of climate, especially in the Anthropocene, we suggest that worthwhile improvements in modelling and monitoring primary production could be achieved by considering the important role of soil properties in regulating photosynthesis.

Acknowledgments

The research was supported by grants NSERC-Discovery (2016-05716), FRQNT-Nouveaux-Chercheurs (2017-NC-198009) to VM and JP, FRQNT-Regroupement Stratégique to VM, JP and SP; and Australian Research Council grant DP170103410 to IJW and ICP. ICP's contribution to this work has been supported by the European Research Council (ERC) under the European Union's Horizon 2020 research and innovation programme (grant agreement No: 787203 REALM). It is a contribution to the Imperial College initiative on Grand Challenges in Ecosystems and the Environment.

Authors Contribution

JP is studying for a Ph.D. on the subject of this article. IW, ICP, WH, VM and NS conceptualized the theory. JP and VM wrote the article. WC compiled the *Glob13C* dataset; VM and IW compiled the *Globamax* dataset. GE and SP contributed to the isotopic equations. Aw and LJL and all other authors commented and corrected on successive drafts.

References

- Atkin OK, Turnbull MH, Zaragoza-Castells J, Fyllas NM, Lloyd J, Meir P, and Griffin KL. 2013.** Light Inhibition of Leaf Respiration as Soil Fertility Declines along a Post-Glacial Chronosequence in New Zealand: An Analysis Using the Kok Method. *Plant and Soil* 367 (1–2): 163–82.
- Atkin OK, Bloomfield KJ, Reich PB, Tjoelker MG, Asner GP, Bonal D, Zaragoza-Castells J. 2015.** Global variability in leaf respiration in relation to climate, plant functional types and leaf traits. *New Phytologist*, **206**(2), 614–636.
- Ball JT, Woodrow IE, Berry JA. 1987.** A model predicting stomatal conductance and its contribution to the control of photosynthesis under different environmental conditions. In: *Progress in Photosynthesis Research* (ed. Biggins J), pp. 221–224. Martinus- Nijhoff Publishers, Dordrecht, the Netherlands.
- Batjes NH. 2012.** ISRIC-WISE derived soil properties on a 5 by 5 arc-minutes global grid (ver. 1.2). ISRIC Report 2012/01. ISRIC – World Soil Information, Wageningen. Available at: <http://www.isric.org>.
- Brady NC. 1990.** The nature and properties of soils. 10th editions. Editors: MacMillan Publishing Co., New York, 621 p, pp. 91-152.
- Bernacchi CJ, Singsaas EL, Pimentel C, Portis AR, Long SP. 2001.** Improved temperature response functions for models of Rubisco-limited photosynthesis. *Plant, Cell and Environment*, **24**, 253–259.
- Bünemann EK, Bongiorno G, Bai Z, Creamer RE, De Deyn G, de Goede R, Brussaard L. 2018.** Soil quality – A critical review. *Soil Biology and Biochemistry*, **120**, 105–125.
- Cernusak LA, Ubierna N, Winter K. 2013.** Environmental and Physiological Determinants of Carbon Isotope Discrimination in Terrestrial Plants, *New Phytologist*, **200** (4), 950–65. <https://doi.org/10.1111/nph.12423>.
- Chapin FS, Autumn K, Pugnaire FI. 1993.** Evolution of Suites of Traits in Response to Environmental Stress. *The American Naturalist*, **142**, 78–92.
- Cornwell WK, Wright IJ, Turner J, Maire V, Barbour M, Cernusak L, Dawson T, Ellsworth D, Farquhar G, Griffiths H et al. 2016.** A global dataset of leaf $\Delta^{13}\text{C}$ values. <https://doi.org/10.5281/zenodo.569501>

- Cornwell WK, Wright IJ, Turner J, Maire V, Barbour MM, Cernusak LA, Santiago LS. 2018.** Climate and soils together regulate photosynthetic carbon isotope discrimination within C3 plants worldwide. *Global Ecology and Biogeography*, **27(9)**, 1056–1067.
- Cowan IR, & Farquhar GD. 1977.** Stomatal function in relation to leaf metabolism and environment. *Symposia of the Society for Experimental Biology*, **31(I)**, 471–505.
- Cowan IR. 1986.** Economics of carbon fixation in higher plants. Cambridge University Press On the Economy of Plant Form and Function Edited by Thomas J. Givnish, 736 pp.
- Cramer W, & Prentice IC. 1988.** Simulation of regional soil moisture deficits on a European scale. *Norwegian Journal of Geography*, **42:2-3**, 149-151.
- Davis TW, Prentice IC, Stocker DB, Thomas RT, Whitley RJ, Wang H, Evans BJ, Gallego-Sala AV, Sykes MT, Cramer W. 2017.** Simple Process-Led Algorithms for Simulating Habitats (SPLASH v.1.0): Robust Indices of Radiation, Evapotranspiration and Plant-Available Moisture. *Geoscientific Model Development* 10 (2): **689–708**.
- Dewar R, Mauranten A, Mäkelä A, Hölttä T, Medlyn B, Vesala T. 2018.** New insights into the covariation of stomatal, mesophyll and hydraulic conductances from optimization models incorporating nonstomatal limitations to photosynthesis. *New Phytologist*, **217(2)**, 571–585.
- Diefendorf AF, Mueller KE, Wing SL, Koch PL, Freeman KH. 2010.** Global patterns in leaf ¹³C discrimination and implications for studies of past and future climate. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **107(13)**, 5738–5743.
- Dubois JB, Fiscus EL, Booker FL, Flowers MD, Reid CD. 2007.** Optimizing the statistical estimation of the parameters of the Farquhar – von Caemmerer – Berry model of photosynthesis. *New Phytologist*, **176(2)**, 402–414.
- Evans JR, Sharkey TD, Berry JA, Farquhar GD. 1986.** Carbon isotope discrimination measured concurrently with gas exchange to investigate CO₂ diffusion in leaves of higher plants. *Functional Plant Biology*, **13(2)**, 281-92.
- Farquhar GD, O'Leary MH, Berry JA. 1982.** On the Relationship Between Carbon Isotope Discrimination and the Intercellular Carbon Dioxide Concentration in Leaves. *Functional Plant Biology* **9**, 121-137.
- Farquhar GD, Buckley TN, Miller JM. 2002.** Optimal stomatal control in relation to leaf area and nitrogen content. *Silva Fennica*, **36(3)**, 625–637.

- Fernández-Martínez M, Vicca S, Janssens I, Sardans J, Luyssaert S, Campioli M, Peñuelas J. 2014.** Nutrient availability as the key regulator of global forest carbon balance. *Nature Climate Change*, **4**(June), 471–476.
- Field C, Merino J, Mooney HA. 1983.** Compromises between water-use efficiency and nitrogen-use in five species of California evergreens. *Oecologia*, **60**(3), 384–389.
- Field C, & Mooney HA. 1986.** The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants. In T. Givnish (ed) *On the Economy of Plant Form and Function*. Cambridge University Press. pp 25-55.
- Fierer N, & Jackson RB. 2006.** The diversity and biogeography of soil bacterial communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **103**(3), 626–631.
- Flexas J, Galmes J, Ribas-Carbo M, Medrano H. 2005.** The Effects of Water Stress on Plant Respiration. In *Plant Respiration: From Cell to Ecosystem*, Eds: Lambers, H. & Ribas-Carbo, M., Springer Netherlands, Dordrecht, 85-94.
- Franks PJ, & Farquhar GD. 1999.** A relationship between humidity response, growth form and photosynthetic operating point in C3 plants. *Plant, Cell and Environment* **22**, 1337–1349.
- Franks P, & Brodribb TJ. 2005.** Stomatal Control and Water Transport in the Xylem. In *Vascular Transport in Plants*, 69-89.
- Fyllas NM, Patiño S, Baker TR, Nardoto GB, Martinelli LA, Quesada CA, Lloyd J. 2009.** Basin-wide variations in foliar properties of Amazonian forest: phylogeny, soils and climate. *Biogeosciences*, **6**, 2677–2708.
- Gallego-Sala AV, Clark JM, House JI, Orr HG, Prentice IC, Smith P, Chapman SJ. 2010.** Bioclimatic envelope model of climate change impacts on blanket peatland distribution in Great Britain. *Climate Research*, **45**(1), 151–162.
- Galmés J, Ribas-Carbó M, Medrano H, Flexas J. 2007.** Response of leaf respiration to water stress in Mediterranean species with different growth forms. *Journal of Arid Environments*, **68**(2), 206–222.
- Givnish TJ. 1986.** Optimal stomatal conductance, allocation of energy between leaves and roots, and the marginal cost of transpiration. Cambridge University Press *On the Economy of Plant Form and Function* Edited by Thomas J. Givnish, 736 pp.

- Givnish TJ. 2002.** Adaptive significance of evergreen vs. deciduous leaves: solving the triple paradox. *Silva Fennica*, **36(3)**, 703-743.
- Hartmann J, Moosdorf N, Lauerwald R, Hinderer M, West AJ. 2014.** Global chemical weathering and associated P-release - The role of lithology, temperature and soil properties. *Chemical Geology*, **363**, 145-163.
- Hengl T, de Jesus JM, MacMillan R, Batjes NH, Heuvelink GBM, Ribeiro E, Gonzalez MR. 2014.** SoilGrids1km — Global Soil Information Based on Automated Mapping. *PLoS ONE*, **9(8)**, e105992.
- Hengl T, De Jesus JM, Heuvelink GBM, Gonzalez MR, Kilibarda M, Blagotić A, Kempen B. 2017.** SoilGrids250m: Global gridded soil information based on machine learning. *PLoS ONE* **12(2)**: e0169748. doi:10.1371/journal.pone.0169748.
- Hillel D. 1980.** Fundamentals of soil physics. Academic Press, Inc., New York.
- Husson O. 2013.** Redox potential (Eh) and pH as drivers of soil/plant/microorganism systems: A transdisciplinary overview pointing to integrative opportunities for agronomy. *Plant and Soil*, **362(1–2)**, 389–417.
- Huston MA, & Wolverton S. 2009.** The global distribution of net primary production: Resolving the paradox. *Ecological Monographs*, **79(3)**, 343–377.
- Jenny H. 1941.** Factors of Soil Formation A System of Quantitative Pedology. Dover Publications, New York, 281 p.
- Kattge J, Knorr W, Raddatz T, Wirth C. 2009.** Quantifying photosynthetic capacity and its relationship to leaf nitrogen content for global-scale terrestrial biosphere models. *Global Change Biology*, **15(4)**, 976–991.
- Katul G, Manzoni S, Palmroth S, Oren R. 2010.** A stomatal optimization theory to describe the effects of atmospheric CO₂ on leaf photosynthesis and transpiration. *Annals of botany*, **105(3)**, 431–442.
- Laing WA, Ogren WL, Hageman RH, 1974.** Regulation of soybean net photosynthetic CO₂ fixation by the interaction of CO₂, O₂, and ribulose 1,5-diphosphate carboxylase, *Plant Physiol.* **54**, 678e685.

- Laliberté E, Turner BL, Costes T, Pearse SJ, Wyrwoll KH, Zemunik G, Lambers H. 2012.** Experimental assessment of nutrient limitation along a 2-million-year dune chronosequence in the south-western Australia biodiversity hotspot. *Journal of Ecology*, **100**(3), 631–642.
- Leuning R. 1995.** A critical appraisal of a coupled stomatal–photosynthesis model for C3 plants. *Plant, Cell and Environment*, **18**, 339–357.
- Lin H. 2011.** Three Principles of Soil Change and Pedogenesis in Time and Space. *Soil Science Society of America Journal*, **75**(6), 2049.
- Linacre ET. 1968.** Estimating the net-radiation flux. *Agricultural Meteorology*, **5**, 49–63.
- Maire V, Martre P, Kattge J, Gastal F, Esser G, Fontaine S, Soussana JF. 2012.** The coordination of leaf photosynthesis links C and N fluxes in C3 plant species. *PLoS ONE*, **7**(6), e38345.
- Maire V, Wright IJ, Prentice IC, Batjes NH, Bhaskar R, van Bodegom PM, Santiago LS. 2015.** Global effects of soil and climate on leaf photosynthetic traits and rates. *Global Ecology and Biogeography*, **24**(6), 706–717.
- Medlyn BE, Duursma R, Eamus D, Ellsworth DS, Prentice C, Barton CVM, Wingate L. 2011.** Reconciling the optimal and empirical approaches to modelling stomatal conductance. *Global Change Biology*, **17**, 2134–2144.
- Minocha R & Minocha SC. 2005.** Effects of soil pH and aluminium on plant respiration. In *Plant Respiration: From Cell to Ecosystem*, Eds: Lambers, H. & Ribas-Carbo, M., Springer Netherlands, Dordrecht, 85–94.
- Neina D. 2019.** The role of soil pH in plant nutrition and soil remediation. *Applied and Environmental Soil Science*, **2019**, 5794869.
- Niinemets U, Tenhunen JD, Canta NR, Chaves MM, Faria T, Pereira JS, Reynolds JF. 1999.** Interactive effects of nitrogen and phosphorus on the acclimation potential of foliage photosynthetic properties of cork oak, *Quercus suber*, to elevated atmospheric CO₂ concentrations. *Global Change Biology*, **5**(4), 455–470.
- Onoda Y, Wright IJ, Evans JR, Hikosaka K, Kitajima K, Niinemets Ü, Poorter H, Tosens T, Westoby M. 2017.** Physiological and structural tradeoffs underlying the leaf economics spectrum. *New Phytologist*, **214**(4), 1447–1463.

- Prentice IC, Meng T, Wang H, Harrison SP, Ni J, Wang G. 2011.** Evidence of a Universal Scaling Relationship for Leaf CO₂ Drawdown along an Aridity Gradient. *New Phytologist* 190 (1): 169–80. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03579.x>.
- Prentice IC, Dong N, Gleason SM, Maire V, Wright IJ. 2014.** Balancing the costs of carbon gain and water transport: testing a new theoretical framework for plant functional ecology. *Ecology Letters*, 17(1), 82–91.
- Raupach MR. 2000.** Equilibrium evaporation and the convective boundary layer. *Boundary-Layer Meteorology*, 96: 107–141.
- Raven JA, Handley LL, Wollenweber B. 2004.** Plant nutrition and water use efficiency. Water use efficiency in plant biology (ed. by M.A. Bacon), pp. 171–197. CRC Press, Boca Raton, FL.
- Reich PB, Sendall KM, Stefanski A, Rich RL, Hobbie SE, Montgomery RA. 2018.** Effects of climate warming on photosynthesis in boreal tree species depend on soil moisture. *Nature*, 562(7726), 263–267.
- Roderick ML, & Berry SL. 2001.** Linking wood density with tree growth and environment: a theoretical analysis based on the motion of water. *New Phytologist*, 149, 473–485.
- Rowland L, Zaragoza-Castells J, Bloomfield KJ, Turnbull MH, Bonal D, Burban B, Meir P. 2017.** Scaling leaf respiration with nitrogen and phosphorus in tropical forests across two continents. *New Phytologist*, 214(3), 1064–1077.
- Schimel JP, & Bennett J. 2004.** Nitrogen mineralization: Challenges of a changing paradigm. *Ecology*, 85(3), 591–602.
- Shangguan W, Hengl T, Mendes de Jesus J, Yuan H, Dai Y. 2017.** Mapping the global depth to bedrock for land surface modeling. *Journal of Advances in Modeling Earth Systems*, 9(1), 65–88.
- Sinclair TR. 2005.** Theoretical analysis of soil and plant traits influencing daily plant water flux on drying soils. *Agronomy Journal*, 97(4), 1148–1152.
- Sinsabaugh RL, Lauber CL, Weintraub MN, Ahmed B, Allison SD, Crenshaw C, Zeglin LH. 2008.** Stoichiometry of soil enzyme activity at global scale. *Ecology Letters*, 11(11), 1252–1264.
- Slessarev EW, Lin Y, Bingham NL, Johnson JE, Dai Y, Schimel JP, Chadwick OA. 2016.** Water balance creates a threshold in soil pH at the global scale. *Nature*, 540(7634), 567–569.

- Smith NG, Pold G, Goranson C, Dukes JS. 2016.** Characterizing the drivers of seedling leaf gas exchange responses to warming and altered precipitation: indirect and direct effects, *AoB PLANTS*, Volume 8, plw066.
- Smith NG, and Dukes JS. 2018.** Drivers of leaf carbon exchange capacity across biomes at the continental scale. *Ecology*, **99**,1610-1620.
- Smith NG, Keenan TF, Prentice IC, Wang H, Wright IJ, Niinemets Ü, Zhou SX. 2019.** Global photosynthetic capacity is optimized to the environment. *Ecology Letters*, **22(3)**, 506–517.
- Sperry JS, Venturas MD, Anderegg WRL, Mencuccini M, Mackay DS, Wang Y, Love DM. 2016.** Predicting stomatal responses to the environment from the optimization of photosynthetic gain and hydraulic cost. *Plant, Cell & Environment*, **40**, 816–830.
- Stocker B, Wang H, Smith N, Harrison S, Keenan T, David Sandoval, Tyler Davis, Prentice IC. 2020.** P-Model v1.0: An Optimality-Based Light Use Efficiency Model for Simulating Ecosystem Gross Primary Production. *Geoscientific Model Development Discussions*, no. August: 1–59. <https://doi.org/10.5194/gmd-2019-200>.
- Truog E. 1947.** Soil reaction influence on availability of plant nutrients 1. *Soil Science Society of America Journal*, **11(C)**, 305-308.
- Tuzet A, Perrier A, Leuning R. 2003.** A coupled model of stomatal conductance, photosynthesis and transpiration. *Plant, Cell and Environment*, **26**, 1097–1117.
- Ubierna N, & Farquhar GD. 2014.** Advances in measurements and models of photosynthetic carbon isotope discrimination in C3 plants. *Plant, Cell and Environment*, **37(7)**, 1494–1498.
- Vicca S, Luyssaert S, Peñuelas J, Campioli M, Chapin FS, Ciais P, Janssens Ia. 2012.** Fertile forests produce biomass more efficiently. *Ecology Letters*, **15(6)**, 520–526.
- Viet HD, Kwak JH, Lee KHKS, Lim SS, Matsushima M, Chang SX, Choi WJ. 2013.** Foliar chemistry and tree ring $\delta^{13}\text{C}$ of *Pinus densiflora* in relation to tree growth along a soil pH gradient. *Plant and Soil*, **363(1–2)**, 101–112.
- Vitousek PM, Porder S, Houlton BZ, Chadwick OA. 2010.** Terrestrial phosphorus limitation : mechanisms , implications , and nitrogen - phosphorus interactions. *Ecological Applications*, **20(1)**, 5–15.
- Wang H, Prentice IC, Davis TW, Keenan TF, Wright IJ, Peng C. 2017a.** Photosynthetic responses to altitude: an explanation based on optimality principles. *New Phytologist*, **213(3)**, 976–982.

- Wang H, Prentice IC, Keenan TF, Davis TW, Wright IJ, Cornwell WK, Peng C. 2017b.** Towards a universal model for carbon dioxide uptake by plants. *Nature Plants*, **3(9)**, 734–741.
- Wang H, Prentice IC, Davis TW. 2014.** Biophysical constraints on gross primary production by the terrestrial biosphere. *Biogeosciences*, **11(2)**, 5987–6001. <https://doi.org/10.5194/bgd-11-3209-2014>
- Wang J, Wen X, Zhang X, Li S, Zhang DY. 2018.** Co-regulation of photosynthetic capacity by nitrogen, phosphorus and magnesium in a subtropical Karst forest in China. *Scientific Reports*, **8(1)**, 1–9.
- Warren CR, & Adams MA. 2002.** Phosphorus affects growth and partitioning of N to Rubisco in *P. Pinaster*. *New Phytology*, **22**, 11–19.
- Warren CR. 2004.** The photosynthetic limitation posed by internal conductance to CO₂ movement is increased by nutrient supply. *Journal of Experimental Botany*, **55(406)**, 2313–2321.
- Warton DI, Wright IJ, Falster DS, and Westoby M. 2005.** Bivariate Line-Fitting Methods for Allometry. *Biological Reviews* **81** (02): 259.
- Weitner A, Dupouey JL, Lefèvre Y, Bréda N, Badeau V, Ferhi A, Thimonier A. 2007.** Roles of soil chemistry and water availability in site-related delta(13)C variations in French beech forests. *Tree Physiology*, **27(7)**, 1043–1051.
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M. 2003.** Least-cost input mixtures of water and nitrogen for photosynthesis. *The American Naturalist*, **161(1)**, 98–111.

Supplementary materials

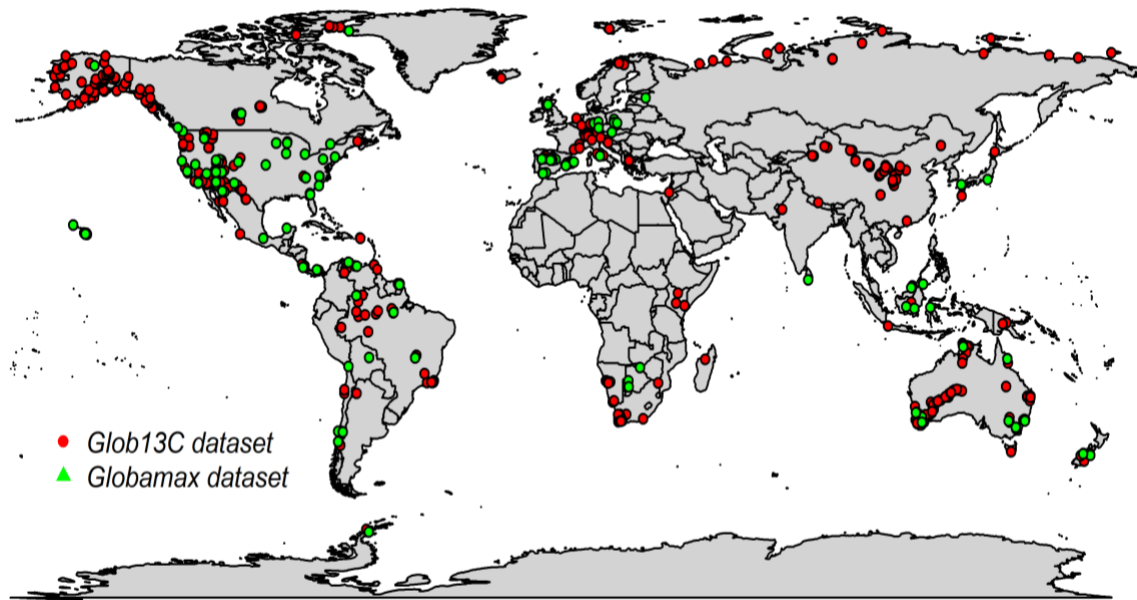


Figure S1 Worldwide map showing the locations of sites included in the *Globamax* (green dots) and *Glob13C* (red dots) datasets used in the study.

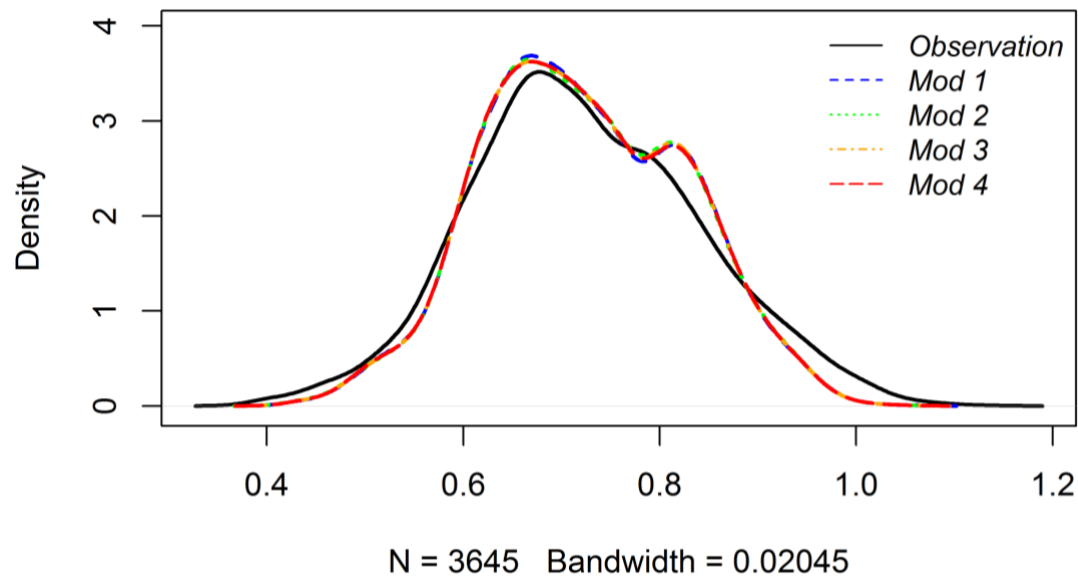
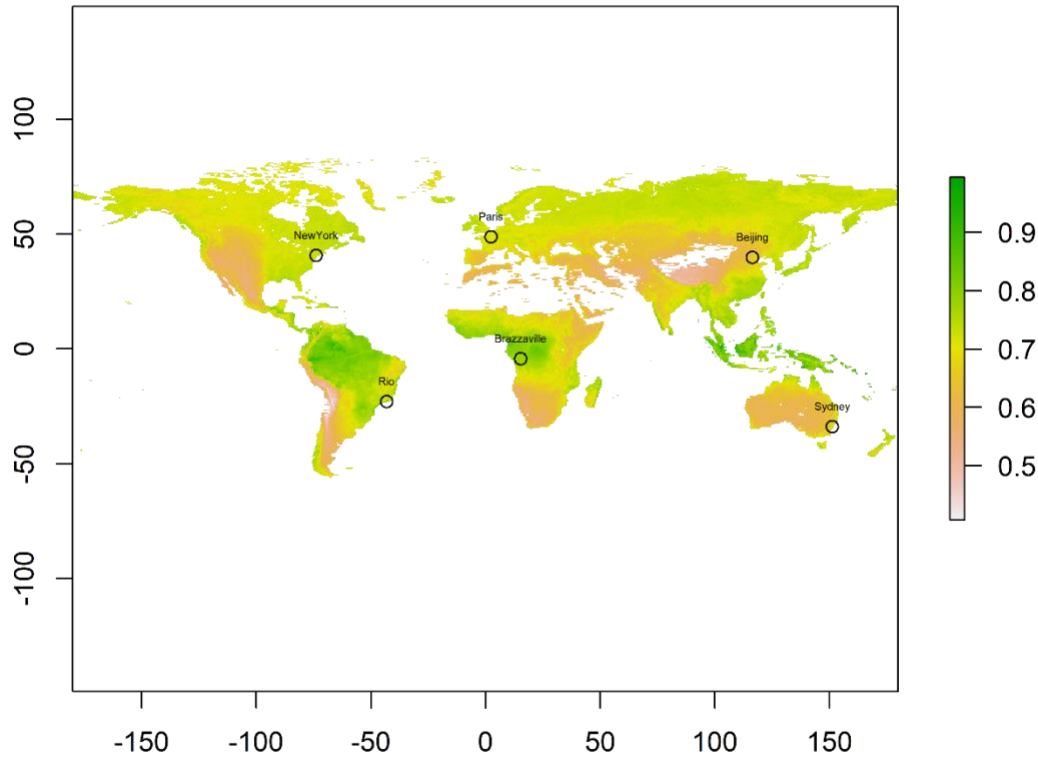


Figure S2: Posterior distribution models showing the fit between the observations of the C_i/C_a ratio from the *Glob13C* dataset and the predictions from four regression models. Model 1,2,3 and 4 considered the unique effect of climate, the unique effect of soil, the additive effect of soil and climate and the interactive effect of soil and climate, respectively (see table 1 for details).



Figs S3: Global prediction of the ratio C_i/C_a . Geotiff files are available as supplementary files. The files were produced using equations 2 and 3 to calculate C_i/C_a from the database *Glob13C*, regression model 4 to estimate interactive effect of climate and soil and worldwide climate (CRU) and soil (soilgrids) variables as new input to the model in order to estimate C_i/C_a ratio at 10' resolution at global scale. The package 'raster' (R core team, 2020) and the georeferencing system, + proj = longlat + datum = WGS84 + no_defs + ellps = WGS84, were used. The extent of the map is -180, 180, -90, 90 (xmin, xmax, ymin, ymax) +towgs84=0.0.0. We added the coordinates of some cities in the non-georeferenced image just for illustration purpose. Paris (48.864716; 2.349014), New York (40.730610; -73.935242), Sydney (-33.865143; 151.209900), Beijing (39.916668; 116.383331), Brazzaville (-4.26613; 15.28318), Rio de Janeiro (-22.908333; -43.196388).

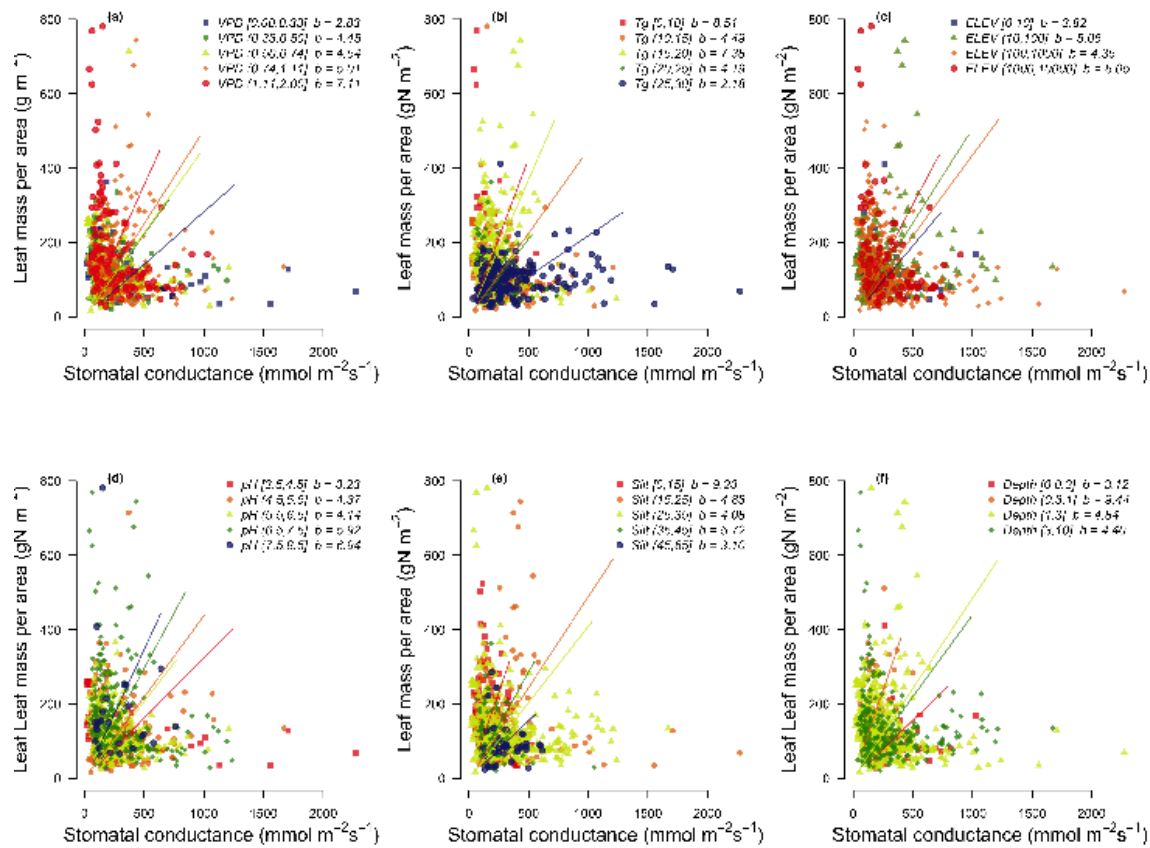
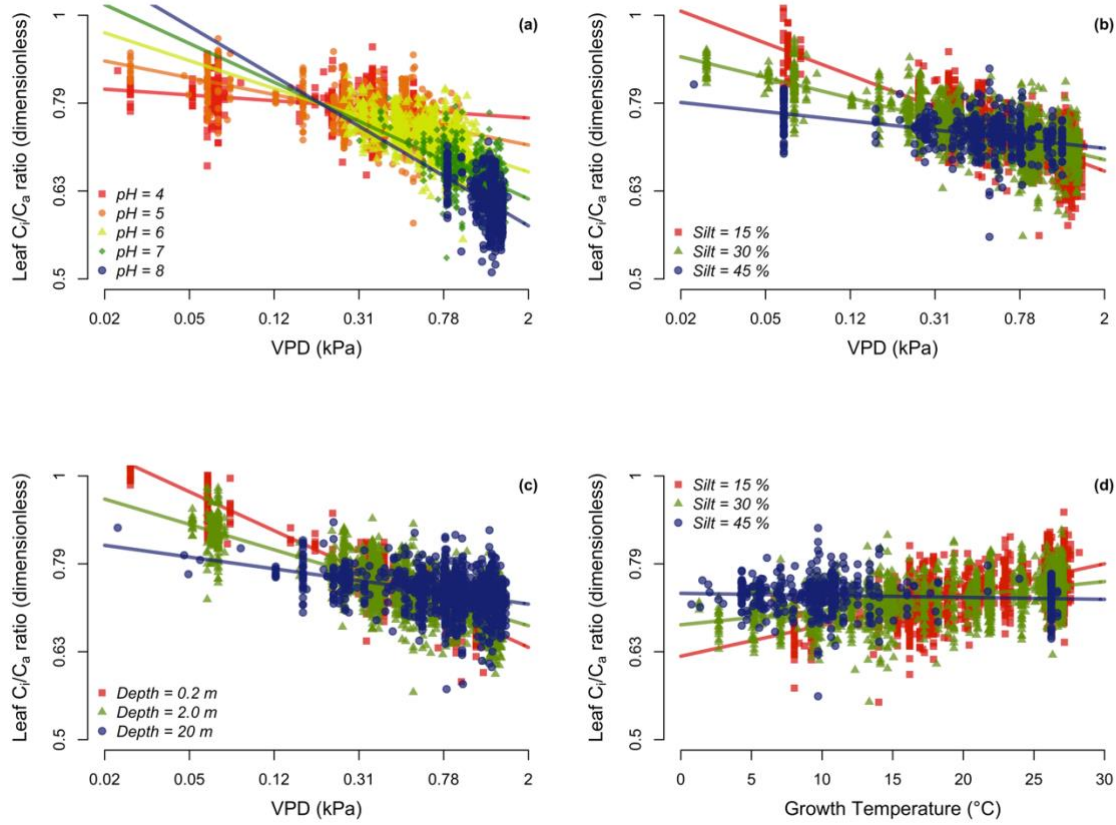


Figure S4: Relationships between leaf mass per area and stomatal conductance to H₂O ($n = 830$) with data classed by climatic and edaphic variables. Environmental classed variables are the vapour pressure deficit (A), growth temperature (B), elevation (C), soil pH (D), soil silt content (E) and soil depth (F). Fitting lines correspond to standard major axis regressions where the intercept is considered to zero. Statistics for sma regressions: Likelihood ratio statistic (A) = 66, (B) = 291, (C) = 18, (D) = 47, (E) = 118, (F) = 77; For the sake of clarity, slope values reported in the figure were multiplied by 10^1 .



Figure

S5: Relationships between leaf C_i/C_a ratio and climate explicative variables considering different levels of soil variables. Panels A-C consider the effects of VPD on the leaf C_i/C_a ratio at different levels of soil pH (A), soil silt content (B), absolute soil depth (C), while panel D consider the effect of growth temperature at three levels of soil silt content. The plots correspond to conditional plots resulting from the interactive factors of the multiple mixed regression presented in Table 1. This means that all factors of the regression are kept constant at the median values of the explicative variables, except the ones involved in the presented relationship. Leaf C_i/C_a ratio and VPD were log-transformed.

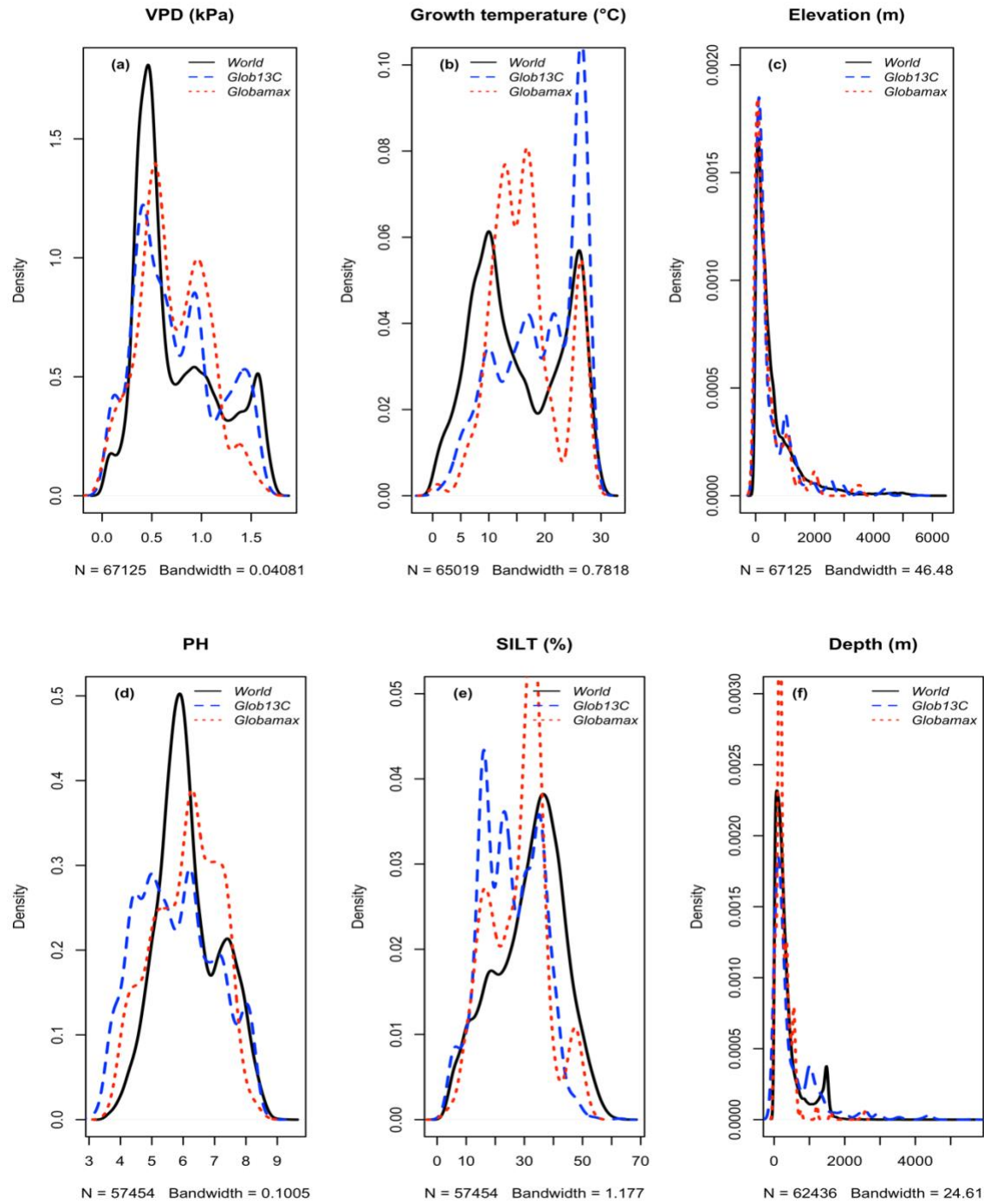


Figure S6: Distribution plots of predictive variables of the leaf C_i/C_a ratio in *Globamax* and *Glob13C* datasets and encountered on Earth.

Table S1 Testing the least-cost theory along the gradient of soil weathering based on soil USDA classification (see Fig. 2 in Lin 2011). The theory was tested on the variation in both the $V_{c_{max}-g_s}$ slope and the C_i/C_a ratio. As soil weathered from stage 0 to stage 2-3, we assumed that soil fertility in N first increases and then strongly decreases from stage 2-3 to stage 6, following classical dynamics in ecosystem dynamics (Vitousek 2010). Stage 0 of weathering (Entisol) is less predictable as soil is poorly evolved and likely poorly influences soil fertility and plant supply in H_2O and N. Along the soil weathering gradient, we expected a first increase in the $V_{c_{max}-g_s}$ slope, then a substantial decrease as the unit cost in N strongly decreases. The opposite syndrome was expected for the C_i/C_a ratio. $V_{c_{max}-g_s}$ slope variations were tested with the *Globamax* dataset and standard major axis regressions (Warton et al 2005), where the intercept is considered to zero, as established by the least-cost theory testing. C_i/C_a ratio variation was tested with mixed regression model considering soil type as fixed factor and site and species as random factors. Abbreviation: Al: Alfisol, An: Andisol, Ar: Aridisol, En: Entisol, Ge: Gelisol, Hi: Histosol, In: Inceptisol; Mo: Mollisol, Sp: Spodosol, Ul: Ultisol, Ve: Vertisol, Ox: Oxisol.

	Ox	Ul	Al	Sp	Mo	Hi	In	Ar	An	Ve	Ge	En
Weathering Stage	6	5	4	4	3	3	2	2	2	1	1	0
Soil (Globamax) pH	5.09	4.88	5.54	5.26	6.85	6.29	5.52	6.60	5.82	5.90	7.86	6.50
Soil (Glob13C) pH	4.65	5.18	5.40	5.34	6.83	-	5.33	7.27	6.37	7.18	5.99	6.59
<i>Globamax dataset</i>												
$V_{c_{max}-g_s}$ slope	0.115	0.208	0.230	0.269	0.277	0.353	0.320	0.304	0.581	0.316	0.404	0.192
Std error	0.018	0.022	0.021	0.070	0.034	0.084	0.050	0.031	0.078	0.053	0.060	0.034
r^2	0.49	0.78	0.64	0.85	0.66	0.82	0.81	0.76	0.93	0.99	0.96	0.69
n	150	108	256	15	156	10	24	97	15	5	10	81
<i>Likelihood ratio = 252</i>												
<i>Glob13C dataset</i>												
C_i/C_a ratio	0.795	0.783	0.715	0.718	0.643	-	0.726	0.603	0.633	0.636	0.720	0.633
Std error	0.013	0.010	0.012	0.011	0.007	-	0.009	0.010	0.015	0.034	0.014	0.006
n	578	733	320	144	489	-	294	246	82	12	63	683
$r^2 = 0.35$												

Table S2 Indirect effects of soil pH on plant metabolic processes and on the unit cost in nitrogen and water involved in the least-cost theory, and ultimately on the C_i/C_a ratio.

Indirect effect of an increase in soil pH	Impacts on plant physiology	Impact on photorespiration	Impact on water cost (a)	Impact on nutrient cost (b)	Impact on C_i / C_a ratio	Impact on $V_{c_{max}} / g_s$ slope	References
Higher soil fertility in many nutrients except above pH = 8.5 (Truog 1947)	Nutrient uptake operates at lower investment in root structure investment and root respiration.	-	-	negative	negative	positive	Schimel & Bennet 2004, Fernandez-Martinez et al 2014
Higher nutrition in Mg (Han et al 2011, 2012)	Higher $V_{c_{max}}$ for a given leaf N content. As dark respiration is closely related to leaf N, it should result higher $V_{c_{max}}$ for a given leaf respiration rate.	-	-	negative	negative	positive	Mg^{++} is an ion involved in the absorption of light photons, in the initial the photosynthetic electron flow and in the counter-ion transport in the light-dependent photosynthetic reactions as well as in enzymatic reactions of the Calvin cycle. Overall it is expected to tune biochemical processes of photosynthesis (Wang et al 2018).
Accumulation of micronutrients in leaf tissue as Mg, Ca, K, ... (Han et al 2011, 2012)	Increase in leaf osmotic potential. As such, we expect an impact on the water cost.	-	positive	-	negative	positive	Leaf osmotic potential is expected to facilitate the leaf area expansion and plant height. This may result in higher transpiration and higher hydraulic risk (Raab & Terry 1995; Andrews et al 2004).
Higher NO_3^-/NH_4^+ ratio (Pourbaix diagram, Marschner 1995; Husson 2013)	Higher respiration rate at high NO_3^-/NH_4^+ ratio.	-	negative	positive	positive	negative	NO_3^- needs to be reduced in NH_4^+ through an energetic reaction (Raven 1985; Raven & Farquhar 1990; Bloom et al 1992; Pate 1990; Cannell & Thornley 2000; Raven 2004a,b; Pfautsch et al 2009). However, some studies argue that NO_3^- is not necessarily more expensive than NH_4^+ at least in the long term when protein turnover dominates total costs (Peuke and Jeschke 1993, Zerihun et al 1998). Gorska (2008) found also lower intercept in $V_{c_{max}}-N_a$ relationship with NO_3^- compared with NH_4^+ .
Higher NO_3^-/NH_4^+ ratio (Pourbaix diagram, Marschner 1995; Husson 2013)	Lower photorespiration at high NO_3^-/NH_4^+ ratio because NADPH is used in nitrate assimilation.	negative	-	-	negative	positive	Zhu et al 2010; Guo et al. 2005 PPL
Higher NO_3^-/NH_4^+ ratio (Pourbaix diagram, Marschner 1995; Husson 2013)	Lower toxicity of NH_4^+ at high NO_3^-/NH_4^+ ratio. This may decrease the respiration linked with the detoxification for a given N uptake.	-	-	negative	negative	positive	The energetic cost of pumping ammonium that has leaked into root cells back into the soil (Britto & Kronzucker 2002); Plants have to detoxify NH_4^+ in the roots through its assimilation it into organic compounds via glutamine and glutamate synthetases (Cruz et al 2006).

Higher $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$ ratio (Pourbaix diagram, Marschner 1995; Husson 2013)	Lower hydraulic conductivity through a preference for cell-to-cell way for H_2O transport when NO_3^- . This may result in higher water cost considering Prentice et al 2014.	-	positive	-	negative	positive	NH_4^+ enhances apoplastic way while NO_3^- enhances cell to cell paths, i.e. symplastic and transcellular pathways (Yang et al 2012). This will decrease root hydraulic conductivity through the formation of aerenchyma (enhancing Casparian band, suberin lamellae formation, radial oxygen loss) lowers aquaporin activity higher root diameter and number of root tips which increases the radial water transport resistance (Gao et al. 2010 but see Gorska et al 2008).
Higher $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$ ratio (Pourbaix diagram, Marschner 1995; Husson 2013)	Higher water cost to maintain tissue pH	-	positive	-	negative	positive	Jia and Davies (2007) show that NO_3^- increased the effect of ABA on stomata via alkalinizing the xylem or apoplastic pH, while NH_4^+ decreased the ABA effect. See also Tardieu et al. 1992; Wilkinson 2004 in Water Use efficiency book.
Higher $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$ ratio (Pourbaix diagram, Marschner 1995; Husson 2013)	Higher water cost via nitrate assimilation producing NO inducing stomata closure.	-	positive	-	negative	positive	Cramer et al (2009) suggests that higher NO_3^- concentration in roots (in excess of root nitrate reductase capacity) will result in nitrate being transported in shoot where its transformation to NO by nitrate reductase will induce stomatal closure (Desikan et al 2002; Neill et al 2008).
Lower Mn and Al soil content (Truog 1947)	Lower toxicity of Al and Mn ions	-	-	negative	negative	positive	The direct and indirect effect of Al on cation uptake, membrane proteins, and organic acid efflux are all tied to cellular respiration (Minocha & Minocha 2005).

CHAPITRE 2

Chapter 2: Carboxylation capacity is the main limitation of carbon assimilation in High Arctic shrubs. - published, Plant, Cell and Environment, August 2020.

Authors: Jennifer Paillassa, Steeve Pepin, Gilbert Ethier, Laurent J. Lamarque, Vincent Maire

Abstract

Increases in shrub height, biomass and canopy cover are key whole-plant features of warming-induced vegetation change in tundra. We investigated leaf functional traits underlying photosynthetic capacity of Arctic shrub species, particularly its main limiting processes such as mesophyll conductance. In this nutrient-limited ecosystem, we expect leaf nitrogen concentration to be the main limiting factor for photosynthesis.

We measured the net photosynthetic rate at saturated light (A_{sat}) in three *Salix* species throughout a glacial valley in High-Arctic tundra and used a causal approach to test relationships between leaf stomatal and mesophyll conductances (g_{sc} , g_{m}), carboxylation capacity (V_{cmax}), nitrogen and phosphorus concentration (N_{area} , P_{area}) and leaf mass ratio (LMA).

Arctic *Salix* species showed no difference in A_{sat} compared to a global dataset, while being characterized by higher N_{area} , P_{area} and LMA. V_{cmax} , g_{sc} and g_{m} independently increased A_{sat} , with V_{cmax} as its main limitation. We highlighted a nitrogen-influenced pathway for increasing photosynthesis in the two prostrate mesic habitat species. In contrast, the erect wetland habitat *S. richardsonii* mainly increased A_{sat} with increasing g_{sc} .

Overall, our study revealed high photosynthetic capacities of Arctic *Salix* species but contrasting regulatory pathways that may influence shrub ability to respond to environmental changes in High Arctic tundra.

Introduction

The Arctic has warmed at a rate of $0.73\text{ }^{\circ}\text{C decade}^{-1}$ over the last forty years (Rantanen et al., 2022), leading to major vegetation changes across the Arctic tundra biome. These changes have been characterized by the faster growth, increased height, and northward expansion of shrub species (Forbes et al., 2010; Tape et al., 2006). The ‘shrubification’ phenomenon has been studied extensively in multiple ways (Vowles & Björk, 2019), notably regarding its impacts on species composition and functional diversity of plant communities (Bjorkman et al., 2018), plant-soil interactions (Street et al., 2020), soil properties (Lamarque et al. 2023) and regional climate (Bonfils et al., 2012). Comparatively, few studies have examined the determinants of photosynthetic capacity in Arctic shrubs. Indeed, the latter has only been measured in a handful of species (*Betula nana*, *Salix arctica*, *S. glauca*, *S. polaris*, *S. pulchra*) across eight sites to date (Bredahl et al., 2004; Johnson & Tieszen, 1976; Chapin & Shaver, 1989; Fletcher et al., 2012; Baddeley et al., 1994; Muraoka et al., 2002), and we do not yet know the extent to which the underlying diffusional (stomatal and mesophyll) and biochemical (e.g. maximal ribulose-1,5-bisphosphate carboxylation rate, $V_{c_{\max}}$) components limit photosynthetic CO_2 assimilation in the Arctic. However, a better characterization of CO_2 uptake and its limitations among Arctic shrubs would bring new insights on the traits and species strategies that are associated to shrubification. This is important as photosynthetic capacity and particularly, its relationship to leaf nitrogen content are two of the most sensitive parameters of terrestrial biosphere models (Kattge et al. 2009).

Our current understanding of the variation in leaf photosynthetic capacity across species follows the global trend established among leaf functional traits, the so-called leaf economic spectrum (Wright et al., 2004; Diaz et al., 2016), which runs from species with short-lived foliage and fast metabolism to species with slow return on carbon and nutrient investments. The latter functional group is expected to be found in the cold and nutrient-poor environment of low productive Arctic tundra and is notably characterized by species with thick leaves and low nutrient content having low photosynthetic capacity. Although the leaf economic spectrum has been formulated predominantly from data acquired in temperate and tropical environments (Kattge et al., 2011), recent investigations within the tundra biome showed that it tends to hold true in the cold extremes of the planet (Thomas et al., 2020). Yet, Reich & Oleksyn (2004) showed that some Arctic species can reach very high level of leaf nitrogen (N) and phosphorus (P) concentration,

while Rogers et al. (2017) demonstrated in seven species that such high N level allowed photosynthetic capacities measured in the tundra to be two- to five-fold higher than the values used to parameterize current Earth system models. Thus, it is still relatively unclear how well the variation in leaf chemical and biometric traits found among Arctic species reflects their photosynthetic capacity.

Variation in the photosynthetic capacity of leaves versus nutrient content defines their photosynthetic nutrient-use efficiency, which encompasses the nutrient allocation to the photosynthetic apparatus and/or specific activity of photosynthetic enzymes as opposed to investment into structural/protective compounds notably found in cell walls (Onoda et al., 2017). In general, within-species variation of photosynthetic capacity is related to leaf nitrogen content (Hikosaka, 2010 but see Kong et al., 2022). In cold environments, an increase in leaf N both within and across species likely reflects a physiological acclimation (physiological response) and adaptation (evolutionary response) process that compensates for the temperature depression of the Rubisco-catalyzed CO₂ carboxylation rate (Baddeley et al., 1994; Körner, 1999). As such, increasing N in leaf tissue is expected to favor the production of N-rich proteins like Rubisco and lead to higher CO₂ carboxylation capacity (Hikosaka, 2010). In the cold and low nitrogen availability tundra, increasing N availability through temperature and fertilization effectively led to higher photosynthetic capacity in several (but not all) Arctic tundra species (Oechel et al., 1994; Chapin & Shaver, 1996) (path 2, Fig. 1). However, leaf N is not necessarily capitalized as functional photosynthetic enzymes, as observed under phosphorus deficiency (Walker et al., 2014; Luo et al., 2021). Nitrogen can be used in the production of photoprotective molecules against daylong light, such as carotenoids (Fernandez-Marin et al., 2020) and in cell wall proteins (Onoda et al., 2017). In addition, it has been suggested that tundra productivity is more related with plant sink capacity (ontogenic development) rather than photosynthetic (i.e., source) capacity (Körner, 2015). In such cases, leaf N may not constrain the photosynthetic capacity (Bliss, 1972; Chapin et al., 1995). Overall, it remains unclear if within Arctic tundra species increasing leaf N content leads to an increase in photosynthetic capacity.

In cold environments, photosynthetic limitation may be dominated by diffusive processes lowering the chloroplastic CO₂ concentration (C_c) per unit Rubisco, a condition that may have

contributed to the adaptive increase in Rubisco's specificity factor for its CO₂ substrate as opposed to O₂ in tundra species (Galmès et al., 2016 & 2019; Sàez et al., 2017). In Antarctica mesophyll conductance (g_m) represented the major photosynthetic limitation for the two known vascular species *Deschampsia antarctica* and *Colobanthus quitensis* (Saez et al., 2018; path 3, Fig. 1). Although lower temperature enhances CO₂ solubility and favors the liquid phase component of g_m , CO₂ transfer through cellular membranes may overwhelmingly be reduced under such condition (Evans & von Caemmerer 2013) (path 3, Fig. 1). In the Arctic, the high leaf mass per unit area (LMA) that permits long leaf lifespans (Chapin et al., 1995) is commonly associated with thicker cell walls, greater cell wall mass allocation per unit leaf area, and a thicker and denser leaf mesophyll, all leaf anatomical characteristics that are known to lower g_m (Thérroux-Rancourt et al., 2017; Onoda et al., 2017) (path 10, Fig. 1). Cold environments are also associated with high water viscosity, which can strongly reduce plant hydraulic conductivity and, ultimately, establishes stomatal conductance (g_s) as the main limiting factor for photosynthetic capacity (Galmès et al., 2016) (path 1, Fig. 1).

Our study aims to elucidate whether the photosynthetic capacity of shrub species is particularly limited in High-Arctic tundra, whether mesophyll conductance is the main photosynthetic limitation as in Antarctica, and finally whether and how this may differ between species. We evaluated the diffusive vs. biochemical limitations of photosynthesis in three *Salix* shrub species that co-occur in a glacial valley in Bylot Island (Nunavut, Canada): prostrate *Salix arctica* and *S. reticulata*, and *S. richardsonii* that is the only erect species of the island. Specifically, we aimed to:

- (i) Determine if Arctic *Salix* species are particularly characterized by low values of light-saturated photosynthesis rate (A_{sat}), low N_{area} and P_{area} despite high LMA, as it would be expected in this biome from the leaf economic spectrum (Wright et al., 2005). From this framework, we also expect that within-species variation of A_{sat} is positively related to N_{area} and P_{area} but negatively related to LMA.
- (ii) Disentangle the influence of diffusional and biochemical processes on A_{sat} . While g_{sc} (stomatal conductance to CO₂), g_m (mesophyll conductance) and photosynthetic capacity (i.e., V_{cmax}) should be coordinated, we expect the allocation of N towards

$V_{c_{\max}}$ to dominate the limitation of A_{sat} in the low nitrogen availability Arctic tundra.

- (iii) Disentangle the influence of leaf chemical and biometric traits on A_{sat} and diffusive processes among species. While we expect a key role of N_{area} on $V_{c_{\max}}$ for the prostrate *Salix* species, we also expect a different regulatory pathway in *S. richardsonii*, whose taller stature may constrain the transport of cold and dense water to leaves (Fig.1).

Materials and methods

Site & Species selection

The study was conducted in the Qarlikturvik glacial valley of Bylot Island, Nunavut, Canada, in the High Arctic (73°09'N, 79°57'W). The High Arctic is a region within the Arctic Circle that experiences extreme cold temperatures, permafrost, limited precipitation, and short growing seasons. This area is typically located north of the tree line and includes parts of northern Canada, Greenland, and the northernmost islands of Norway and Russia. In contrast to the Low Arctic, the High-Arctic is devoid of trees; however, woody and shrub species are still present and characterized by small and prostrate stature (Myer-Smith et al. 2011).

The average environmental conditions in the Qarlikturvik valley are as follows: altitude, 20 to 400 m; growing season solar radiation, ca. 221 W m⁻²; annual temperature, -14.4°C; growing season temperature, 4.7°C; snow, ~ 8 months year⁻¹; permanent permafrost; precipitation 77.5 mm during the growing season (Domine et al., 2021). The Qarlikturvik Valley is in the southwestern plain of the island and is crossed at its center by a proglacial river. The valley is about 18 km long, has a terrace about 5 km wide at the bottom and is bordered by plateaus up to 500 m in altitude (Godin & Fortier, 2012). It represents a typical glacial valley geosystem with depositional environments, which includes alluvial, eolian, glaciofluvial, morainic, colluvial and marine sediments (Coulombes et al., 2021). The ground is permanently frozen, with a thaw front depth varying from a few centimeters up to 80 cm (Deschamps et al., 2022). A low-centered polygon landscape characterizes the valley with two baseline vegetation types. Wetlands represent 23% of

the valley area and are dominated by sedges (*Carex aquatilis*, *Eriophorum angustifolium*, *E. scheuzerii*), grasses (*Dupontia fischeri*) and mosses (*Calliergon giganteum*, *Drepanocladus* spp.) (Gauthier et al., 1995). Mesic environments occur on polygonal rims, degraded and high centered polygons and hummocky tundra, and support a more diverse group of species composed of *Salix* spp., *Vaccinium uliginosum*, *Arctagrostis latifolia*, *Poa arctica* and the dominant moss *Aulacomnium* spp. (Perreault et al., 2016).

Salix arctica and *S. reticulata* are prostrate species whose stature rarely exceeds 15 cm with elliptic to oblong leaves ranging from 1 to 10 cm² in area. *S. arctica* leaves are more hypostomatous and pilose, while *S. reticulata* are more amphistomatous and glabrescent with venation deeply impressed on the adaxial surface. Both species typically dominate the mesic environments of the Qarlikturvik valley. *S. richardsonii* is the only erect species in the prostrated tundra of Bylot Island, which is located at its northern edge of its distribution range. There, it reaches up to 1 m in height with lanceolate and pilose (and hemiamphistomatous) leaves and is mainly found along small streams and alluvial fans that cross the valley from the surrounding plateaus to the glacial river (Duclos, 2002; Tremblay, 2017).

Experimental design and plant sampling

We selected twenty-nine sites in July 2019 to represent the diversity of ecosystems encountered in the Qarlikturvik valley, near the glacier to the ocean and from the wetlands along the river glacier up to the mesic plateau. Across sites, topsoil (0-10 cm) varied from 4.6 to 7.8 in pH, from 9.6 to 74.6% in silt percentage and from 0.3 to 28.2% in soil organic matter content, whereas thaw front depth varied from 20.5 to 71.5 cm (recorded between 10-15 August). Microclimate was less variable across sites, ranging from 5.8°C to 6.9°C in mean temperature and from 0.14 to 0.20 kPa in air vapour pressure deficit (VPD) over the June-July-August growing period. At each site, we sampled the three *Salix* species, *S. arctica*, *S. reticulata*, *S. richardsonii*, whenever possible (23 of 29 sites presented the three species, with *S. reticulata* and *S. richardsonii* absent in one and five sites, respectively). For each species at each site, stems of three different individuals were dug up down to roots then placed in their entirety in an opaque plastic bag to encourage stomatal closure and limit water loss by transpiration during transport to the main camp. There, the individual

branches were cut under water and left in the dark for 24 hours before beginning the gas exchange measurements.

Leaf gas exchange measurements

From July 1st to July 20th, we performed instantaneous gas exchange measurements under saturating light on one top-leaf per individual and two individuals per species, and per sites ($N = 162$; $n = 58$ for *S. arctica*, $n = 56$ for *S. reticulata*, $n = 48$ for *S. richardsonii*). Two cross-calibrated portable photosynthesis systems, one LI-6400XT and one LI-6800 (LI-COR Inc., Lincoln, NE, USA), each fitted with a 2 cm² window Leaf Chamber Fluorometer to accommodate the small size of Arctic *Salix* leaves, were used to perform coupled leaf gas exchange and chlorophyll fluorescence measurements. We set the leaf chamber air relative humidity at 60% and leaf temperature (T_{leaf}) at 10°C. This temperature approximated the average growth condition (mean daily temperature in July = 7.7°C, varying between -1.5 to 22.3°C in the 2013-2019 period (Domine et al., 2021) and prevented condensation issues within the chamber. One hour before measurement, plants were placed under a LED lamp (YGROW S1500 Grow Light) and exposed to a photosynthetic photon flux density (PPFD) of 1000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. At this level, photosynthesis is considered as light-saturated for Arctic tundra shrub species (Leffler & Welker 2013; Mbufong et al., 2014; Walther et al., 2018) as circumarctic vegetation is adapted to relatively low light intensities (Mooney & Billings, 1961). After clamping the leaf into the chamber, we waited for steady state conditions (typically 10 min) before recording A_{sat} and g_{sc} as well as steady-state (F_s) and maximal (F_m' , determined using a 800 ms rectangular flash of PPFD = 8000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) chlorophyll fluorescence under ambient (409 ppm) leaf chamber CO₂ concentration (C_a), then repeated the measurements under 10 different leaf chamber CO₂ concentrations (resulting from setting the instrument's Reference CO₂ from 50 to 900 ppm) to generate a CO₂ response ($A-C_i$) curve (see Fig. S1). At the end of the $A-C_i$ curve, the leaf chamber CO₂ concentration was set back to the ambient atmospheric level (409 ppm) and the chamber incident PPFD reduced to 100 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ to acclimate the leaf to light-limiting conditions before performing light response ($A-Q$) curve measurements under decreasing PPFD (from 100 to 40 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), keeping the calculated leaf internal CO₂ concentration (C_i) constant throughout to subsequently estimate non-photorespiratory leaf respiration in the light (R_{day}) using the "Kok effect" method (Kirschbaum &

Farquhar 1987). For comparison, we also recorded the leaf respiration rate in the dark (R_{dark}) following 10 minutes stabilization in darkness.

Estimation of g_m , $V_{c_{\text{max}}}$ and J

We used the A- C_i curve fitting method of Ethier & Livingston (2004) in combination with the chlorophyll fluorescence-based estimation of the electron transport rate (J) under RuBP regeneration-limited conditions to estimate g_m and $V_{c_{\text{max}}}$ by solving $A_{\text{sat}} = \min \{A_c, A_j\}$ where A_c (RuBP-saturated net photosynthetic rate) and A_j (RuBP regeneration-limited net photosynthetic rate) are respectively given by:

$$A_c = \frac{-b + \sqrt{b^2 + 4ac}}{2a}$$

$$a = -1/g_m$$

$$b = (V_{c_{\text{max}}} - R_{\text{day}})/g_m + C_i + K_c (1 + O/K_o)$$

$$c = -(V_{c_{\text{max}}} - R_{\text{day}})(C_i - \Gamma) \quad \text{Eqn 1a}$$

and

$$A_j = \frac{-b + \sqrt{b^2 + 4ac}}{2a}$$

$$a = -1/g_m$$

$$b = (s \cdot \Phi_{\text{PSII}} \cdot \text{PPFD}/4 - R_{\text{day}})/g_m + C_i + 2 \Gamma^*$$

$$c = R_{\text{day}}(C_i + 2 \Gamma^*) - (s \cdot \Phi_{\text{PSII}} \cdot \text{PPFD}/4)(C_i - \Gamma^*) \quad \text{Eqn 1b.}$$

The parameters s (an empirical factor relating the chlorophyll fluorescence-based estimation of the photochemical efficiency of photosystem II ($\Phi_{\text{PSII}} = (F_m' - F_s)/F_m'$) to J (i.e. $J = s \cdot \Phi_{\text{PSII}} \cdot \text{PPFD}$) by

accounting for leaf absorbance, partitioning of the absorbed quanta between photosystems I and II, and non-photosynthetic electron transport towards alternate sinks) and Γ (leaf CO₂ compensation point where $A_{\text{sat}} = 0$) were solved together with g_m and V_{cmax} , with average ($\pm$ SD, $n = 162$) values of $0.38 (\pm 0.07)$ and $49 (\pm 16)$ ppm for s and Γ , respectively, at $T_{\text{leaf}} = 10^\circ\text{C}$. The assumed 10°C values of the Rubisco kinetic constants Γ^* (chloroplastic CO₂ compensation point), K_c and K_o (Michaelis–Menten constants for RuBP carboxylation and oxygenation, respectively) were taken from Bernacchi et al. (2002). Then, we solved the model for the theoretical case where $A_c = A_j$, that is the net photosynthetic rate ($A_{\text{transition}}$) achieved when V_{cmax} limitation is in perfect balance with electron transport rate (J) limitation and compared the later with the measured A_{sat} determined at ambient CO₂ concentration ($C_a = 409$ ppm). As Figure S2b shows, A_{sat} correlated tightly with $A_{\text{transition}}$ following essentially a 1:1 relationship, which we took as sufficient ground for assuming a near co-limited state for A_{sat} and to carry out our subsequent analyses based on V_{cmax} limitation (see also Figs. S1, S2a and Table S1).

Biometric and chemical traits

Immediately after the gas exchange measurements, we measured the leaf area using a digital camera and weighed the leaf fresh, then weighted its dry mass after 48h oven drying at 70°C . The nitrogen and phosphorus concentration of finely ground dry leaf material was determined using respectively a Thermal Conversion Elemental Analyzer - Isotope Ratio Mass Spectrometer (EA-IRMS, Agilent technology, Santa Clara, CA, USA) and an ICP-OES (Inductively Coupled Plasma Optical Emission Spectroscopy) spectrometer (Plasma Model 40, PerkinElmer, Waltham, MA, USA).

Statistical analyses

All analyses were performed on R statistical software (v.4.2.1; R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria).

Assessing where Arctic Salix species stand along the leaf economics spectrum (objective 1) – Leaf trait values measured in *Salix* species were compared to the global trait distributions from the Globamax database (Maire et al., 2015) in which we only selected C3 photosynthesis type ($n =$

2409). First, we tested whether Arctic *Salix* displayed a more conservative strategy compared to species from other biomes. We used a Welch t-test, considering that the variance between the two groups (i.e. *Salix* vs Globamax) were not equalled. Second, we tested whether A_{sat} covaried positively with leaf N_{area} and P_{area} and negatively with LMA, using a mixed regression model (lme4 package) with a Gaussian distribution family. We considered site and sampling date as random factors to focus primarily on trait co-variations that were not related to ontogeny (Muraoka et al., 2002; Bredahl et al., 2004) and between-site environmental differences. We tested whether species differed in the response of A_{sat} to economic traits by selecting the model that minimizes the Aikaike criterion (AICC) among the alternative models that considered all species*trait pair interactions.

Disentangling the influence of diffusional and biochemical processes on A_{sat} (objective 2) – We used two different approaches. The first approach used the equations described in Grassi and Magnani (2005) to calculate the relative photosynthetic limitations imposed by the stomatal (L_s), mesophyll (L_m), and biochemical (i.e. carboxylation) (L_b) resistances operating in series. Using a t-test model with equal variances, we tested whether L_s , L_m , and L_b differed among species. However, this approach is not directly based on A_{sat} variation, but on the relative decrease of A_{sat} associated with the successive CO_2 drawdowns leading to the final carboxylation of RuBP. In addition, this approach does not consider the potential interdependency of the reaction-diffusion processes making up the overall photosynthetic limitation. To evaluate the potential influence stomatal and mesophyll CO_2 diffusion processes may have on biochemical photosynthetic capacity, we used a second approach consisting in a standardized and mixed regression model. For each species, we considered g_{sc} , g_m , V_{cmax} and the three ways interaction as fixed factors, as well as site and sampling date as random factors. We used a Gaussian family to represent A_{sat} distribution. The values of g_{sc} , g_m , V_{cmax} were scaled (scale function) to estimate their respective importance.

Disentangling the influence of leaf chemical and biometric traits (N_{area} , P_{area} , LMA) on the photosynthetic capacity (A_{sat}) and processes (V_{cmax} , g_{sc} , g_m) (objective 3) – We used a series of generalized mixed regression models. We additionally tested if the three *Salix* species differ in their respective leaf trait relationships considering either the additive or interactive effect of species in the model. We used a gamma family distribution for V_{cmax} and g_m and a Gaussian distribution for g_{sc} . Finally, we used a series of mixed regression structured in path analyses ('lme4' and 'piecewiseSEM' packages) to explore how variation in A_{sat} can best be understood as driven by

both direct and indirect effects between photosynthetic processes (g_{sc} , g_m , $V_{c_{max}}$) and leaf biometric and chemistry (N_{area} , P_{area} , LMA). We considered site and sampling date as random factors. We built our initial path model based on established relationships in the literature (see Fig. 1). We selected a common model for the three species that was the least different from the observations ($P\text{-value} > 0$) and applied it separately to each species. Finally, we tested whether differences in photosynthetic pathway among species was consistent with photosynthetic nitrogen-use efficiency ($PNUE = A_{sat}/N_{area}$) and instantaneous water use efficiency ($WUE = A_{sat}/(1.6 \cdot g_{sc})$). We used generalized mixed regression models considering site and sampling date as random factors.

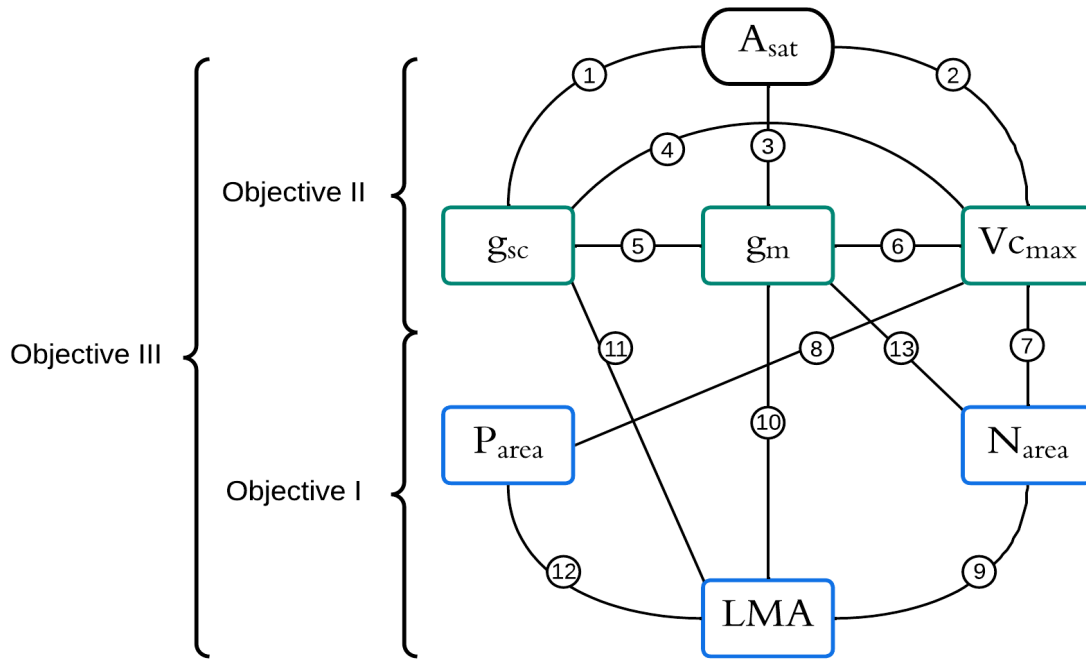


Figure 1: Conceptual model of relationships relating leaf photosynthetic capacity (A_{sat}) to leaf physiological processes (g_{sc} , g_m , $V_{c_{max}}$; green boxes) and morphological and chemical traits (N_{area} , P_{area} , LMA; blue boxes). Based on the literature, we considered the following paths: (1) stomatal conductance to CO_2 , g_{sc} , constrains A_{sat} by regulating the entry of CO_2 substrate from the atmosphere into the leaf; (2) the maximum rate of CO_2 fixation by Rubisco in the Calvin cycle, $V_{c_{max}}$, determines A_{sat} by transforming CO_2 substrate into sucrose product; (3) mesophyll conductance, g_m , constrains A_{sat} by facilitating the diffusion of CO_2 through air and liquid cell medium to Rubisco; (4-6) coordination between g_{sc} , g_m and $V_{c_{max}}$ processes is expected to optimize A_{sat} through natural selection (Givnish, 1986; Reich, 2014); (7) leaf nitrogen affects $V_{c_{max}}$ through the requirement in nitrogen for photosynthetic enzymes (Field & Mooney 1986; Kattge et al 2009); (8) leaf phosphorus influences $V_{c_{max}}$ through its requirement for the regeneration of the ribulose diphosphate, a key

substrate for Rubisco as well as for $V_{c_{max}}$ balance with the electron transport capacity (Ellsworth et al 2023); (9, 12) N_{area} and P_{area} are the mathematical products of LMA with N_{mass} and P_{mass} , respectively; (10) LMA impacts directly on mesophyll conductance through leaf anatomy (e.g. thickness of spongy and palisade tissue, Zhang et al. 2022 ; and mesophyll tortuosity, Harwood et al., 2021); (11) relationship between g_s and LMA which determines the thermal exchange of the leaf with the air and the soil and therefore the transpiration of the leaf (Gago et al., 2016); (13) leaf nitrogen affects g_m through the allocation of nitrogen to cellular and photosynthetic components (Onoda et al., 2015; Onoda & Wright, 2018; Gago et al., 2020).

Results

Position of arctic *Salix* species along the leaf economic spectrum

The distribution of A_{sat} values of Arctic *Salix* species from Bylot Island (median = 10.09, mean = $10.06 \pm 0.28 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ at leaf temperature of 10°C) was comparable to the one observed at the global scale (median = 9.60, mean = $10.60 \pm 0.13 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, Welch-test: P-value = 0.48 at average leaf temperature of 25.5°C), except that it did not include the high value tail ($> 20 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; Fig. 2). Yet, differences arose in trait value distributions between *Salix* and Globamax for all the other traits measured (Fig. 2). LMA and PNUE were higher and lower, respectively, when compared with Globamax values (LMA = 137.2 g m^{-2} , PNUE = $2.89 \mu\text{mol gN}^{-1} \text{s}^{-1}$ for Bylot vs LMA = 118.025 g m^{-2} , PNUE = $5.72 \mu\text{mol gN}^{-1} \text{s}^{-1}$ for Globamax). Higher values of N_{area} and P_{area} as well as leaf intercellular CO_2 concentration, C_i , particularly characterized *Salix* species ($N_{area} = 3.61 \text{ g m}^{-2}$, $P_{area} = 0.353 \text{ g m}^{-2}$, $C_i = 350.8 \text{ ppm}$ for Bylot vs $N_{area} = 1.94 \text{ g m}^{-2}$, $P_{area} = 0.126 \text{ g m}^{-2}$, $C_i = 257.3 \text{ ppm}$ for Globamax). Finally, $V_{c_{max}}$, g_{sc} and g_m at growth temperature showed significantly lower values for *Salix* species in comparison with the Globamax distribution ($V_{c_{max}} = 28.15 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, $g_{sc} = 112.63 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ and $g_m = 116.36 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ for Bylot vs $V_{c_{max}} = 74.04$, $g_{sc} = 171.5$, $g_m = 194.36$ for Globamax).

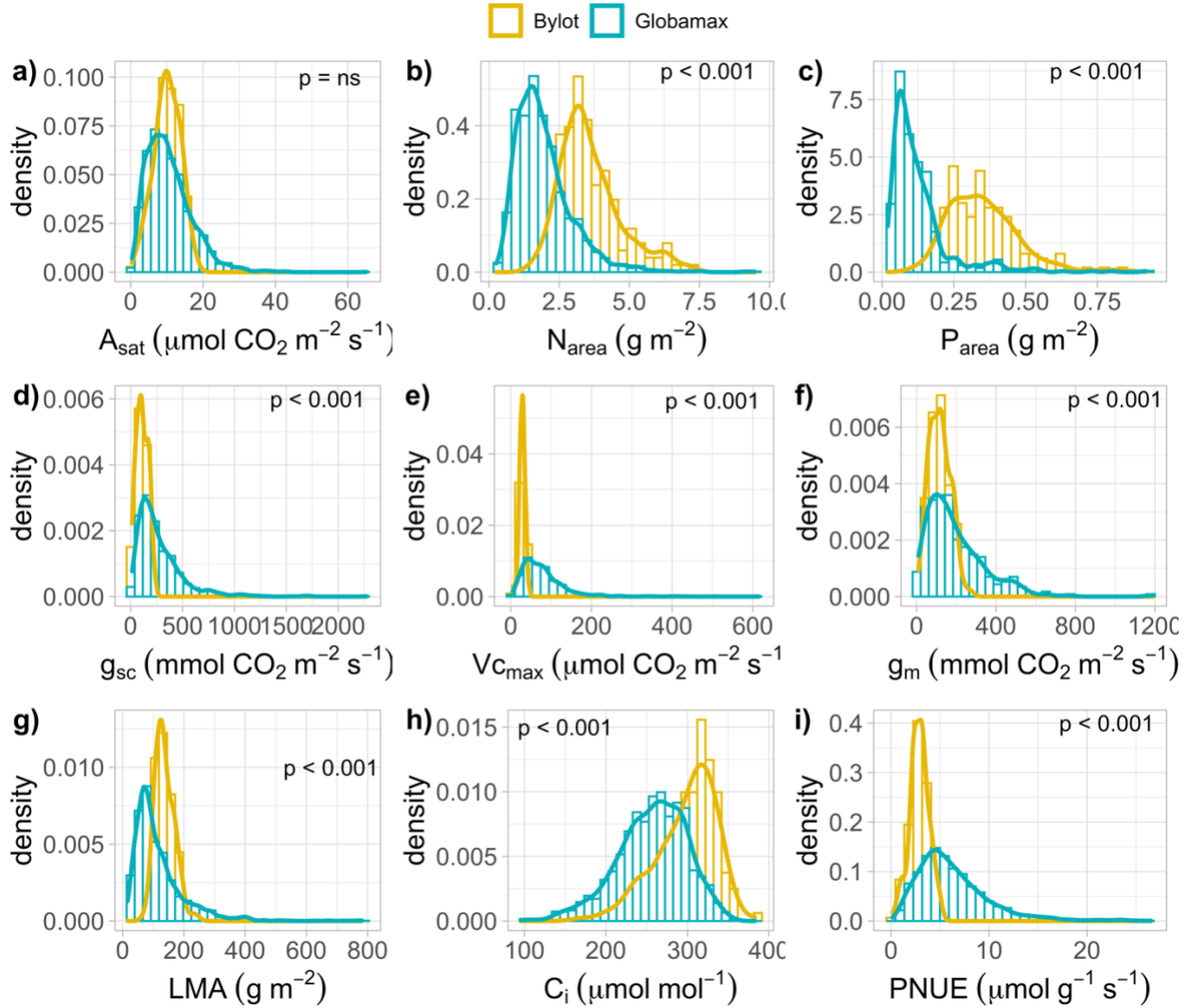


Figure 2: Variation of diffusional vs. biochemical limitations of photosynthesis and their underlying morphological and chemical determinants in *Salix* species from Bylot Island (73°09'N, 79°57'W) in comparison with corresponding photosynthetic traits from the Globamax database. Panels represent the variation of A_{sat} , g_{sc} , g_{m} , V_{cmax} , N_{area} , P_{area} , LMA, C_i and PNUE, respectively, for our study (yellow) and the Globamax database (blue).

In our study, A_{sat} was positively related to N_{area} and P_{area} , and negatively related to LMA (Figs. 3a,b,c; Table 1). Across species, *S. richardsonii* showed a lower increase in A_{sat} for a given increase in N_{area} compared with *S. arctica* and *S. reticulata* ($(p(\text{Sp} * N_{\text{area}}) < 0.01)$, Fig. 3a). The relationship between A_{sat} and N_{mass} showed a lower determination coefficient in comparison with an expression on area unit basis ($r_{\text{m}}^2 = 0.12$ vs $r_{\text{m}}^2 = 0.27$, respectively; data not shown). A_{sat} and PNUE decreased significantly with increasing LMA, the slope of the relationship being similar across species (Table 1, Fig. 3c,e). P_{area} tended to increase A_{sat} and PNUE, but the effect was not

significant.

Table 1: Statistics from a mixed regression model testing the influence of morphological and nutrient economic traits on the photosynthetic capacity, A_{sat} and photosynthetic nitrogen use efficiency, PNUE ($A_{\text{sat}}/N_{\text{area}}$). We considered site and sampling date as random factors, and LMA, N_{area} , P_{area} and species as fixed factors. For fixed factors, we considered interactions between factor pairs and finally selected the model with the minimum of pairs that minimized the AIC criterion. We used the Gaussian family distribution for both A_{sat} and PNUE ($n = 157$). We did not considered N_{area} as an explicative variable in the PNUE model.

Model factors	A_{sat}			PNUE		
	DF	F-value	P-value	DF	F-value	P-value
Species	2	0.32	Ns	2	5.91	**
N_{area}	1	25.81	***	—	—	—
P_{area}	1	8.17	**	1	10.38	**
LMA	1	11.42	***	1	38.63	***
$N_{\text{area}} * \text{Species}$	2	7.04	**	—	—	—
$P_{\text{area}} * \text{Species}$	2	2.13	ns	1	0.55	ns
Overall	$r^2_{\text{m}} = 0.26$; $r^2_{\text{c}} = 0.60$; AICC = 753			$r^2_{\text{m}} = 0.30$; $r^2_{\text{c}} = 0.30$; AICC = 395		

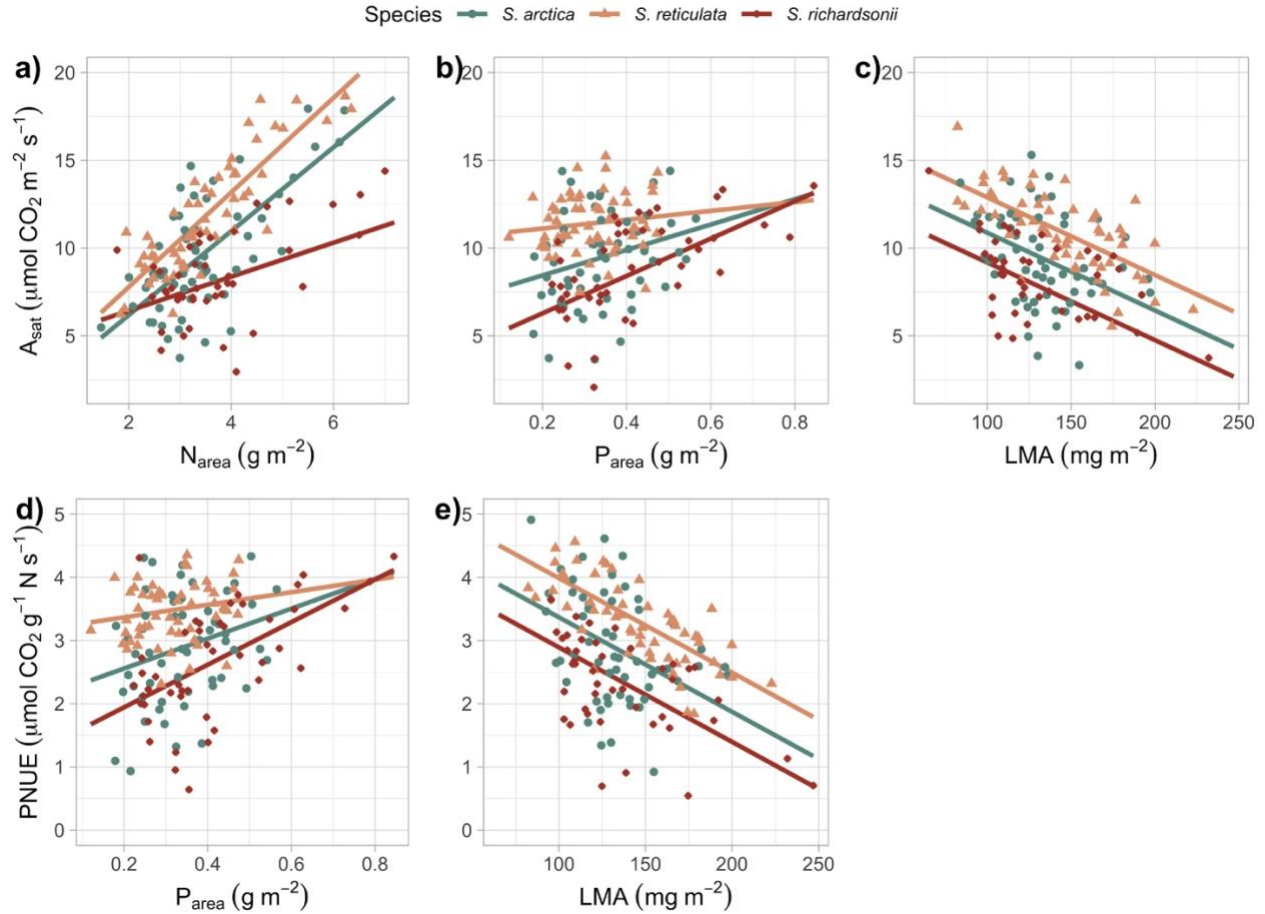


Figure 3: Conditional relationships from two mixed regression models testing the influence of morphological and nutrient economic traits on the leaf light-saturated photosynthetic capacity, A_{sat} and leaf photosynthetic nitrogen use efficiency, $\text{PNUE} = A_{\text{sat}}/N_{\text{area}}$. Relationships from the model explaining A_{sat} are presented in panels (a) leaf nitrogen concentration per unit area (N_{area}); (b) leaf phosphorus concentration per unit area (P_{area}); (c) leaf mass per unit area (LMA). Relationships from the model explaining PNUE are presented in panels (d) leaf phosphorus concentration per unit area (P_{area}) and (e) leaf mass per unit area (LMA). Relationships were from the generalized linear models presented in Table 1.

Influence of diffusional and biochemical processes (g_{sc} , g_{m} , V_{cmax}) on A_{sat}

At ambient CO_2 concentrations, photosynthesis in the three *Salix* species was mainly Rubisco limited (Fig. 4). There was no significant difference among species and overall g_{sc} , g_{m} , and V_{cmax} contributed to 21.9%, 19.6%, and 58.5% of A_{sat} limitation, respectively.

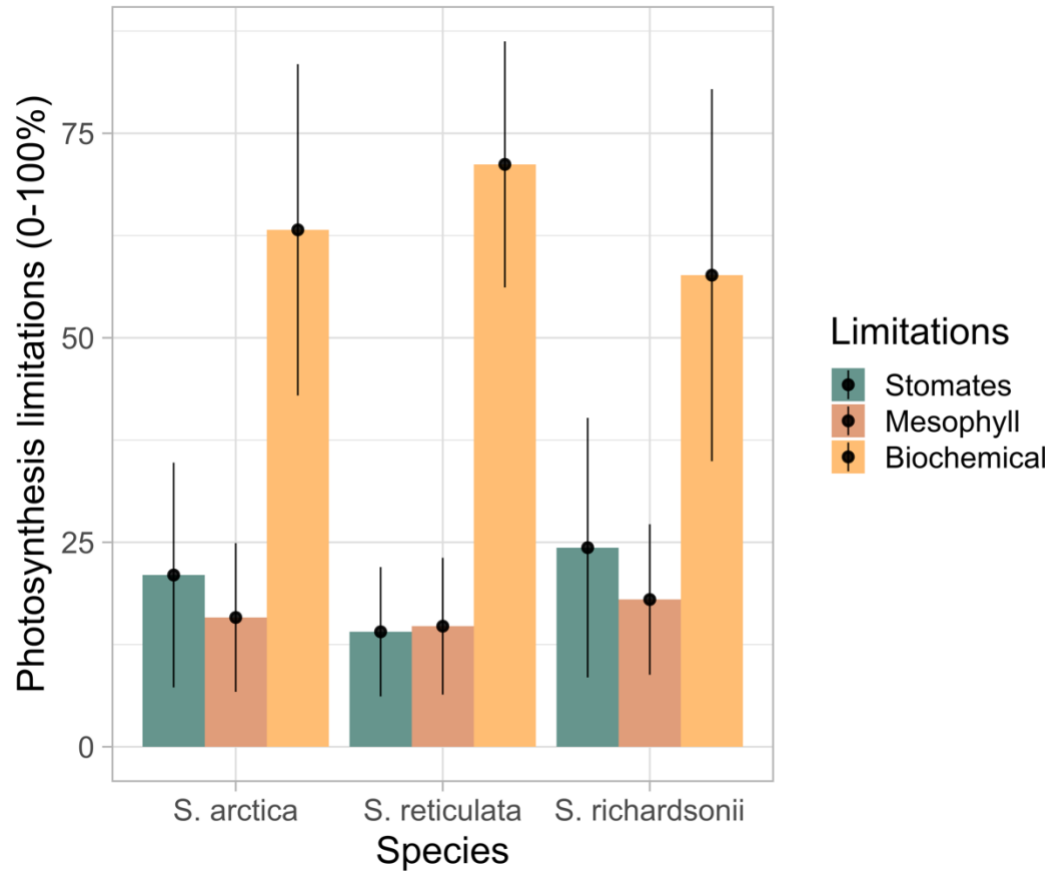


Figure 4: Biophysical and biochemical limitations of leaf photosynthesis in three Arctic *Salix* species : Stomatal (L_s), mesophyll (L_m), and biochemical (L_b) limitations (means $\pm$ SD) are shown.

The processes, g_{sc} , g_m and V_{cmax} , contributed positively and independently to A_{sat} variation (Table 2, Fig. 5). When considering multiple interactions between photosynthetic processes, the positive effect of V_{cmax} on A_{sat} increased as g_{sc} increased (Figs. 5a-c), whereas the positive effect of g_m on A_{sat} increased as g_{sc} decreased ($p(V_{cmax} * g_{sc}) < 0.01$ and $p(g_{sc} * g_m) < 0.01$, respectively, Table 2, Fig. 5). Moreover, the relative importance of photosynthetic processes differed among species, with V_{cmax} being the main determinant of A_{sat} in *S. arctica* and *S. reticulata*, while A_{sat} in *S. richardsonii* was primarily g_{sc} and g_m dependent.

Table 2: Summary of the generalized mixed regression model testing the effect of biochemical vs. diffusive limitations (V_{cmax} , g_{sc} , g_m) on leaf photosynthetic capacity, A_{sat} . We considered site and sampling date as random factors and used a gamma family distribution. We scaled the values of fixed factors to estimate their relative influence on A_{sat} variations. ‘***’, $P < 0.001$; ‘**’, $P < 0.01$; ‘*’, $P < 0.05$; ‘ns’ $P > 0.1$.

Variable	<i>S. arctica</i>			<i>S. reticulata</i>			<i>S. richardsonii</i>			<i>All</i>		
	Est.	SE	p.val.	Est.	SE	p.val.	Est.	SE	p.val.	Est.	SE	p.val.
intercept	9.88	0.15	***	11.33	0.17	***	9.02	0.27	***	10.08	0.13	***
$V_{c_{max}}$	1.94	0.25	***	1.77	0.16	***	0.86	0.24	**	1.54	0.13	***
g_{sc}	1.13	0.17	***	0.51	0.13	***	1.16	0.24	***	1.05	0.11	***
g_m	1.31	0.21	***	0.94	0.18	***	1.38	0.25	***	1.28	0.12	***
$g_{sc} * g_m$	-0.38	0.24	ns	-0.09	0.14	ns	-0.63	0.32	*	-0.38	0.11	**
$g_{sc} * V_{c_{max}}$	0.73	0.29	*	-0.09	0.12	ns	0.41	0.23	*	0.31	0.12	***
$g_m * V_{c_{max}}$	-0.24	0.25	ns	0.02	0.11	ns	-0.11	0.28	ns	0.03	0.12	ns
$g_{sc} * g_m * V_{c_{max}}$	-0.05	0.13	ns	-0.15	0.12	ns	0.31	0.22	ns	0.06	0.07	ns
Overall	$r^2_m = 0.98$			$r^2_m = 0.96$			$r^2_m = 0.95$			$r^2_m = 0.98$		

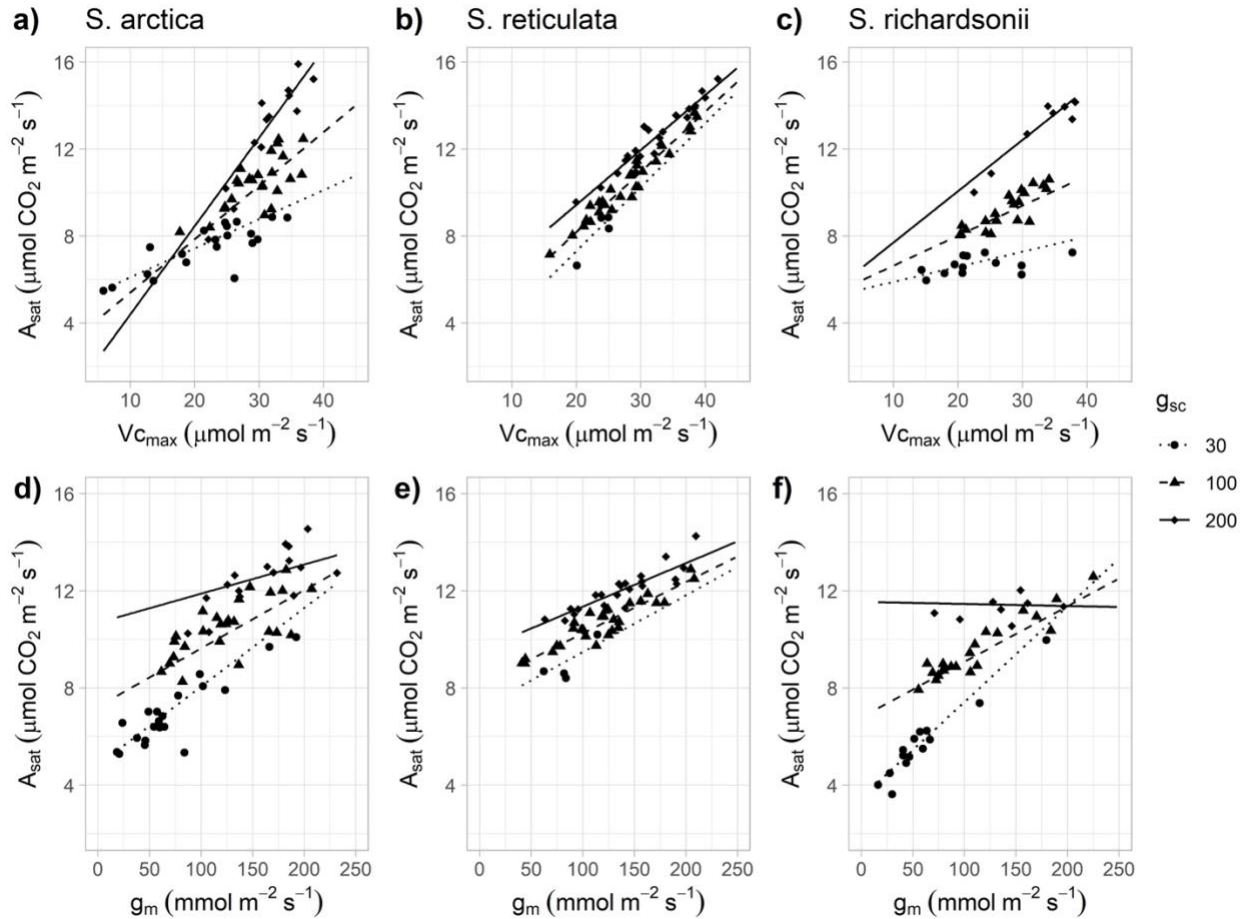


Figure 5: Conditional relationships between photosynthetic capacity (A_{sat}) and biophysical and biochemical photosynthetic processes for each *Salix* species. In panels a-c, relationships between $V_{c_{max}}$ and A_{sat} are considered by species for three different values of g_{sc} (30, 100 and 200 $\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) with g_m set at its median value. In panels d-f, relationships between g_m and A_{sat} are considered by species for different values of g_{sc} with $V_{c_{max}}$ set at its median value. Conditional relationships

were fitted using generalized regression models of Table 3. Models considered sampling date and site as random factors and used a gamma distribution of A_{sat} values.

Direct and indirect effects of leaf morphology and nutrients on photosynthesis

Table 3: Statistics from a mixed regression model testing the influence of nutrient economic traits on the photosynthetic processes, g_s , g_m , V_{cmax} . We considered site and sampling date as random factors, and LMA, N_{area} , P_{area} and species as fixed factors. For fixed factors, we considered interactions between factor pairs and finally selected the model with the minimum of pair that minimized the AIC criterion. We used the Gaussian family distribution for all dependent variables and $n = 157$.

Model factors	DF	g_s		g_m		V_{cmax}	
		F-value	P-value	F-value	P-value	F-value	P-value
Species	2	4.15	*	0.75	Ns	0.21	Ns
N_{area}	1	1.82	Ns	20.78	***	24.37	***
P_{area}	1	0.55	Ns	2.46	Ns	9.24	**
LMA	1	0.55	Ns	10.83	**	13.24	***
$N_{\text{area}} * \text{Species}$	2	6.17	**	4.04	*	4.63	*
$P_{\text{area}} * \text{Species}$	2	3.12	°	2.07	°	0.23	Ns
Overall		$r^2_m = 0.19$; $r^2_c = 0.61$ AICc = 1586		$r^2_m = 0.18$; $r^2_c = 0.50$ AICc = 1589		$r^2_m = 0.22$; $r^2_c = 0.53$ AICc = 988	

Based on a theoretical model, we analysed the direct and indirect influences of leaf biometric and chemistry on photosynthetic processes and capacity. Our initial model assumed that A_{sat} was directly constrained by g_{sc} , g_m and V_{cmax} but indirectly by LMA, N_{area} and P_{area} (see Fig. 1). We assumed that g_{sc} , g_m and V_{cmax} covaried and were dependent on LMA, N_{area} and P_{area} . Finally, N_{area} and P_{area} were a function of LMA. This initial model was not rejected by observations for any species ($P_{\text{model}} = 0.22$). The model was improved ($P_{\text{model}} = 0.41$) when we considered a direct path from LMA to A_{sat} , no relationship between $P_{\text{area}}-V_{\text{cmax}}$ and $P_{\text{area}}-g_m$ and a causal relationship between $P_{\text{area}} \rightarrow g_{\text{sc}}$ (Figs. 6a,b,c).

When this model was applied to each species, we showed that the importance of paths to explain A_{sat} variation differed between the three *Salix* species (Figs. 6a,b,c). V_{cmax} was the most important causal variable among the direct controls to A_{sat} for *S. arctica* and *S. reticulata* ($\rho_{V_{\text{cmax}}} = 0.46$ vs $\rho_{V_{\text{cmax}}} = 0.55$, respectively), except for *S. richardsonii* where g_{sc} played a dominant role ($\rho_{g_{\text{sc}}} = 0.42$ vs $\rho_{g_m} = 0.37$ and $\rho_{V_{\text{cmax}}} = 0.31$). Mesophyll conductance played a direct and substantial

role for explaining variation in A_{sat} for the three species ($\rho_{\text{gm}}(S. \text{ arc.}) = 0.33$, $\rho_{\text{gm}}(S. \text{ ret.}) = 0.26$, $\rho_{\text{gm}}(S. \text{ ric.}) = 0.37$). Coordination among photosynthetic processes was a key condition to model stability. N_{area} increased both V_{cmax} and g_{m} more substantially for *S. reticulata* and *S. arctica* compared to *S. richardsonii*. LMA influenced positively g_{sc} , but had a substantial negative influence on g_{m} . Finally, there was a weak positive influence of P_{area} on g_{sc} for *S. richardsonii*, whereas a negative influence was observed for the two other species.

Path analyses showed contrasting photosynthetic regulatory pathways among species which aligned with species differences in PNUE and iWUE models ($r^2_{\text{m}}(\text{PNUE}) = 0.24$, $r^2_{\text{c}}(\text{PNUE}) = 0.52$; $r^2_{\text{m}}(\text{iWUE}) = 0.24$, $r^2_{\text{c}}(\text{iWUE}) = 0.48$, Figs. 6d,e). The highest PNUE was observed for *S. reticulata* ($S. \text{ reticulata} = 3.26 \pm 0.09 \mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ N}$, $S. \text{ arctica} = 2.87 \pm 0.14$, $S. \text{ richardsonii} = 2.43 \pm 0.14 \mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ N}$, P -values of post-hoc differences among species were all < 0.05), and the highest iWUE for *S. richardsonii* ($S. \text{ richardsonii} = 74.7 \pm 3.48$, $S. \text{ arctica} = 65.5 \pm 3.20$, $S. \text{ reticulata} = 56.4 \pm 3.19 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$, P -values < 0.05).

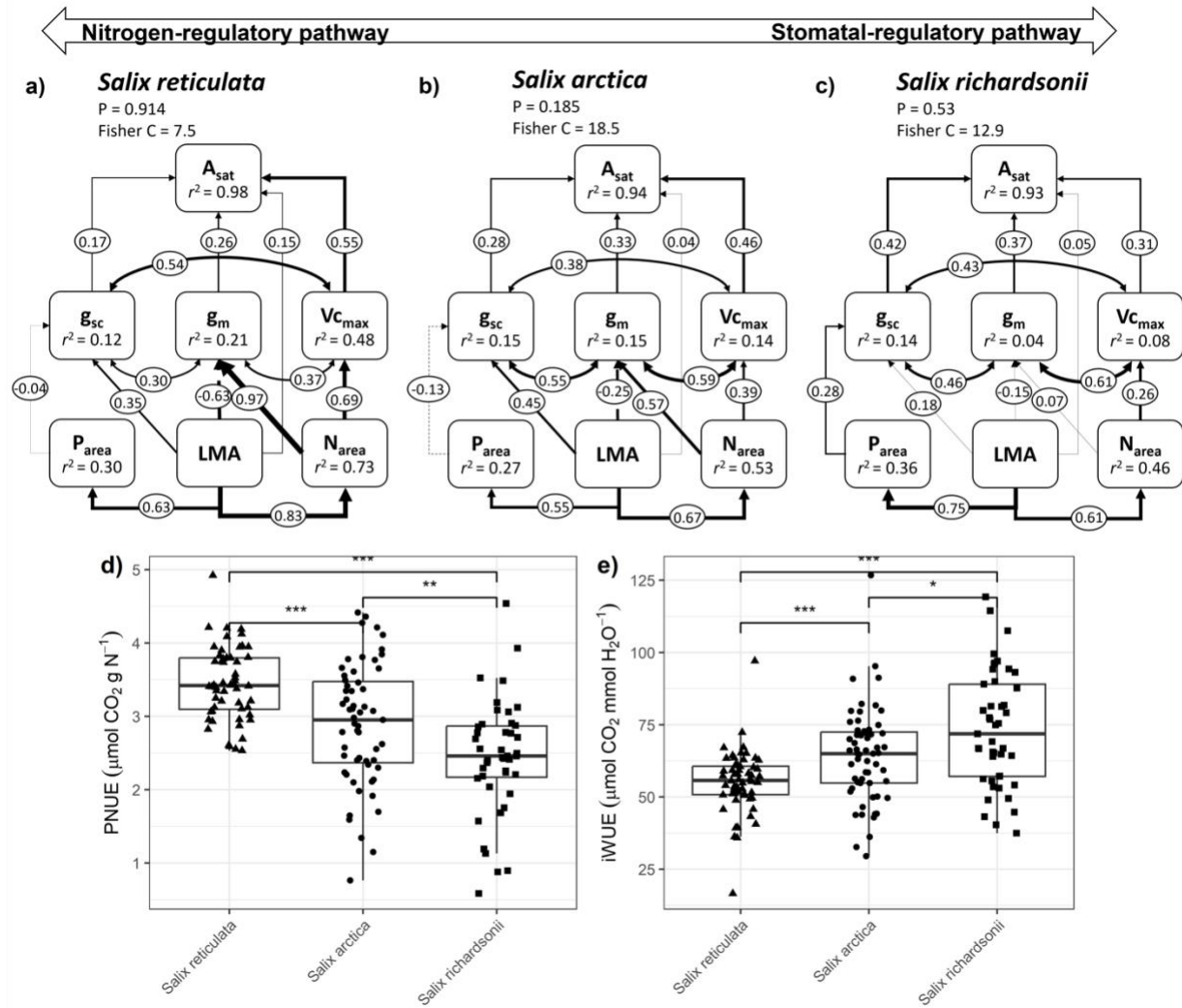


Figure 6: Regulation pathway of leaf photosynthetic capacity among *Salix* species. In panels a-c, path analyses test the direct and indirect relationships between biometric trait, chemical and photosynthetic processes to explain A_{sat} variation of three *Salix* species co-occurring in the glacier Qarlikturvik valley of Bylot Island. The original path model is presented in Figure 1. Positive and negative causal relationships are represented by full and dashed simple arrows, respectively. Covarying partial relationships are represented by double arrows. The path coefficients on simple arrows are simple standardized regression coefficients and the ones on double arrows resulted from Pearson correlation. The goodness-of-fit is given with the overall model P-value and the Fisher C test. The arrow thickness is weighted by the standardized estimates of regression coefficients. In panels d-e, conditional analyses of variance testing the differences in photosynthetic nitrogen-use efficiency ($\text{PNUE} = A_{sat}/N_{area}$) and instantaneous water-use efficiency ($\text{iWUE} = A_{sat}/(1.6 \cdot g_{sc})$) among the three *Salix* species. Conditional relationships were fitted using generalized regression models considering sampling date and site as random factors and using gamma distribution for both PNUE and iWUE.

Discussion

Arctic shrubs are important components of vegetation changes that currently occur across the Arctic tundra biome. This study aimed at exploring the variation of photosynthetic biochemical and diffusive capacities within and among three *Salix* species co-occurring in the High Arctic. We notably assessed the extent to which variation in leaf biometric and chemistry as well as in the diffusional and biochemical components of photosynthesis constrained A_{sat} . Our observational approach showed that A_{sat} measured under standard leaf micro-environmental conditions and at a standard site and date can strongly vary among individuals ($1\text{--}18\ \mu\text{mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$) and ~25% of this variation is attributable to N_{area} , species identity and their interaction within a low nitrogen availability Arctic tundra (Deschamps et al., 2022). When g_{sc} , g_{m} and V_{cmax} are coordinated, A_{sat} could reach higher values, comparable to other biomes.

Rare measurements of A_{sat} on Arctic shrubs

In the Arctic tundra of North-East Canada, we showed that the photosynthetic capacity of three shrub species, *S. arctica*, *S. reticulata* and *S. richardsonii* at leaf temperature of 10°C was on average 9.9 ± 0.5 , 11.1 ± 0.4 and $8.7 \pm 0.5\ \mu\text{mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$, respectively. Such light-saturated photosynthesis rates are also in the range of those reported for deciduous shrub species occurring at similar latitude and measured at saturating light conditions, ambient CO_2 concentration, and a leaf temperature of $\sim 10^{\circ}\text{C}$. In the later studies, A_{sat} varied between 5.9 and $18.0\ \mu\text{mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ and averaged $11.4 \pm 0.9\ \mu\text{mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ for the following species and sites: *S. pulchra* in Barrow-Alaska ($\text{N}71^{\circ}$, Rogers et al., 2017), *S. pulchra* and *S. reticulata* in Philip Smith Mountains –Alaska ($\text{N}68^{\circ}$, Oberbauer et al., 1989), *S. arctica* in northwest Greenland ($\text{N}76^{\circ}$, Leffler & Walker, 2013) and in northeast Greenland ($\text{N}74^{\circ}$, Albert et al., 2011), *S. glauca* and *Betula glandulosa* in south Greenland ($\text{N}61^{\circ}$, Simin et al., 2022), *S. glauca* and *Betula nana* in northern Sweden ($\text{N}68^{\circ}$, Fletcher et al., 2012), *S. polaris* in Svalbard Island ($\text{N}79^{\circ}$, Muraoka et al., 2002), *S. richardsonii*, *S. glauca* and *S. kolymensis* in Yakutia ($\text{N}70^{\circ}$, Fan et al., 2018). This range of A_{sat} measured on Arctic species is above the values estimated by terrestrial biophysical models ($A_{\text{sat}} = 6.75 \pm 2.90\ \mu\text{mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ corrected at 10°C from Rogers et al., 2017), which used temperature functions with parameters approximated from dataset in which Arctic shrub species were underrepresented (Rogers et al., 2017). The same observation goes for the estimation of the carboxylation capacity, which averages

at $V_{c_{max}} = 28.2 \pm 0.6 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ in our study compared to $12.5 \pm 5.6 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ estimated at 10°C by terrestrial biophysical models in Rogers et al. (2017), as well as calculated by Kattge et al. (2009) from N_{area} - $V_{c_{max}}$ equation for deciduous shrubs. Overall, these results emphasize the need to better constrain such key parameters in terrestrial models if we are to improve estimations of growth primary productivity in the Arctic tundra (Euskirchen et al., 2022).

Salix species are aligned along the leaf economic spectrum for most traits

In agreement with the leaf economic spectrum and earlier observations, Arctic *Salix* species showed higher LMA and lower PNUE in comparison with the worldwide database, hence highlighting the conservative strategy that Arctic plants use to cope with the cold environment of the tundra (Reich et al., 1992; Wright et al., 2004; Thomas et al., 2020). Among *Salix* individuals, leaf tissue investment trades off with leaf light-saturated photosynthetic capacity for a given nitrogen unit (Wright et al., 2002). Individuals with a conservative strategy (high LMA, low PNUE) have lower mesophyll conductance (Fig. S3h; Parkhurst, 1994; Xie et al., 2019) and lower N partitioning to photosynthetic components (Fig. S5; Poorter & Evans, 1998; Hikosaka & Hirose, 2000; Onoda et al., 2017), both of which constrain leaf photosynthesis while ensuring a longer leaf lifespan (Wright et al., 2004).

In contrast to what is expected based on the leaf economic spectrum and the Temperature-Biogeochemical hypothesis (Reich & Oleskyn, 2004), as well as the nutrient limitation usually observed in Arctic tundra (Elser et al., 2007; Deschamps et al., 2022 for Bylot island), the values of A_{sat} , N_{area} and P_{area} measured in this study were particularly high, which was highlighted when we compared *Salix* traits with those from the Globamax dataset (Fig. 2). As proposed by Reich & Oleskyn (2004), species inhabiting cold environments may exhibit high leaf nutrient concentrations as an adaptation to sustain carboxylation capacity. This is necessary because the biochemical efficiency of nitrogen-rich enzymes and phosphorus-rich RNA diminishes at low temperatures, as discussed by Woods et al. (2003). Rogers et al. (2017) argued that the high N_{area} of tundra species should allow A_{sat} to be two-fold higher than estimated by current Earth system models. Our findings support this assertion and suggest that the models need to be updated with region-specific data to more accurately reflect the photosynthetic capacity of tundra shrub species. In line with these

considerations, our study showed that, independently of LMA values, the main contributor to A_{sat} variation was the investment in nitrogen. In addition, we observed higher photosynthetic N use efficiency (PNUE) with increasing P_{area} , which spatially extend the previously observed role of P to the tundra biome (Maire et al., 2015; Ellsworth et al., 2023). However, this effect was less marked than with increasing N_{area} , likely because P limitation could be considered weak in this recently weathered valley of arctic tundra (6000 cal yr BP, Fortier & Allard, 2004). As such, we suggest that the economics of leaf nutrients (N_{area} - P_{area} - A_{sat}) should be studied concomitantly with the economics of leaf organic matter (LMA-leaf dry matter content-leaf lifespan) in tundra. Whereas both economic spectra are tightly coupled at large scale (Reich et al., 2014), having long lifespan at low nutrient concentration for deciduous species may not be a successful strategy when the vegetative period is highly constrained as in High Arctic tundra.

Carboxylation capacity is the main limitation of A_{sat} in Arctic Salix shrubs

The three analytical approaches we used (c.f. sensitivity analysis, mixed interactive regression model, path analysis) converged toward the same conclusion that carboxylation capacity was the dominant limiting process to A_{sat} for the three *Salix* species in High Arctic tundra. Such level of leaf biochemical limitation usually occurred in plant species with high A_{sat} , whereas both g_{sc} and g_m are considered major photosynthetic limitations in relatively low A_{sat} species (Gago et al., 2023). This biochemical limitation may occur as low temperatures strongly limit the enzymatic efficiency of RuBP carboxylation and because the nitrogen investment in Rubisco proteins by the three *Salix* species was relatively low ($11.9 \pm 0.3\%$, calculated with Eq. 4 from Niinemets & Tenhunen (1997) and normalized to 25°C) compared with global variation ($18.9 \pm 6.2\%$, Onoda et al., 2017). While N could be invested to increase V_{cmax} (see Fig. 6), it may also be required in proteins that protect against the continuous daylight stress of the tundra environment (Mittler et al., 2022; Huang et al., 2004).

This primary limitation by biochemical processes occurred as stomatal and mesophyll conductances of *Salix* species constrained only weakly the variation of A_{sat} at low temperature ($g_{sc} = 112.6 \pm 4.5 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; $g_m = 116.4 \pm 4.2 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) when compared with another study at a similar reference temperature of 10°C in Antarctica ($g_{sc} = 78 \pm 18 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, $g_m = 50 \pm 14$

mmol m⁻² s⁻¹, Saez et al 2017) or with the meta-analysis by Knauer et al. (2022) for deciduous angiosperms when expressed at 10°C using the temperature response of Bernacchi et al. (2002) ($g_m = 62.3 \pm 8.3$ mmol m⁻² s⁻¹). While g_m was not the most limiting process underlying the A_{sat} variation, we found that g_m was primarily positively and directly related to leaf chemistry and N concentration, when controlling for LMA in the regression model. N could increase the chloroplast surface area per unit leaf area, which increase CO₂ transport through the cell (Onoda & Wright, 2018; Gao et al., 2022). Conversely, LMA significantly decreased g_m as observed globally in Onoda & Wright (2018), but this appeared only after considering N_{area} in the regression model. The negative effect of LMA on g_m was partly explained by increases in leaf thickness and leaf dry matter content (see Table S2 and Figs. S5). As such, our observations followed the expected trend in the literature (Niinemets et al., 2009), but further leaf anatomical characterisation in Arctic *Salix* would be required to fully understand the influence of LMA and particularly N_{area} on g_m .

The coordination between the photosynthetic reaction-diffusion processes, g_{sc} , g_m and V_{cmax} was central to the successful execution of the path analysis routine as the model was statistically rejected without considering it. We also observed a tight covariation between the biochemical capacity for RuBP regeneration, J_{max} , and V_{cmax} (Fig. S2a, Table S1), which was in line with previous studies (e.g. Walker et al., 2014). The coordination of photosynthetic processes is usually observed and expected to be optimized through natural selection (e.g. Maire et al., 2012; Flexas et al., 2015). Yet, after controlling this coordination, each of the photosynthetic process has played an independent and substantial effect on A_{sat} and interacted together to optimize A_{sat} . As such, the increase of A_{sat} with V_{cmax} and A_{sat} with g_m , i.e. the increase in leaf C return for a given investment in nitrogen (considering that V_{cmax} and g_m increased with N_{area}), was more rapid whenever stomata are fully open and more prone to lose water. This resulted in a trade-off between the photosynthetic nitrogen use efficiency and the intrinsic water use efficiency (see Fig. S5), which has been observed elsewhere in temperate and dry ecosystems (Field et al., 1983; Hikosaka et al., 1998; Flexas & Carriqui, 2020), but never in Arctic tundra to our knowledge.

Nitrogen-regulated species and stomatal-regulated species

Unlike the limitation analysis, the path analyses distinguished two regulatory pathways for A_{sat} among the co-occurring *Salix* species. To our knowledge, this is the first study to show these two strategies of photosynthesis for Arctic species, optimizing either nitrogen or water resource. Prostrate *S. arctica* and *S. reticulata*, whose dominance typically peaks in mesic Arctic environments (Duclos, 2002), exhibited an N-regulatory pathway. New N units will increase the photosynthetic capacity through both V_{cmax} and g_m processes, resulting in high PNUE for both species (Figs. 6d, e). In contrast, erect *S. richardsonii*, which is adapted to moist to wet habitats and predominates on alluvial fans in the valley (Duclos, 2002), showed A_{sat} regulation mainly through stomatal conductance, resulting in higher iWUE compared to the other two *Salix* species. Shrubification concerns both nitrogen-regulated and stomatal-regulated species. *S. arctica* will be the first to colonize glacier retreat areas (Boulanger-Lapointe et al. 2014), while *S. richardsonii* will increase in height benefiting from climate warming (Buchkowski et al. 2020). Using leaf nitrogen to predict photosynthetic capacity in High Arctic tundra, terrestrial biosphere models have the correct formalism once calibrated for nitrogen-regulated species to simulate growth primary productivity (Rogers et al. 2017). However, neither the formalism nor the calibration appears to be appropriate for stomatal-regulated species, a problem that should be investigated in future research.

Conclusion

A core result of our study is that key shrub species in the High-Arctic tundra of Bylot island are characterized by higher light-saturated photosynthetic capacity than expected from global databases. Leaf N concentration emerged as the best leaf economic predictors of A_{sat} variation regulating both carboxylation capacity and mesophyll conductance. Such variation of N_{area} and A_{sat} needs to be better quantified across species and environmental conditions of the Arctic as it can have strong implication for the modelling of Arctic tundra vegetation in Earth system models.

Acknowledgements

The authors are thankful to the Inuit community of Pond Inlet and to Parks Canada-Sirmilik National Park, and grateful to D. Bouchard, E. Hardy-Lachance, F. Tanguay, V. Roy-Blais and C. Gignac, for their help with leaves harvests and measurements. This study was supported by the

Fonds de recherche du Québec-Nature et technologies (FRQNT-2018-PR-208107), the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (RGPIN-2023-05596), the Network of Centers of Excellence of Canada ArcticNet and the Northern Scientific Training Program (Indian and Northern Affairs Canada). Logistical support for fieldwork was provided by the Centre d'Études Nordiques (CEN) and Polar Continental Shelf Program (Natural Resources Canada).

Authors' contributions

J.P., V.M., S.P. and G.E. conceived and designed the research. J.P. collected the material and processed the measurements. J.P. and V.M. led the writing of the manuscript, with contributions of all co-authors.

References

- Andresen CG, Lawrence DM, Wilson CJ, McGuire AD, Koven C, Schaefer K, Jafarov E, Peng S, Chen X, Gouttevin I, Burke E, Chadburn S, Ji D, Chen G, Hayes D, Zhang W. 2020.** Soil moisture and hydrology projections of the permafrost region: a model intercomparison. *The Cryosphere* **14**: 445-459.
- Baddeley JA, Woodin SJ, Alexander IJ. 1994.** Effects of increased nitrogen and phosphorus availability on the photosynthesis and nutrient relations of three Arctic dwarf shrubs from Svalbard. *Ecology* **8**: 676-85.
- Bernacchi CJ, Singsaas EL, Pimentel C, Portis AR, Long SP. 2001.** Improved temperature response functions for models of rubisco-limited photosynthesis. *Plant, Cell and Environment* **24**: 253-59.
- Bjorkman AD, Myers-Smith IH, Elmendorf SC, Normand S, Rüger N, Beck PSA, Blach-Overgaard A, Blok D, Cornelissen JHC, Forbes BC, et al. 2018.** Plant functional trait change across a warming tundra biome. *Nature* **562**:57-62.
- Bliss LC, Wein RW. 1972.** Plant community responses to disturbances in the Western Canadian Arctic. *Canadian Journal of Botany* **50**:1097-109.
- Box JE, Colgan WT, Christensen TR, Schmidt NM, Lund M, Parmentier FJW, Brown R, et al. 2019.** Key indicators of Arctic climate change: 1971-2017. *Environmental Research Letters* **14**: 045-010.

- Bredahl L, Ro-Poulsen H, Mikkelsen TN. 2004.** Reduction of the ambient UV-B radiation in the High-Arctic increases Fv/Fm in *Salix arctica* and *Vaccinium uliginosum* and reduces stomatal conductance and internal CO₂ concentration in *Salix arctica*. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* **36**:364-369.
- Boulanger-Lapointe N, Lévesque E, Boudreau S, Henry GHR, Schmidt NM. 2014.** Population structure and dynamics of Arctic willow (*Salix arctica*) in the High-Arctic. *Journal of Biogeography* **41**(10):1967-1978.
- Buchkowski RW, Morris DW, Halliday WD, Dupuch A, Morrisette-Boileau C, Boudreau S. 2020.** Warmer temperatures promote shrub radial growth but not cover in the central Canadian Arctic. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* **52**(1): 582-595.
- Chapin FSIII, Shaver GR, Giblin AE, Nadelhoffer KJ, Laundre JA. 1995.** Responses of Arctic tundra to experimental and observed changes in climate. *Ecology* **76**: 694-711.
- Chapin FSIII, Shaver GR. 1989.** Differences in growth and nutrient use among Arctic plant growth forms. *Functional Ecology* **3**: 73-80.
- Chapin FSIII, Shaver GR. 1996.** Physiological and growth responses of Arctic plants to a field experiment simulating climatic change. *Ecology* **77**: 822-840.
- Coulombe S, Fortier D, Bouchard F, Paquette M, Charbonneau S, Lacelle D, Laurion I, Pienitz R. 2022.** Contrasted geomorphological and limnological properties of thermokarst lakes formed in buried glacier ice and ice-wedge polygon terrain. *Cryosphere* **16**: 2837-57.
- Deschamps L, Maire V, Chen L, Fortier D, Gauthier G, Morneault A, Hardy-Lachance E, Dalcher-Gosselin I, Tanguay F, Gignac C, McKenzie JM, Rochefort L, Lévesque E. 2022.** Increased nutrient availability speeds up permafrost development, while goose grazing slows it down in a Canadian High Arctic wetland. *Journal of Ecology* **111**:449-463.
- Díaz S, Kattge J, Cornelissen JHC, Wright IJ, Lavorel S, Dray S, Reu B, *et al.* 2016.** The global spectrum of plant form and function. *Nature* **529**: 167-71.
- Domine F, Lackner G, Sarrazin D, Poirier M, and Belke-Brea M. 2021.** Meteorological, snow and soil data (2013-2019) from a herb tundra permafrost site at Bylot island, canadian High Arctic, for driving and testing snow and land surface models. *Earth System Science Data* **13**: 4331-48.

- Duclos I. 2002.** Milieux mésiques et secs de l'île bylot, nunavut (canada) : caractérisation et utilisation par la grande oie des neiges. MSc thesis, Université du Québec à Trois-Rivières, Trois-Rivières, QC, Canada.
- Elferjani R, Benomar L, Momayyezi M, Tognetti R, Niinemets Ü, Soolanayakanahally RY, Thérroux-Rancourt G, et al. 2021.** A meta-analysis of mesophyll conductance to CO₂ in relation to major abiotic stresses in poplar species. *Journal of Experimental Botany* **72**: 4384–4400.
- Ellis CJ, and Rochefort L. 2004.** Century-scale development of polygon-patterned tundra wetland, Bylot Island (73°N, 80°W). *Ecology* **85** (4): 963-78.
- Ellsworth DS, Crous KY, de Kauwe MG, Verryckt LT, Goll D, Zaehle S, Bloomfield KJ, Ciais P, Cernusak LA, Domingues TF, Dusenge ME, Garcia S, Guerrieri R, Ishida FY, Janssens IA, Kenzo T, Ichie T, Medlyn BE, Meir P, Wright IJ. 2022.** Convergence in phosphorus constraints to photosynthesis in forests around the world. *Nature Communications* **13**: 5005.
- Euskirchen ES, Serbin SP, Carman TB, Fraterrigo JM, Genet H, Iversen CM, Salmon V, McGuire AD. 2022.** Assessing dynamic vegetation model parameter uncertainty across Alaskan Arctic tundra plant communities. *Ecological Applications* **32**(2): e2499.
- Evans JR, von Caemmerer S. 2013.** Temperature response of carbon isotope discrimination and mesophyll conductance in tobacco. *Plant, Cell and Environment* **36**: 745-756.
- Fan R, Morozumi T, Maximov TC, Sugimoto A. 2018.** Effect of floods on the $\delta^{13}\text{C}$ values in plant leaves: a study of willows in Northeastern Siberia. *PeerJ* **6**: e5374.
- Fatichi S, Leuzinger S, Körner C. 2014.** Moving beyond photosynthesis: from carbon source to sink-driven vegetation modeling. *New Phytologist* **201**: 1086-95.
- Fernández-Marín B, Guliás J, Figueroa CM, Iñiguez C, Clemente-Moreno MJ, Nunes-Nesi A, Fernie AR, et al. 2020.** How do vascular plants perform photosynthesis in extreme environments? an integrative ecophysiological and biochemical story. *Plant Journal* **101**: 979-1000.
- Firn J, McGree JM, Harvey E, Flores-Moreno H, Schütz M, Buckley YM, Borer ET, et al. 2019.** Leaf nutrients, not specific leaf area, are consistent indicators of elevated nutrient inputs. *Nature Ecology and Evolution*. doi: 10.1038/s41559-018-0790-1.

- Fletcher BJ, Gornall JL, Poyatos R, Press MC, Stoy PC, Huntley B, Baxter R, and Phoenix GK. 2012.** Photosynthesis and productivity in heterogeneous Arctic tundra: consequences for ecosystem function of mixing vegetation types at stand edges. *Journal of Ecology* **100**: 441-51.
- Gago J, Daloso DM, Figueroa CM, Flexas J, Fernie AR, & Nikoloski Z. 2016.** Relationships of leaf net photosynthesis, stomatal conductance, and mesophyll conductance to primary metabolism: A multispecies meta-analysis approach. *Plant Physiology*, **171**: 265-279.
- Gago J, Daloso DM, Carriquí M, Nadal M, Morales M, Araújo WL, Nunes-Nesi A, Perera-Castro AV, Clemente-Moreno MJ & Flexas J. 2020.** The photosynthesis game is in the “inter-play”: Mechanisms underlying CO₂ diffusion in leaves. *Environmental and Experimental Botany*. doi: 10.1016/j.envexpbot.2020.104174
- Gago J, Nadal M, Clemente-Moreno MJ, Figueroa CM, Medeiros DB, Cubo-Ribas N, Cavieres LA, Gulías J, Fernie AR, Flexas J, Bravo LA. 2023.** Nutrient availability regulates *Deschampsia antarctica* photosynthetic and stress tolerance performance in Antarctica. *Journal of Experimental Botany*, **74**: 2620-2637.
- Galmés J, Capó-Bauçà S, Niinemets Ü, Iñiguez C. 2019.** Potential improvement of photosynthetic CO₂ assimilation in crops by exploiting the natural variation in the temperature response of rubisco catalytic traits. *Current Opinion in Plant Biology* **49**: 60-67.
- Galmés J, Hermida-Carrera C, Laanisto L, Niinemets Ü. 2016.** A compendium of temperature responses of rubisco kinetic traits: variability among and within photosynthetic groups and impacts on photosynthesis modeling. *Journal of Experimental Botany* **67**: 5067-91.
- Galmés J, Medrano H, Flexas J. 2007.** Photosynthetic limitations in response to water stress and recovery in Mediterranean plants with different growth forms. *New Phytologist* **175**: 81-93.
- Gauthier G, Hughes RJ, Reed A, Beaulieu J. 1995.** Effect of grazing by greater snow geese on the production of graminoids at an Arctic site (Bylot Island, NWT, Canada). *Journal of Ecology* **83**: 653-664.
- Gignac C, Rochefort L, Gauthier G, Lévesque E, Maire V, Deschamps L, Pouliot R, Marchand-Roy M. 2022.** N/P Addition Is More Likely Than N Addition Alone to Promote a Transition from Moss-Dominated to Graminoid-Dominated Tundra in the High-Arctic. *Atmosphere*. *Atmosphere* **13**:676. <https://doi.org/10.3390/atmos13050676>

- Givnish TJ. 1986.** Optimal stomatal conductance, allocation of energy between leaves and roots, and the marginal cost of transpiration. In: Givnish TJ, eds. *On the Economy of Plant Form and Function*. Cambridge, UK: Cambridge Univ Press 171-213.
- Godin E, Fortier D. 2012.** Geomorphology of a thermo-erosion gully, Bylot Island, Nunavut, Canada. *Canadian Journal of Earth Sciences* **49**: 979–86.
- Grassi G, Magnani F. 2005.** Stomatal, mesophyll conductance and biochemical limitations to photosynthesis as affected by drought and leaf ontogeny in ash and oak trees. *Plant, Cell and Environment*, **28**: 834-849.
- Harwood R, Th  roux-Rancourt G, Barbour MM. 2021.** Understanding airspace in leaves: 3D anatomy and directional tortuosity. *Plant Cell and Environment*. 44(8): 2455-2465.
- Hikosaka K, 2010.** Mechanisms underlying interspecific variation in photosynthetic capacity across wild plant species. *Plant Biotechnology*, **27**: 223-229.
- Hughes RJ, Reed A, Gauthier G. 1994.** Space and habitat use by greater snow goose broods on Bylot Island, Northwest Territories. *The Journal of Wildlife Management*. **58**: 536-545
- Johnson DA, Tieszen LL. 1976.** Aboveground biomass allocation, leaf growth, and photosynthesis patterns in tundra plant forms in Arctic Alaska. *Oecologia* **24**: 159-173.
- Kattge J, Knorr W. 2007.** Temperature acclimation in a biochemical model of photosynthesis: A reanalysis of data from 36 Species. *Plant, Cell and Environment* **30**: 1176-90.
- Kattge J, Knorr W, Raddatz T, Wirth C. 2009.** Quantifying photosynthetic capacity and its relationship to leaf nitrogen content for global-scale terrestrial biosphere models. *Global Change Biology* **15**: 976-991.
- Kirschbaum MUF, Farquhar GD. 1987.** Investigation of the CO₂ dependence of quantum yield and respiration in eucalyptus pauciflora. *Plant Physiology* **83**:1032-1036.
- Knauer J, Cuntz M, Evans JR, Niinemets   , Tosens T, Veromann-J  rgenson LL, Werner C, Zaehle S. 2022.** Contrasting anatomical and biochemical controls on mesophyll conductance across plant functional types. *New Phytologist* **236**: 357-68.

- Kong RS, Way DA, Henry HAL, Smith NG. 2022.** Stomatal conductance, not biochemistry, drives low temperature acclimation of photosynthesis in *Populus balsamifera*, regardless of nitrogen availability. *Plant Biology* **4**: 766-79.
- Körner C. 1999.** *Alpine Plant Life. Alpine Plant Life*. Springer International Publishing.
- Körner C. 2015.** Paradigm Shift in Plant Growth Control. *Current Opinion in Plant Biology* **25**: 107-14.
- Kumarathunge DP, Medlyn BE, Drake JE, Tjoelker MG, Aspinwall MJ, Battaglia M, Cano FJ, et al. 2019.** Acclimation and adaptation components of the temperature dependence of plant photosynthesis at the global scale. *New Phytologist* **222**: 768-84.
- Lamarque LJ, Félix-Faure J, Deschamps L, Lévesque E, Cusson PO, Fortier, D, Giacomazzo M, Guillemette F, Paillassa J, Tremblay M, & Maire V. 2023.** Hydrological regime and plant functional traits jointly mediate the influence of salix spp. on soil organic carbon stocks in a high arctic tundra. *Ecosystems* **26**: 1–22.
- Luo Y, Peng Q, Li K, Gong Y, Liu Y, Han W. 2021.** Patterns of nitrogen and phosphorus stoichiometry among leaf, stem and root of desert plants and responses to climate and soil factors in Xinjiang, china. *Catena* **199**: 105100.
- Luo X, Keenan TF, Chen JM, Croft H, Colin Prentice I, Smith NG, Walker AP, Wang H, Wang R, Xu C, Zhang Y. 2021.** Global variation in the fraction of leaf nitrogen allocated to photosynthesis. *Nature Communications* **12**:1. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-25163-9>
- Leffler AJ, Welker JM. 2013.** Long-term increases in snowpack elevate leaf N and photosynthesis in *Salix arctica*: Responses to a snow fence experiment in the High Arctic of NW Greenland. *Environmental Research Letters*, **8**: 025023.
- Maire V, Martre P, Kattge J, Gastal F, Esser G, Fontaine S, Soussana JF. 2012.** The coordination of leaf photosynthesis links C and N fluxes in C3 plant species. *Plos One*, **7**: 15.
- Maire V, Wright IJ, Prentice IC, Batjes NH, Bhaskar R, van Bodegom PM, Cornwell WK, Ellsworth D, Niinemets Ü, Ordóñez A, Reich PB, Santiago LS. 2015.** Global effects of soil and climate on leaf photosynthetic traits and rates. *Global Ecology and Biogeography* **24**: 706–717.

- Mbufong HN, Lund M, Aurela M, Christensen TR, Eugster W, Friborg T, Hansen BU, et al. 2014.** Assessing the Spatial Variability in Peak Season CO₂ exchange Characteristics across the Arctic Tundra Using a Light Response Curve Parameterization. *Biogeosciences* **11**: 4897-4912.
- Mooney HA, and Billings WD. 1961.** Comparative Physiological Ecology of Arctic and Alpine Populations of *Oxyria Digyna*. *Ecological Monographs*, **31**: 1-29
- Muraoka H, Uchida M, Mishio M, Nakatsubo T, Kanda H, Koizumi H. 2002.** Leaf Photosynthetic Characteristics and Net Primary Production of the Polar Salix (*Salix Polarix*) in a High Arctic Polar Semi-Desert, Ny-Ålesund, Svalbard. *Canadian Journal of Botany* **80**: 1193-1202.
- Myers-Smith IH, Hik DS. 2018.** Climate Warming as a Driver of Tundra Shrubline Advance. *Journal of Ecology* **106**: 547-60.
- Nishizawa, K, Deschamps L, Maire V, Bêty J, Lévesque E, Kitagawa R & Mori, A. S. 2021.** Long-term consequences of goose exclusion on nutrient cycles and plant communities in the High-Arctic. *Polar Science* **27**:100631.
- Oechel WC, Cowles S, Grulke N, Hastings SJ, Lawrence B, Prudhomme T, Riechers G, Strain B, Tissue D, Vourlitis G. 1994.** Transient Nature of CO₂ Fertilization in Arctic Tundra. *Nature* **371**:500-503.
- Onoda Y, Wright IJ, Evans JR, Hikosaka K, Kitajima K, Niinemets Ü, Poorter H, Tosens T, Westoby M. 2017.** Physiological and Structural Trade-offs Underlying the Leaf Economics Spectrum. *New Phytologist* **214**: 1447-63.
- Onoda Y, Wright IJ. 2018.** The leaf economics spectrum and its underlying physiological and anatomical principles. *The leaf: a platform for performing photosynthesis* **44**: 451-471.
- Paillassa J, Wright, IJ, Prentice IC, Pepin S, Smith NG, Ethier G, Westerband AC, Lamarque LJ, Han W, Cornwell WK, Maire V. 2020.** When and where soil is important to modify the carbon and water economy of leaves. *New Phytologist* **228**: 121-135.
- Pouliot R, Rochefort L, Gauthier G. 2009.** Moss carpets constrain the fertilizing effects of herbivores on graminoid plants in Arctic polygon fens. *Botany* **87**: 1209–22.

- Rantanen M, Karpechko AY, Lipponen A, Nordling K, Hyvärinen O, Ruosteenoja K, Vihma T, and Laaksonen A. 2022.** The Arctic has warmed nearly four times faster than the globe since 1979. *Communications Earth & Environment* **3**: 168.
- Reich PB, Oleksyn J. 2004.** Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **101**:11001-11006.
- Reich PB, Oleksyn J, Wright IJ. 2009.** Leaf phosphorus influences the photosynthesis-nitrogen relation: a cross-biome analysis of 314 species. *Oecologia* **160**: 207-12.
- Reich PB. 2014.** The world-wide “fast-slow” plant economics spectrum: A traits manifesto. *Journal of Ecology*, **102**: 275-301.
- Reich PB, Sendall KM, Stefanski A, Rich RL, Hobbie SE, Montgomery RA. 2018.** Effects of climate warming on photosynthesis in boreal tree species depend on soil moisture. *Nature*. **562**: 263-267.
- Rogers A, Serbin SP, Ely KS, Sloan VL, Wullschlegel SD. 2017.** Terrestrial biosphere models underestimate photosynthetic capacity and CO₂ assimilation in the Arctic. *New Phytologist* **216**: 1090-1103.
- Sáez PL, Bravo LA, Cavieres LA, Vallejos V, Sanhueza C, Font-Carrascosa M, Gil-Pelegrín E, Peguero-Pina JJ, Galmés J. 2017.** Photosynthetic limitations in two antarctic vascular plants: importance of leaf anatomical traits and rubisco kinetic parameters. *Journal of Experimental Botany* **68**: 2871-83.
- Sáez PL, Galmés J, Ramírez CF, Poblete L, Rivera BK, Cavieres LA, Clemente-Moreno MJ, Flexas J, Bravo LA. 2018.** Mesophyll conductance to CO₂ is the most significant limitation to photosynthesis at different temperatures and water availabilities in antarctic vascular species. *Environmental and Experimental Botany* **156**: 279-87.
- Segal AD, Sullivan PF. 2014.** Identifying the sources and uncertainties of ecosystem respiration in Arctic tussock tundra. *Biogeochemistry* **121**: 489-503.
- Thérroux-Rancourt G, Gilbert ME. 2017.** The light response of mesophyll conductance is controlled by structure across leaf profiles. *Plant Cell and Environment* **40**: 726-40.

- Thomas HJD, Bjorkman AD, Myers-Smith IH, Elmendorf SC, Kattge J, Diaz S, Vellend M, *et al.* 2020.** Global plant trait relationships extend to the climatic extremes of the tundra biome. *Nature Communications* **11**: 1351.
- Walker AP, Beckerman AP, Gu L, Kattge J, Cernusak LA, Domingues TF, Scales JC, Wohlfahrt G, Wullschlegel SD, Woodward FI. 2014.** The relationship of leaf photosynthetic traits - V_{max} and J_{max} - to leaf nitrogen, leaf phosphorus, and specific leaf area: a meta-analysis and modeling study. *Ecology and Evolution* **4**: 3218-35.
- Walther S, Guanter L, Heim B, Jung M, Duveiller G, Wolanin A, Sachs T. 2018.** Assessing the Dynamics of Vegetation Productivity in Circumpolar Regions with Different Satellite Indicators of Greenness and Photosynthesis. *Biogeosciences* **15**: 6221-56.
- Woods HA, Makino W, Cotner JB, Hobbie SE, Harrison JF, Acharya K, & Elser JJ. 2003.** Temperature and the chemical composition of poikilothermic organisms. *Functional Ecology*, **17**: 237-245.
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M, Ackerly DD, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, *et al.* 2004.** The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* **428**:821-27.
- Xie K, Lu Z, Pan Y, Gao L, Hu P, Wang M, Guo S. 2020.** Leaf photosynthesis is mediated by the coordination of nitrogen and potassium: the importance of anatomical-determined mesophyll conductance to CO₂ and carboxylation capacity. *Plant Science* **290**: 110267.
- Zhang Y, Chen C, Jin Z, Yang Z, Li Y. 2022.** Leaf anatomy, photosynthesis, and chloroplast ultrastructure of *Heptacodium miconioides* seedlings reveal adaptation to light environment. *Environmental and Experimental Botany*, **195**: 104780.
- Zoltai SC. 1983.** Pingos on Bylot Island, N. W. T., Canada *Polarforschung* **53**: 43-48.

Supplementary materials

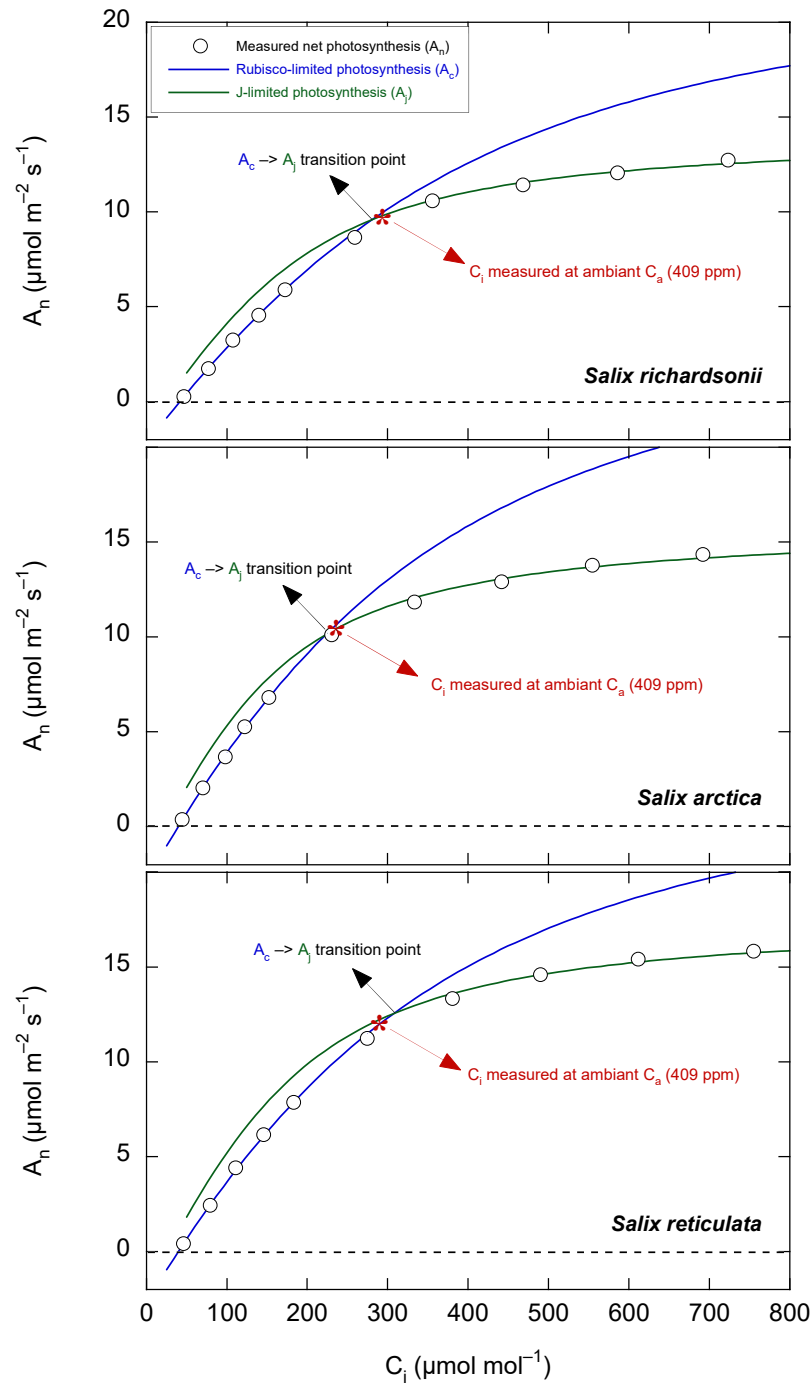


Figure S1: Representative A-C_i curves for our three *Salix* species. The intercellular concentration of CO₂ (C_i) at the transition point between A_c (Rubisco-limited photosynthesis) and A_j (J-limited photosynthesis) is indicated by a black arrow at the crossing of the two curves whereas the C_i value measured at ambient CO₂ conditions (C_a = 409 ppm) is indicated by a red asterisk.

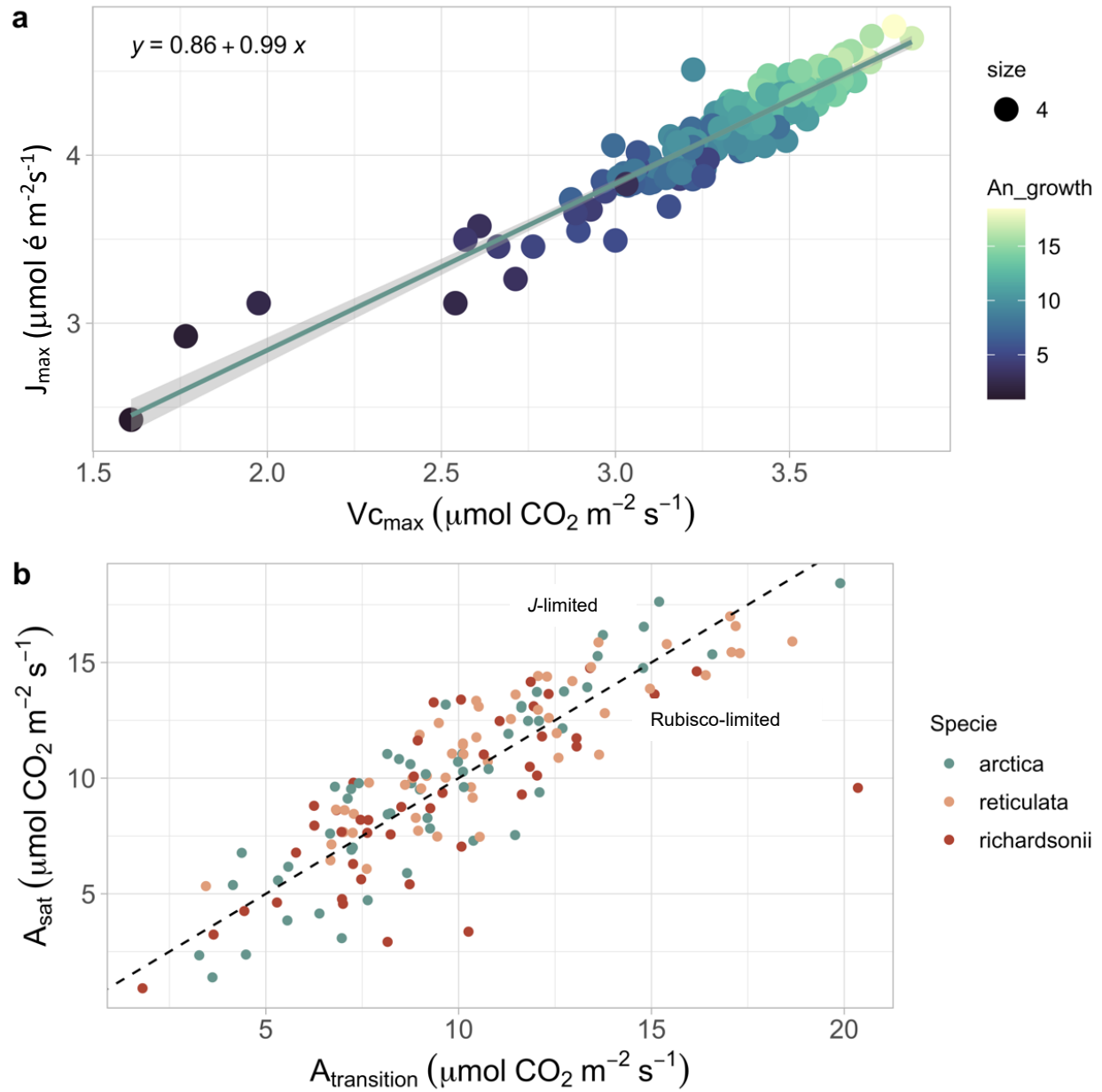


Figure S2 : Coordination of biochemical limitations to leaf photosynthesis in the three *Salix* species co-occurring in the Qarlikturvik valley of Bylot Island (Nunavut). Panel a shows the relationship between $V_{c\max}$ and $J_{\max}$. Panel b shows the relationship between the light-saturated net photosynthetic rate (A_{sat}) at ambient CO_2 concentration ($C_a = 409$ ppm) and the net assimilation rate at the transition point between the Rubisco-limited and J -limited portions of the A - C_i response curves ($n = 162$ *Salix* individuals). Dashed line equation: $A_{\text{sat}} = 0.9928 \times A_{\text{transition}}$ ($R^2 = 0.96$).

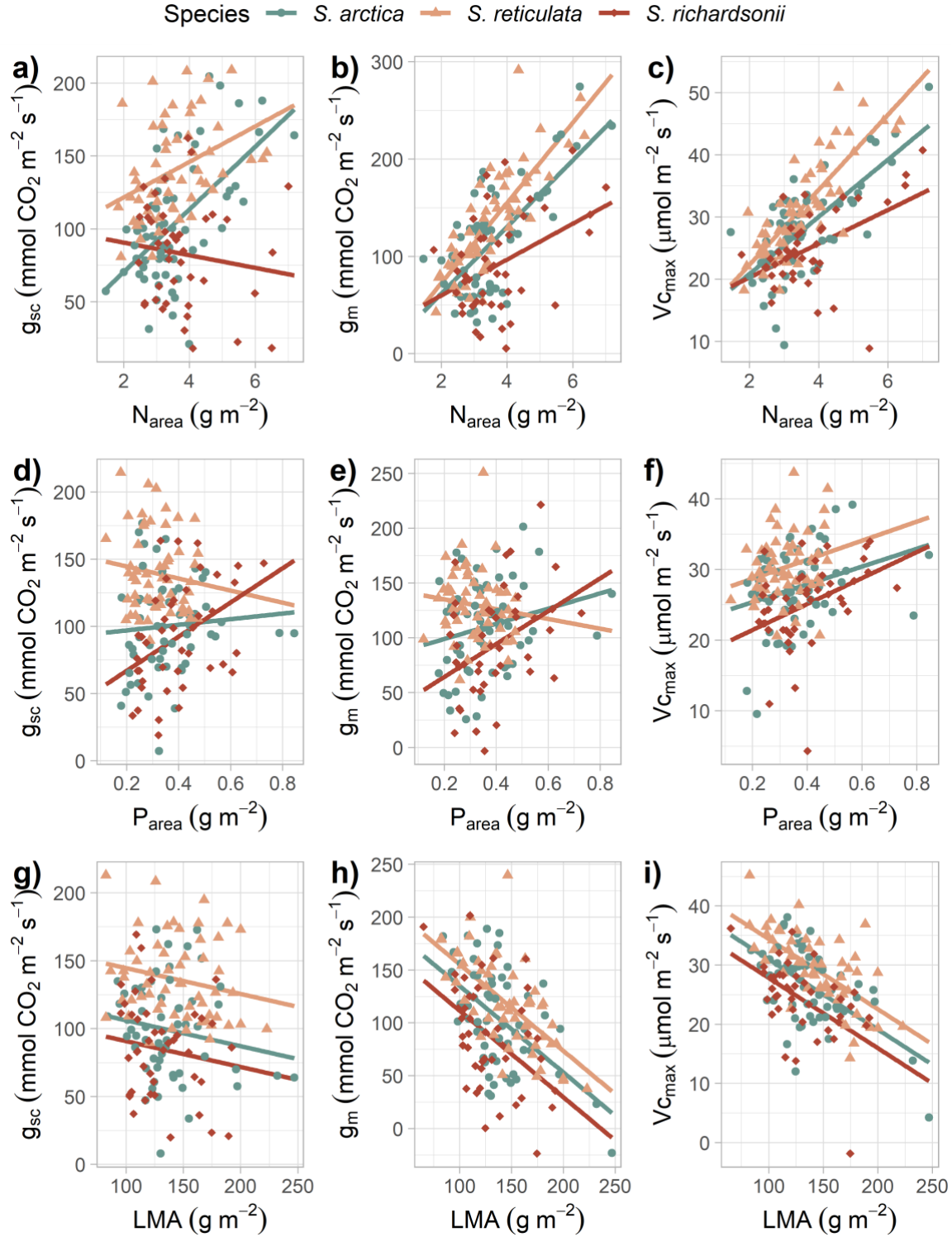


Figure S3 : Conditional relationships explaining the variation of g_{sc} , g_m and V_{cmax} as a function of leaf P concentration per unit area, leaf N concentration per unit area and LMA of three arctic *Salix* species. Conditional relationships were fitted using generalized regression models of Table 3,

where sampling date and site were used as random factors. We considered significant explicative variables only.

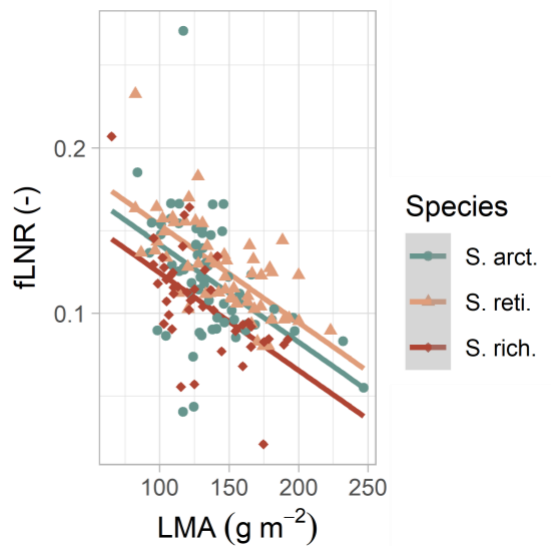


Figure S4 Fraction of leaf nitrogen into Rubisco (fLNR) in relation to leaf mass area (LMA) Species were *S. arctica*, *S. reticulata* and *S. richardsonii*. The relationship was from a mixed regression model considering site and date as random factors. $fLNR = 0.201 + 5.90 \cdot 10^{-4} \cdot LMA + 0.012/-0.017$ ($r_m^2 = 0.29$, $r_c^2 = 0.43$, $P\text{-value} < 0.001$)

Table S1: Report of J_{max} - V_{cmax} interaction values from the literature. The table shows the intercepts and slope of the relationship between J_{max} and V_{cmax} found in the literature to compare to our results. To do the comparison between studies, we transformed V_{cmax} and J_{max} values using a $\log_{10}$.

Studies reporting $J_{max} \sim V_{cmax}$	intercept	Slope
Walker et al. 2014	1.010	0.890
TRY/Kattge (2007)	1.668	0.750
Wullschlegel (1993)	1.425	0.837
this study	0.857	0.991

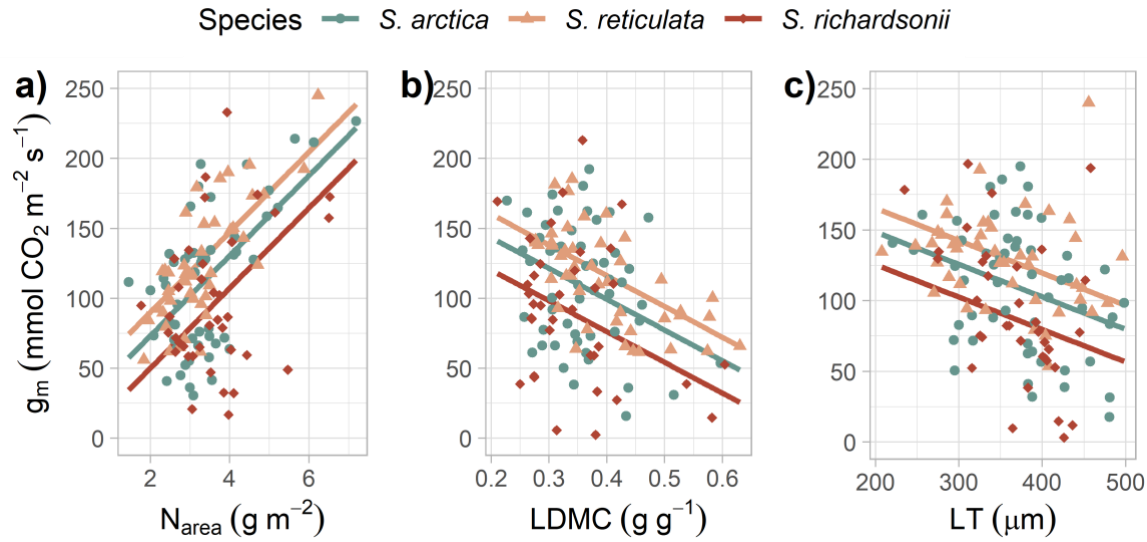


Figure S5 : Conditional relationships explaining the variation of g_m as a function of leaf dry matter content (LDMC), leaf thickness (LT) and leaf nitrogen content (N_{area}) and Arctic *Salix* species. Conditional relationships were fitted using generalized regression models of Table S2, where sampling date and site were used as random factors. We considered significant explicative variables only.

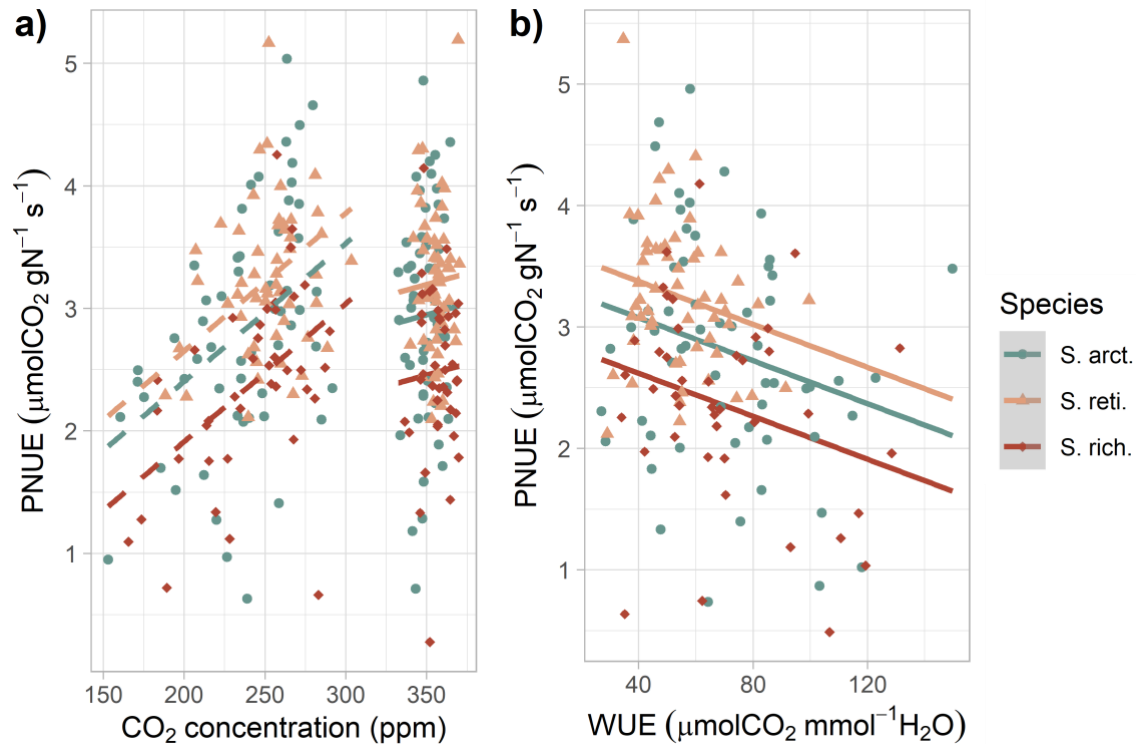


Figure S6 : Photosynthetic nitrogen use efficiency variation of three *Salix* species (*S. arctica*, *S. reticulata* and *S. richardsonii*) in relation to (a) intercellular (solid line) and chloroplastic CO₂ (dashed line) concentration, and to (b) intrinsic water use efficiency (A/g_s). The relationships were from mixed regression models considering site and date as random factors. The regression details were: (a) PNUE = -1.14 + 0.011 · C_c + 0.004 · C_i ($r_m^2 = 0.24$, $r_c^2 = 0.56$, $P\text{-value} < 0.001$); (b) PNUE = 3.43 - 0.0088 · WUE + ($r_m^2 = 0.16$, $r_c^2 = 0.38$, $P\text{-value} < 0.001$)

CHAPITRE 3

Chapter 3: Acclimation and adaptation led the response of leaf photosynthesis in three of *Salix* species to environmental gradients within the Qarlikturvik glacier valley in arctic tundra (Nunavut Canada)

Authors: Jennifer Paillassa, Steeve Pepin, Laurent Lamarque, Vincent Maire

Intended journal : Ecology

Abstract

How species photosynthetically acclimate and/or genetically adapt to environmental changes in multiple essential resources occurring in the Arctic tundra is not yet known from satellites. However, this is critical information to anticipate its response to the present three-to-four times regional warming.

In the glacial valley on Bylot Island, Nunavut, we measured six traits and six processes related to photosynthesis on *Salix arctica*, *S. reticulata* and *S. richardsonii* co-occurring at 29 sites, which were characterized by 12 soil, climate, and geomorphological variables. We analyzed the response of photosynthesis to spatial environmental gradients using multiple mixed regression analyses. We disentangled the response between physiological acclimation versus genetic adaptation using two theories of photosynthesis, which formalized respective predictions expected from the covariations between maximal carboxylation capacity, $V_{c_{max}}$, electron transport capacity, J_{max} , and stomatal conductance to water, g_{sw} and from the variation of internal vs ambient CO_2 concentration, $C_i:C_a$.

Regardless of species identity, photosynthetic traits and processes were significantly influenced by three independent environmental dimensions, namely soil silt proportion (Silt), soil moisture (SM) and soil organic matter content (OM). Increasing Silt and decreasing OM (= increasing soil fertility) had substantial positive effects on the photosynthetic traits and processes (e.g. $V_{c_{max}}$, J_{max} , g_{sw}), while increasing SM had a negative effect. The three *Salix* species used a tight coordinated response among photosynthetic processes to respond to environmental gradients,

which led to a constant $C_i:C_a$ value. However, in the case of *S. arctica*, the response resulted from clear signals of genetic adaptation of the individuals within the population.

These results suggest that relying solely on temperature change will not adequately predict the impacts of global warming on photosynthesis in the Arctic, without accounting for several environmental resources and species-specific ability to adapt to new environmental conditions.

Introduction

The Arctic ecosystem is warming up three to four times faster than the rest of the planet (Rantanen et al., 2022), resulting in high latitude shrubification, ground cover, and a general greening of the tundra (Myer-Smith et al., 2020). However, we do not know much about how key traits and processes involved in leaf photosynthesis respond to environmental changes in multiple essential resources. Particularly, how species physiologically acclimate and/or genetically adapt to such changes, could not be evaluate from satellites imagery.

Several environmental factors limit photosynthesis in the Arctic tundra. The cold and short growing season keeps photosynthetic enzymes below their optimal operating range of 15-35°C (Medlyn et al., 2002). The low mineralization rate of soil organic matter limits the availability of nutrients and the production of enzymes necessary for CO₂ carboxylation (Fernandez-Marin et al., 2020), but also the amount of proteins involved in diffusion of CO₂ across the cell wall, facilitating mesophyll conductance (Onoda et al., 2017; Xie et al., 2019). Recently, soil moisture has been shown to directly limit gross primary productivity in Arctic tundra (excluding the confounding effect of temperature), likely by reducing leaf stomatal conductance to water and CO₂ (Zona et al., 2023). With global change and changing availability of essential resources, photosynthesis limitations are likely to be lifted. They may be lifted simultaneously with the joint increase in atmospheric CO₂, temperature, growing season length, and soil nutrients (Box et al., 2019). However, the heterogeneous dynamics of soil moisture, both in its directionality and intensity, depending on soil subsidence capacity (Andersen et al., 2020), may complicate our understanding of the photosynthesis dynamics with global change (Berner & Shädel, 2023). We need to know more how the different photosynthetic processes (carboxylation and electron transport capacities, mesophyll and stomatal conductances) respond to spatio-temporal variations in environmental

factors, and whether their respective response is coordinated or not. The knowledge of coordinated photosynthetic responses enriches our understanding of the global dynamics of ecosystems and carbon sinks, as well as our ability to simulate these processes in robust climate models.

In general, leaf photosynthetic processes covary in a positive and highly constrained relationship, with the capacity of CO₂ carboxylation (V_{cmax}) increasing with electron transport capacity along the respiratory chain (J_{max}) and with mesophyll and stomatal conductances (g_m and g_s , respectively) (e.g. Wullshleger et al., 1993; Niinemets et al., 2009; Xiong & Flexas 2018). Temporal variation in environmental resources is expected to lead to coordinated physiological acclimation of photosynthetic processes, which are considered reversible during plant lifetime (e.g. Maire et al., 2012; Mengoli et al., 2022). Such coordination can be explained by the need to maximize the use of available resources within a site to produce a unit of carbon (e.g. Gago et al., 2023) and/or minimize the respiratory C costs associated with the overabundance of a particular resource (e.g., toxicity of leaf ammonium, photorespiration to dissipate the excess of electrons) (Kumarathunge et al., 2019). Such coordination is mainly found among individuals within species as well as among species within community (Hikosaka 2010). It can also occur among communities, albeit the slopes along which photosynthetic processes covary, can differ between sites (Wright et al., 2001; Maire et al., 2012). The latter is generally explained by spatial genetic adaptation of the population and/or species pool to an environmental condition that does not provide the same combination of resources (e.g. Prentice et al., 2013; Yan et al., 2023). Accounting for these slope differences in Earth System Models has improved the ability to simulate spatial variation in photosynthesis and ecosystem productivity at large scales (Harrison et al., 2021). Considering that physiological acclimation unfolds over days and genetic adaptation spans many generations, it is crucial to ascertain their respective roles for understanding and predicting the sequential effects of global change on photosynthesis but is rarely explicit in the literature.

Two theories in the literature define how photosynthetic processes should covary along environmental gradients. The coordination theory of photosynthesis postulates that light-driven J_{max} covaries positively with nitrogen-driven V_{cmax} (Chen et al., 1993; Fig. 1). The V_{cmax} - J_{max} coordination is acclimated over the temporal scale of photosynthetic protein turnover, estimated to be the half-life of Rubisco of about one month (Yamori et al., 2009). The least-cost theory of

photosynthesis postulates that the acquisition and use of water covaries positively with the ones of nitrogen within a site. As such, V_{cmax} covaries with g_{sw} where individual positions along the slope depend on acclimation between individuals within species or on species strategies for acquiring both resources (Fig. 1; Wright et al., 2003; Prentice et al., 2013). For both theories, it is expected that the slope of V_{cmax} - J_{max} or V_{cmax} - g_{sw} relationships changes along environmental gradients through genetic adaptation of the species pool to minimize respiratory costs (Fig. 1; e.g. Kumarathunge et al., 2019 for the coordination theory; e.g. Prentice et al., 2013 for the least-cost theory). In the least-cost theory, it is further postulated that changes in g_s - V_{cmax} relationship lead to variation in the conservative equilibrium between internal and ambient CO_2 concentration (C_i/C_a ratio) (Wang et al., 2018). These two theories can help to determine whether spatio-temporal variation in photosynthetic traits is due to adaptation (changes in slope between photosynthetic processes) or acclimation (shifts along a common slope).

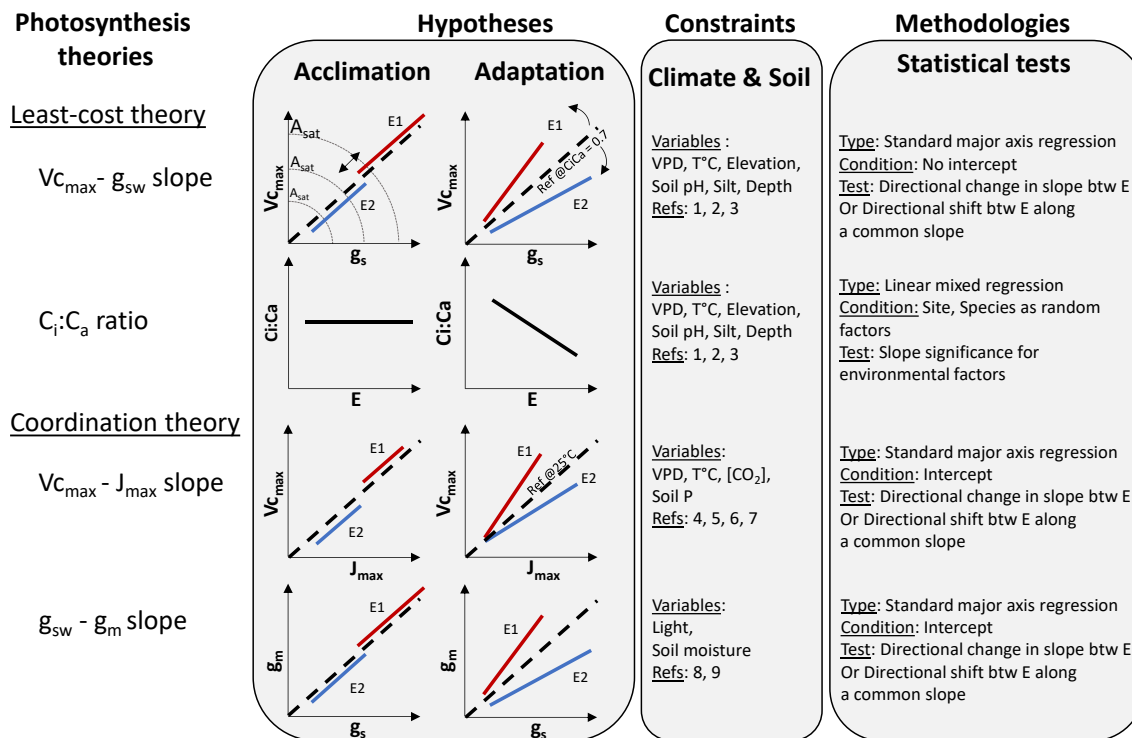


Figure 1: Conceptual diagram depicting the expected relationships related to either acclimation or adaptation of photosynthetic processes. The diagram is based on two theories from the literature - the least-cost theory of photosynthesis and the coordination theory of photosynthesis (Wright et

al., 2003; Chen et al., 1993 for original ideas). They predict the covariation of photosynthetic traits along environmental variables to both maximize C gain and minimize respiratory costs associated with the acquisition and utilization of environmental resources (nitrogen, water, and light). Acclimation of photosynthetic processes to spatio-temporal variation in environmental conditions predicts a shift in their covariation along a common slope. In contrast, the adaptation of photosynthetic processes predicts a change in the slope of their relationships, considering the environmental exclusion of maladapted individuals and species. A change in the slope of the covariation between photosynthetic processes is expected to modify the ratio of $C_i:C_a$, which is usually strongly constrained within site and species under acclimation. Several environmental constraints have been highlighted in the literature for each photosynthetic theory (see some non-exhaustive examples with references: 1: Prentice et al., 2014; 2: Wang et al., 2019; 3: Paillassa et al., 2020; 4: Maire et al., 2012; 5: Kumarathunge et al., 2019; 6: Walker et al., 2014; 7: Ellsworth et al., 2022; 8: Onoda et al., 2017; 9: Elferjani et al., 2021). The methodology for testing acclimation vs. adaptation is suggested in the last column of the diagram.

Among photosynthetic processes, leaf mesophyll conductance, which regulates CO_2 diffusion from intercellular to chloroplast and which rate depend on leaf structure, chloroplast area and distribution, cell wall porosity and nitrogen (Flexas et al., 2020; Gago et al., 2023), can strongly limit photosynthesis in nitrogen-limited species (Xiong & Flexas, 2019), such as in the Antarctic (Saez et al., 2018). While g_m coordination with g_s and V_{cmax} may be necessary to minimize the water and nitrogen costs (Flexas & Carriqui, 2020), the mesophyll conductance process has yet to be included in the a forementioned theories. Positive covariation of g_m with g_s and V_{cmax} was observed within and between species and may be attributed to acclimation to changes in temporal environmental conditions (Xiong et al., 2018; Sakoda et al., 2021). Between sites, the slope of g_m - g_s and g_m - V_{cmax} relationships have been shown to change with variation in mean solar radiation and soil fertility (Xie et al., 2020; Berghuijs et al., 2016), suggesting that the coordination of g_m with other photosynthetic processes could also be driven by genetic adaptation to spatial environmental variation.

In this study, we evaluated the response of photosynthetic processes in three *Salix* shrub species to environmental gradients within a glacial valley on Bylot Island, Nunavut. The three

shrub species were prostrate *Salix arctica* and *S. reticulata*, and erect *S. richardsonii*. Twelve soil, climate and geomorphological variables recorded at 29 sites where the three species co-occurred defined the environmental gradients. We aimed to:

1. To determine whether photosynthetic traits and processes respond to the main environmental gradients in the valley. We expect that soil fertility gradients elicit a stronger response compared to other gradients, considering the high sensitivity of tundra to nutrients in comparison with other limiting resources (Chapin et al., 1995).
2. To determine whether acclimation or adaptation is the main way by which photosynthesis responds to environmental gradients. As sexual reproduction is considered rare in tundra (Bell and Bliss, 1980), we expect a minor role of genetic adaptation, and acclimation to be the main driver of the environmental response of photosynthetic process covariations.
3. To determine whether the three *Salix* species display species-specific responses to environmental gradients. Since *S. richardsonii* has a much higher germination rate (Angers-Blondin et al., 2018), we expect genetic adaptation to drive the environmental response of its photosynthetic processes, while the other two *Salix* species use acclimation.

Material and methods

Site & Species selection

The study took place in the 12 000-year-old Qarlikturvik glacial valley on Bylot Island in Nunavut, Canada (73°09'N, 79°57'W). The valley is characterized by an elevation range of 20 to 400 meters, a mean growing season solar radiation of 221 W/m², a mean annual temperature of -14.4°C, a mean growing season temperature of 4.7°C, approximately eight months of snow cover per year, a mean growing season liquid precipitation of 77.5 mm, and the presence of permanent permafrost (Domine et al., 2021). The valley is located in the southwestern part of the island and is crossed by a proglacial river. It is approximately 18 km long, with a bottom terrace extending 5 km wide, and it is flanked by plateaus that reach elevation of up to 500 m (Godin & Fortier, 2012). It exemplifies a typical glacial valley geosystem with diverse depositional environments, including alluvial, aeolian, glaciofluvial, moraine, colluvial, and marine sediments (Coulombe et al., 2022). The valley landscape predominantly consists of low-centered polygons and supports two primary

vegetation types. Approximately 23% of the valley is covered by wetlands dominated by sedges (e.g. *Carex aquatilis*, *Eriophorum angustifolium*), grasses (*Dupontia fischeri*), and mosses (*Calliergon giganteum*, *Drepanocladus spp.*) (Gauthier et al., 1995). Mesic environments are found on polygonal rims, degraded and high-centered polygons, and hummocky tundra, and they host a more diverse set of plant species, including *Salix spp.*, *Vaccinium uliginosum*, *Arctagrostis latifolia*, *Poa arctica*, and the dominant moss *Aulacomnium spp.* (Perreault et al., 2016).

Salix arctica and *S. reticulata* typically dominate the mesic environments of the Qarlikturvik valley. They are prostrate plant species with heights rarely exceeding 15 cm, featuring elliptic to oblong leaves ranging from 1 to 10 cm² in size. *S. arctica* leaves tend to be more hypostomatous and pilose, while *S. reticulata* leaves are more amphistomatous and less hairy. *S. arctica* is the most northerly of *Salix* species, is present in the whole circumpolar tundra, can be found across a large range of latitudes and ecological conditions (Dawson & Bliss, 1989; Jones et al., 1997) and is the most pioneering species after glacier retreat in Bylot island (personal observation). *S. reticulata* is more associated with established vegetation with preference for calcareous soils. *S. richardsonii* is the sole erect species in the prostrate tundra of Bylot Island and is at the northern edge of its distribution range. It is primarily found along small streams and alluvial fans that cross the valley from the surrounding plateaus to the glacial river (Duclos, 2002; Tremblay, 2017). It grows up to 1 meter in height and possessing lanceolate, pilose and hemiamphistomatous leaves. It can show very high germination rate in comparison with *S. arctica* (Angers-Blondin et al., 2018).

Experimental design and plant sampling

In July 2019, we carefully selected 29 sites distributed across the Qarlikturvik valley to encompass the wide range of ecosystems found, from sites close to the glacier to those closer to the sea and from the wetlands along the glacial river to the mesic plateau. At each of the selected sites, we sampled three individuals for each of the three *Salix* species whenever they were present (all three species were found at 23 out of the 29 sites, with *S. reticulata* absent at one site and *S. richardsonii* absent at five sites). For each individual, we dug down to the roots, and placed them in a sealed, opaque plastic bag to promote stomatal closure and minimize water loss through transpiration

during transport to the main camp. There, the individual branches were submerged in water and left in the dark for 24 hours before gas exchange measurements began. At each site, three cores of 10 cm of topsoil were sampled with a 6 cm diameter - 15 cm deep corer and placed in a plastic bag. The soil was air-dried at the camp for later analysis.

Environmental data

Edaphic variables

Soil moisture and temperature were recorded at each site three times during the growing season (early July, late July, early August) using the WET-2 sensor (Delta-T, Cambridge, UK). Three sets of calibration parameters were used to convert the electrical signal from the wet sensor to soil moisture content: the organic soil set was used when soil organic matter content was > 12% (5/29 sites); the sandy soil set was used when sand content was above 50% (10/29 sites); otherwise, the silty soil set was used otherwise, with soil clay content being below 3% (14/29 sites). The depth of the active soil layer was measured twice, in August 2019 and 2021, using a graduated probe.

In the laboratory, soils were first sieved at 4 mm. Soil pH was measured in a 1:5 soil-water suspension after stirring for 1 hour. Soil organic matter content was measured by weighing soils dried at 70°C for 48h and soils calcined at 375°C for 1h in porcelain crucibles placed in a muffle furnace. Soil total nitrogen and carbon concentrations were determined by sample calcination and gas chromatography (EA-IRMS, Agilent technology). Soil inorganic nitrogen concentration was measured by extraction with KCl 2.0 M and spectrometry using flow injection analysis and an inductively coupled plasma optical emission spectrometer (McMinn, 2019). Soil acid-extracted phosphorus concentration was measured by extraction with Mehlich-3 solution and an argon plasma ionization source mass spectrometer (Inductively Coupled Plasma Mass Spectroscopy). Soil texture was measured using a laser particle analyzer (Fritsch Analyzer 22 microtech plus) on soils previously digested with H₂O₂ solution (10%).

Climatic variables

Air temperature and relative humidity were measured at 8-hour time steps by weatherproof loggers with built-in temperature and relative humidity sensors (HOBO U23 Pro v2 External). The loggers were deployed at each site in late June-early July 2019 in a protective enclosure from direct sunlight and animals, approximately 30 cm above the ground surface, and retrieved in early August 2021. Vapor pressure deficit was calculated from temperature and relative humidity. We used the average over the June-July-August period from 2019 to 2021 to characterize each site. As measured plant height did not exceed 35 cm, our data reflect the micro-environmental conditions experienced by leaves.

Geomorphological variables

We calculated the distance between the glacier front and each sampling sites using geographic coordinates. As the glacier retreat has shaped ecosystem succession, we used the glacier distance as a proxy of soil age (Fortier & Allard, 2004). Site elevation and topographic wetness index (TWI) were calculated from a 2 m resolution numerical terrain model available from ©Esri. TWI was calculated using the following formula from Beven & Kirkby (1979):

$$TWI = \ln\left(\frac{TCA}{FW}\right)/\tan(S) \quad \text{Eqn. 1.}$$

Where TCA , FW , S define total catchment area, flow width and terrain slope, respectively. The specific catchment area (i.e. the ratio of catchment area to flow width) estimates upstream water inflow, while the slope estimates downstream water drainage. Thus, a pixel associated with a large catchment area and low slope gradient is likely to have a high TWI value. High TWI values correspond to areas prone to saturated soil water content, whereas low values reflect drier areas.

Leaf gas exchange measurements

We conducted instantaneous gas exchange measurements under saturating light conditions within the July 1st-20th period, with one measurement campaign per site. Specifically, we measured one top leaf per individual, with two individuals per species and per site, amounting to a total of

162 measurements (comprising 58 for *S. arctica*, 56 for *S. reticulata*, and 48 for *S. richardsonii*). We employed two portable photosynthesis systems (LI-6400XT, LI-6800), both equipped with a Leaf Chamber Fluorometer featuring a 2 cm² window. This setup was tailored to accommodate the relatively small leaves of arctic *Salix* species. We maintained the leaf chamber air relative humidity at 60% and set the leaf temperature to 10°C. This temperature closely matched the average growth conditions experienced by these plants in July, which averaged 7.7°C and varied between -1.5°C and 22.3°C over the 2013-2019 period (Domine et al., 2021). An hour before each measurement, we positioned the plants under a LED lamp (specifically, a YGROW S1500 Grow Light) and exposed them to a photosynthetic photon flux density (PPFD) of 1000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, which is a level where photosynthesis saturates for arctic tundra shrub species (Mooney & Billings, 1961).

Once the leaf was securely placed in the chamber, we waited for approximately 10 minutes to achieve steady-state conditions before recording key parameters such as A_{sat} (maximum photosynthetic rate) and g_{sc} (stomatal conductance to CO₂), as well as steady-state (F_s) and maximal (F_m' , determined using an 800 ms rectangular flash of PPFD = 8000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) chlorophyll fluorescence. These measurements were taken under ambient atmospheric CO₂ concentration (C_a), which was approximately 409 ppm. Subsequently, we repeated the measurements under 10 different CO₂ concentrations within the leaf chamber (ranging from 50 to 900 ppm), generating a CO₂ response ($A-C_i$) curve. At the end of the $A-C_i$ curve, the leaf chamber CO₂ concentration was returned to the ambient atmospheric level (409 ppm), and the incident PPFD was reduced to 100 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ to acclimate the leaf to conditions with limited light. We then conducted light response ($A-Q$) curve measurements as we decreased the PPFD from 100 to 40 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Throughout this process, we maintained a constant C_i . This allowed us to subsequently estimate non-photorespiratory leaf respiration in the light (R_{day}) using the "Kok effect" method (Kirschbaum & Farquhar 1987). The stomatal conductance to water, g_{sw} , was calculated using $g_{\text{sw}} = 1.6 \cdot g_{\text{sc}}$, a factor estimated from measurement of leaf transpiration and VPD_{leaf} (Medlyn et al., 2011).

Estimation of g_m , V_{cmax} and J_{max}

We employed the $A-C_i$ curve fitting approach from Ethier & Livingston (2004) and the use of chlorophyll fluorescence measurement to estimate the electron transport rate (J) and maximal

electron transport rate ($J_{\max}$) under conditions where RuBP regeneration is limiting. This allowed us to determine g_m and $V_{c\max}$ by solving the equation $A_{\text{sat}} = \min\{A_c, A_j\}$, where A_c represents the RuBP-saturated net photosynthetic rate, and A_j represents the RuBP regeneration-limited net photosynthetic rate.

$$A_c = \frac{-b + \sqrt{b^2 + 4ac}}{2a}$$

$$a = \frac{-1}{g_m}$$

$$b = \frac{(V_{c\max} - R_{day})}{g_m} + C_i + K_c \left(1 + \frac{O}{K_o}\right)$$

$$c = -(V_{c\max} - R_{day})(C_i - \Gamma) \quad \text{Eqn. 2a}$$

and

$$A_j = \frac{-b + \sqrt{b^2 + 4ac}}{2a}$$

$$a = \frac{-1}{g_m}$$

$$b = \frac{\left(s \cdot \Phi_{PSII} \cdot \frac{PPFD}{4} - R_{day}\right)}{g_m} + C_i + 2\Gamma^*$$

$$c = R_{day}(C_i - 2\Gamma^*) - \left(s \cdot \Phi_{PSII} \cdot \frac{PPFD}{4}\right)(C_i - \Gamma^*) \quad \text{Eqn. 2b.}$$

The parameters s (an empirical factor that relates the chlorophyll fluorescence-based estimate of the photochemical efficiency of photosystem II, $F_{PSII} = (F_m' - F_s)/F_m'$, to J (i.e. $J = s \cdot \Phi_{PSII} \cdot PPFD$)) and Γ (the leaf CO_2 compensation point where $A_{\text{sat}} = 0$) were solved together with g_m and $V_{c\max}$. The average values for s and Γ at a leaf temperature of 10°C were $0.38 (\pm 0.07)$ and $49 (\pm 16)$ ppm, respectively, based on 162 measurements. We used assumed values for the Rubisco kinetic

constants Γ^* (chloroplastic CO₂ compensation point), K_c and K_o (Michaelis-Menten constants for RuBP carboxylation and oxygenation, respectively) at 10°C from Bernacchi et al. (2002). We parameterized the model and solved it for the theoretical scenario in which A_c equals A_j , representing A_{sat} when V_{cmax} limitation perfectly balances with J limitation.

Leaf trait measurements

Following gas exchange measurements, we measured the leaf area using a digital camera and weighed the leaf fresh, then weighted its dry mass after 48h oven drying at 70°C. We calculated leaf dry matter content (LDMC) and specific leaf area (SLA) following Perez-Harguindeguy et al. (2003). We determined the nitrogen concentration and ¹⁵N, ¹⁸O and ¹³C isotopic composition of finely ground dry leaf material using respectively a Thermal Conversion Elemental Analyzer - Isotope Ratio Mass Spectrometer (TC-EA IRMS, Thermo-Finnigan). We measured the leaf phosphorus concentration with an ICP-OES (Inductively Coupled Plasma Optical Emission Spectroscopy) spectrometer (Agilent technology).

The ¹⁵N isotope provides information on the nitrogen nutrition mechanisms, with negative values in the range of [-6,-3] ‰ revealing an association of Salix with arbuscular mycorrhizae and ectomycorrhizae, values in the range of [-2,0] ‰ indicating greater efficiency of microbial mineralization and greater soil fertility, and values around zero indicating N-fixation (Dhillon 1994; Hobbie & Hobbie, 2009). The ¹⁸O isotope provides information on leaf transpiration, with values becoming increasingly negative as transpiration increases (Ripullone et al., 2009).

Statistical analyses

All the analyses were run under the software R-4.3.2 (R Core Team, 2023).

(i) *Establishing the main dimensions of the environment of the Qarlikturvik valley* – Among the 12 environmental variables measured, we selected the ones that better defined the valley landscape by using a principal component analysis (PCA). We scaled environmental variables, centered-reduced and analyzed them by the function “prcomp” of the package “vegan”. Based on the PCA results, we selected the environmental variables that showed the strongest score on each PCA axis that

exceeded an eigenvalue of one. Such variable selection approach allowed tending for the highest independence and variance among the chosen environmental variables in further analysis. As such, we did not observe critical values of the inflation factor in our regression analyses.

(ii) *Determining the response of photosynthetic traits and processes to the main environmental gradient in the valley* - Photosynthetic trait and processes – environment relationships were studied using generalized linear mixed-effects regression models (function “lmer” of the package “lme4”). We considered (i) the three main environmental variation axes highlighted in the PCA analysis, as explicative variables in our regression models; (ii) site and species identity, as random factors ; (iii) a gaussian distribution for variables having values between $[-\infty, +\infty]$ interval; and (iv) a gamma distribution for variables with values between $]0, +\infty]$. We used the function “plot_models” from the package “sjPlot” to visualize the relative impacts of environmental factors on the multiple traits.

(iii) *Determining whether acclimation or adaptation drives the response of photosynthesis to environmental gradients* – Based on our conceptual framework, we estimated the effects of three representative environmental variables on $V_{c_{max}}-g_s$, $V_{c_{max}}-J_{max}$ and g_m-g_s relationships slopes variation using standard major axis regression with the package ‘smatr’ (v3.4-8, R core team, 2020). Prior to analysis, each environmental variable was binned either in equal classes or in equal distances of values (quantile and equistep method, respectively). The effect of three and four bin levels were tested for each type of binning. The $V_{c_{max}}-g_s$ relationship was evaluated without intercept, as expected from the least-cost theory (Prentice et al., 2013).

We used a generalized mixed multiple regression model to test the effect of the three environmental variables as fixed factors on an integrative record of the ratio C_i/C_a , the drawdown of CO_2 during photosynthesis. We used species, site, and measurement date as random factors and the binomial family distribution and the logit function ($n = 163$). We calculated C_i/C_a using ^{13}C isotopic composition and the following formula (Paillassa et al., 2020):

$$\frac{C_i}{C_a} = \frac{\Delta^{13}C \left(-a_s + \left(\frac{g_{sc}}{g_m} \right) (b_3 - a_m) + \frac{\Gamma^*}{C_a} \right)}{b_3 + \left(\frac{g_{sc}}{g_m} \right) (b_3 - a_m) - a_s} \quad \text{Eqn. 3.}$$

Where $\Delta^{13}\text{C}$ was calculated from ^{13}C isotopic composition, the PeeDee Belemnite standard and the atmospheric isotopic composition (-8.5 ‰). a_s (4.4 ‰) is the carbon C isotope discrimination caused by air diffusion and a_m , b_3 and f are the fractionations associated with dissolution and diffusion of CO_2 in cell water (1.8‰), Rubisco carboxylation (30‰), and photorespiration (16‰), respectively.

(iv) *Determining whether species-specific response to environmental gradients occurs among the three Salix species* – We applied steps (ii) and (iii) for each species.

Results

Environmental dimensions of the Qalirkturvik valley

The topsoil (0-10 cm) exhibited significant variations among the 29 sites, in pH, ranging from 4.6 to 7.8, in silt content, which varied from 9.6% to 74.6%, and in soil organic matter content (OM), which ranged from 0.3% to 28.2%. Additionally, the depth of the thaw front varied from 20.5 to 71.5 cm and soil moisture from 30% to 43%. During the growing period of June-August, the microclimate conditions varied from 5.8°C to 6.9°C in mean temperature and between 0.14 and 0.20 kPa in mean air vapor pressure deficit (VPD).

The first three PCA dimensions had eigenvalue above 1 and defined the environment of the Qalirkturvik valley (Figs. 2a-b). The first PCA axis (30.7% of variance) corresponded to a surface moisture dimension, with silt proportion and distance from the glacier opposed to atmospheric VPD. In other words, soils with higher silt proportion had greater water retention and higher evapotranspiration and thus, lower VPD. The second PCA axis (17.1% of variance) represented a soil water accumulation dimension, opposing soil moisture (SM), topographic wetness index (TWI) and active layer depth (AD) to altitude and soil pH. Water flows increased with decreasing altitude, making soils wetter and with a deeper active layer. The third axis (14.2% of variance) corresponded to a soil fertility dimension, where accumulation of OM was opposed to mineral phosphorus (SPM) and nitrogen (low CN) availability. Silt, SM and OM displayed the highest loading score on the first, second and third PCA axis, respectively, and therefore, were chosen for subsequent analyses as proxies of the environmental variation among sites that could influence leaf

photosynthetic traits and processes (Figs. 2c-e). The geographic distribution of the three environmental variables did not show issue of spatial autocorrelation (Figs. 2c-e).

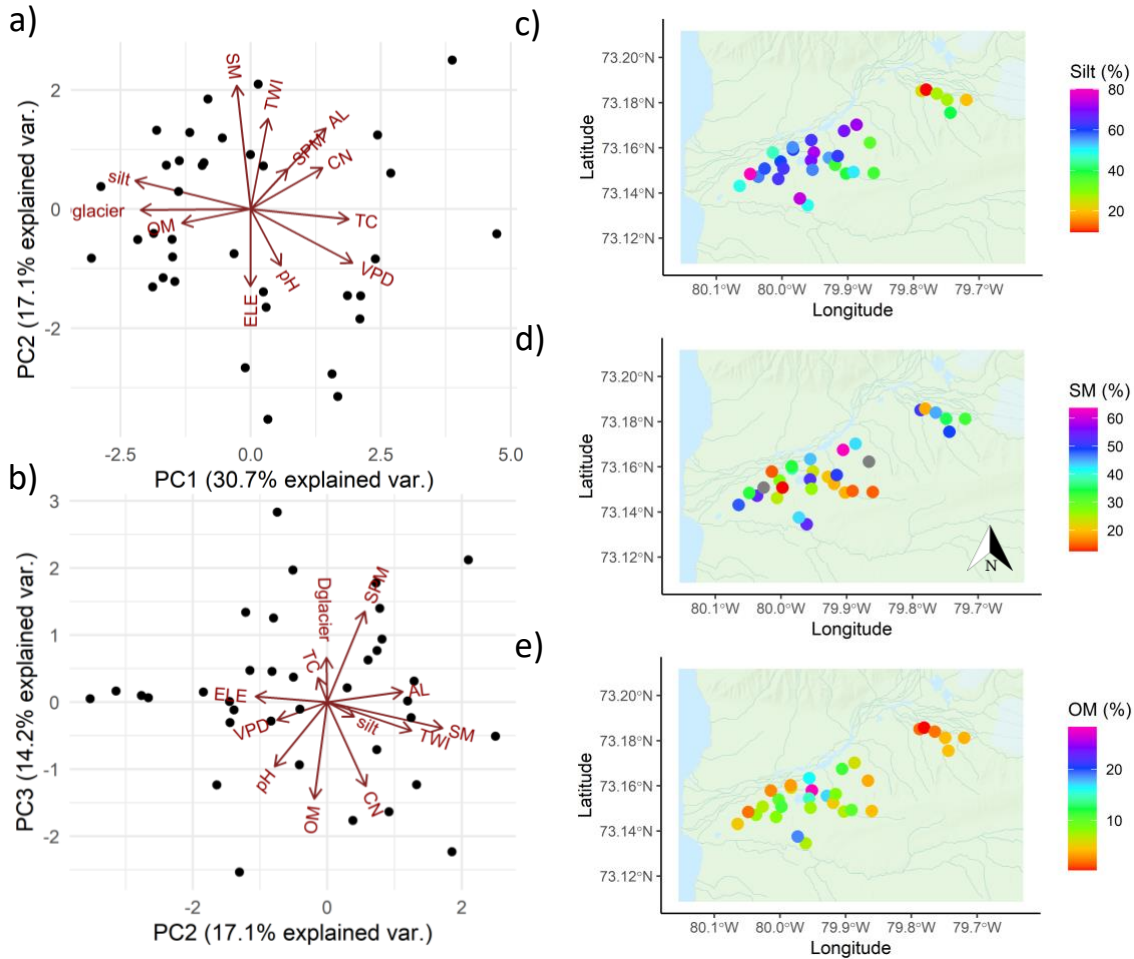


Figure 2: The three environmental dimensions of the Qalirkturvik valley on Bylot Island. Panels a-b show the results of a principal component analysis of 12 environmental variables, previously center reduced. Only principal components PC1 to PC3 had standard deviations above 1. Panels c-e show the spatial distribution of the three environmental variables that had the strongest loading factor on each of the three selected principal components. Abbreviations: pH: soil 10 cm water-extracted pH, silt: soil 10 cm silt content, Dglacier: Distance between glacier front and sampling site, AL: Early-august active layer depth, ELE: Elevation, SPM: soil 10 cm Mehlich-extracted phosphorus concentration, SH: soil humidity mean at 10 cm during July-August period, OM: soil 10 cm organic matter, TC: mean air temperature at 20 cm above soil surface during June-July-August period, VPD: mean vapor pressure deficit at 20 cm above soil surface during June-July-August period.

August period, TWI: Topographic wetness index calculated from a 2 m resolution numerical terrain model, CN : soil carbon-nitrogen ratio.

Response of photosynthetic traits to environmental dimensions.

Regardless of species identity, photosynthetic traits (LMA, Na, ^{15}N) and processes (A_{sat} , V_{cmax} , J_{max} , g_s , g_m) were significantly influenced by the variables characterizing the environmental heterogeneity throughout the valley, namely soil silt proportion, soil moisture and soil OM (Fig. 3a, Table S1, P-values < 0.001 and rm^2 values ranging from 0.18 to 0.38). Silt had the strongest influence on photosynthetic traits and processes, while SM and OM showed equivalent impact (absolute mean effect size estimates: silt = 0.65; SH = 0.25; OM = 0.25). Increasing Silt and decreasing OM (= increasing soil fertility) had a positive effect on those photosynthetic traits and processes, while increasing SM had a negative effect (Fig. 3a). Increasing Silt also significantly increased LDMC but decreased O^{18} (P-value < 0.001 and P-value < 0.05, respectively). Decreasing OM significantly increased LDMC and Pa but tend to decrease O^{18} (P-value < 0.05, P-value < 0.05 and P-value = 0.182, respectively, Table S1B). Finally, increasing SM significantly decreased Pa (P-value = 0.05, Table S2). R_{day} was unresponsive to environmental gradients.

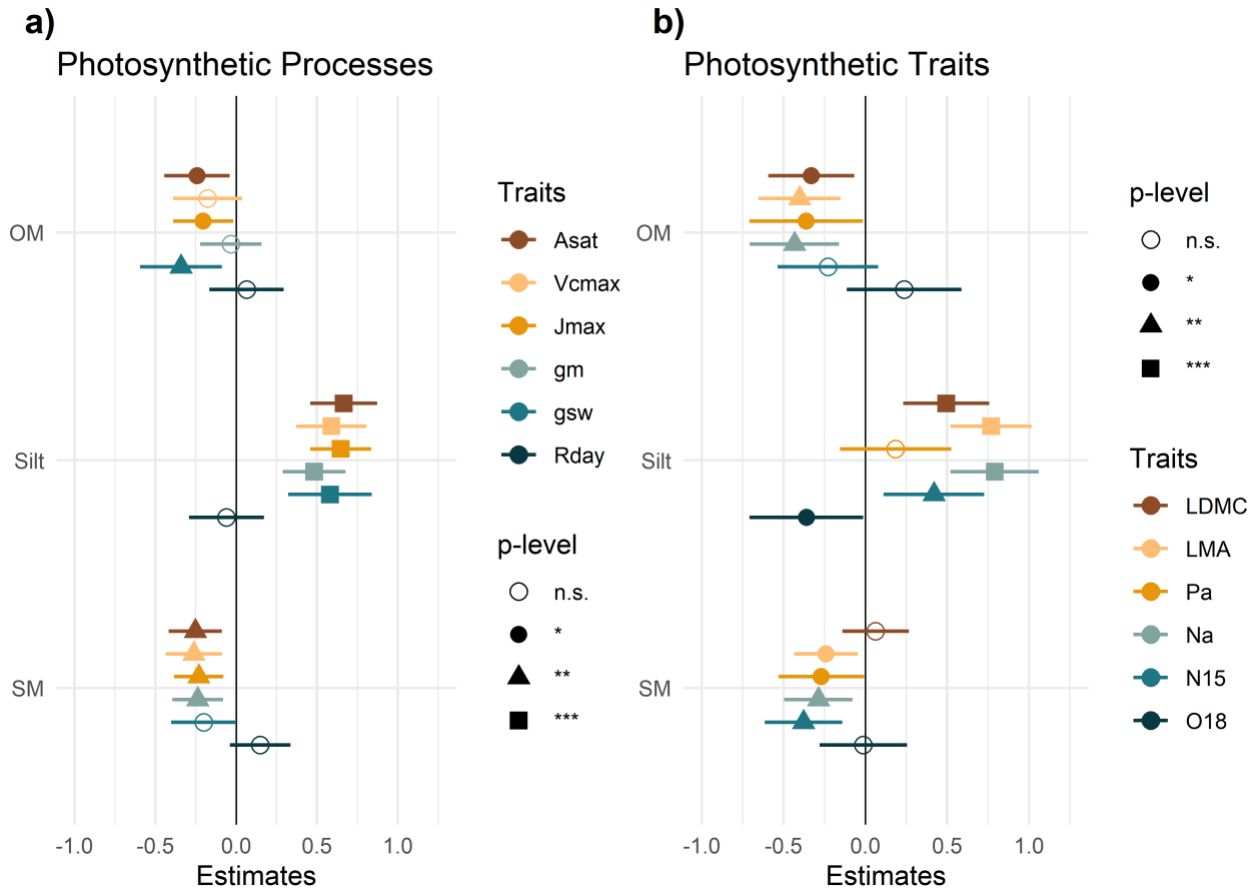


Figure 3: Response of photosynthetic processes and traits of three *Salix* species to the three dimensions of environmental variation in the Qarlikturvik valley of Bylot Island. Estimates are regression coefficient plots summarizing the relationships between each of the nine leaf photosynthetic traits and three environmental variables. Regression coefficients are calculated as effect sizes from mixed multiple regression models, where soil moisture, soil silt and soil organic matter were explicative variables previously scale, and site, species and measurement dates are random variables considering different intercept of established relationships. We used the function “plot_models” from the package “sjPlot”. Positive significant relationship Abbreviations: A_{sat} : net photosynthetic capacity under conditions of light saturation of $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 10°C temperature and 409 ppm ambient CO_2 concentration, V_{cmax} : RuBisCo carboxylation capacity, J_{max} : RuBP regeneration capacity, g_m : mesophyll conductance, g_{sw} : stomatal conductance to water, R_{dark} : dark respiration rate, LDMC: leaf dry matter content, LMA: leaf mass area, P_a : leaf phosphorus-based nitrogen content, N_a : leaf area-based nitrogen content, N^{15} : isotopic leaf ^{15}N composition, O^{18} : isotopic leaf ^{18}O composition, SH: soil relative moisture, Silt: Soil silt content, OM: soil organic matter content.

Test of hypothesis: acclimation or adaptation

Using standard major axis regressions, we showed that the shift of trait covariation along a common slope had the strongest likelihood value in response to soil silt levels (Table 1). This occurred for all the trait covariation tested (L -value ($V_{c_{\max}}-g_{sw}$) = 76.50, L -value ($V_{c_{\max}}-J_{\max}$) = 85.43, L -value($g_{sw}-g_m$) = 88.39), and regardless of the data binning methods employed (Table S3). We observed a positive shift of all trait covariation along the common slope with increasing soil silt (Figs. 4a, 4c, 4d; Table 1). The other environmental variables did not have such consistent influence on trait covariation (Table 1). A generalized mixed multiple regression model testing the effect of Silt, SM and OM showed no significant influence on the variation in $C_i:C_a$ ratio (Table 2), which was then considered as constant ($C_i:C_a = 0.84$, Fig. 4b). Altogether, physiological acclimation rather than genetic adaptation was likely the guiding force in trait covariation across species.

Table 1: Statistics of the test of the conceptual framework predicting the covariation of leaf photosynthetic traits according to two theories on leaf photosynthesis (see Fig. 1). Environment was successively described by soil silt, moisture and organic matter content and their respective variation were split into three levels determined either by an equistep or a quantile approach. Four levels were also tested and presented in Table S3. Likelihood (L-val.) and p-value of the test inform on the importance and significance of the test, respectively.

	n values			model stat.		V _{Cmax} -g _{sw} slope or shift group			model stat.		V _{Cmax} -J _{max} slope or shift group			model stat.		g _{sw} -g _m slope or shift group		
	G1	G2	G3	L-val.	P-val.	G1	G2	G3	L-val.	P-val.	G1	G2	G3	L-val.	P-val.	G1	G2	G3
Testing adaptation																		
Slope, Equistep																		
Silt	29	60	73	2.96	0.227	190.8	140.4	143.4	9.55	0.008	0.47	0.41	0.35	2.47	0.290	0.46	0.62	0.56
Moisture	48	56	48	1.52	0.469	147.6	144.3	150.1	9.31	0.010	0.44	0.42	0.39	0.16	0.925	0.58	0.57	0.55
Organic matter	110	40	12	4.94	0.085	142.1	149.5	225.0	0.92	0.632	0.38	0.38	0.46	0.73	0.695	0.58	0.62	0.80
Slope, Quantile																		
Silt	55	54	53	4.61	0.100	146.1	149.9	140.8	1.51	0.471	0.41	0.38	0.38	1.40	0.496	0.58	0.65	0.53
Moisture	54	50	48	2.33	0.312	150.2	141.1	150.1	6.78	0.034	0.42	0.35	0.39	0.37	0.832	0.60	0.57	0.55
Organic matter	55	56	51	5.80	0.055	137.3	148.8	149.4	0.11	0.948	0.38	0.39	0.39	0.72	0.700	0.54	0.61	0.61
Testing acclimation																		
Shift, Equistep																		
Silt	29	60	73	76.50	0.000	28.4	43.2	46.5	85.43	0.000	38.8	55.3	59.7	88.39	0.000	119.2	229.7	245.0
Moisture	48	56	48	5.82	0.054	45.2	39.8	39.7	6.70	0.035	57.2	50.8	51.2	6.99	0.030	238.1	196.5	198.4
Organic matter	110	40	12	0.24	0.888	42.8	42.5	39.9	0.33	0.847	52.9	53.6	56.5	0.21	0.900	222.3	227.7	212.3
Shift, Quantile																		
Silt	55	54	53	15.33	0.000	38.4	42.1	45.4	22.11	0.000	48.8	53.3	57.2	13.19	0.001	200.3	226.9	248.0
Moisture	54	50	48	1.69	0.430	41.6	39.9	39.8	1.77	0.413	53.2	50.5	50.2	1.90	0.386	208.1	196.1	191.4
Organic matter	55	56	51	3.63	0.163	42.3	42.6	40.9	7.59	0.023	51.9	53.6	57.5	3.78	0.151	226.6	228.7	230.3

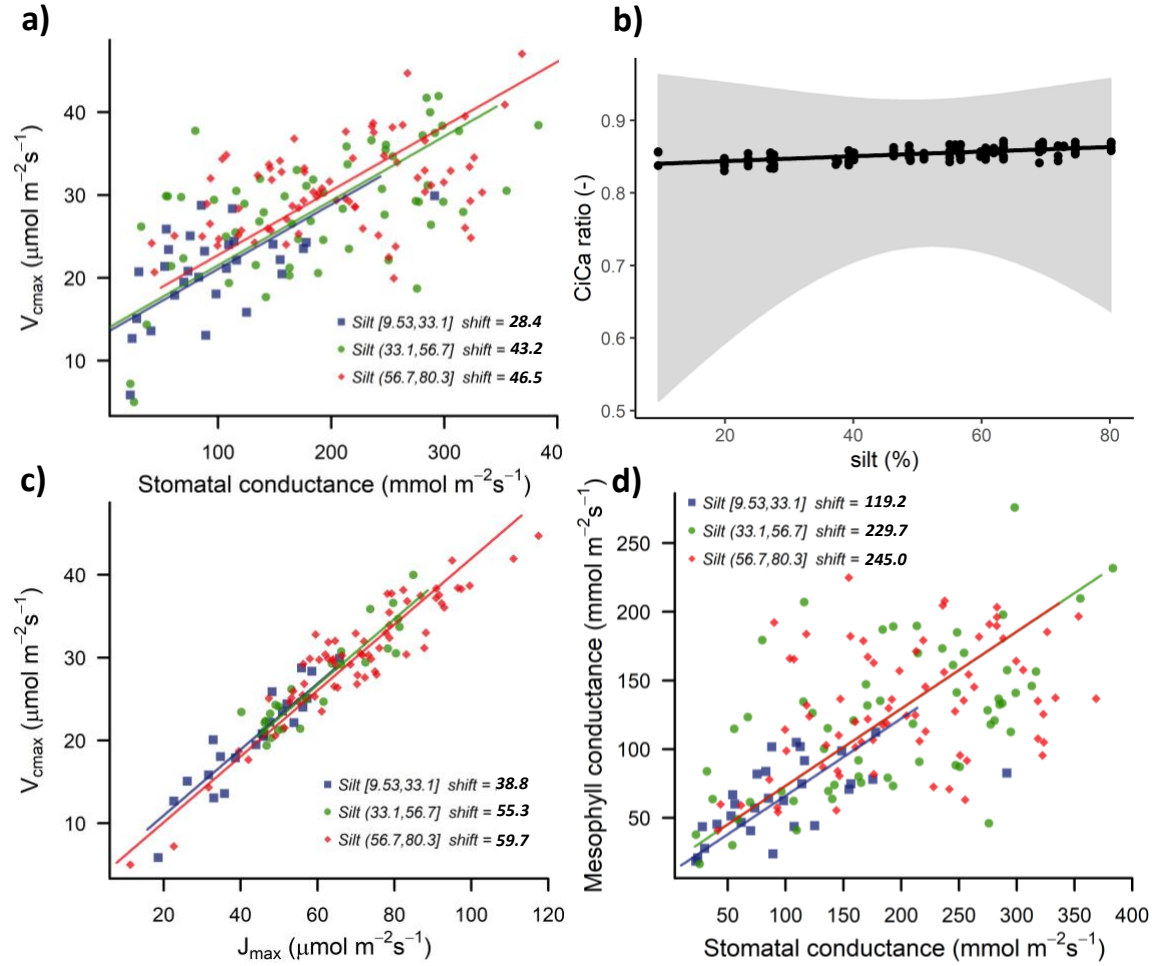


Figure 4: Test of the conceptual framework predicting the variation and covariation of leaf photosynthetic traits. Panels a and b show the main results of the prediction of the least-cost theory of photosynthesis, while panels c and d show the ones of the prediction of the leaf coordination theory. We used the binomial family distribution and the logit function ($n = 163$). See Table 2 for details.

Table 2: Statistics of a generalised mixed multiple regression model testing the effect of soil silt, soil organic matter and soil humidity contents as fixed factors, and site, measurement date and species as random factors, on C_i/C_a variation. We used the binomial family distribution and the logit function ($n = 163$).

Predictor	Estimate	Std. Error	P-value
Fixed effects			
Intercept	1.765	0.401	< 0.001
Silt	0.046	0.311	0.882
Moisture	-0.003	0.250	0.992
Organic matter	-0.032	0.326	0.922
Random effects			
σ^2	6.99		
Date	1.04		
Site	1.03		
Species	2.07		
ICC	0.34		
Overall model			
Marginal / Conditional R^2	$r_m^2 = 0.03$	$r_c^2 = 0.10$	

Interspecific differences in trait responses to environmental conditions

The response of photosynthetic traits and processes to environmental variables at the species level showed consistent patterns with the global analysis carried out above, particularly regarding the positive influence of soil silt (P -value < 0.001 for all traits and processes except for 15N and R_{day} , Table S3). Yet, some interspecific differences emerged. A_{sat} , g_m , N_a and 15N in *S. arctica* responded significantly and negatively to soil moisture (Fig. 5, P -value < 0.1 for A_{sat} , V_{cmax} , g_{sw} , g_m , N_a , 15N, Table S3), but no process varies significantly with varying OM. In contrast to *S. arctica*, half of photosynthetic traits and processes in *S. reticulata* and *S. richardsonii* responded negatively to soil OM (P -value < 0.1 for A_{sat} , V_{cmax} , J_{max} , g_{sw} , N_a and LMA, Table S3). For those latter species, leaf 15N was insensitive to the environment.

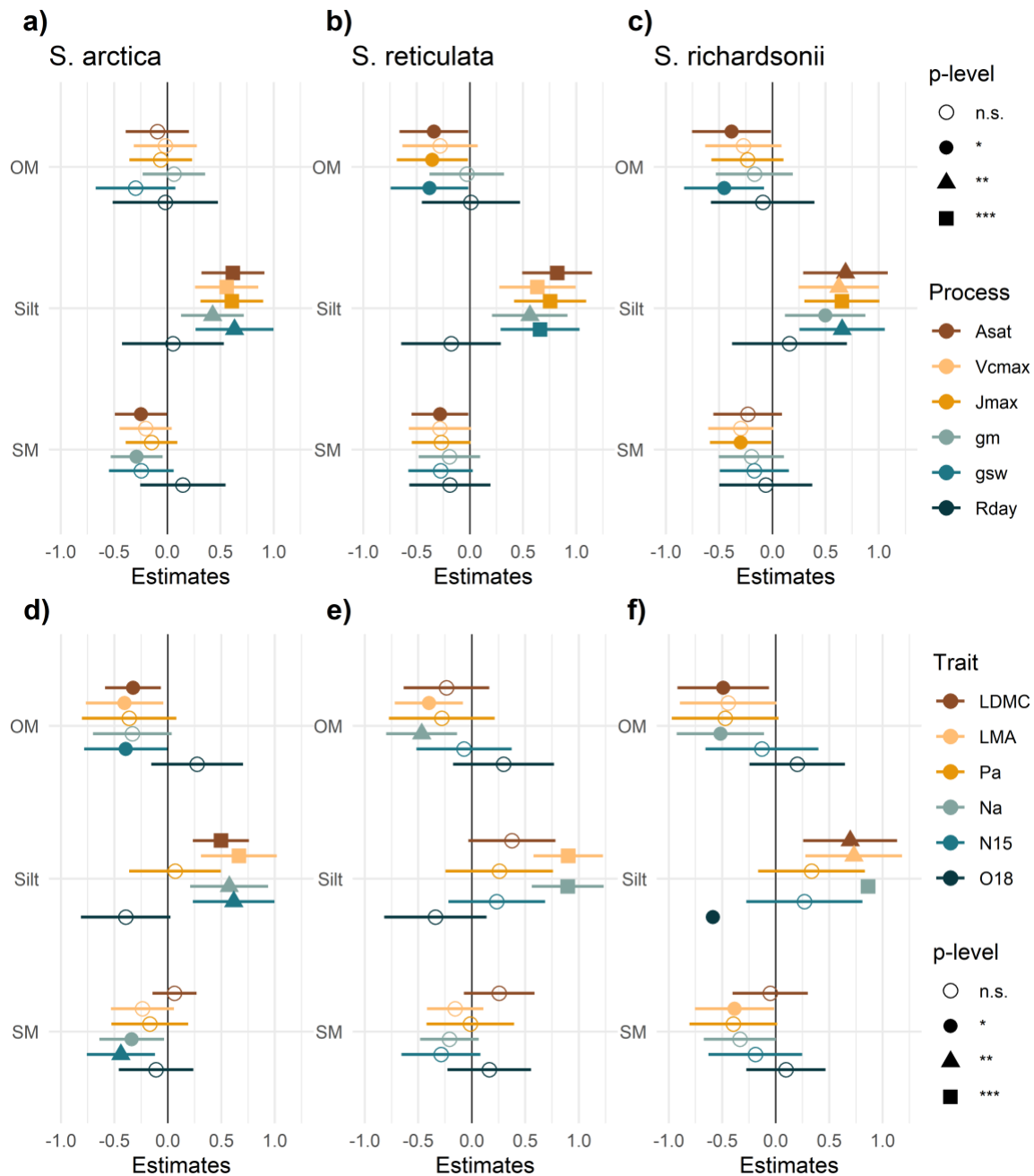


Figure 5: Response of photosynthetic processes (upper panels) and traits (lower panels) of *Salix arctica*, *S. reticulata* and *S. richardsonii* to the three dimensions of environmental variation in the Qarlikturvik valley of Bylot Island. Panels are regression coefficient plots organized by species summarizing the influence of three environmental variables on the 12 leaf photosynthetic traits and processes. See Fig. 3 for details and abbreviations.

We also found that, for each species, the shift of trait covariation along a common slope had the strongest likelihood values in response to soil silt levels (L -values ranging between 18 and 42.1, Table 3). However, *S. arctica* displayed a significant and consistent decrease in $V_{c_{\max}}-g_{sw}$ slope in response to increasing silt content (L -values = 12.0, Table 3), as well as a significant increase of its $C_i:C_a$ ratio (P -value (*S. arctica*) < 0.01). In addition, increasing silt also resulted in significant and negative changes in $V_{c_{\max}}-J_{\max}$ slope and g_m-g_{sw} slope (L -values ($V_{c_{\max}}-J_{\max}$) = 8.6, L -value(g_m-g_{sw}) = 8.8, Table 3) in *S. arctica*. Such changes in trait covariation were not observed for other two species and other environmental variables (Table 3 and Table S3).

Table 3: Statistics of the test of the conceptual framework by species predicting the covariation of leaf photosynthetic traits according to two theories on leaf photosynthesis (see Fig. 1). The binning method considered an equistep distribution of values across three levels. Details are provided by Table 1.

	n values			model stat.		V _c _{max} -g _{sw} slope or shift group			model stat.		V _c _{max} -J _{max} slope or shift group			model stat.		g _m -g _{sw} slope or shift group		
	G1	G2	G3	L-val	P-val.	G1	G2	G3	L-val	P-val.	G1	G2	G3	L-val	P-val.	G1	G2	G3
Testing adaptation (slope)																		
<i>S. arctica</i>																		
Silt	9	22	28	12.0	0.003	265.1	157.8	146.9	8.6	0.013	0.577	0.410	0.332	8.8	0.015	0.953	0.609	0.489
Moisture	23	20	16	2.6	0.275	154.4	138.5	179.3	1.1	0.573	0.434	0.382	0.400	1.5	0.467	0.604	0.478	0.676
Organic matter	41	14	4	0.3	0.592	146.3	157.2	148.2	0.2	0.632	0.398	0.359	0.378	0.1	0.881	0.558	0.533	0.575
<i>S. reticulata</i>																		
Silt	10	20	26	4.5	0.108	152.93	121.38	135.50	0.7	0.715	0.353	0.398	0.402	4.2	0.122	0.294	0.691	0.602
Moisture	20	20	16	0.1	0.948	134.13	130.97	131.51	4.1	0.069	0.437	0.359	0.347	0.3	0.870	0.651	0.616	0.554
Organic matter	38	14	4	0.1	0.842	130.30	128.22	129.46	5.5	0.059	0.363	0.524	0.411	0.3	0.585	0.615	0.728	0.644
<i>S. richardsonii</i>																		
Silt	10	18	20	4.2	0.120	224.09	170.69	153.02	4.5	0.103	0.394	0.442	0.305	1.8	0.406	0.543	0.805	0.709
Moisture	14	18	16	1.3	0.523	174.96	177.17	153.18	4.4	0.108	0.472	0.306	0.395	2.1	0.359	0.680	0.769	0.523
Organic matter	32	12	4	1.0	0.320	159.54	183.94	165.46	1.0	0.313	0.397	0.306	0.333	0.7	0.405	0.687	0.921	0.694
Testing acclimation (shift)																		
<i>S. arctica</i>																		
Silt	9	22	28	27.8	0.000	23.77	42.47	45.48	24.0	0.000	34.23	55.74	59.61	39.2	0.000	96.7	232.0	248.2
Moisture	23	20	16	1.6	0.441	43.03	40.14	37.37	1.1	0.589	55.75	51.12	51.69	2.8	0.250	234.0	198.3	180.7
Organic matter	41	14	4	0.3	0.584	40.39	42.17	41.23	1.5	0.217	52.24	56.23	55.44	0.7	0.410	204.0	225.9	220.0
<i>S. reticulata</i>																		
Silt	10	20	26	26.4	0.000	34.59	50.44	51.67	35.1	0.000	42.01	58.28	61.95	40.7	0.000	156.6	274.9	277.7
Moisture	20	20	16	4.4	0.114	51.34	43.07	45.81	4.0	0.134	60.39	51.46	54.26	2.9	0.233	277.6	234.0	242.9
Organic matter	38	14	4	0.6	0.433	49.46	47.20	48.57	1.2	0.277	56.67	53.32	55.55	0.1	0.908	267.1	264.5	265.6
<i>S. richardsonii</i>																		
Silt	10	18	20	23.9	0.000	27.62	38.01	43.35	25.6	0.000	39.55	51.36	56.47	18.0	0.000	116.8	207.8	234.4
Moisture	14	18	16	0.6	0.740	40.75	37.58	37.56	1.3	0.513	53.84	49.50	47.28	1.03	0.600	202.3	170.2	185.6
Organic matter	32	12	4	0.9	0.762	39.78	38.86	38.94	0.1	0.699	49.56	51.11	51.00	0.1	0.795	211.4	204.5	208.4

Discussion

Providing a geomorphological diversity of ecosystems (Coulombe et al., 2022), the Qalirkturvik valley offered an ideal terrain for examining the response of photosynthetic traits and processes of three *Salix* species to environmental gradients. Three environmental dimensions accounted for over a quarter of spatial variation in photosynthesis response (standardized to a temperature of 10°C and a same measurement date). To our knowledge, this is the first study to analyze the effect of multiple spatial environmental dimension on leaf photosynthesis in the Arctic tundra. Using a conceptual framework drawn from two theories in the photosynthesis literature, we finally showed that the three *Salix* species used a coordinated response among various photosynthetic processes to acclimate to the three environmental gradients. However, in the case of *S. arctica*, the answer may also come from the genetic adaptation of individuals within the population, which selection over several generations to minimize the respiratory costs of photosynthesis may have been favored by the species' frequent sexual reproduction. Altogether, these results suggest that relying solely on temperature change will not adequately predict the impacts of global warming on photosynthesis in the Arctic, without accounting for several environmental resources and species-specific ability to adapt to new environmental conditions.

Three comprehensive environmental dimensions

Climate, soil, and geomorphology in the Qalirkturvik valley defined three comprehensive environmental dimensions that can be interpreted in relation to elementary resources used in leaf photosynthesis. The surface moisture dimension opposed sites close to the glacier front with sandy soils and dry and warm air in summer to sites closer to the sea that were characterized by silty soils likely favoring evapotranspiration over the season and leading to more humid and cold air at 30 cm above the soil surface. Along this dimension, it is probably not possible to disentangle the direct influence of climate VPD over soil water resource on photosynthesis. This is potentially a common issue for short stature vegetation, where soil and climate at leaf scale could tightly covary. The soil water accumulation dimension resulted from a geomorphology, where spatial units draining water flows had higher soil moisture and deeper active layer depth. This dimension could be related to soil water availability. However, considering that abundant water flow occurs through the valley's bas-reliefs during snowmelt in the Qalirkturvik valley, this dimension suggests a predisposition

toward excess water during certain periods and inadequate plant tissue oxygenation. Finally, the soil fertility dimension contrasted nutrient-poor soils accumulating poorly decomposed organic matters with high CN ratio to nutrient-rich soils with high availability in mineral N and P. This corresponded to the classic dynamic model of soil development and availability of resources (Maire et al., 2015).

Silt content substantially increased leaf nutrition, transpiration and photosynthesis

Photosynthesis traits and processes responded to all three environmental dimensions. Nitrogen acquisition and photosynthetic capacities increased in response to surface moisture and soil fertility but declined with soil water accumulation. Contrary to our hypothesis, the fertility dimension favoring soil mineral N-P concentration was not the main dimension to which photosynthesis responded most strongly. The strongest response on photosynthesis, for all three species, was linked to the dimension regulating moisture throughout the growing season, specifically through silt presence. This is consistent with the idea that silt soils have moisture-release curves that favor water-holding capacity over the vegetation period (Hillel, 1980). Increasing silt led to a decrease in leaf ^{18}O composition, which confirms that this factor has favored transpiration throughout the entire vegetation period (Cornwell et al., 2018; Paillassa et al., 2020). Further, it increased soil N through mineralization of soil organic matter, which was indicated by the increase in leaf ^{15}N and N_a . Our study confirms the importance of water in tundra for leaf nitrogen nutrition, water transpiration and ultimately CO_2 fixation by photosynthesis. This was notably highlighted in a pan-Arctic study that demonstrates the strong positive influence of soil moisture on nitrogen nutrition favoring acquisitive plant strategy (Bjorkman et al., 2019). However, our study indicates that there is a distinction between surface moisture and soil water accumulation (high TWI index). The latter reduced nitrogen nutrition and photosynthesis capacities in our species. Moreover, the upward trend in respiration across this environmental dimension suggests that the water accumulation has caused physiological stress and lowered photosynthesis capacity. This was particularly significant on *S. reticulata*, whose ecological niche is more mesic in comparison with two other *Salix* and could limit its physiological ability to cope with flooding stress.

Global acclimation but species-specific adaptation of photosynthetic processes

In line with our hypothesis, acclimation of photosynthesis was, on average, the main force for responding to spatial variations in the environment. The same coordination between $V_{c_{max}}-g_{sw}$, $V_{c_{max}}-J_{max}$ or g_m-g_{sw} was found all along the surface moisture gradient, indicating that individuals physiologically maintained a balance between the different photosynthetic processes by adjusting them in concert according to surface moisture. In particular, this resulted in a constant $C_i:C_a$ ratio, the value of which is generally considered to be highly constrained within an environment (Wong et al., 1979; Ehleringer & Cerling, 1995). This suggests that optimization of photosynthetic processes expected from photosynthesis theories through genetic adaptation to respond to environmental changes may have been slow down in the Qarlikturvik valley. Sexual reproduction, which can favor genetic adaptation, is considered infrequent in tundra ecosystems relative to asexual reproduction (Billings & Mooney, 1968; Bell & Bliss, 1980). In addition, glaciation during the Pleistocene likely led to the loss of some populations and an initial reduction in the genetic variation of arctic plant species (Skrede et al., 2006; Eidesen et al., 2013).

When considering responses at the species level, we reached a different conclusion for *S. arctica*. Along the surface moisture gradient, several lines of evidence suggest an adaptation of photosynthetic process coordination for *S. arctica* according to both the least-cost and coordination theories of photosynthesis (changes in $V_{c_{max}}-g_{sw}$, $V_{c_{max}}-J_{max}$, g_m-g_{sw} slopes and in $C_i:C_a$ variation). The high seedling mortality of *S. arctica*, which drastically reduces the ability of genetic adaptation (Boulanger-Lapointe et al., 2016), may be inconsistent with this result. However, in northwestern Greenland, genetic variation at microsatellite loci suggests that sexual reproduction was common in *S. arctica* in the Arctic as the ice sheet retreated (Steltzer et al., 2008). In cold, dry environments, plant growth and clonal reproduction were probably so slow that only a few seedlings had to survive for sexually reproduced individuals to be common. Our observation for *S. arctica* may also be related to differential between-site selection for male and female individuals. In xeric environments, male plants had higher leaf area, g_{sw} and reproductive effort than females, whereas the opposite syndrome occurred in wet environment (Dawson & Bliss, 1989).

In contradiction with our third hypothesis and despite high capacity of seedling germination (Angers-Blondin et al., 2018), *S. richardsonii* did not show adaptive pattern (except for C_i:C_a variation, Table 3). This might result from the fact that *S. richardsonii* in Bylot island is at the north edge of its geographical distribution, where a decrease in population size, gene flow, genetic diversity and individuals genetically adapted to environment are expected according to the central-marginal hypothesis (Eckert et al., 2008; Pironon et al., 2016 but see De Kort et al., 2016).

Conclusion

The three *Salix* species responded to three contrasting spatial environmental dimensions in the Qarlikturvik valley. These dimensions are important to differentiate if we want to predict photosynthesis response to global warming, as the influence of temperature on plant traits depends strongly to soil water availability (Bjorkman et al., 2019). We highlighted the ability of photosynthesis theories to reveal adaptation over acclimation to environmental variation when applied at the species level. They reveal adaptation in *S. arctica* but acclimation for *S. richardsonii*. Their ability to respond to environmental variation and optimize photosynthetic processes is key to understanding, as both species have been shown related to terrestrial feedback to climate change in the High Arctic. Indeed, *S. arctica* and *S. richardsonii* have been shown to be strongly and positively related to gross ecosystem productivity (Shaver et al., 2007; Street et al., 2007) and soil carbon sequestration rate (Lamarque et al., 2023), respectively.

Acknowledgements

The authors are thankful to the Inuit community of Pond Inlet and to Parks Canada-Sirmilik National Park, and grateful to E. Hardy-Lachance, F. Tanguay, V. Roy-Blais and C. Gignac, for their help with leaves harvests and measurements. This study was supported by the Fonds de recherche du Québec-Nature et technologies (FRQNT-2018-PR-208107), the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC, Discovery and Master fellowship programs), the Network of Centers of Excellence of Canada ArcticNet and the Northern Scientific Training Program (Indian and Northern Affairs Canada). Logistical support for fieldwork was provided by the Centre d'études nordiques (CEN) and Polar Continental Shelf Program (Natural Resources Canada).

Authors' contributions

J.P., V.M., S.P. conceived and designed the research. J.P. collected the material and processed the measurements. J.P. and V.M. led the writing of the manuscript, with contributions of all co-authors.

References

Andersen, E. A. S., Michelsen, A., Fenger-Nielsen, R., Hollesen, J., Ambus, P. L., & Elberling, B. (2020). Nitrogen isotopes reveal high N retention in plants and soil of old Norse and Inuit deposits along a wet-dry arctic fjord transect in Greenland. *Plant and Soil*, 455(1–2), 241–255. <https://doi.org/10.1007/s11104-020-04683-1>

Angers-Blondin, S., Myers-Smith, I. H., & Boudreau, S. (2018). Plant–plant interactions could limit recruitment and range expansion of tall shrubs into alpine and Arctic tundra. *Polar Biology*, 41(11), 2211–2219. <https://doi.org/10.1007/s00300-018-2355-9>

Bell, K. L., Bliss, L. C., & Blisst, L. C. (1980). **Plant Reproduction in a High Arctic Environment.** In *Arctic and Alpine Research* (Vol. 12, Issue 1).

Berghuijs, H. N. C., Yin, X., Ho, Q. T., Driever, S. M., Retta, M. A., Nicolai, B. M., & Struik, P. C. (2016). Mesophyll conductance and reaction-diffusion models for CO₂ transport in C₃ leaves; needs, opportunities and challenges. In *Plant Science* (Vol. 252, pp. 62–75). Elsevier Ireland Ltd. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2016.05.016>

Bernacchi, C. J., Portis, A. R., Nakano, H., Von Caemmerer, S., & Long, S. P. (2002). Temperature response of mesophyll conductance. Implications for the determination of Rubisco enzyme kinetics and for limitations to photosynthesis in vivo. *Plant Physiology*, 130(4), 1992–1998. <https://doi.org/10.1104/pp.008250>

Berner, L. T., & Schädel, C. (2023). Soil moisture impacts the tundra carbon balance in a changing climate. In *Global Change Biology* (Vol. 29, Issue 5, pp. 1217–1219). John Wiley and Sons Inc. <https://doi.org/10.1111/gcb.16521>

Bjorkman, A. D., Myers-Smith, I. H., Elmendorf, S. C., Normand, S., Rüger, N., Beck, P. S. A., Blach-Overgaard, A., Blok, D., Cornelissen, J. H. C., Forbes, B. C., Georges, D., Goetz, S. J., Guay, K. C., Henry, G. H. R., HilleRisLambers, J., Hollister, R. D., Karger, D. N., Kattge, J., Manning, P., ... Weiher, E. (2018). Plant functional trait change across a warming tundra biome. *Nature*. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0563-7>

Boulanger-Lapointe, N., Lévesque, E., Boudreau, S., Henry, G. H. R., & Schmidt, N. M. (2014). Population structure and dynamics of Arctic willow (*Salix arctica*) in the High Arctic. *Journal of Biogeography*, 41(10), 1967–1978. <https://doi.org/10.1111/jbi.12350>

Box, J. E., Colgan, W. T., Christensen, T. R., Schmidt, N. M., Lund, M., Parmentier, F. J. W., Brown, R., Bhatt, U. S., Euskirchen, E. S., Romanovsky, V. E., Walsh, J. E., Overland, J. E., Wang, M., Corell, R. W., Meier, W. N., Wouters, B., Mernild, S., Mård, J., Pawlak, J., & Olsen, M. S. (2019). Key indicators of Arctic climate change: 1971-2017. In *Environmental Research Letters* (Vol. 14, Issue 4). Institute of Physics Publishing. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aafc1b>

Chapin Iii, F. S., Shaver, G. R., Giblin, A. E., Nadelhoffer, K. J., Laundre, J. A., & Chapin, F. S. (1995). Responses of Arctic Tundra to Experimental and Observed Changes in Climate RESPONSES OF ARCTIC TUNDRA TO EXPERIMENTAL AND OBSERVED CHANGES IN CLIMATE'. *Ecology*, 76(763), 694–711. <https://doi.org/10.2307/1939337>

Chen, J. M., Black, T. A., Price, D. T., & Carter, R. E. (1993). Model for Calculating Photosynthetic Photon Flux Densities in Forest Openings on Slopes. In *Journal of Applied Meteorology* (Vol. 32, Issue 10, pp. 1656–1665). [https://doi.org/10.1175/1520-0450\(1993\)032<1656:MFCPPF>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0450(1993)032<1656:MFCPPF>2.0.CO;2)

Cornwell, W. K., Wright, I. J., Turner, J., Maire, V., Barbour, M. M., Cernusak, L. A., Dawson, T., Ellsworth, D., Farquhar, G. D., Griffiths, H., Keitel, C., Knohl, A., Reich, P. B., Williams, D. G., Bhaskar, R., Cornelissen, J. H. C., Richards, A., Schmidt, S., Valladares, F., ... Santiago, L. S. (2018). Climate and soils together regulate photosynthetic carbon isotope discrimination within C₃ plants worldwide. *Global Ecology and Biogeography*, 27(9), 1056–1067. <https://doi.org/10.1111/geb.12764>

Coulombe, S., Fortier, D., Bouchard, F., Paquette, M., Charbonneau, S., Lacelle, D., Laurion, I., & Pienitz, R. (2022). Contrasted geomorphological and limnological properties of thermokarst lakes formed

in buried glacier ice and ice-wedge polygon terrain. *Cryosphere*, 16(7), 2837–2857.
<https://doi.org/10.5194/tc-16-2837-2022>

Dawson, T. E., & Bliss, L. C. (1989). *Patterns of Water Use and the Tissue Water Relations in the Dioecious Shrub, Salix arctica: The Physiological Basis for Habitat Partitioning between the Sexes* (Vol. 79, Issue 3).

De Kort, H., Panis, B., Helsen, K., Douzet, R., Janssens, S. B., & Honnay, O. (2020). Pre-adaptation to climate change through topography-driven phenotypic plasticity. *Journal of Ecology*, 108(4), 1465–1474.
<https://doi.org/10.1111/1365-2745.13365>

Dhillion, S. S. (1994). *Ectomycorrhizae, Arbuscular Mycorrhizae, and Rhizoctonia sp. of Alpine and Boreal Salix spp. in Norway* (Vol. 26, Issue 3).

Domine, F., Lackner, G., Sarrazin, D., Poirier, M., & Belke-Brea, M. (2021). Meteorological, snow and soil data (2013–2019) from a herb tundra permafrost site at Bylot Island, Canadian high Arctic, for driving and testing snow and land surface models. *Earth System Science Data*, 13(9), 4331–4348.
<https://doi.org/10.5194/essd-13-4331-2021>

Duclos, I. (2002). *Milieux mésiques et secs de l'île Bylot, Nunavut (Canada) : Caractérisation et utilisation par la grande oie des neiges.*

Eckert, C. G., Samis, K. E., & Loughheed, S. C. (2008). Genetic variation across species' geographical ranges: The central-marginal hypothesis and beyond. In *Molecular Ecology* (Vol. 17, Issue 5, pp. 1170–1188). <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03659.x>

Ehleringer, James R. et Cerling, Thure E. Atmospheric CO₂ and the ratio of intercellular to ambient CO₂ concentrations in plants. *Tree physiology*, 1995, vol. 15, no 2, p. 105–111.

Eidesen, P. B., Ehrich, D., Bakkestuen, V., Alsos, I. G., Gilg, O., Taberlet, P., & Brochmann, C. (2013). Genetic roadmap of the Arctic: Plant dispersal highways, traffic barriers and capitals of diversity. *New Phytologist*, 200(3), 898–910. <https://doi.org/10.1111/nph.12412>

Fernández-Marín, B., Gulías, J., Figueroa, C. M., Iñiguez, C., Clemente-Moreno, M. J., Nunes-Nesi, A., Fernie, A. R., Cavieres, L. A., Bravo, L. A., García-Plazaola, J. I., & Gago, J. (2020). How do

vascular plants perform photosynthesis in extreme environments? An integrative ecophysiological and biochemical story. *Plant Journal*, 101(4), 979–1000. <https://doi.org/10.1111/tpj.14694>

Flexas, J., & Carriqui, M. (2020). Photosynthesis and photosynthetic efficiencies along the terrestrial plant's phylogeny: lessons for improving crop photosynthesis. *Plant Journal*, 101(4), 964–978. <https://doi.org/10.1111/tpj.14651>

Gago, J., Nadal, M., Clemente-Moreno, M. J., Figueroa, C. M., Medeiros, D. B., Cubo-Ribas, N., Cavieres, L. A., Gullías, J., Fernie, A. R., Flexas, J., & Bravo, L. A. (2023). Nutrient availability regulates *Deschampsia antarctica* photosynthetic and stress tolerance performance in Antarctica. *Journal of Experimental Botany*. <https://doi.org/10.1093/jxb/erad043>

Gauthier, G., Hughes, R. J., Reed, A., & Beaulieu, J. (1995). Effect of Grazing by Greater Snow Geese on the Production of Graminoids at an Arctic Site (Bylot Island, NWT, Canada). In *Rocheft Source: Journal of Ecology* (Vol. 83, Issue 4).

Godin, E., & Fortier, D. (2012). Geomorphology of a thermo-erosion gully, Bylot Island, Nunavut, Canada. This article is one of a series of papers published in this CJES Special Issue on the theme of Fundamental... *Canadian Journal of Earth Sciences*, 49(8), 979–986. <https://doi.org/10.1139/E2012-015>

Harrison, S. P., Cramer, W., Franklin, O., Prentice, I. C., Wang, H., Brännström, Å., de Boer, H., Dieckmann, U., Joshi, J., Keenan, T. F., Lavergne, A., Manzoni, S., Mengoli, G., Morfopoulos, C., Peñuelas, J., Pietsch, S., Rebel, K. T., Ryu, Y., Smith, N. G., ... Wright, I. J. (2021). Eco-evolutionary optimality as a means to improve vegetation and land-surface models. In *New Phytologist* (Vol. 231, Issue 6, pp. 2125–2141). John Wiley and Sons Inc. <https://doi.org/10.1111/nph.17558>

Jones, M. H., Bay, C., & Nordenhäll, U. (1997). Effects of experimental warming on arctic willows (*Salix* spp.): A comparison of responses from the Canadian high Arctic, Alaskan Arctic, and Swedish subarctic. *Global Change Biology*, 3(SUPPL. 1), 55–60. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.1997.gcb135.x>

Kumarathunge, D. P., Medlyn, B. E., Drake, J. E., Tjoelker, M. G., Aspinwall, M. J., Battaglia, M., Cano, F. J., Carter, K. R., Cavaleri, M. A., Cernusak, L. A., Chambers, J. Q., Crous, K. Y., De Kauwe, M. G., Dillaway, D. N., Dreyer, E., Ellsworth, D. S., Ghannoum, O., Han, Q., Hikosaka, K., ... Way,

D. A. (2019). Acclimation and adaptation components of the temperature dependence of plant photosynthesis at the global scale. *New Phytologist*, 222(2), 768–784. <https://doi.org/10.1111/nph.15668>

Lamarque, L. J., Félix-Faure, J., Deschamps, L., Lévesque, E., Cusson, P.-O., Fortier, D., Giacomazzo, M., Guillemette, F., Paillassa, J., Tremblay, M., & Maire, V. (2023). Hydrological Regime and Plant Functional Traits Jointly Mediate the Influence of *Salix* spp. on Soil Organic Carbon Stocks in a High Arctic Tundra. *Ecosystems*. <https://doi.org/10.1007/s10021-023-0082>

Maire, V., Martre, P., Kattge, J., Gastal, F., Esser, G., Fontaine, S., & Soussana, J. F. (2012). The coordination of leaf photosynthesis links C and N fluxes in C3 plant species. *PLoS ONE*, 7(6), 1–15. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0038345>

Maire, V., Wright, I. J., Prentice, I. C., Batjes, N. H., Bhaskar, R., van Bodegom, P. M., Cornwell, W. K., Ellsworth, D., Niinemets, Ü., Ordóñez, A., Reich, P. B., & Santiago, L. S. (2015). Global effects of soil and climate on leaf photosynthetic traits and rates. *Global Ecology and Biogeography*, 24(6), 706–717. <https://doi.org/10.1111/geb.12296>

Medlyn, B. E., Dreyer, E., Ellsworth, D., Forstreuter, M., Harley, P. C., Kirschbaum, M. U. F., & Roux, X. L. E. (2002). Temperature response of parameters of a biochemically based model of photosynthesis. *Plant, Cell and Environment*, 61(0), 1167–1179.

Mengoli, G., Agustí-Panareda, A., Boussetta, S., Harrison, S. P., Trotta, C., & Prentice, I. C. (2022). Ecosystem Photosynthesis in Land-Surface Models: A First-Principles Approach Incorporating Acclimation. *Journal of Advances in Modeling Earth Systems*, 14(1). <https://doi.org/10.1029/2021MS002767>

Myers-Smith, I. H., Kerby, J. T., Phoenix, G. K., Bjerke, J. W., Epstein, H. E., Assmann, J. J., John, C., Andreu-Hayles, L., Angers-Blondin, S., Beck, P. S. A., Berner, L. T., Bhatt, U. S., Bjorkman, A. D., Blok, D., Bryn, A., Christiansen, C. T., Cornelissen, J. H. C., Cunliffe, A. M., Elmendorf, S. C., ... Wipf, S. (2020). Complexity revealed in the greening of the Arctic. *Nature Climate Change*, 10(2), 106–117. <https://doi.org/10.1038/s41558-019-0688-1>

Niinemets, Ü., Wright, I. J., & Evans, J. R. (2009). Leaf mesophyll diffusion conductance in 35 Australian sclerophylls covering a broad range of foliage structural and physiological variation. *Journal of Experimental Botany*, 60(8), 2433–2449. <https://doi.org/10.1093/jxb/erp045>

Onoda, Y., Wright, I. J., Evans, J. R., Hikosaka, K., Kitajima, K., Niinemets, Ü., Poorter, H., Tosens, T., & Westoby, M. (2017). Physiological and structural tradeoffs underlying the leaf economics spectrum. *New Phytologist*, 214(4), 1447–1463. <https://doi.org/10.1111/nph.14496>

Paillassa, J., Wright, I. J., Prentice, I. C., Pepin, S., Smith, N. G., Ethier, G., Westerband, A. C., Lamarque, L. J., Wang, H., Cornwell, W. K., & Maire, V. (2020). When and where soil is important to modify the carbon and water economy of leaves. *New Phytologist*, 228(1), 121–135. <https://doi.org/10.1111/nph.16702>

Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Vendramini, F., Cornelissen, J. H. C., Gurvich, D. E., & Cabido, M. (2003). Leaf traits and herbivore selection in the field and in cafeteria experiments. *Austral Ecology*, 28(6), 642–650. <https://doi.org/10.1046/j.1442-9993.2003.01321.x>

Perreault, N., Lévesque, E., Fortier, D., & Lamarque, L. J. (2016). Thermo-erosion gullies boost the transition from wet to mesic tundra vegetation. *Biogeosciences*, 13(4), 1237–1253. <https://doi.org/10.5194/bg-13-1237-2016>

Pironon, S., Papuga, G., Villellas, J., Angert, A. L., García, M. B., & Thompson, J. D. (2017). Geographic variation in genetic and demographic performance: new insights from an old biogeographical paradigm. *Biological Reviews*, 92(4), 1877–1909. <https://doi.org/10.1111/brv.12313>

Prentice, I. C., Dong, N., Gleason, S. M., Maire, V., & Wright, I. J. (2013). Balancing the costs of carbon gain and water transport: Testing a new theoretical framework for plant functional ecology. *Ecology Letters*, 17(1), 82–91. <https://doi.org/10.1111/ele.12211>

Prentice, I. C., Meng, T., Wang, H., Harrison, S. P., Ni, J., & Wang, G. (2011). Evidence of a universal scaling relationship for leaf CO₂ drawdown along an aridity gradient. *New Phytologist*, 190(1), 169–180. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03579.x>

Rantanen, M., Karpechko, A. Yu., Lipponen, A., Nordling, K., Hyvärinen, O., Ruosteenoja, K., Vihma, T., & Laaksonen, A. (2022). The Arctic has warmed nearly four times faster than the globe since 1979. *Communications Earth & Environment*, 3(1), 168. <https://doi.org/10.1038/s43247-022-00498-3>

Ripullone, F., Borghetti, M., Raddi, S., Vicinelli, E., Baraldi, R., Guerrieri, M. R., Nolè, A., & Magnani, F. (2009). Physiological and structural changes in response to altered precipitation regimes in a Mediterranean macchia ecosystem. *Trees - Structure and Function*, 23(4), 823–834. <https://doi.org/10.1007/s00468-009-0323-2>

Sakoda, K., Yamori, W., Groszmann, M., & Evans, J. R. (2021). Stomatal, mesophyll conductance, and biochemical limitations to photosynthesis during induction. *Plant Physiology*, 185(1), 146–160. <https://doi.org/10.1093/PLPHYS/KIAA011>

Shaver, G. R., Street, L. E., Rastetter, E. B., Van Wijk, M. T., & Williams, M. (2007). Functional convergence in regulation of net CO₂ flux in heterogeneous tundra landscapes in Alaska and Sweden. *Journal of Ecology*, 95(4), 802–817. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2007.01259.x>

Skrede, I., Eidesen, P. B., Portela, R. P., & Brochmann, C. (2006). Refugia, differentiation and postglacial migration in arctic-alpine Eurasia, exemplified by the mountain avens (*Dryas octopetala* L.). *Molecular Ecology*, 15(7), 1827–1840. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2006.02908.x>

Steltzer, H., Hufbauer, R. A., Welker, J. M., Casalis, M., Sullivan, P. F., & Chimner, R. (2008). Frequent sexual reproduction and high intraspecific variation in *Salix arctica*: Implications for a terrestrial feedback to climate change in the High Arctic. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 113(3). <https://doi.org/10.1029/2007JG000503>

Street, L. E., Shaver, G. R., Williams, M., & Van Wijk, M. T. (2007). What is the relationship between changes in canopy leaf area and changes in photosynthetic CO₂ flux in arctic ecosystems? *Journal of Ecology*, 95(1), 139–150. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01187.x>

Wang, J., Wen, X., Zhang, X., Li, S., & Zhang, D. Y. (2018). Co-regulation of photosynthetic capacity by nitrogen, phosphorus and magnesium in a subtropical Karst forest in China. *Scientific Reports*, 8(1), 1–9. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-25839-1>

Wong, S. C., Cowan, I. R., et Farquhar, G. D. (1979). Stomatal conductance correlates with photosynthetic capacity. *Nature*, vol. 282, no 5737, p. 424-426.

Wright, I. J., Reich, P. B., & 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(4), 423–434. <https://doi.org/10.1046/j.0269-8463.2001.00542.x>

Wright, I. J., Reich, P. B., & Westoby, M. (2003). Least-Cost Input Mixtures of Water and Nitrogen for Photosynthesis. *The American Naturalist*, 161(1), 98–111. <https://doi.org/10.1086/344920>

Wullschlegel, S. D. (1993). Biochemical limitations to carbon assimilation in C3 plants - a retrospective analysis of the A/Ci curves from 109 species. *Journal of Experimental Botany*, 44(5), 907–920. <https://doi.org/10.1093/jxb/44.5.907>

Xie, K., Lu, Z., Pan, Y., Gao, L., Hu, P., Wang, M., & Guo, S. (2020). Leaf photosynthesis is mediated by the coordination of nitrogen and potassium: The importance of anatomical-determined mesophyll conductance to CO₂ and carboxylation capacity. *Plant Science*, 290. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2019.110267>

Xiong, D., & Flexas, J. (2018). Leaf economics spectrum in rice: Leaf anatomical, biochemical, and physiological trait trade-offs. *Journal of Experimental Botany*, 69(22), 5599–5609. <https://doi.org/10.1093/jxb/ery322>

Yamori, W., & von Caemmerer, S. (2009). Effect of rubisco activase deficiency on the temperature response of CO₂ assimilation rate and rubisco activation state: Insights from transgenic tobacco with reduced amounts of rubisco activase. *Plant Physiology*, 151(4), 2073–2082. <https://doi.org/10.1104/pp.109.146514>

Yan, Z., Sardans, J., Peñuelas, J., Detto, M., Smith, N. G., Wang, H., Guo, L., Hughes, A. C., Guo, Z., Lee, C. K. F., Liu, L., & Wu, J. (2023). Global patterns and drivers of leaf photosynthetic capacity: The relative importance of environmental factors and evolutionary history. *Global Ecology and Biogeography*, 32(5), 668–682. <https://doi.org/10.1111/geb.13660>

Yang, Z., Wang, J., Yuan, L., Cheng, W., Wang, Y., Xie, Z., & Sun, L. (2019). Total photosynthetic biomass record between 9400 and 2200 BP and its link to temperature changes at a High Arctic site near Ny-Ålesund, Svalbard. *Polar Biology*, 42(5), 991–1003. <https://doi.org/10.1007/s00300-019-02493-5>

Zona, D., Lafleur, P. M., Hufkens, K., Gioli, B., Bailey, B., Burba, G., Euskirchen, E. S., Watts, J. D., Arndt, K. A., Farina, M., Kimball, J. S., Heimann, M., Göckede, M., Pallandt, M., Christensen, T. R., Mastepanov, M., López-Blanco, E., Dolman, A. J., Commane, R., ... Oechel, W. C. (2023). Pan-Arctic soil moisture control on tundra carbon sequestration and plant productivity. *Global Change Biology*, 29(5), 1267–1281. <https://doi.org/10.1111/gcb.16487>

Supplementary materials

Table S1: Statistics of regression models representing the influence of the three environmental dimensions on trait variation.

A) Photosynthetic processes

Predictor	Est.	A _{sat} Err.	P-val.	Est.	V _c _{max} Err.	P-val.	Est.	J _{max} Err.	P-val.	Est.	g _m Err.	P-val.	Est.	g _{sw} Err.	P-val.	Est.	R _{day} Err.	P-val.
Fixed																		
Interc.	9.76	0.65	***	27.68	0.93	***	63.45	2.60	***	0.111	0.006	***	0.171	0.022	***	0.932	0.064	***
OM	-0.86	0.37	*	-1.26	0.78	0.105	-3.75	1.72	*	-0.002	0.005	0.739	-0.030	0.011	**	-0.009	0.061	0.882
Silt	2.33	0.37	***	4.14	0.77	***	11.65	1.72	***	0.024	0.005	***	0.051	0.011	***	-0.009	0.061	0.886
SM	-0.89	0.29	**	-1.86	0.62	**	-4.21	1.40	**	-0.012	0.004	**	-0.018	0.009	0.051	-0.007	0.048	0.869
Random																		
σ ²	6.97			32.72			210.79			1.93 ⁻⁰³			3.83 ⁻⁰³			1.23 ⁻⁰¹		
Site	1.07			4.51			13.71			8.43 ⁻⁰⁵			1.57 ⁻⁰³			4.17 ⁻⁰²		
Species	1.03			1.43			14.56			6.57 ⁻⁰⁵			1.24 ⁻⁰³			5.23 ⁻⁰³		
Time	0.99			1.12			13.56			2.33 ⁻⁰⁵			2.22 ⁻⁰³			2.34 ⁻⁰³		
Overall																		
Observ.	152			152			152			152			152			152		
R ² _{marg.} / Cond.	0.306	0.467		0.262	0.375		0.299	0.382		0.227	0.282		0.208	0.543		0.227	0.282	

B) Photosynthetic traits

Predictor	Est.	LDMC Err.	P-val.	Est.	LMA Err.	P-val.	Est.	P _a Err.	P-val.	Est.	N _a Err.	P-val.	Est.	15N Err.	P-val.	Est.	18O Err.	P-val.
Fixed																		
Interc.	0.38	0.04	***	13.54	0.43	***	0.36	0.03	***	3.56	0.19	***	-5.13	0.38	***	-16.04	0.14	***
OM	-0.05	0.02	*	-1.22	0.38	**	-0.04	0.02	*	-0.44	0.14	**	-0.39	0.27	0.143	0.22	0.16	0.182
Silt	0.07	0.02	***	2.37	0.39	***	0.02	0.02	0.286	0.82	0.14	***	0.73	0.27	**	-0.34	0.16	*
SM	0.01	0.01	0.546	-0.75	0.31	*	-0.03	0.02	*	-0.30	0.11	**	-0.66	0.21	**	-0.01	0.13	0.926
Random																		
σ ²	1.09 ⁻⁰²			4.51			6.44 ⁻⁰³			0.41			1.58			0.48		
Site	3.83 ⁻⁰³			1.78			6.35 ⁻⁰³			0.27			0.96			0.38		
Species	3.84 ⁻⁰³			0.28			2.52 ⁻⁰³			0.07			0.31			0.01		
Time	3.33 ⁻⁰³			0.31			1.33 ⁻⁰³			0.30			0.43			0.05		
Overall																		
Observ.	150			151			151			149			151			152		
R ² _{marg.} / Cond.	0.162	0.508		0.364	0.563		0.119	0.630		0.376	0.660		0.179	0.545		0.084	0.493	

Table S2: Test of the conceptual framework with environmental variables split in four groups.

							Vcmax-Gs						Vcmax-Jmax						gs-gm						
	n values				Lkhd	P-value	slope or elevation				Lkhd	P-value	slope or elevation				Lkhd	P-value	slope or elevation						
	G1	G2	G3	G4	model	model	G1	G2	G3	G4	model	model	G1	G2	G3	G4	model	model	G1	G2	G3	G4			
Slope, Equistep, n=4																									
silt	23	26	66	47	5.346	0.148	0.47	0.41	0.38	0.38	5.346	0.148	0.47	0.41	0.38	0.38	4.889	0.180	0.42	0.64	0.63	0.51			
humsol	40	34	54	24	10.141	0.017	0.44	0.36	0.36	0.42	10.141	0.017	0.44	0.36	0.36	0.42	1.641	0.650	0.54	0.57	0.62	0.48			
MO	97	36	24	5	1.870	0.600	0.38	0.41	0.36	0.46	1.870	0.600	0.38	0.41	0.36	0.46	1.045	0.790	0.57	0.60	0.63	0.80			
Slope, Quantile, n=4																									
silt	43	42	42	35	7.832	0.050	0.42	0.41	0.33	0.35	7.832	0.050	0.42	0.41	0.33	0.35	1.146	0.766	0.62	0.55	0.65	0.54			
humsol	40	40	36	36	10.500	0.015	0.44	0.35	0.36	0.39	10.500	0.015	0.44	0.35	0.36	0.39	0.710	0.871	0.54	0.59	0.61	0.54			
MO	43	40	38	41	1.915	0.590	0.39	0.36	0.39	0.39	1.915	0.590	0.39	0.36	0.39	0.39	2.826	0.419	0.55	0.70	0.53	0.62			
Shift, Equistep, n=4																									
silt	23	26	66	47	62.390	0.000	3.00	2.82	2.16	1.88	62.390	0.000	3.00	2.82	2.16	1.88	77.298	0.000	0.007	0.017	0.014	0.017			
humsol	40	34	54	24	4.220	0.239	3.09	2.91	2.32	2.69	4.220	0.239	3.09	2.91	2.32	2.69	5.575	0.134	0.019	0.006	0.008	0.023			
MO	97	36	24	5	11.629	0.009	3.21	3.84	3.29	3.56	11.629	0.009	3.21	3.84	3.29	3.56	9.127	0.028	0.006	0.016	0.013	0.066			
Shift, Quantile, n=4																									
silt	43	42	42	35	36.667	0.000	3.41	2.90	2.35	1.83	36.667	0.000	3.41	2.90	2.35	1.83	22.775	0.000	0.009	0.007	0.009	0.015			
humsol	40	40	36	36	4.642	0.200	3.41	3.27	1.90	3.40	4.642	0.200	3.41	3.27	1.90	3.40	6.558	0.087	0.020	0.006	0.010	0.019			
MO	43	40	38	41	10.961	0.012	3.15	3.46	4.18	3.04	10.961	0.012	3.15	3.46	4.18	3.04	15.244	0.002	0.002	0.010	0.012	0.023			

Table S3: Statistics of a generalised mixed multiple regression model testing the effect of soil silt, soil organic matter and soil humidity contents as fixed factors, and site, measurement date and species as random factors, on C_i/C_a variation. Fixed factors were scaled.

Predictor	<i>S. arctica</i>			<i>S. reticulata</i>			<i>S. richardsonii</i>		
	Estimate	Std. Error	P-value	Estimate	Std. Error	P-value	Estimate	Std. Error	P-value
Fixed effects									
Intercept	0.854	0.003	< 0.001	0.868	0.003	< 0.001	0.870	0.004	< 0.001
Silt	0.010	0.004	< 0.01	-0.006	0.004	0.110	0.012	0.005	< 0.05
Moisture	-0.001	0.003	0.863	0.001	0.003	0.745	-0.002	0.004	0.666
Organic matter	-0.004	0.004	0.387	0.002	0.004	0.605	-0.011	0.006	0.064
Random effects									
σ^2	0.0001			0.0001			0.0001		
Date	0.001			0.001			0.001		
Site	0.002			0.004			0.003		
ICC	0.29			0.58			0.46		
Overall model									
Observation	50			49			42		
Marginal / Conditional R^2	$r_m^2 = 0.189$	$r_c^2 = 0.420$		$r_m^2 = 0.084$	$r_c^2 = 0.611$		$r_m^2 = 0.183$	$r_c^2 = 0.651$	

Table S4: Photosynthetic traits and processes for *Salix arctica*

Predictor	A _{sat}			V _c _{max}			J _{max}			g _m			g _{sw}			R _{day}		
	Est.	Err.	p	Est.	Err.	P-val.	Est.	Err.	P-val.	Est.	Err.	P-val.	Est.	Err.	P-val.	Est.	Err.	P-val.
Interc.	9.55	0.45	<0.001	27.48	0.90	<0.001	62.08	2.18	<0.001	0.11	0.01	<0.001	0.16	0.01	<0.001	0.88	0.08	<0.001
OM	-0.34	0.55	0.533	-0.14	1.07	0.900	-1.09	2.62	0.678	0.00	0.01	0.671	-0.03	0.02	0.115	-0.01	0.10	0.940
Silt	2.31	0.55	<0.001	4.12	1.09	<0.001	11.01	2.66	<0.001	0.02	0.01	0.006	0.06	0.02	0.001	0.02	0.10	0.825
SM	-0.94	0.46	0.047	-1.53	0.91	0.101	-2.73	2.22	0.226	-0.02	0.01	0.022	-0.02	0.01	0.113	0.06	0.09	0.465
Random																		
σ ²	8.93			38.30			223.28			0.00			0.00			0.03		
τ ₀₀	1.16 _{site}			2.74 _{site}			18.15 _{site}			0.00 _{site}			0.00 _{site}			0.18 _{site}		
ICC	0.11			0.07			0.08						0.51			0.86		
N	27 _{site}			27 _{site}			27 _{site}			27 _{site}			27 _{site}			27 _{site}		
Overall																		
Observ.	55			55			55			55			55			55		
R ² _{marg. / Cond.}	0.333	0.410		0.300	0.347		0.299	0.382		0.259	NA		0.269	0.641		0.022	0.864	

Predictor	LDMC			LMA			P _a			N _a			N15			O18		
	Est.	Err.	p	Est.	Err.	P-val.	Est.	Err.	P-val.	Est.	Err.	P-val.	Est.	Err.	P-val.	Est.	Err.	P-val.
Interc.	0.37	0.02	<0.001	13.18	0.34	<0.001	0.34	0.02	<0.001	3.45	0.015	<0.001	-4.46	0.34	<0.001	-15.92	0.17	<0.001
OM	-0.05	0.02	0.007	-0.92	0.41	0.029	-0.04	0.02	0.106	-0.33	0.018	0.076	-0.84	0.41	0.048	0.27	0.21	0.206
Silt	0.07	0.02	<0.001	1.54	0.41	<0.001	0.01	0.02	0.755	0.56	0.018	0.003	1.32	0.41	0.002	-0.39	0.21	0.065
SM	-0.02	0.02	0.258	-0.56	0.34	0.111	-0.02	0.02	0.349	-0.34	0.015	0.029	-0.96	0.34	0.008	-0.11	0.18	0.527
Random																		
σ ²	0.00			2.20			0.00			0.45			0.84			0.37		
τ ₀₀	0.00 _{site}			2.02 _{site}			0.01 _{site}			0.36 _{site}			2.72 _{site}			0.63 _{site}		
ICC	0.57			0.48			0.72			0.45			0.76			0.63		
N	27 _{site}			27 _{site}			27 _{site}			27 _{site}			27 _{site}			27 _{site}		
Overall																		
Observ.	55			55			55			53			53			55		
R ² _{marg. / Cond.}	0.328	0.714		0.291	0.630		0.117	0.748		0.261	0.590		0.339	0.844		0.120	0.678	

Table S5: Photosynthetic traits and processes for *Salix reticulata*

Predictor	A_{sat}			V_{cmax}			J_{max}			g_m			g_{sw}			R_{day}		
	Est.	Err.	p	Est.	Err.	P-val.	Est.	Err.	P-val.	Est.	Err.	P-val.	Est.	Err.	P-val.	Est.	Err.	P-val.
Interc.	10.98	0.38	<0.001	29.30	0.93	<0.001	68.50	2.27	<0.001	0.12	0.01	<0.001	0.21	0.01	<0.001	1.04	0.07	<0.001
OM	-0.97	0.46	0.041	-1.81	1.13	0.118	-5.90	2.77	0.039	-0.00	0.01	0.870	-0.03	0.01	0.043	0.00	0.08	0.965
Silt	2.39	0.47	<0.001	4.14	1.16	<0.001	12.77	2.84	<0.001	0.03	0.01	0.002	0.05	0.01	0.001	-0.06	0.08	0.453
SM	-0.83	0.39	0.041	-1.86	0.96	0.060	-4.63	2.36	0.056	-0.01	0.01	0.191	-0.02	0.01	0.074	-0.07	0.07	0.330
Random																		
σ^2	2.96			23.66			133.23			0.00			0.00			0.05		
τ_{00}	2.25 _{site}			10.55 _{site}			67.44 _{site}			0.00 _{site}			0.00 _{site}			0.09 _{site}		
ICC	0.43			0.31			0.34			0.30			0.40			0.66		
N	26 _{site}			26 _{site}			26 _{site}			26 _{site}			26 _{site}			26 _{site}		
Overall																		
Observ.	52			52			52			52			52			52		
$R^2_{marg. / Cond.}$	0.437	0.679		0.271	0.496		0.361	0.576		0.281	0.497		0.276	0.566		0.067	0.684	

Predictor	LDMC			LMA			P_a			N_a			N15			O18		
	Est.	Err.	p	Est.	Err.	P-val.	Est.	Err.	P-val.	Est.	Err.	P-val.	Est.	Err.	P-val.	Est.	Err.	P-val.
Interc.	0.46	0.03	<0.001	14.22	0.41	<0.001	0.31	0.02	<0.001	3.42	0.12	<0.001	-5.76	0.22	<0.001	-16.22	0.18	<0.001
OM	-0.04	0.03	0.238	-1.28	0.50	0.015	-0.02	0.02	0.261	-0.42	0.15	0.006	-0.09	0.27	0.744	0.28	0.22	0.212
Silt	0.07	0.04	0.070	2.90	0.52	<0.001	0.02	0.02	0.309	0.82	0.15	<0.001	0.29	0.27	0.303	-0.33	0.23	0.159
SM	0.05	0.03	0.126	-0.51	0.43	0.241	-0.00	0.02	0.943	-0.19	0.13	0.130	-0.36	0.23	0.122	0.16	0.19	0.403
Random																		
σ^2	0.02			2.46			0.00			0.18			0.63			0.24		
τ_{00}	0.01 _{site}			3.19 _{site}			0.01 _{site}			0.29 _{site}			0.93 _{site}			0.75 _{site}		
ICC	0.41			0.56			0.85						0.60			0.75		
N	26 _{site}			26 _{site}			26 _{site}			26 _{site}			26 _{site}			26 _{site}		
Overall																		
Observ.	50			52			52			52			52			52		
$R^2_{marg. / Cond.}$	0.182	0.515		0.499	0.782		0.052	0.857		0.481	0.803		0.089	0.634		0.081	0.775	

Table S6: Photosynthetic traits and processes for *Salix richardsonii*

Predictor	A _{sat}			V _c _{max}			J _{max}			g _m			g _{sw}			R _{day}		
	Est.	Err.	p	Est.	Err.	P-val.	Est.	Err.	P-val.	Est.	Err.	P-val.	Est.	Err.	P-val.	Est.	Err.	P-val.
Interc.	8.58	0.53	<0.001	25.91	1.00	<0.001	59.28	2.44	<0.001	0.10	0.01	<0.001	0.14	0.01	<0.001	0.88	0.08	<0.001
OM	-1.46	0.70	0.043	-2.06	1.34	0.132	-4.64	3.31	0.170	-0.01	0.01	0.351	-0.04	0.02	0.019	-0.04	0.10	0.709
Silt	2.38	0.68	0.001	4.30	1.29	<0.001	11.82	3.16	0.001	0.02	0.01	0.011	0.05	0.02	0.002	0.06	0.10	0.552
SM	-0.81	0.56	0.155	-2.06	1.05	0.058	-5.43	2.58	0.042	-0.01	0.01	0.202	-0.01	0.01	0.298	-0.02	0.08	0.774
Random																		
σ ²	6.56			32.12			233.25			0.00			0.00			0.05		
τ ₀₀	2.96 _{site}			6.24 _{site}			17.30 _{site}			0.00 _{site}			0.00 _{site}			0.12 _{site}		
ICC	0.31			0.16			0.07			0.04			0.29			0.71		
N	23 _{site}			23 _{site}			23 _{site}			23 _{site}			23 _{site}			23 _{site}		
Overall																		
Observ.	45			45			45			45			45			45		
R ² _{marg. / Cond.}	0.270	0.497		0.248	0.370		0.281	0.330		0.157	0.187		0.248	0.466		0.014	0.712	

Predictor	LDMC			LMA			P _a			N _a			N15			O18		
	Est.	Err.	p	Est.	Err.	P-val.	Est.	Err.	P-val.	Est.	Err.	P-val.	Est.	Err.	P-val.	Est.	Err.	P-val.
Interc.	0.33	0.01	<0.001	13.20	0.63	<0.001	0.41	0.03	<0.001	3.80	0.18	<0.001	-5.32	0.29	<0.001	-16.08	0.14	<0.001
OM	-0.04	0.02	0.026	-1.58	0.79	0.053	-0.07	0.04	0.062	-0.59	0.23	0.015	-0.18	0.36	0.623	0.16	0.17	0.368
Silt	0.06	0.02	0.003	2.68	0.82	0.002	0.05	0.04	0.183	1.03	0.24	<0.001	0.37	0.37	0.324	-0.46	0.18	0.013
SM	-0.00	0.02	0.765	-1.40	0.66	0.042	-0.06	0.03	0.058	-0.39	0.20	0.051	-0.27	0.30	0.386	0.08	0.15	0.605
Random																		
σ ²	0.00			1.04			0.00			0.00			0.50			0.24		
τ ₀₀	0.00 _{site}			8.50 _{site}			0.02 _{site}			0.73 _{site}			1.63 _{site}			0.31 _{site}		
ICC	0.58			0.89			0.92			0.87			0.77			0.57		
N	23 _{site}			23 _{site}			23 _{site}			23 _{site}			23 _{site}			23 _{site}		
Overall																		
Observ.	45			44			44			44			46			46		
R ² _{marg. / Cond.}	0.281	0.695		0.339	0.928		0.219	0.940		0.439	0.928		0.052	0.779		0.208	0.660	

Discussion générale

Intégration des paramètres édaphiques pour comprendre et estimer l'acquisition du carbone et la gestion de l'eau des plantes à l'échelle globale

Synthèse & contribution

Dans le premier chapitre nous avons exploré le rôle crucial de la concentration interne de CO_2 dans les feuilles des plantes C_3 en tant que variable clé à l'interface des limitations biochimiques et biophysiques de la photosynthèse. Nous avons démontré qu'un ensemble sélectionné de variables environnementales peut prédire efficacement les variations du rapport C_i/C_a , soulignant l'importance de prendre en compte les interactions entre les facteurs édaphiques et climatiques pour une compréhension globale du rapport clé C_i/C_a pour la modélisation, mais aussi pour comprendre la régulation de la photosynthèse au niveau des feuilles. L'étude s'appuie sur la théorie du moindre coût (LCT), qui encadre les changements dans l'économie de carbone et d'eau des feuilles, et étend ce cadre à l'échelle mondiale, en fournissant des prévisions théoriques validées par deux ensembles de données indépendants (Globamax et Glob13C). Le pH du sol apparaît comme un facteur particulièrement influent, ayant un impact sur l'équilibre entre les limitations photosynthétiques et le rapport C_i/C_a , un pH du sol plus élevé étant associé à des coûts unitaires plus faibles d'acquisition et d'utilisation de l'azote par rapport à l'eau, et donc potentiellement à des coûts unitaires plus faibles de la carboxylation. Dans des conditions où l'eau est la ressource la plus coûteuse (par exemple, un déficit de pression de vapeur élevé), les plantes ont tendance à augmenter la carboxylation en investissant davantage d'azote par unité de surface foliaire, ce qui se traduit par des rapports C_i/C_a faibles. Inversement, dans des conditions où la carboxylation est plus coûteuse (par exemple, température élevée, faible altitude), on observe une transpiration et des rapports C_i/C_a plus élevés. Le pH du sol, la teneur en limon du sol et la profondeur sont identifiés comme des facteurs édaphiques significatifs, influençant le rapport C_i/C_a dans différentes conditions climatiques en régissant le coût unitaire de l'acquisition et de l'utilisation de l'azote et d'autres éléments nutritifs du sol permettant le développement de la capacité de fixation du carbone de la végétation.

Finalement notre étude appelle à une exploration plus poussée de ces mécanismes et propose d'intégrer les propriétés du sol dans les modèles existants du système terrestre, ce qui

permettrait d'ajuster les paramètres de modélisation à l'échelle mondiale. Nos résultats permettent d'apporter des informations précieuses sur l'interaction complexe des facteurs environnementaux sur la photosynthèse des feuilles, soulignant la nécessité d'une approche holistique prenant en compte les interactions entre le sol et le climat. À la lumière de nos résultats, nous sommes en mesure de formuler des hypothèses sur la stratégie potentielle adoptée dans les environnements arctiques pour minimiser les coûts : la diminution de la perméabilité membranaire, l'augmentation de la viscosité de l'eau et les faibles précipitations pourraient conduire à un investissement accru dans $V_{c_{max}}$ par rapport à g_{sc} . Cependant, les basses températures devraient également impacter $V_{c_{max}}$, dont l'investissement nécessite une disponibilité substantielle en azote. Bien que ces prédictions soient généralement plausibles, l'incertitude subsiste en raison du manque de données dans nos modèles, ce qui souligne l'impératif de mieux comprendre la réponse de la photosynthèse aux variations du sol dans les régions de toundra.

Ouverture et réflexions

La simplification des interactions sol/plante et plante/climat à partir de théories et hypothèses, telles que la théorie de la coordination ou la théorie du moindre coût, permet de mieux intégrer les variations de la photosynthèse à l'évolution de la disponibilité des ressources sous l'influence des facteurs des changements globaux. La compréhension intégrale des processus du continuum sol-plante-atmosphère dans les écosystèmes terrestres, avec leurs interactions et rétroactions, pose un défi majeur pour progresser dans la connaissance de la structure et de la fonction de ces écosystèmes à travers les variations spatiales et temporelles, soulignant ainsi la nécessité de caractériser les variables significatives pour une compréhension complète et une adaptation aux changements globaux (Peñuelas et al., 2021). Ainsi, la prise en compte des propriétés du sol modifie les prévisions initiales formulées par les modèles axés sur la demande climatique.

Si nous avons pu améliorer le modèle en ajoutant l'interaction entre climat et sol, nous avons bien montré que le sol avait des effets sur les processus photosynthétiques indépendamment du climat. Mais les mécanismes biologiques sous-jacents demeurent peu compris, surtout chez les espèces végétales non-agronomiques. L'intégration de g_m dans les bases de données revêt une importance particulière pour les modèles de végétation qui reposent sur le postulat d'un g_m infini

ou des valeurs fixes de g_{sc}/g_m . Cette approche accroîtrait la précision des modèles en permettant une meilleure représentation dynamique et réactive de g_m dans les processus photosynthétiques, fournissant des données essentielles pour affiner les modèles de biosphère terrestre et améliorer la précision des simulations liées à la photosynthèse, au cycle du carbone, et aux réponses des écosystèmes face aux changements climatiques. Son intégration mesurée dans les bases de données offre une représentation plus réaliste, influençant directement la diffusion du CO_2 à l'intérieur des feuilles et, par conséquent, impactant la photosynthèse. Cette approche permettrait également l'exploration des variations spatiotemporelles de g_m au sein de diverses espèces végétales sous des conditions environnementales variables.

L'évaluation des relations entre les traits photosynthétiques des plantes et leur environnement au sein des espèces peut s'avérer bénéfique pour appréhender les évolutions à venir dans les stratégies adaptatives des végétaux face à d'importants gradients environnementaux et géographiques, à l'échelle mondiale comme à l'échelle locale. Mais il demeure un souci de représentativité dans les bases de données à partir desquelles sont formulées les théories et les modèles qui en découlent (Fernandez-Marin et al., 2020; Thomas et al., 2020). Il est donc nécessaire pour cela de multiplier les études de terrain à travers de larges gradients environnementaux (Yan et al., 2023) mais surtout de larges gradients édaphiques qui permettraient d'enrichir les théories servant à la modélisation. L'approfondissement des mécanismes sous-jacents régissant les réponses des traits photosynthétiques aux paramètres du sol exige des études qui transcendent le simple cadre de l'identification des compromis entre l'absorption de CO_2 et la perte d'eau chez les plantes terrestres. La modélisation à partir d'hypothèses d'optimalité, telle que la LCT, repose sur l'établissement de liens mécanistes entre les caractéristiques fonctionnelles des plantes, leurs implications pour la demande et l'acquisition de ressources, les cycles biogéochimiques, et leur impact sur la compétitivité des plantes. Ce processus nécessite une approche expérimentale approfondie où des compromis devront être trouvés entre les protocoles tantôt en environnements contrôlés tantôt de terrain. Les travaux du second chapitre constitue un début d'approche enrichissante dans l'optique d'améliorer et d'enrichir nos modèles. La compréhension des mécanismes régissant les réponses des traits photosynthétiques aux paramètres du sol constituait un préalable essentiel à l'analyse des spécificités adaptatives des plantes en

Arctique. En effet, les caractéristiques du sol jouent un rôle déterminant dans les stratégies photosynthétiques, particulièrement dans des environnements extrêmes tels que l'Arctique.

Compréhension des mécanismes et des limitations de l'acquisition du carbone en Arctique

Synthèse & contribution

Dans le chapitre 2 nous avons exploré les caractéristiques photosynthétiques de trois espèces de *Salix* dans le Haut-Arctique, pour comprendre les variations de leurs capacités photosynthétiques au sein d'un environnement limité en nutriments. L'étude fournit des mesures rares du taux de photosynthèse pour trois espèces d'arbustes (*S. arctica*, *S. reticulata* et *S. richardsonii*) dans la toundra arctique du nord-est du Canada, qui se révèle comparable à ceux d'arbustes à feuilles caduques à des latitudes plus basses et tempérées. Bien que le taux maximal de photosynthèse puisse varier de manière significative entre les individus, avec environ 25% de cette variation attribuée à la teneur en azote des feuilles (N_{area}), à l'espèce et à leur interaction. La LMA plus élevée et le PNUE plus faible par rapport à une base de données mondiale, reflètent une stratégie conservatrice pour faire face à l'environnement froid de la toundra. Bien que l'on s'attende à une limitation des nutriments dans la toundra arctique, l'étude montre qu'une concentration élevée de nutriments dans les feuilles peut être une stratégie adaptative pour améliorer la capacité de carboxylation mais aussi une stratégie de conservation des nutriments dans un environnement qui en est limité. Le compromis observé entre la PNUE et l'efficacité intrinsèque de l'utilisation de l'eau souligne la complexité des stratégies photosynthétiques en réponse aux conditions environnementales. La coordination entre g_{sc} , g_m et V_{cmax} joue un rôle crucial dans la détermination des valeurs les plus élevées du taux de photosynthèse. Bien que les valeurs d' A_{sat} , de N_{area} et de P_{area} que nous avons observées sont étonnamment et particulièrement élevées, nous avons pu aussi identifier la capacité de carboxylation comme la principale limitation de l' A_{sat} dans les arbustes arctiques de saules, soulignant alors l'importance de prendre en compte les processus biochimiques, en particulier dans les environnements froids. Ces résultats remettent alors en question les attentes basées sur le spectre économique des feuilles et l'hypothèse température-biogéochimie, et soulignent la nécessité d'affiner les paramètres clés des modèles terrestres afin d'améliorer les estimations du piégeage du carbone dans la toundra arctique. Ces résultats mettent en lumière une

disparité entre les attentes basées sur la littérature existante et les observations effectuées, soulignant ainsi davantage la lacune de connaissances significatives quant aux mécanismes sous-jacents à la photosynthèse en Arctique. En plus de performances photosynthétiques équivalentes et d'une N_{area} nettement supérieure aux valeurs mondiales, la limitation par V_{cmax} plutôt que par g_m , contrairement à ce que suggérait l'étude de Saèz et al., en 2018, indique que les stratégies adoptées par les saules en Arctique nécessitent une analyse minutieuse et un intérêt particulier. Nos résultats révèlent l'influence de l'azote sur la conductance mésophyllienne, suggérant une stratégie d'allocation de l'azote davantage orientée vers le mésophylle que vers la Rubisco, et rejoignent les hypothèses de Onoda et al., 2018. Cette constatation nous incite à réexaminer les théories d'optimisation écophysologique, notamment la théorie du moindre coût, en y intégrant le coût de g_m dans l'optimisation des ressources.

Ouverture et réflexions

Les résultats de ce chapitre incitent à reconsidérer les besoins physiologiques des plantes face aux conditions arctiques, notamment le froid et la période de jour constant durant la saison. Le froid représente un défi pour la stabilité membranaire, causant des dommages cellulaires et à l'ensemble de la plante lorsqu'il atteint le point de gel (Fernandez-Marin et al., 2020; Pérez-Torres et al., 2007; Ambroise et al., 2020). De plus, le cumul journalier de lumière constitue un stress important pour la plante, pouvant augmenter la génération des espèces réactives à l'oxygène (ROS) dans la chaîne de transport d'électrons, pouvant provoquer des dommages oxydatifs intra et extra-cellulaires. Pour atténuer la photo-inhibition, une stratégie consiste à optimiser le flux d'électrons loin du centre d'action. Le processus de photorespiration, autrefois considéré comme une réaction secondaire inutile, est désormais reconnu comme une source d'énergie d'excitation sous stress, contribuant à la protection contre la photo-inhibition, mais cela implique un investissement significatif dans la production d'antioxydants, qui à leur tour utilisent des molécules de signalisation et les sucres pour neutraliser les ROS et influencer la signalisation des nutriments et des métabolites, avec l'azote jouant un rôle crucial dans la régulation de ces processus (Wingler et al., 2000; Fernandez-Marin et al., 2020; Pérez-Torres et al., 2007; Ahanger et al., 2019). L'augmentation de l'allocation de biomasse et d'azote vers les composants antioxydants et structurels (liés à la réparation) par rapport aux composants photosynthétiques pourrait alors être

avancée comme l'un des éléments contribuant au faible taux d'assimilation du carbone dans les feuilles, expliqué par notre concentration élevée de N_{area} et notre importante LMA (Niinemets 1999, González-Zurdo 2016). Il est indubitable que l'analyse biochimique approfondie et la quantification des divers composants présents dans les feuilles constitueraient une méthode permettant d'apporter des éclaircissements rapides quant au rôle potentiel des antioxydants. Ce rôle pourrait s'exprimer tant dans la régulation des ROS que dans l'orientation préférentielle de l'azote vers ces métabolites, voire dans les structures du mésophylle telles que les parois cellulaires. L'étude de la relation entre l'azote et les stratégies de protection face au stress pourrait être conjointe à l'étude de la limitation photosynthétique par la lumière en Arctique. L'analyse de la corrélation entre les teneurs en azote et les mécanismes de protection contre le stress et photo-inhibition pourrait être entreprise de concert avec l'examen de la limitation photosynthétique due au jour constant en Arctique. L'exposition continue à la lumière pourrait contribuer à une réduction de l'excitabilité des photosystèmes due à la photo-inhibition ou une plus grande sensibilité des processus photosynthétiques. En outre, des variations dans la quantité de chlorophylle pourraient également être une variable d'influence significative dans ces conditions, méritant une investigation approfondie pour une compréhension exhaustive de la photosynthèse dans un contexte arctique. Une approche intégrée de ces facteurs pourrait fournir des perspectives significatives sur la manière dont les plantes arctiques ajustent leurs mécanismes photosynthétiques en réponse à des conditions lumineuses constantes et des contraintes nutritionnelles.

Les résultats obtenus dans ce chapitre mettent en lumière la complexité des défis physiologiques auxquels les plantes arctiques sont confrontées, particulièrement en ce qui concerne le froid et l'excès de lumière pendant la saison constante de jour. Ces conditions adverses peuvent entraîner des dommages cellulaires significatifs, nécessitant des adaptations spécifiques pour maintenir la stabilité membranaire et protéger les composants photosynthétiques. Par exemple, l'activation de mécanismes tels que la photorespiration devient cruciale pour détourner le flux d'électrons du centre d'action et atténuer la photo-inhibition. Cependant, cette stratégie n'est pas sans coût, impliquant un investissement substantiel dans la production d'antioxydants pour contrer les effets néfastes des espèces réactives de l'oxygène générées pendant ces processus. L'importance de l'azote dans la régulation de ces processus biochimiques ne saurait être sous-estimée, influençant non seulement la synthèse des protéines et des chlorophylles, mais également la disponibilité des

osmolytes et des antioxydants. Ces constats fournissent une base solide pour appliquer les théories existantes et approfondir notre compréhension des interactions complexes entre les plantes arctiques et leur environnement. La prochaine étape de cette recherche consiste à intégrer ces données dans les modèles théoriques pour mieux appréhender la dynamique de ces systèmes végétaux uniques en Arctique.

Application des théories pour approfondir notre compréhension de l'interaction entre les plantes arctiques et leur environnement

Synthèse & contribution

La vallée de Qalirkturvik, en raison de sa diversité géomorphologique, s'est avérée être un site propice à l'étude des réponses photosynthétiques de trois espèces de *Salix* aux gradients environnementaux, marquant ainsi une contribution novatrice à la recherche dans la toundra arctique. En adoptant un cadre conceptuel enraciné dans les théories de la photosynthèse, notre étude révèle une réponse coordonnée entre les trois espèces de *Salix*, mettant en évidence les limitations inhérentes à la dépendance exclusive des prévisions de changement de température pour appréhender les répercussions du réchauffement climatique. Les dimensions climatiques, géomorphologiques et pédologiques de la vallée ont joué un rôle central dans la compréhension des ressources impactant la photosynthèse. L'humidité de surface, influencée par la teneur en limon dans le sol, a distingué les sites en fonction de leur proximité avec le front glaciaire ou la mer, tandis que l'accumulation d'eau dans le sol, liée à la géomorphologie, a révélé des variations d'humidité. Les réponses photosynthétiques, différenciées selon ces dimensions, soulignent l'importance cruciale de la présence de limon, régissant l'humidité, dans les processus nutritionnels et transpiratoires des feuilles.

Malgré une acclimatation globale, des adaptations spécifiques aux espèces sont discernables le long du gradient d'humidité, révélant une coordination constante entre divers processus photosynthétiques. Cette adaptation, illustrée notamment par *S. arctica*, suggère un ralentissement potentiel de l'optimisation des processus photosynthétiques par adaptation génétique, phénomène influencé par des facteurs historiques tels que la reproduction sexuée rare dans les écosystèmes de toundra et les événements de glaciation passés (Billings & Mooney, 1968;

Skrede et al., 2006). En somme, notre étude met en exergue l'interaction complexe des dimensions environnementales sur la photosynthèse des feuilles dans la toundra arctique, déstabilisant ainsi les prédictions simplistes centrées sur la température. L'équilibre entre l'acclimatation et les adaptations spécifiques aux espèces, façonné par des considérations historiques et écologiques, souligne l'impératif d'une compréhension nuancée des réponses végétales aux gradients environnementaux.

Ouverture et réflexions

Ce dernier chapitre de la thèse représente une étape préliminaire dans la compréhension de l'impact de l'environnement sur la photosynthèse dans les régions arctiques et expose les enjeux à venir dans ce domaine. Cependant, nos observations mettent en lumière une lacune de connaissances concernant l'écologie évolutive de la végétation à ces latitudes, attribuable en partie à des difficultés d'accès. Les progrès technologiques dans le domaine des sciences seront des outils essentiels pour dissiper ces zones d'ombre. Parmi les questions persistantes, l'analyse de la divergence écologique et physiologique entre les espèces de saule en réponse aux pressions de sélection suscite un intérêt particulier. Son étude pourrait apporter des éclaircissements sur la composition et la structure des communautés végétales, ainsi que sur leur influence sur la compétition entre espèces et la dynamique des écosystèmes dans des conditions environnementales en constante évolution. La reproduction de *Salix richardsonii*, qui combine la reproduction sexuée et la reproduction végétative, témoigne de son adaptabilité en tant que colonisateur efficace (Myers-Smith et al., 2012). En revanche, la stratégie de reproduction de *Salix reticulata* reste moins claire, dépendant éventuellement de la reproduction végétative. La compréhension de ces diverses stratégies de reproduction et des coûts qui y sont associés revêt une importance cruciale pour anticiper l'adaptation de ces espèces végétales arctiques à un climat changeant. Ces stratégies de reproduction engendrent des coûts, la reproduction sexuée impliquant la production de fleurs, l'attraction des pollinisateurs, la production de graines et l'énergie nécessaire à leur dispersion. La photosynthèse, en tant que processus fondamental de fixation du carbone et d'activité source, joue un rôle déterminant dans la gestion des coûts associés aux puits, tels que la reproduction et les différentes stratégies évolutives (Körner et al., 2015). L'adaptation, caractérisée par des changements génétiques transmis sur plusieurs générations, contraste avec l'acclimatation, qui

englobe la plasticité phénotypique et ses réponses sur le court terme durant la vie d'un individu face aux changements environnementaux (Sun et al., 2014; Steltzer et al., 2008). La variation génétique au sein des espèces, en particulier dans les écosystèmes arctiques à faible diversité, joue un rôle crucial dans la diversité phénotypique et les processus écosystémiques tels que les échanges de CO₂ (Steltzer et al., 2008).

L'étude de Yan et al., 2023, constitue une illustration éloquent de la valeur ajoutée qu'apporterait l'intégration des données relatives aux espèces et à la phylogénie pour une compréhension approfondie des interactions entre les facteurs environnementaux et la végétation. Leurs résultats concernant les facteurs influençant le $V_{c_{max}}$ suggèrent que les changements globaux pourraient non seulement remodeler la biogéographie du $V_{c_{max}}$ par le biais de réponses plastiques résultant d'effets environnementaux directs et à court terme, mais également induire des changements dans les distributions d'espèces et phylogénétiques. La plasticité phénotypique, impérative pour permettre l'adaptation continue des individus tout au long de leur cycle de vie, dépend de la variabilité génétique au sein des populations (Peñuelas & Sardans, 2021). L'étude au sein de populations d'une même espèce permettrait de mieux appréhender la capacité de réponses des espèces aux changements, à leur potentiel d'adaptation.

L'intégration de l'information sur l'histoire évolutive dans la modélisation théorique de la végétation, notamment via le $V_{c_{max}}$, pourrait améliorer considérablement la précision des modèles de biosphère terrestre. Elle aurait des implications positives pour la précision des simulations relatives à la photosynthèse, au cycle du carbone et aux réponses aux changements climatiques, en permettant la mise en place de liens mécanistes entre les caractéristiques fonctionnelles des plantes, leurs besoins et acquisitions en ressources, et leur compétitivité (Walker et al., 2021; Yan et al., 2023; Harrisson et al., 2021). Il est à noter toutefois que ces liens mécanistes demeurent imprécis lorsqu'on s'éloigne des modèles végétaux à portée agronomique, souvent déduits d'observations en environnements contrôlés en serre et rarement validés par des observations en contexte naturel (Fatichi et al., 2013).

Ces avancées dans la compréhension des interactions complexes entre les facteurs environnementaux, la phylogénie des espèces et les mécanismes adaptatifs des plantes soulignent la nécessité de prendre en compte l'histoire évolutive pour une modélisation plus précise de la

biosphère terrestre. Cependant, l'établissement de liens mécanistes dans des contextes naturels demeure un défi, en grande partie en raison de la rareté des observations dans des systèmes non contrôlés.

Dans cette perspective, il est crucial de considérer l'estimation de la conductance mésophyllienne et son coût en ressource pour la photosynthèse. Nous avons vu que la conductance mésophyllienne joue un rôle central dans la régulation des échanges gazeux au niveau des feuilles, influençant directement la capacité des plantes à assimiler le CO₂ et à réaliser la photosynthèse de manière efficace. L'évaluation de cette conductance mésophyllienne et de son coût en termes de ressources offre un éclairage précieux sur la physiologie végétale et les compromis énergétiques auxquels les plantes peuvent être confrontées dans des environnements en évolution. Ainsi, en intégrant ces connaissances dans le cadre plus large de la modélisation éco-évolutive, nous sommes mieux armés pour déchiffrer les mécanismes qui sous-tendent la variabilité des processus photosynthétiques à différentes échelles, des feuilles aux communautés végétales. Cette approche holistique nous permettra d'affiner nos projections sur la manière dont les plantes répondront aux changements climatiques futurs et aux modifications de leur environnement.

Perspectives : Équations moindre coût et g_m

Au sein de cette thèse, nous avons examiné les relations entre la photosynthèse et l'environnement à une échelle globale. Nous avons décomposé les relations entre les traits photosynthétiques dans l'Arctique afin de mieux appréhender les liens entre la photosynthèse et l'environnement à l'échelle arctique. Au cours de ces investigations, mêlant théorie et approches mécanistiques, un trait particulier a attiré une attention soutenue et suscité des interrogations quant à sa pertinence dans ces deux démarches. La relation entre la théorie du moindre coût et la conductance mésophyllienne peut être explorée pour comprendre les stratégies d'optimisation employées par les plantes dans leurs processus photosynthétiques. Cette théorie considère l'équilibre entre les différents investissements en ressources, principalement l'eau et l'azote, afin d'obtenir un gain maximal de carbone au moindre coût et permet d'expliquer comment les plantes allouent les ressources pour optimiser leur efficacité photosynthétique dans des conditions environnementales variables. La conductance mésophyllienne est un processus clé qui influence l'efficacité de la photosynthèse. Elle représente la conductance du CO₂ à l'intérieur des cellules du mésophylle de la feuille,

affectant la vitesse à laquelle le CO₂ se diffuse des espaces intercellulaires vers les sites de carboxylation dans les chloroplastes. La compréhension de l'interaction entre la conductance mésophyllienne et les principes de la théorie du moindre coût permet de comprendre comment les plantes adaptent leurs caractéristiques physiologiques et anatomiques pour équilibrer les coûts et les bénéfices de l'investissement dans les ressources. L'exploration de la relation entre la théorie et ce processus physiologique permet aussi de mieux comprendre les mécanismes complexes que les plantes emploient pour optimiser leurs processus photosynthétiques en réponse à divers défis environnementaux.

La partie physique de la photosynthèse à laquelle nous nous sommes intéressés tout au long de cette thèse part souvent de la considération que le taux de photosynthèse A peut être écrit mathématiquement comme une dérivée de la loi de Fick sur la diffusion des gaz :

$$\phi = -D \left(\frac{dC}{dx} \right)$$

Où ϕ est le flux de diffusion de CO₂ (en mol.s⁻¹), D est le coefficient de diffusion du CO₂ (en m².s), C est la concentration en CO₂ (en mol.m⁻³), et x est la distance sur laquelle la diffusion se produit (en m). Le signe négatif devant D indiquant que le CO₂ diffuse depuis un compartiment dont la concentration est élevée (l'atmosphère ici) vers un compartiment à la concentration faible (intérieur de la feuille). Gross et al., (1981) énoncent que comme « la loi de Fick dit que le flux diffusif en un point est proportionnel au gradient de concentration en ce point, prenons U , le taux d'absorption du CO₂ à la concentration C , comme proportionnel à la différence de concentration de CO₂ entre l'espace aérien intercellulaire et le chloroplaste (Jones et Slatyer, 1972). » Il peut alors être écrit :

$$U = \frac{C - \Gamma}{r}$$

Où C est la concentration en CO₂ à un temps t , Γ est la concentration en CO₂ au chloroplaste, et r est la somme des transports intracellulaires et du taux de carboxylation. Au fil des années, de nombreux modèles mathématiques ont été développés pour simuler la photosynthèse des feuilles. La base du modèle repose sur des idées relatives à la diffusion du CO₂ vers le chloroplaste et à la cinétique des enzymes. Le modèle le plus moderne et le plus performant qui fusionne ces idées est

celui de Farquhar-Von Caemmerer en 1980. En 1977, l'hypothèse d'optimalité de Cowan-Farquhar pour le comportement stomatique propose une approche d'investissement équilibrée dans les fonctions de transpiration et de photosynthèse. Notamment, l'étude prédit une relation mathématique en introduisant un paramètre (ξ) avec une interprétation nuancée basée sur les coûts relatifs du maintien de la voie de transpiration et des protéines foliaires pour l'acheminement du photosynthétat. L'adaptation du processus aux différents environnements permettrait une compréhension précise des interactions entre V_{cmax} , Narea et la conductance stomatique, mais l'hypothèse d'optimalité de Cowan-Farquhar néglige les coûts de régulation du flux d'eau et de la capacité photosynthétique (Prentice et al., 2013). Dans leur article de 2013, Prentice et al., mettent l'accent sur l'interaction entre l'allocation des ressources et la production de photosynthèse chez les plantes. Les ressources clés considérées sont l'appareil photosynthétique, représenté par la capacité de carboxylation de la Rubisco (V_{cmax}), et la voie de transpiration, caractérisée par le taux de transpiration maximal (E). En se basant sur le cadre de Wright et al. (2003) pour un équilibre optimal entre la transpiration et la capacité photosynthétique, l'étude de Prentice et al. (2013) explore la substitution des ressources, suggérant que les plantes peuvent s'adapter à la pénurie d'eau en ajustant la conductance stomatique tout en augmentant la capacité photosynthétique pour maintenir une assimilation nette de carbone constante à des concentrations internes de CO_2 réduites. Ainsi, à partir de cette idée Prentice et al., (2013) ont défini les deux équations suivantes pour modéliser le coût des ressources nécessaires à la plante.

$$E = 1,6 \cdot g_{sc} \cdot D$$

Où E est le taux maximal de transpiration ($mmol.m^{-2}.s^{-1}$), g_{sc} la conductance stomatique au CO_2 ($mmol.m^{-2}.s^{-1}$), et D la force conductrice de la transpiration (kPa). Et :

$$A = g_{sc} \cdot C_a (1 - \chi)$$

Avec A le taux de photosynthèse ($\mu mol CO_2.m^{-2}.s^{-1}$), C_a la concentration CO_2 atmosphérique ($\mu mol.m^{-2}.s^{-1}$), χ le rapport C_i/C_a de la feuille, assumant $A \gg R_d$ (la respiration au jour, $\mu mol CO_2.m^{-2}.s^{-1}$) et $C_i \gg \Gamma^*$ (le point de compensation photo-respiratoire). Avec :

$$\chi = \frac{\xi}{\xi + \sqrt{D}}$$

et

$$\xi = \sqrt{(bK)/1,6a}$$

Où K est les coefficients de Michaelis-Menten pour une photosynthèse limitée par la Rubisco à une pression atmosphérique en $O_2 = 21$ kPa ; a est le coût en carbone de la maintenance de la transpiration pour supporter l'assimilation de A ; b est le coût de maintien des protéines photosynthétiques pour l'assimilation. Prentice et al. 2013 expriment mathématiquement les coûts unitaires de la transpiration et de la carboxylation par les expressions $a \cdot E/A$ et $b \cdot V_{cmax}/A$ respectivement, et qui réagissent de manière opposée et conduisent à l'existence d'un minimum dans le coût qui dépend des magnitudes relatives de a et b. Finalement, le coût de la coordination photosynthétique peut être écrite :

$$COST = a \cdot \frac{E}{A} + b \cdot \frac{V_{cmax}}{A}$$

Soit :

$$COST = a \cdot \frac{1,6 \left(\frac{D}{C_a} \right)}{(1 - \chi)} + b \cdot \frac{\left(\chi + \frac{k}{C_a} \right)}{\chi}$$

Si cette équation a le mérite de proposer une approche simplifiée des besoins primaires de la photosynthèse, un processus de plus en plus reconnu comme essentiel dans l'estimation de l'assimilation du CO_2 est absent du modèle : la conductance mésophyllienne. En effet celle-ci a un impact autant quant à la diffusion du CO_2 de la cavité sub-stomatique de la feuille jusqu'au chloroplaste (affectant a), que sur la quantité d'azote allouée aux protéines photosynthétiques et à la surface d'échange du CO_2 des cellules (affectant b) (Onoda et al., 2015). Mais pour donner une valeur à g_m dans l'équation de coût il faut déterminer comment considérer ce dernier : conductance, anatomie, ou réaction-diffusion (Berghuijs et al., 2016). La conductance stomatique peut être

néanmoins définie comme l'efficacité de diffusion du CO₂ depuis l'espace intercellulaire jusqu'au chloroplaste. Onoda et al. (2017) expriment mathématiquement g_m comme suit :

$$\frac{g_m}{S_c} = \frac{\alpha}{T_{cw}}$$

Avec S_c la surface du chloroplaste exposée à l'espace aérien intercellulaire ($m^2 \cdot m^{-2}$), T_{cw} l'épaisseur de la paroi de la cellule mésophylle (m) et α la combinaison d'autres termes, notamment la diffusivité, la porosité et la perméabilité membranaire (Tosens et al., 2012). L'allocation d'azote à la Rubisco et à la g_m/S_c peut varier en fonction de leurs relations et des adaptations anatomiques et cellulaires mise en place par la plante (Onoda et Wright 2018) : des parois cellulaires mésophylliennes plus épaisses et denses, limitant la diffusion du CO₂, pourraient théoriquement augmenter l'efficacité de la diffusion du CO₂ vers les chloroplastes en augmentant la surface totale des cellules mésophylliennes (Onoda et Wright, 2018).

En tenant compte des coûts différents associés à la conductance mésophyllienne, que ce soit dans sa relation avec l'azote ou son impact sur la diffusion du CO₂, l'importance de cette dernière dans la corrélation entre ces deux exigences fondamentales pour la photosynthèse devient évidente. Onoda et Wright (2018) suggèrent même que ces limitations de la diffusion des gaz pourraient contribuer à la diminution du PNUE, l'allocation d'azote à la Rubisco et à g_m/S_c et pourraient faire varier N_{area} en fonction des corrélations entre ces composants. Le coût de g_m dans l'optimisation de la carboxylation de la photosynthèse pourrait alors être exprimé comme le coût de la production/anatomie de la feuille ou l'allocation de l'azote aux protéines non photosynthétiques et ratio de surface d'échange de CO₂ (Onoda et al., 2015, Gago et al., 2020) qui n'est pas alloué à $V_{c_{max}}$. La corrélation entre l'anatomie du mésophylle et l'allocation de l'azote et l'azote foliaire a été rapporté dans l'étude d'Onoda et Wright de 2018 mais la corrélation entre l'allocation en azote pour le mésophylle et son impact dans l'investissement dans ce nutriment pour la Rubisco demeure peu connue et nécessiterait d'être approfondie.

Le coût de g_m dans l'optimisation de l'autre pan de la théorie du moindre coût, la transpiration, est également un champ à explorer. Le taux d'assimilation du CO₂ est intrinsèquement lié à la pression partielle du CO₂ à l'intérieur des chloroplastes, une dépendance engendrée par le

rapport entre l'assimilation du CO_2 et la conductance totale au CO_2 . Cette relation crée une interaction dynamique de force de puits entre l'intérieur et l'extérieur de la feuille. On peut alors penser que la conductance mésophyllienne en influe sur le flux de CO_2 , et donc la force de puits va influencer sur g_s , et donc sur la transpiration de la feuille. Si la littérature manque d'études mécanistiques pour expliquer la relation entre les deux conductances, la modélisation du WUE a émis un début de preuves sur la relation entre g_s et g_m (Knauer et al., 2020) sans pour autant proposer de support physiologique. Un début de réponse pourrait être dans l'étude de l'augmentation de la transpiration foliaire qui peut engendrer un état de déficit hydrique et de l'impact de la structure, composition et épaisseur du mésophylle sur la résistance et diffusion du CO_2 et la transpiration associée.

L'impact inhibiteur du déficit hydrique sur g_m , similaire à celui sur g_s , est souvent négligé dans les travaux antérieurs portant sur la relation avec la température, ce qui peut conduire à une surestimation d'environ 16 % de la production primaire brute mondiale par les modèles du système terrestre (Centritto et al., 2003 ; Li et al., 2012 ; Li et al., 2020 ; Sun et al., 2014a). La conductance mésophyllienne est cruciale pour la plupart des modèles de photosynthèse et du cycle du carbone, mais elle est fréquemment mal représentée, alors que la mise à l'échelle de g_m par rapport à g_{sc} pourrait être une solution pour réduire l'erreur associée à g_m dans ces modèles (Tholen et al., 2012 ; Sun et al., 2014b ; Ma et al., 2021). Mais l'introduction de g_m dans des modèles de végétation nécessite une meilleure connaissance mécaniste de l'influence de l'environnement, climatique et édaphique. Une première avenue d'investigation relative aux coûts en azote et en eau des modifications génétiquement induites pourrait consister à évaluer, dans un environnement contrôlé tel qu'une serre, les quantités d'azote et d'eau absorbées en corrélation avec divers paramètres impactant le mésophylle. Il serait alors possible d'observer les conséquences de variations de l'apport en azote lorsque celui de l'eau est fixe sur le mésophylle et sa conductance, mais aussi sur la composition des parois cellulaires, ainsi que N_{area} .

Une idée innovante pourrait consister à développer un modèle analytique basé sur l'optimisation du compromis entre l'ouverture stomatique et les investissements dans la biochimie photosynthétique, en mettant l'accent sur la quantification des coûts spécifiques associés à ces processus (Lavergne et al., 2020). Et l'équation des coûts de la photosynthèse pourrait être écrite ainsi :

$$COST = a \cdot \frac{E}{A} + b \cdot \frac{Vc_{max}}{A} + c \cdot \frac{g_m}{A}$$

Avec c le coût relatif en eau et azote pour la construction du mésophylle, où finalement la partie de l'équation relative à g_m correspond non seulement au coût de l'anatomie de la feuille, qui sera hautement dépendant de l'espèce et de son adaptation, qui influe directement sur la conductance et la diffusion du CO_2 (Berghuijs et al. 2016). Ce modèle intégratif pourrait permettre de mieux comprendre comment les plantes adaptent leur physiologie pour maximiser leur aptitude dans des environnements changeants, offrant ainsi des perspectives nouvelles pour la recherche sur la biologie végétale et l'écologie et notamment l'impact du sol et du climat à ce nouveau paramètre.

Conclusion

L'étude menée au cours de cette thèse nous a permis d'intégrer des paramètres édaphiques pour comprendre et estimer l'acquisition du carbone et la gestion de l'eau des plantes à l'échelle globale. Pour cela nous avons démontré que la photosynthèse répond aux variations des variables de sol indépendamment de celles du climat. Bien qu'ils soient de plus en plus pris en compte dans les modèles, les mécanismes sous-jacents liants ces paramètres aux traits, tels que le pH du sol, demeurent flous. Nos travaux nous ont aussi permis de comprendre davantage les mécanismes et les limitations de l'acquisition du carbone en Arctique, en démontrant que $V_{c_{max}}$ est bien la stratégie utilisée pour la photosynthèse en climat froid pour trois espèces de saule dont *S. arctica* que l'on trouve partout en Arctique. La stratégie de $V_{c_{max}}$ implique un investissement en azote qui peut s'avérer très coûteux, mais entre adaptation et conservation les bénéfices pourraient être nombreux et restent à éclaircir. Les plantes parviennent à cette stratégie en trouvant de l'azote dans un système pourtant à faible minéralisation, ce qui permet notamment de diminuer la limitation par g_m qui aurait été importante si le contenu en azote des feuilles était faible. Une g_m qui est finalement coordonnée par rapport à g_s et $V_{c_{max}}$ mais aussi optimisée par rapport à l'environnement pour *S. arctica*. Finalement, au cours de cette thèse nous avons pu appliquer des théories pour approfondir notre compréhension de l'interaction entre les plantes arctiques et leur environnement. Nous avons confirmé que les théories d'optimalité éco-évolutive sont utiles pour la modélisation mais aussi pour répondre à des questions fondamentales comme l'acclimatation versus l'adaptation. Les

limites de ces théories et de la modélisation qui en découlent ouvrent la voie à autant d'interrogations que de questions de recherche à approfondir.

Il est aisé de conclure sur la nécessité de poursuivre les recherches, tel est l'essence même de la démarche scientifique : approfondir de manière constante. Cependant, d'un point de vue plus personnel, cette conclusion s'applique de manière particulière à la recherche en Arctique, car cette région lointaine recèle encore de nombreuses découvertes à faire. L'émerveillement et le mystère caractérisent spécifiquement l'Arctique, souvent imaginé comme un lieu froid, hostile, dépourvu de vie. C'est toujours une révélation pour nos interlocuteurs du Sud lorsque nous partageons nos récits du Grand Nord, leur dévoilant la diversité que nous avons observée à travers nos photographies. Et pourtant, même avec nos descriptions, s'ils savaient combien les mots peinent à rendre pleinement compte de l'expérience. La littérature scientifique concernant cette région polaire demeure relativement limitée, et lorsqu'on se penche spécifiquement sur la végétation, notre connaissance repose en grande partie sur des observations satellites. Cependant, il est impératif de se rendre sur place pour véritablement saisir la diversité et la subtilité de ce biome, où le paysage s'étend à perte de vue, et où la végétation, qui se fait si petite, trouve sa place à chaque recoin. La nécessité de se rendre sur le terrain, de mesurer de manière directe ce que nous cherchons à comprendre, devient évidente pour s'émerveiller et apprécier les données que nous recueillons. Jusqu'aux derniers instants de la rédaction des résultats de mon dernier chapitre, ces plantes n'ont cessé de m'étonner et de susciter mon enthousiasme quant aux perspectives qu'elles ouvrent pour les recherches à venir. L'Arctique tient toujours sa promesse d'aventures, qui elles ne seront jamais faciles.

Bibliographie générale

- Andersson, I., & Backlund, A. (2008). Structure and function of Rubisco. *Plant Physiology and Biochemistry*, 46(3), 275–291. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2008.01.001>
- Ahanger, M. A., Qin, C., Begum, N., Maodong, Q., Dong, X. X., El-Esawi, M., El-Sheikh, M. A., Alatar, A. A., & Zhang, L. (2019). Nitrogen availability prevents oxidative effects of salinity on wheat growth and photosynthesis by up-regulating the antioxidants and osmolytes metabolism, and secondary metabolite accumulation. *BMC Plant Biology*, 19(1). <https://doi.org/10.1186/s12870-019-2085-3>
- Ambroise, V., Legay, S., Guerriero, G., Hausman, J. F., Cuypers, A., & Sergeant, K. (2020). The roots of plant frost hardiness and tolerance. In *Plant and Cell Physiology* (Vol. 61, Issue 1, pp. 3–20). Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcz196>
- Ball, J. T., Woodrow, I. E., & Berry, J. A. (1987). A Model Predicting Stomatal Conductance and its Contribution to the Control of Photosynthesis under Different Environmental Conditions. In *Progress in Photosynthesis Research* (Issue 953, pp. 221–224). https://doi.org/10.1007/978-94-017-0519-6_48
- Bathellier, C., Tcherkez, G., Lorimer, G. H., & Farquhar, G. D. (2018). Rubisco is not really so bad. *Plant Cell and Environment*, 41(4), 705–716. <https://doi.org/10.1111/pce.13149>
- Batjes, N. H. (2016). Harmonized soil property values for broad-scale modelling (WISE30sec) with estimates of global soil carbon stocks. *Geoderma*, 269, 61–68. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2016.01.034>
- Berghuijs, H. N. C., Yin, X., Ho, Q. T., Driever, S. M., Retta, M. A., Nicolăi, B. M., & Struik, P. C. (2016). Mesophyll conductance and reaction-diffusion models for CO₂ transport in C₃ leaves; needs, opportunities and challenges. In *Plant Science* (Vol. 252, pp. 62–75). Elsevier Ireland Ltd. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2016.05.016>

- Berry, J., & Bjorkman, O. (1980). Photosynthetic Response and Adaptation to Temperature in Higher Plants. *Annual Review of Plant Physiology*, 31(1), 491–543. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.31.060180.002423>
- Bliss, L. C., Svoboda, J., & Bliss, D. I. (1984). Polar Deserts, Their Plant Cover and Plant Production in the Canadian High Arctic. In *Ecology* (Vol. 7, Issue 3). <https://www.jstor.org/stable/3682753>
- Bliss, L. C. (1997). Arctic ecosystems of North America. Polar and alpine tundra ecosystems of the world, 551-683.
- Bliss, L. C. (1981) The evolution and characteristics of tundra. *Tundra eco-systems: a comparative analysis* (eds L. C. Bliss, O. W. Heal & J. J. Moore). Press syndicate of the University of Cambridge, Cambridge, U. K.
- Bergeron, Y., & Dubue, M. (1988). Succession in the southern part of the Canadian boreal forest. *Vegetatio*, 79, 51-63.
- Brodribb, T. J., Bienaimé, D., & Marmottant, P. (2016). Revealing catastrophic failure of leaf networks under stress. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(17), 4865–4869. <https://doi.org/10.1073/pnas.1522569113>
- Centritto, M., Loreto, F., & Chantzoulakis, K. (2003). The use of low [CO₂] to estimate diffusional and non-diffusional limitations of photosynthetic capacity of salt-stressed olive saplings. *Plant, Cell and Environment*, 26(4), 585–594. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2003.00993.x>
- Cohen, J., Screen, J. A., Furtado, J. C., Barlow, M., Whittleston, D., Coumou, D., Francis, J., Dethloff, K., Entekhabi, D., Overland, J., & Jones, J. (2014). Recent Arctic amplification and extreme mid-latitude weather. In *Nature Geoscience* (Vol. 7, Issue 9, pp. 627–637). Nature Publishing Group. <https://doi.org/10.1038/ngeo2234>

- Corell, R., Barry, T., Eamer, J., Hislop, L., Kullerud, L., Melillo, J., ... & Samseth, J. (2013). The view from the top. Searching for responses to a rapidly changing Arctic in UNEP Year Book, 19-33
- Chapin Iii, F. S., Shaver, G. R., Giblin, A. E., Nadelhoffer, K. J., Laundre, J. A., & Chapin, F. S. (1995). Responses of Arctic Tundra to Experimental and Observed Changes in Climate RESPONSES OF ARCTIC TUNDRA TO EXPERIMENTAL AND OBSERVED CHANGES IN CLIMATE'. *Ecology*, 76(763), 694–711. <https://doi.org/10.2307/1939337>
- Chen, A. J., Reynolds, J. F., Harley, P. C., & Tenhunen, J. D. (1992). Coordination Theory of Leaf Nitrogen Distribution in a Canopy. *Ecology*, 93(1), 63–69.
- Cornwell, W. K., Wright, I. J., Turner, J., Maire, V., Margaret, M., Cernusak, L. A., Dawson, T., Ellsworth, D., Graham, D., Griffiths, H., Keitel, C., Knohl, A., Reich, P. B., Williams, D. G., Bhaskar, R., Cornelissen, J. H. C., & Richards, A. (2017). *Climate and soils together regulate photosynthetic carbon isotope discrimination within C 3 plants worldwide*.
- Cramer, M. D., Hawkins, H.-J., & Verboom, G. A. (2009). The importance of nutritional regulation of plant water flux. *Oecologia*, 161(1), 15–24. <https://doi.org/10.1007/s00442-009-1364-3>
- D'orangeville, L., Duchesne, L., Houle, D., Kneeshaw, D., Côté, B., & Pederson, N. (2016). Northeastern North America as a potential refugium for boreal forests in a warming climate. *Science*, 352(6292), 1452-1455.
- Dong, N., Colin Prentice, I., Evans, B. J., Caddy-Retalic, S., Lowe, A. J., & Wright, I. J. (2017). Leaf nitrogen from first principles: Field evidence for adaptive variation with climate. *Biogeosciences*, 14(2), 481–495. <https://doi.org/10.5194/bg-14-481-2017>
- Dong, N., Prentice, I. C., Harrison, S. P., Song, Q. H., & Zhang, Y. P. (2017). Biophysical homeostasis of leaf temperature: A neglected process for vegetation and land-surface modelling. *Global Ecology and Biogeography*, 26(9), 998–1007. <https://doi.org/10.1111/geb.12614>

- Dong, N., Prentice, I. C., Wright, I. J., Wang, H., Atkin, O. K., Bloomfield, K. J., Domingues, T. F., Gleason, S. M., Maire, V., Onoda, Y., Poorter, H., & Smith, N. G. (2022). Leaf nitrogen from the perspective of optimal plant function. *Journal of Ecology*, 110(11), 2585–2602. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13967>
- Farquhar, Von Caemmerer, and J. A. B. (1980). A Biochemical Model of Photosynthetic CO₂ Assimilation in Leaves of C₃ Species. *Planta*, 149, 78–90. <https://doi.org/10.1007/BF00386231>
- Farquhar GD and Von Cammerer S (1982) Modelling of photosynthetic response to environmental conditions. In *Physiological Plant Ecology II Volume 12 / B* of the series *Encyclopedia of Plant Physiology*. Editors: Lang OL, Nobel PS, Osmond CB, Ziegler H. Springer-Verlag Berlin Heidelberg Publisher. 549-587.
- Fatichi, S., Leuzinger, S., & Körner, C. (2014). Moving beyond photosynthesis: From carbon source to sink-driven vegetation modeling. *New Phytologist*, 201(4), 1086–1095. <https://doi.org/10.1111/nph.12614>
- Fatichi, S., Pappas, C., Zscheischler, J., & Leuzinger, S. (2019). Modelling carbon sources and sinks in terrestrial vegetation. *New Phytologist*, 221(2), 652–668. <https://doi.org/10.1111/nph.15451>
- Fernández-Marín, B., Gulías, J., Figueroa, C. M., Iñiguez, C., Clemente-Moreno, M. J., Nunes-Nesi, A., Fernie, A. R., Cavieres, L. A., Bravo, L. A., García-Plazaola, J. I., & Gago, J. (2020). How do vascular plants perform photosynthesis in extreme environments? An integrative ecophysiological and biochemical story. *Plant Journal*, 101(4), 979–1000. <https://doi.org/10.1111/tpj.14694>
- Fernández-Martínez, M., Vicca, S., Janssens, I. A., Sardans, J., Luyssaert, S., Campioli, M., Chapin III, F. S., Ciais, P., Malhi, Y., Obersteiner, M., Papale, D., Piao, S. L., Reichstein, M., Rodà, F., & Peñuelas, J. (2014). Nutrient availability as the key regulator of global forest carbon balance. *Nature Climate Change*, 4(6), 471–476. <https://doi.org/10.1038/nclimate2177>

- Firn, J., McGree, J. M., Harvey, E., Flores-Moreno, H., Schütz, M., Buckley, Y. M., Borer, E. T., Seabloom, E. W., La Pierre, K. J., MacDougall, A. M., Prober, S. M., Stevens, C. J., Sullivan, L. L., Porter, E., Ladouceur, E., Allen, C., Moromizato, K. H., Morgan, J. W., Harpole, W. S., ... Risch, A. C. (2019). Leaf nutrients, not specific leaf area, are consistent indicators of elevated nutrient inputs. *Nature Ecology and Evolution*, 3(3), 400–406. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0790-1>
- Flexas, J., Bota, J., Loreto, F., Cornic, G., & Sharkey, T. D. (2004). Diffusive and metabolic limitations to photosynthesis under drought and salinity in C3 plants. In *Plant Biology* (Vol. 6, Issue 3, pp. 269–279). <https://doi.org/10.1055/s-2004-820867>
- Flexas, J., Díaz-Espejo, A., Conesa, M. A., Coopman, R. E., Douthe, C., Gago, J., Gallé, A., Galmés, J., Medrano, H., Ribas-Carbo, M., Tomàs, M., & Niinemets, U. (2016). Mesophyll conductance to CO₂ and Rubisco as targets for improving intrinsic water use efficiency in C3 plants. *Plant Cell and Environment*, 39(5), 965–982. <https://doi.org/10.1111/pce.12622>
- Flexas, J., Niinemets, Ü., Gallé, A., Barbour, M. M., Centritto, M., Diaz-Espejo, A., Douthe, C., Galmés, J., Ribas-Carbo, M., Rodriguez, P. L., Rosselló, F., Soolanayakanahally, R., Tomas, M., Wright, I. J., Farquhar, G. D., & Medrano, H. (2013). Diffusional conductances to CO₂ as a target for increasing photosynthesis and photosynthetic water-use efficiency. *Photosynthesis Research*, 117(1–3), 45–59. <https://doi.org/10.1007/s11120-013-9844-z>
- Fontaine, S., Henault, C., Aamor, A., Bdioui, N., Bloor, J. M. G., Maire, V., Mary, B., Revailiot, S., & Maron, P. A. (2011). Fungi mediate long term sequestration of carbon and nitrogen in soil through their priming effect. *Soil Biology and Biochemistry*, 43(1), 86–96. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2010.09.017>
- Franks, P. J., & Beerling, D. J. (2009). CO₂-forced evolution of plant gas exchange capacity and water-use efficiency over the Phanerozoic. *Geobiology*, 7(2), 227–236. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4669.2009.00193.x>

- Frey, S. J. K., Hadley, A. S., Johnson, S. L., Schulze, M., Jones, J. A., & Betts, M. G. (2016). Spatial models reveal the microclimatic buffering capacity of old-growth forests. *Science Advances*, 2(4), e1501392–e1501392. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1501392>
- Frost, G. V., & Epstein, H. E. (2014). Tall shrub and tree expansion in Siberian tundra ecotones since the 1960s. *Global Change Biology*, 20(4), 1264–1277. <https://doi.org/10.1111/gcb.12406>
- Fürstenau Togashi, H., Colin Prentice, I., Atkin, O. K., Macfarlane, C., Prober, S. M., Bloomfield, K. J., & Evans, B. J. (2018). Thermal acclimation of leaf photosynthetic traits in an evergreen woodland, consistent with the coordination hypothesis. *Biogeosciences*, 15(11), 3461–3474. <https://doi.org/10.5194/bg-15-3461-2018>
- Gao, L., Lu, Z., Ding, L., Xie, K., Wang, M., Ling, N., & Guo, S. (2020). Anatomically induced changes in rice leaf mesophyll conductance explain the variation in photosynthetic nitrogen use efficiency under contrasting nitrogen supply. *BMC Plant Biology*, 20(1). <https://doi.org/10.1186/s12870-020-02731-7>
- Gago, J., Daloso, D. M., Carriquí, M., Nadal, M., Morales, M., Araújo, W. L., Nunes-Nesi, A., Perera-Castro, A. V., Clemente-Moreno, M. J., & Flexas, J. (2020). The photosynthesis game is in the “inter-play”: Mechanisms underlying CO₂ diffusion in leaves. *Environmental and Experimental Botany*, 178. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2020.104174>
- Gross, L. J. (1981). On the Dynamics of Internal Leaf Carbon Dioxide Uptake. In *J. Math. Biology* (Vol. 11).
- Galmés, J., Hermida-Carrera, C., Laanisto, L., & Niinemets, Ü. (2016). A compendium of temperature responses of Rubisco kinetic traits: variability among and within photosynthetic groups and impacts on photosynthesis modeling. *Journal of Experimental Botany*, 67(17), 5067–5091. <https://doi.org/10.1093/jxb/erw267>

- Hikosaka, K., Nabeshima, E., & Hiura, T. (2007). Seasonal changes in the temperature response of photosynthesis in canopy leaves of *Quercus crispula* in a cool-temperate forest. *Tree Physiology*, 27, 1035–1041.
- Hikosaka, K. (2010). Mechanisms underlying interspecific variation in photosynthetic capacity across wild plant species. In *Plant Biotechnology* (Vol. 27, Issue 3, pp. 223–229). Japanese Society for Plant Cell and Molecular Biology. <https://doi.org/10.5511/plantbiotechnology.27.223>
- Houston, K., Tucker, M. R., Chowdhury, J., Shirley, N., & Little, A. (2016). The plant cell wall: A complex and dynamic structure as revealed by the responses of genes under stress conditions. In *Frontiers in Plant Science* (Vol. 7, Issue AUG2016). Frontiers Media S.A. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00984>
- Jenny, H. (1941). *Factors of Soil Formation*. 281.
- Jones, H. G., & Slatyer, R. O. (1972). Estimation of the Transport and Carboxylation Components of the Intracellular Limitation to Leaf Photosynthesis. In *Physiology* (Vol. 50, Issue 2). <https://www.jstor.org/stable/4262937?seq=1&cid=pdf->
- Kattge, J., Knorr, W., Raddatz, T., & Wirth, C. (2009). Quantifying photosynthetic capacity and its relationship to leaf nitrogen content for global-scale terrestrial biosphere models. *Global Change Biology*, 15(4), 976–991. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01744.x>
- Kattge, J., K. Ogle, G. Boenisch, S. Diaz, S. Lavorel, J. Madin, K. Nadrowski, S. Noellert, K. Sartor, and C. Wirth (2011a) A generic structure for plant trait databases. *Methods in Ecology and Evolution* 2:202-213.
- Kattge, J. et al. (2011b) TRY - a global database of plant traits. *Global Change Biology* 17:2905-2935.

- Knauer, J., Zaehle, S., De Kauwe, M. G., Haverd, V., Reichstein, M., & Sun, Y. (2020). Mesophyll conductance in land surface models: effects on photosynthesis and transpiration. In *Plant Journal* (Vol. 101, Issue 4, pp. 858–873). Blackwell Publishing Ltd. <https://doi.org/10.1111/tpj.14587>
- Körner, C. (2015). Paradigm shift in plant growth control. *Current Opinion in Plant Biology*, 25, 107–114. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2015.05.003>
- Kumarathunge, D. P., Medlyn, B. E., Drake, J. E., Rogers, A., & Tjoelker, M. G. (2019). No evidence for triose phosphate limitation of light-saturated leaf photosynthesis under current atmospheric CO₂ concentration. *Plant Cell and Environment*, 42(12), 3241–3252. <https://doi.org/10.1111/pce.13639>
- Lambers, H., Chapin, F. S., Pons, T. L., Lambers, H., Chapin, F. S., & Pons, T. L. (1998). Leaf energy budgets: effects of radiation and temperature. *Plant physiological ecology*, 210–229.
- Lavergne, A., Voelker, S., Csank, A., Graven, H., de Boer, H. J., Daux, V., Robertson, I., Dorado-Liñán, I., Martínez-Sancho, E., Battipaglia, G., Bloomfield, K. J., Still, C. J., Meinzer, F. C., Dawson, T. E., Julio Camarero, J., Clisby, R., Fang, Y., Menzel, A., Keen, R. M., ... Prentice, I. C. (2020). Historical changes in the stomatal limitation of photosynthesis: empirical support for an optimality principle. *New Phytologist*, 225(6), 2484–2497. <https://doi.org/10.1111/nph.16314>
- Li, Y., Ren, B., Yang, X., Xu, G., Shen, Q., & Guo, S. (2012). Chloroplast downsizing under nitrate nutrition restrained mesophyll conductance and photosynthesis in rice (*Oryza sativa* L.) under drought conditions. *Plant and Cell Physiology*, 53(5), 892–900. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcs032>
- Li, Y., Song, X., Li, S., Salter, W. T., & Barbour, M. M. (2020). The role of leaf water potential in the temperature response of mesophyll conductance. *New Phytologist*, 225(3), 1193–1205. <https://doi.org/10.1111/nph.16214>

- Ma, W. T., Tcherkez, G., Wang, X. M., Schäufele, R., Schnyder, H., Yang, Y., & Gong, X. Y. (2021). Accounting for mesophyll conductance substantially improves ^{13}C -based estimates of intrinsic water-use efficiency. *New Phytologist*, 229(3), 1326–1338. <https://doi.org/10.1111/nph.16958>
- Mäkelä, J., Knauer, J., Aurela, M., Black, A., Heimann, M., Kobayashi, H., et al. (2019). Land surface model photosynthesis and parameter calibration for boreal sites with adaptive population importance sampler. *Geoscientific Model Development*, 12, 4075–4098. <https://doi.org/10.5194/gmd-2018-313>
- Maire, V., Martre, P., Kattge, J., Gastal, F., Esser, G., Fontaine, S., & Soussana, J. F. (2012). The coordination of leaf photosynthesis links C and N fluxes in C_3 plant species. *PLoS ONE*, 7(6), 1–15. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0038345>
- Maire, V., Soussana, J. F., Gross, N., Bachelet, B., Pagès, L., Martin, R., Reinhold, T., Wirth, C., & Hill, D. (2013). Plasticity of plant form and function sustains productivity and dominance along environment and competition gradients. A modeling experiment with Gemini. *Ecological Modelling*, 254, 80–91. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2012.03.039>
- Maire, V., Wright, I. J., Prentice, I. C., Batjes, N. H., Bhaskar, R., van Bodegom, P. M., Cornwell, W. K., Ellsworth, D., Niinemets, Ü., Ordonez, A., Reich, P. B., & Santiago, L. S. (2015). Global effects of soil and climate on leaf photosynthetic traits and rates. *Global Ecology and Biogeography*, 24(6), 706–717. <https://doi.org/10.1111/geb.12296>
- Medlyn, B. E., Dreyer, E., Ellsworth, D., Forstreuter, M., Harley, P. C., Kirschbaum, M. U. F., & Roux, X. L. E. (2002). Temperature response of parameters of a biochemically based model of photosynthesis. *Plant, Cell and Environment*, 61(0), 1167–1179.
- Medlyn, B. E., Duursma, R. A., Eamus, D., Ellsworth, D. S., Prentice, I. C., Barton, C. V. M., Crous, K. Y., De Angelis, P., Freeman, M., & Wingate, L. (2011). Reconciling the optimal and empirical approaches to modelling stomatal conductance. *Global Change Biology*, 17(6), 2134–2144. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02375.x>

- Myers-Smith, I. H., & Hik, D. S. (2012). Uniform female-biased sex ratios in alpine willows. Source: *American Journal of Botany*, 99(7), 1243–1248. <https://doi.org/10.3732/ajb.l200107>
- Mengoli, G., Agustí-Panareda, A., Boussetta, S., Harrison, S. P., Trotta, C., & Prentice, I. C. (2022). Ecosystem Photosynthesis in Land-Surface Models: A First-Principles Approach Incorporating Acclimation. *Journal of Advances in Modeling Earth Systems*, 14(1). <https://doi.org/10.1029/2021MS002767>
- Mercado, L. M., Medlyn, B. E., Huntingford, C., Oliver, R. J., Clark, D. B., Sitch, S., Zelazowski, P., Kattge, J., Harper, A. B., & Cox, P. M. (2018). Large sensitivity in land carbon storage due to geographical and temporal variation in the thermal response of photosynthetic capacity. *New Phytologist*, 218(4), 1462–1477. <https://doi.org/10.1111/nph.15100>
- Mooney, H. A., Field, C., Gulmon, S. L., Rundel, P., & Kruger, F. J. (1983). Photosynthetic characteristic of South African sclerophylls. *Oecologia*, 58(3), 398–401. <https://doi.org/10.1007/BF00385242>
- Myers-Smith, I. H., Forbes, B. C., Wilmking, M., Hallinger, M., Lantz, T., Blok, D., Tape, K. D., MacIsaac-Fauria, M., Sass-Klaassen, U., Lévesque, E., Boudreau, S., Ropars, P., Hermanutz, L., Trant, A., Collier, L. S., Weijers, S., Rozema, J., Rayback, S. A., Schmidt, N. M., ... Hik, D. S. (2011). Shrub expansion in tundra ecosystems: Dynamics, impacts and research priorities. *Environmental Research Letters*, 6(4). <https://doi.org/10.1088/1748-9326/6/4/045509>
- Myers-Smith, I. H., & Hik, D. S. (2018). Climate warming as a driver of tundra shrubline advance. *Journal of Ecology*, 106(2), 547–560. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12817>
- Myers-Smith, I. H., Kerby, J. T., Phoenix, G. K., Bjerke, J. W., Epstein, H. E., Assmann, J. J., John, C., Andreu-Hayles, L., Angers-Blondin, S., Beck, P. S. A., Berner, L. T., Bhatt, U. S., Bjorkman, A. D., Blok, D., Bryn, A., Christiansen, C. T., Cornelissen, J. H. C., Cunliffe, A. M., Elmendorf, S. C., ... Wipf, S. (2020). Complexity revealed in the greening of the Arctic. *Nature Climate Change*, 10(2), 106–117. <https://doi.org/10.1038/s41558-019-0688-1>

- Niinemets, Ü., Ellsworth, D. S., Lukjanova, A., & Tobias, M. (2001). Site fertility and the morphological and photosynthetic acclimation of *Pinus sylvestris* needles to light. *Tree Physiology*, 21, 1231–1244.
- Niinemets, Ü., & Keenan, T. (2014). Photosynthetic responses to stress in Mediterranean evergreens: Mechanisms and models. *Environmental and Experimental Botany*, 103, 24–41. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2013.11.008>
- Nouri, M. Z., Moumeni, A., & Komatsu, S. (2015). Abiotic stresses: Insight into gene regulation and protein expression in photosynthetic pathways of plants. In *International Journal of Molecular Sciences* (Vol. 16, Issue 9, pp. 20392–20416). MDPI AG. <https://doi.org/10.3390/ijms160920392>
- Ögren, W. L. (2003). Affixing the O to Rubisco: discovering the source of photorespiratory glycolate and its regulation. *Photosynthesis Research*, 76(1–3), 53–63.
- Onoda, Y., Schieving, F., & Anten, N. P. R. (2015). A novel method of measuring leaf epidermis and mesophyll stiffness shows the ubiquitous nature of the sandwich structure of leaf laminas in broad-leaved angiosperm species. *Journal of Experimental Botany*, 66(9), 2487–2499. <https://doi.org/10.1093/jxb/erv024>
- Onoda, Y., Wright, I. J., Evans, J. R., Hikosaka, K., Kitajima, K., Niinemets, Ü., Poorter, H., Tosens, T., & Westoby, M. (2017). Physiological and structural tradeoffs underlying the leaf economics spectrum. *New Phytologist*, 214(4), 1447–1463. <https://doi.org/10.1111/nph.14496>
- Onoda, Y., & Wright, I. J. (2018). *The Leaf Economics Spectrum and its Underlying Physiological and Anatomical Principles* (pp. 451–471). https://doi.org/10.1007/978-3-319-93594-2_16
- Ordoñez, J. C., van Bodegom, P. M., Witte, J. P. M., Wright, I. J., Reich, P. B., & Aerts, R. (2009). A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility. *Global Ecology and Biogeography*, 18(2), 137–149. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2008.00441.x>

- Ordoñez, J. C., Van Bodegom, P. M., Witte, J. P. M., Bartholomeus, R. P., Van Dobben, H. F., & Aerts, R. (2010). Leaf habit and woodiness regulate different leaf economy traits at a given nutrient supply. *Ecology*, 91(11), 3218–3228. <https://doi.org/10.1890/09-1509.1>
- Ordóñez, A., & Olff, H. (2013). Do alien plant species profit more from high resource supply than natives? A trait-based analysis. *Global Ecology and Biogeography*, 22(6), 648–658. <https://doi.org/10.1111/geb.12019>
- Overland, J., Walsh, J. & Kattsov, V. (2017) Trends and feedbacks. Snow, Water, Ice and Permafrost in the Arctic (SWIPA) 2017 (ed A. M. a. A. P. (AMAP)), pp. 9-24. Oslo, Norway.
- Paillassa, J., Wright, I. J., Prentice, I. C., Pepin, S., Smith, N. G., Ethier, G., Westerband, A. C., Lamarque, L. J., Wang, H., Cornwell, W. K., & Maire, V. (2020). When and where soil is important to modify the carbon and water economy of leaves. *New Phytologist*, 228(1), 121–135. <https://doi.org/10.1111/nph.16702>
- Peng, Y., K.J. Bloomfield, L.A. Cernusak, T. F. D. and I. C. P. (n.d.). Global controls of photosynthetic capacity: climate versus nutrients. 25.
- Peñuelas J, Fernández-Martínez M, Ciais P, Jou D, Piao S, Obersteiner M, Vicca S, Janssens IA, Sardans J (2019) The bioelements, the elementome and the “biogeochemical niche”. *Ecology* 100:e02652
- Peñuelas, J., & Sardans, J. (2021). Developing holistic models of the structure and function of the soil/plant/atmosphere continuum. In *Plant and Soil* (Vol. 461, Issues 1–2, pp. 29–42). Springer Science and Business Media Deutschland GmbH. <https://doi.org/10.1007/s11104-020-04641-x>
- Pérez-Torres, E., Bravo, L. A., Corcuera, L. J., & Johnson, G. N. (2007). Is electron transport to oxygen an important mechanism in photoprotection? Contrasting responses from Antarctic vascular plants. *Physiologia Plantarum*, 130(2), 185–194. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2007.00899.x>

- Prentice, I. C., Meng, T., Wang, H., Harrison, S. P., Ni, J., & Wang, G. (2011). Evidence of a universal scaling relationship for leaf CO₂ drawdown along an aridity gradient. *New Phytologist*, 190(1), 169–180. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03579.x>
- Prentice, I. C., Dong, N., Gleason, S. M., Maire, V., & Wright, I. J. (2013). Balancing the costs of carbon gain and water transport: Testing a new theoretical framework for plant functional ecology. *Ecology Letters*, 17(1), 82–91. <https://doi.org/10.1111/ele.12211>
- Prentice, I. C., & Cowling, S. A. (2013). Dynamic Global Vegetation Models. In *Encyclopedia of biodiversity* (pp. 670–689). <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-384719-5.00412-3>
- Rantanen, M., Karpechko, A. Yu., Lipponen, A., Nordling, K., Hyvärinen, O., Ruosteenoja, K., Vihma, T., & Laaksonen, A. (2022). The Arctic has warmed nearly four times faster than the globe since 1979. *Communications Earth & Environment*, 3(1), 168. <https://doi.org/10.1038/s43247-022-00498-3>
- Reich, P. B., & Oleksyn, J. (2004). Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. In *PNAS* (Vol. 101). www.worldclimate.com
- Reich, P. B., Oleksyn, J., & Wright, I. J. (2009). Leaf phosphorus influences the photosynthesis-nitrogen relation: A cross-biome analysis of 314 species. *Oecologia*, 160(2), 207–212. <https://doi.org/10.1007/s00442-009-1291-3>
- Reich, P. B. (2014). The world-wide “fast-slow” plant economics spectrum: A traits manifesto. *Journal of Ecology*, 102(2), 275–301. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12211>
- Reich, P. B., Sendall, K. M., Stefanski, A., Rich, R. L., Hobbie, S. E., & Montgomery, R. A. (2018). Effects of climate warming on photosynthesis in boreal tree species depend on soil moisture. *Nature*, 562(7726), 263–267. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0582-4>

- Rogers, A., Serbin, S. P., Ely, K. S., Sloan, V. L., & Wullschleger, S. D. (2017). Terrestrial biosphere models underestimate photosynthetic capacity and CO₂ assimilation in the Arctic. *New Phytologist*, 216(4), 1090–1103. <https://doi.org/10.1111/nph.14740>
- Sáez, P. L., Galmés, J., Ramírez, C. F., Poblete, L., Rivera, B. K., Cavieres, L. A., Clemente-Moreno, M. J., Flexas, J., & Bravo, L. A. (2018). Mesophyll conductance to CO₂ is the most significant limitation to photosynthesis at different temperatures and water availabilities in Antarctic vascular species. *Environmental and Experimental Botany*, 156(June), 279–287. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2018.09.008>
- Sage, R. F. (2002). Variation in the *k_{cat}* of Rubisco in C₃ and C₄ plants and some implications for photosynthetic performance at high and low temperature. *Journal of Experimental Botany*, 53(369), 609–620. <https://doi.org/10.1093/jexbot/53.369.609>
- Sage, R. F., & Kubien, D. S. (2007). The temperature response of C₃ and C₄ photosynthesis. *Plant, Cell and Environment*, 30(9), 1086–1106. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2007.01682.x>
- Scheibe, R., Backhausen, J. E., Emmerlich, V., & Holtgreffe, S. (2005). Strategies to maintain redox homeostasis during photosynthesis under changing conditions. In *Journal of Experimental Botany* (Vol. 56, Issue 416, pp. 1481–1489). <https://doi.org/10.1093/jxb/eri181>
- Schultz, J. (2005) *The Ecozones of the World. The Ecological Divisions of the Geosphere.* Springer, Springer Berlin Heidelberg New York.
- Skrede, I., Eidesen, P. B., Portela, R. P., & Brochmann, C. (2006). Refugia, differentiation and postglacial migration in arctic-alpine Eurasia, exemplified by the mountain avens (*Dryas octopetala* L.). *Molecular Ecology*, 15(7), 1827–1840. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2006.02908.x>
- Slessarev, E. W., Lin, Y., Bingham, N. L., Johnson, J. E., Dai, Y., Schimel, J. P., & Chadwick, O. A. (2016). Water balance creates a threshold in soil pH at the global scale. *Nature*, 540(7634), 567–569. <https://doi.org/10.1038/nature20139>

- Smith, N. G., McNellis, R., & Dukes, J. S. (2021). No acclimation: Instantaneous responses to temperature maintain homeostatic photosynthetic rates under experimental warming across a precipitation gradient in *Ulmus Americana*. *AoB PLANTS*, 12(4). <https://doi.org/10.1093/AOBPLA/PLAA027>
- Smith, N. G., & Dukes, J. S. (2013). Plant respiration and photosynthesis in global-scale models: Incorporating acclimation to temperature and CO₂. *Global Change Biology*, 19(1), 45–63. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2012.02797.x>
- Stec B. (2012) Structural mechanism of RuBisCO activation by carbamylation of the active site lysine. *PNAS* 109(46):18785-18790.
- Steltzer, H., Hufbauer, R. A., Welker, J. M., Casalis, M., Sullivan, P. F., & Chimner, R. (2008). Frequent sexual reproduction and high intraspecific variation in *Salix arctica*: Implications for a terrestrial feedback to climate change in the High Arctic. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 113(3). <https://doi.org/10.1029/2007JG000503>
- Stocker, B. D., Prentice, I. C., Cornell, S. E., Davies-Barnard, T., Finzi, A. C., Franklin, O., Janssens, I., Larmola, T., Manzoni, S., Näsholm, T., Raven, J. A., Rebel, K. T., Reed, S., Vicca, S., Wiltshire, A., & Zaehle, S. (2016). Terrestrial nitrogen cycling in Earth system models revisited. *New Phytologist*, 210(4), 1165–1168. <https://doi.org/10.1111/nph.13997>
- Sun, H., Niu, Y., Chen, Y. S., Song, B., Liu, C. Q., Peng, D. L., Chen, J. G., & Yang, Y. (2014). Survival and reproduction of plant species in the Qinghai-Tibet Plateau. In *Journal of Systematics and Evolution* (Vol. 52, Issue 3, pp. 378–396). Wiley-Liss Inc. <https://doi.org/10.1111/jse.12092>
- Sun, Y., Gu, L., Dickinson, R. E., Norby, R. J., Pallardy, S. G., & Hoffman, F. M. (2014). Impact of mesophyll diffusion on estimated global land CO₂ fertilization. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(44), 15774–15779. <https://doi.org/10.1073/pnas.1418075111>

- Théroux-Rancourt, G., & Gilbert, M. E. (2017). The light response of mesophyll conductance is controlled by structure across leaf profiles. *Plant Cell and Environment*, 40(5), 726–740. <https://doi.org/10.1111/pce.12890>
- Tholen, D., Ethier, G., Genty, B., Pepin, S., & Zhu, X. G. (2012). Variable mesophyll conductance revisited: Theoretical background and experimental implications. *Plant, Cell and Environment*, 35(12), 2087–2103. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2012.02538.x>
- Thomas, H. J. D., Bjorkman, A. D., Myers-Smith, I. H., Elmendorf, S. C., Kattge, J., Diaz, S., Vellend, M., Blok, D., Cornelissen, J. H. C., Forbes, B. C., Henry, G. H. R., Hollister, R. D., Normand, S., Prevéy, J. S., Rixen, C., Schaepman-Strub, G., Wilmking, M., Wipf, S., Cornwell, W. K., ... de Vries, F. T. (2020). Global plant trait relationships extend to the climatic extremes of the tundra biome. *Nature Communications*, 11(1). <https://doi.org/10.1038/s41467-020-15014-4>
- Tosens, T., Niinemets, Ü., Westoby, M., & Wright, I. J. (2012). Anatomical basis of variation in mesophyll resistance in eastern Australian sclerophylls: News of a long and winding path. *Journal of Experimental Botany*, 63(14), 5105–5119. <https://doi.org/10.1093/jxb/ers171>
- Walker, A. P., De Kauwe, M. G., Bastos, A., Belmecheri, S., Georgiou, K., Keeling, R. F., McMahon, S. M., Medlyn, B. E., Moore, D. J. P., Norby, R. J., Zaehle, S., Anderson--Teixeira, K. J., Battipaglia, G., Brien, R. J. W., Cabugao, K. G., Cailleret, M., Campbell, E., Canadell, J. G., Ciais, P., ... Zuidema, P. A. (2021). Integrating the evidence for a terrestrial carbon sink caused by increasing atmospheric CO₂. *New Phytologist*, 229, 2413–2445.
- Wang, H., Prentice, I. C., & Davis, T. W. (2014). Biophysical constraints on gross primary production by the terrestrial biosphere. *Biogeosciences*, 11(20), 5987–6001. <https://doi.org/10.5194/bg-11-5987-2014>
- Wang H, Prentice IC, Keenan TF, Davis TW, Wright IJ, Cornwell WK, Peng, C. 2017b. Towards a universal model for carbon dioxide uptake by plants. *Nature Plants* 3: 734–741.

- Wang, J., Wen, X., Zhang, X., Li, S., & Zhang, D. Y. (2018). Co-regulation of photosynthetic capacity by nitrogen, phosphorus and magnesium in a subtropical Karst Forest in China. *Scientific Reports*, 8(1), 1–9. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-25839-1>
- Warren, C. R. (2008). Stand aside stomata, another actor deserves centre stage: The forgotten role of the internal conductance to CO₂ transfer. *Journal of Experimental Botany*, 59(7), 1475–1487. <https://doi.org/10.1093/jxb/erm245>
- Westerband, A. C., Wright, I. J., Maire, V., Paillassa, J., Prentice, I. C., Atkin, O. K., Bloomfield, K. J., Cernusak, L. A., Dong, N., Gleason, S. M., Guilherme Pereira, C., Lambers, H., Leishman, M. R., Malhi, Y., & Nolan, R. H. (2023). Coordination of photosynthetic traits across soil and climate gradients. *Global Change Biology*, 29(3), 856–873. <https://doi.org/10.1111/gcb.16501>
- Wingler, A., Lea, P. J., Quick, W. P., & Leegood, R. C. (2000). Photorespiration: Metabolic pathways and their role in stress protection. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 355(1402), 1517–1529. <https://doi.org/10.1098/rstb.2000.0712>
- Wohlfahrt, G., Bahn, M., Horak, I., Tappeiner, U., & Cernusca, A. (1998). A nitrogen sensitive model of leaf carbon dioxide and water vapour gas exchange: Application to 13 key species from differently managed mountain grassland ecosystems. *Ecological Modelling*, 113(1–3), 179–199. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(98\)00143-4](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(98)00143-4)
- Wright, I. J., Reich, P. B., & Westoby, M. (2003). Least-Cost Input Mixtures of Water and Nitrogen for Photosynthesis. *The American Naturalist*, 161(1), 98–111. <https://doi.org/10.1086/344920>
- Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M., Ackerly, D. D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J. H. C., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P. K., Gulias, J., Hikosaka, K., Lamont, B. B., Lee, T., Lee, W., Lusk, C., ... Villar, R. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428(6985), 821–827. <https://doi.org/10.1038/nature02403>

- Xiong, D. (2023). Leaf anatomy does not explain the large variability of mesophyll conductance across C3 crop species. *Plant Journal*, 113(5), 1035–1048. <https://doi.org/10.1111/tpj.16098>
- Xiong, Z., Xiong, D., Yang, D., Cui, K., Peng, S., & Huang, J. (2022). Effects of contrasting N supplies on leaf photosynthetic induction under fluctuating light in rice (*Oryza sativa* L.). *Physiologia Plantarum*, 174(2). <https://doi.org/10.1111/ppl.13636>
- Xu, Y., Feng, Z., Peng, J., & Uddling, J. (2023). Variations in leaf anatomical characteristics drive the decrease of mesophyll conductance in poplar under elevated ozone. *Global Change Biology*, 29(10), 2804–2823. <https://doi.org/10.1111/gcb.16621>
- Yamori, W., & von Caemmerer, S. (2009). Effect of rubisco activase deficiency on the temperature response of CO₂ assimilation rate and rubisco activation state: Insights from transgenic tobacco with reduced amounts of rubisco activase. *Plant Physiology*, 151(4), 2073–2082. <https://doi.org/10.1104/pp.109.146514>
- Yamori, W., Noguchi, K., Hikosaka, K., & Terashima, I. (2009). Cold-tolerant crop species have greater temperature homeostasis of leaf respiration and photosynthesis than cold-sensitive species. *Plant and Cell Physiology*, 50(2), 203–215. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcn189>
- Yan, Z., Sardans, J., Peñuelas, J., Detto, M., Smith, N. G., Wang, H., Guo, L., Hughes, A. C., Guo, Z., Lee, C. K. F., Liu, L., & Wu, J. (2023). Global patterns and drivers of leaf photosynthetic capacity: The relative importance of environmental factors and evolutionary history. *Global Ecology and Biogeography*, 32(5), 668–682. <https://doi.org/10.1111/geb.13660>