

CHACUN Caroline (2023): Photosynthetic ecophysiology and adaptation of *Cardamine* species along elevation gradients

Abstract

Photosynthesis-driven primary metabolism is a crucial aspect for plant survival and acclimation to different environments. However, environmental conditions are rarely optimal for the complex photosynthetic process. For instance, plants growing at high elevations must be able to withstand excess light intensity combined with hydric stress and potential soil nutrient deficiency. They are also subject to large daily variations in atmospheric temperature and solar radiation intensity. To cope with these multiple stresses, plants have evolved a flexible photosynthetic machinery that allows the capture and conversion of light energy at the highest possible efficiency given the local ecological conditions. This flexibility is possible via the combination of different mechanisms that partition the absorbed light energy between photochemistry and non-photochemical dissipation. Furthermore, the “readout” of the photosynthetic activity is transferred to the rest of the plant, regulating other aspects of development and morphology, which in turn can influence photosynthesis. In this context, we still lack a general understanding of how closely related species that have speciated into contrasted environments have modified their photosynthetic machinery to colonize different ecological niches. Thus, this ecophysiology study aims to characterize the different photosynthetic strategies of low-, intermediate-, and high-elevation species in the genus *Cardamine* and to identify the main environmental drivers at their origin. For this, the environmental conditions of the species' habitats and their functional traits were measured, in addition to field sampling of their chlorophyll a fluorescence. Then, a controlled-condition growth experiment was performed to test the independent effect of light intensity or soil nutrient richness on their photosynthetic efficiency. Finally, quantification of photosynthetic proteins, pigments, and prenyllipids allowed us to refine our understanding of the differences in strategies between species. This study establishes that the alpine species *C. resedifolia* has a genetically higher photosynthetic performance than *C. hirsuta* and *C. pratensis*, when compared over the same light intensity gradient. This species demonstrated a strong investment in its photosynthetic apparatus, a greater ability to adjust its photosynthetic proteins and Chl a/b ratio to different light intensities, and higher electron transport rate. These results can explain why it is able to preserve its photosynthetic activity even at high light intensities, maintaining high ϕ_{PSII} and low ϕ_{NPQ} . This strategy is consistent with its constrained natural habitat and short growing season. Conversely, low-elevation species showed a reduced photosynthetic efficiency, which may reflect lower evolutionary pressure from their less restrictive niche and their longer growth period to propagate; they dissipated more energy via NPQ and produced more antioxidant and anthocyanin under stressful conditions.

Keywords: *Cardamine*, elevational gradients, photosynthetic adaptation, Chl a fluorescence, PSII quantum yield, non-photochemical quenching, plant ecophysiology, ecological niche

Résumé

Le métabolisme primaire induit par la photosynthèse est un aspect crucial de la survie des plantes et de leur acclimatation à différents environnements. Cependant, les conditions environnementales sont rarement optimales pour le processus complexe de la photosynthèse. Par exemple, les plantes qui poussent en altitude doivent être capables de résister à une intensité lumineuse excessive combinée à un stress hydrique et une potentielle carence en nutriments. Elles sont également soumises à d'importantes variations quotidiennes de la température et du rayonnement solaire. Pour faire face à ces multiples stress, les plantes ont développé une machinerie photosynthétique flexible qui permet de capter et convertir l'énergie lumineuse avec la plus grande efficacité possible compte tenu des conditions écologiques locales. Cette flexibilité est possible grâce à la combinaison de différents mécanismes qui répartissent l'énergie lumineuse absorbée entre la photochimie et la dissipation non photochimique. En outre, le produit de l'activité photosynthétique est transféré au reste de la plante, régulant d'autres aspects du développement et de la morphologie, qui peuvent à leur tour influencer la photosynthèse. Dans ce contexte, nous n'avons toujours pas de compréhension globale de la manière dont des espèces étroitement apparentées qui ont évolué dans des environnements contrastés ont modifié leur machinerie photosynthétique pour coloniser des niches différentes. Ainsi, cette étude écophysiologique vise à caractériser les différentes stratégies photosynthétiques d'espèce de basse, moyenne et haute altitude du genre *Cardamine*, et à identifier les principales variables environnementales à l'origine de ces stratégies. Pour ce faire, les conditions environnementales des habitats des espèces et leurs traits fonctionnels ont été mesurés, en plus de l'échantillonnage sur le terrain de la fluorescence de la chlorophylle a. Ensuite, une expérience de croissance en conditions contrôlées a été réalisée pour tester l'effet indépendant de l'intensité lumineuse ou de la richesse en nutriments du sol sur leur efficacité photosynthétique. La quantification de protéines photosynthétiques, de pigments et de phényl-lipides a ensuite permis d'affiner notre compréhension des différences de stratégies entre les espèces. Cette étude a établi que l'espèce alpine *C. resedifolia* a une efficacité photosynthétique génétiquement plus élevée que *C. hirsuta* et *C. pratensis*, quand comparé sur le même gradient d'intensité de lumière. Cette espèce a démontré un fort investissement dans son appareil photosynthétique, une plus grande capacité à ajuster ses protéines photosynthétiques et son rapport Chl a/b à différentes intensités lumineuses, et un taux de transport des électrons plus élevé. Ces résultats peuvent expliquer pourquoi elle est capable de conserver son activité photosynthétique même à des intensités lumineuses élevées, en maintenant un ϕ_{PSII} élevé et un ϕ_{NPQ} faible. Cette stratégie est cohérente avec son habitat naturel limitant et sa courte période favorable à la croissance. Inversement, les espèces de basse élévation ont montré une efficacité photosynthétique réduite, ce qui peut refléter une pression évolutive moins marquée provenant de leur niche peu restrictive et de leur période de croissance plus longue pour se propager ; elles dissipaient plus d'énergie via la dissipation nonphotochimique, et produisent davantage d'antioxydants et d'anthocyanines sous des conditions stressantes.

Mots-clés: *Cardamine*, gradients d'élévation, adaptation photosynthétique, fluorescence de Chl a, rendement quantique du PSII, dissipation non-photochimique, écophysiologie végétale, niche écologique