

Génomique écologique de l'exploitation de niche et de la performance individuelle chez les arbres forestiers tropicaux

Sylvain Schmitt

RÉSUMÉ

Partiellement inexplicables et aux origines encore en débat, les forêts tropicales abritent la plus grande diversité d'espèces au monde. Même à l'échelle de l'hectare, elles abritent des genres diversifiés, avec des espèces d'arbres étroitement apparentées coexistant en sympatrie. En raison de contraintes phylogénétiques, on s'attend à ce que ces espèces possèdent des niches et des stratégies fonctionnelles similaires, ce qui interroge les mécanismes de leur coexistence locale. Ces espèces formeraient un complexe d'espèces, composé d'espèces morphologiquement similaires ou qui partagent une importante proportion de leur variabilité génétique en raison d'une ascendance commune récente ou d'hybridation, et qui résulterait d'une radiation écologique adaptative des espèces selon des gradients environnementaux. Malgré le rôle clé des complexes d'espèces dans l'écologie, la diversification et l'évolution des forêts néotropicales, les forces éco-évolutives à l'origine de leur diversité restent méconnues. Nous avons exploré la variabilité génétique intraspécifique, et mesuré son rôle sur la performance individuelle des arbres à travers leur croissance, tout en tenant compte des effets d'un environnement finement caractérisé aux niveaux abiotique et biotique. En combinant inventaires forestiers, topographie, traits fonctionnels foliaires, et des données de capture de gènes dans le dispositif de recherche permanent de Paracou, en Guyane française, nous avons utilisé la génomique des populations, les analyses d'associations environnementales et génomiques, et la modélisation bayésienne sur les complexes d'espèces *Symphonia* et *Eschweilera*. Nous avons montré que les complexes d'espèces d'arbres couvrent l'ensemble des gradients locaux de topographie et de compétition présents dans le site d'étude, alors que la plupart des espèces qui les composent présentent une différenciation de niche marquée le long de ces mêmes gradients. Plus précisément, dans ces complexes d'espèces, la diminution de la disponibilité en eau, le long de la topo séquence, a entraîné une modification des traits fonctionnels foliaires, depuis des stratégies d'acquisition à des stratégies conservatrices, tant entre les espèces qu'au sein de celles-ci. Les espèces de *Symphonia* sont génétiquement adaptées à la distribution de l'eau et des nutriments, coexistant localement en exploitant un large gradient d'habitats locaux. Inversement, les espèces d'*Eschweilera* sont différenciellement adaptées à la chimie du sol et évitent les habitats les plus humides et hydromorphes. Enfin, les génotypes individuels des espèces de *Symphonia* sont différenciellement adaptés pour se régénérer et croître en réponse à la fine dynamique spatio-temporelle des trouées forestières, avec des stratégies adaptatives de croissance divergentes le long des niches de succession. Par conséquent, la topographie et la dynamique des trouées forestières entraînent des adaptations spatio-temporelles à fine échelle des individus au sein et entre les espèces des complexes d'espèces *Symphonia* et *Eschweilera*. Ainsi, nous suggérons que les adaptations à la topographie et à la dynamique des trouées forestières pourraient favoriser la coexistence des individus au sein et entre les espèces d'arbres de forêts matures, appuyant le rôle primordial des individus au sein des espèces dans la diversité des forêts tropicales.

Mots-clés : coexistence des espèces, *Symphonia*, *Eschweilera*, complexe d'espèces, distribution des espèces, forêts tropicales, indice d'encombrement du voisinage, indice d'humidité topographique, niche écologique, Paracou, syngaméon, variabilité intraspécifique.

Ecological genomics of niche exploitation and individual performance in tropical forest trees

ABSTRACT

Tropical forests are home to the greatest diversity of species in the world. How this diversity evolved has not been fully explained, and its origins are still in debate. Even a single hectare comprises many different genera, with closely related tree species coexisting in sympatry. Due to phylogenetic constraints, they are expected to have similar niches and functional strategies, which raises questions about the mechanisms underlying their local coexistence. These tree species are thought to form a complex made up of species that are morphologically similar or have a significant proportion of genetic variability in common, due to recent common ancestry or hybridisation, and which could be the result of adaptive ecological radiation along environmental gradients. Despite the key role of species complexes in the ecology, diversification, and evolution of neotropical forests, the eco-evolutionary forces driving their diversity are still not well understood. We explored intraspecific genetic variability and measured its role in individual tree performance based on their growth, taking into account the effects of an environment that we characterised in detail at both abiotic and biotic levels. By combining forest inventories, topography, leaf functional traits, and gene capture data from the permanent research facility at Paracou in French Guiana, we applied population genomics, environmental and genomic association analyses, and Bayesian modelling to *Symphonia* and *Eschweilera* species complexes. We showed that these complexes cover all the local topography and competition gradients present in the study site, while most of the species making up each complex show marked niche differentiation along these same gradients. More specifically, the decrease in water availability along the topo sequence within these species complexes causes changes in leaf functional traits, from acquisition strategies to conservation strategies, both among and within species. *Symphonia* species are genetically adapted to the distribution of water and nutrients, coexisting locally by exploiting a broad gradient of local habitats. Conversely, *Eschweilera* species are differentially adapted to soil chemistry and avoid the wettest and most hydromorphic habitats. Finally, individual genotypes of *Symphonia* species are differentially adapted to regeneration and growth in response to the subtle spatio-temporal dynamics of forest gaps, with divergent adaptive growth strategies along successional niches. Therefore, forest gap topography and dynamics drive similarly subtle spatiotemporal adaptations of individuals within and among species of the *Symphonia* and *Eschweilera* species complexes. We therefore suggest that adaptations to forest gap topography and dynamics may favour the coexistence of individuals within and among mature forest tree species, supporting the central role of individuals of each species in tropical forest diversity.

Key words: coexistence of tree species, *Symphonia*, *Eschweilera*, species complex, distribution of species, tropical forests, neighbourhood crowding index, topographic wetness index, ecological niche, Paracou, syngamy, intraspecific variability.

Doi : <https://doi.org/10.19182/bft2024.360.a37566>Droit d'auteur © 2024, Bois et Forêts des Tropiques © Cirad
Date de publication : 1^{er} juin 2024Licence Creative Commons :
Attribution - Pas de Modification 4.0 International.
Attribution-4.0 International (CC BY 4.0)

Genómica ecológica de la explotación de nicho y del rendimiento individual en los árboles forestales tropicales**RESUMEN**

Las selvas tropicales albergan la mayor diversidad de especies del mundo, parcialmente inexplicada y cuyos orígenes todavía se debaten. Incluso a escala de hectárea, estas selvas albergan géneros diversificados, con especies de árboles estrechamente emparentadas coexistiendo en simpatria. A causa de las presiones filogenéticas, se espera que estas especies posean nichos y estrategias funcionales similares, lo que cuestiona los mecanismos de su coexistencia local. Estas especies formarían un complejo de especies, compuesto por especies morfológicamente similares o que comparten una importante proporción de su variabilidad genética en razón de una ascendencia común reciente o de la hibridación, que resultaría de una exclusión ecológica adaptativa de las especies según los gradientes medioambientales. A pesar del rol clave de los complejos de especies en la ecología, la diversificación y la evolución de las selvas neotropicales, todavía se desconocen las fuerzas ecoevolutivas que originan su diversidad. Hemos explorado la variabilidad genética intraespecífica y medido su rol en el rendimiento individual de los árboles a través de su crecimiento, teniendo en cuenta los efectos de un medio ambiente finamente caracterizado en los niveles abiótico y biótico. Combinando inventarios forestales, topografía, rasgos funcionales foliares, y datos de captura de genes en el dispositivo de búsqueda permanente de Paracou, en la Guayana Francesa, utilizamos la genómica de las poblaciones; los análisis de asociaciones medioambientales y genómicas, y la modelización bayesiana en los complejos de especies *Symphonia* y *Eschweilera*. Demostramos que los complejos de especies de árboles cubren el conjunto de los gradientes locales de topografía y de competencia presentes en el lugar de estudio, mientras la mayor parte de las especies que los componen presentan una diferenciación de nicho destacada a lo largo de estos mismos gradientes. Más concretamente, en estos complejos de especies, la disminución de la disponibilidad de agua, a lo largo de la toposecuencia, ha comportado una modificación de los rasgos funcionales foliares, desde las estrategias de adquisición hasta las estrategias conservadoras, tanto entre las especies como en el seno de las mismas. Las especies de *Symphonia* están genéticamente adaptadas a la distribución del agua y de los nutrientes, y coexisten localmente explotando un amplio gradiente de hábitats locales. Inversamente, las especies de *Eschweilera* están diferencialmente adaptadas a la química del suelo y evitan los hábitats más húmedos e hidromorfos. Finalmente, los genotipos individuales de las especies de *Symphonia* están diferencialmente adaptados para regenerarse y crecer en respuesta a la fina dinámica espaciotemporal de las brechas forestales, con estrategias adaptativas de crecimiento divergentes a lo largo de los nichos de sucesión. En consecuencia, la topografía y la dinámica de las brechas forestales comportan adaptaciones espaciotemporales en escala fina de los individuos en el seno y entre las especies de los complejos de especies *Symphonia* y *Eschweilera*. Así, sugerimos que las adaptaciones a la topografía y a la dinámica de las brechas forestales podrían favorecer la coexistencia de individuos en el seno y entre las especies de árboles de bosques maduros, apoyando el rol primordial de los individuos en el seno de las especies en la diversidad de las selvas tropicales.

Palabras clave: coexistencia de especies, *Symphonia*, *Eschweilera*, complejo de especies, distribución de las especies, selvas tropicales, índice de sobrecarga de vecindad, índice de humedad topográfica, nicho ecológico, Paracou, Syngaméon, variabilidad intraespecífica.

List of the published references

Schmitt S., Trueba S., Coste S., Ducouret É., Tyskland N., Heuertz M., Bonal D., Burban B., Hérault B., Derroire G., 2022. Seasonal variation of leaf thickness: An overlooked component of functional trait variability. *Plant Biology*, 24: 458-463. <https://doi.org/10.1111/plb.13395>
Schmitt S., Tyskland N., Heuertz M., Hérault B., 2022. Selection in space and time: Individual tree growth is adapted to tropical forest gap dynamics. *From the Cover, Molecular Ecology*, [in press]. <https://doi.org/10.1111/mec.16392>

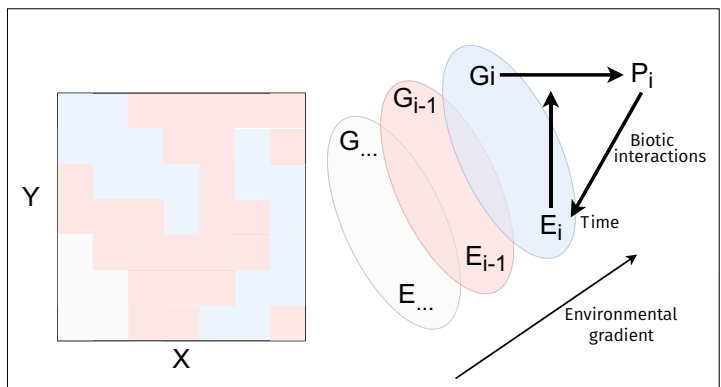


Figure 1. Adaptations micro géographiques entre espèces sympatriques au sein d'un complexe d'espèces. Différentes espèces génétiques G se développent en sympatrie dans des habitats spécifiques E le long d'un gradient environnemental. L'interaction entre l'environnement local E_i et le génotype G_i aboutit au phénotype P_i . Le phénotype P_i rétroagit sur son environnement local par le biais d'interactions biotiques. Les variations temporelles de l'environnement influencent le phénotype du génotype établi.

Figure 1. Microgeographic adaptations between sympatric species within a species complex. Different genetic species G develop in sympatry in specific habitats E along an environmental gradient. The interaction between the local environment E_i and the genotype G_i results in the phenotype P_i . The P_i phenotype retroacts on its local environment through biotic interactions. Temporal variations in the environment influence the phenotype of the established genotype.

Figura 1. Adaptaciones microgeográficas entre especies simpátricas en el seno de un complejo de especies. Diferentes especies genéticas G se desarrollan en simpatria en los hábitats específicos E a lo largo de un gradiente medioambiental. La interacción entre el medio ambiente local E_i y el genotipo G_i genera el fenotipo P_i . El fenotipo P_i retroactúa sobre su medio ambiente local por medio de interacciones bióticas. Las variaciones temporales del medio ambiente influyen en el fenotipo del genotipo establecido.

Grade et diplôme : Docteur en sciences et environnements, écologie évolutive, fonctionnelle et des communautés

Université : Université de Bordeaux, France

Date de soutenance : 10 décembre 2020

Composition du jury :

Direction :

Myriam Heuertz (Directrice de recherche, Inrae, UMR BIOGECO)

Bruno Hérault (Chercheur, Cirad, UPR Forêts & Sociétés)

Niklas Tyskland (Chercheur, Inrae, UMR ECOFOG)

Membres :

Xavier Vekemans (Professeur, CNRS, Lille, France)

Tamara Münkemüller (Chargée de recherche, CNRS, Grenoble, France)

Olivier Hardy (Directeur de recherche, FNRS, Bruxelles, Belgique)

Céline Teplitsky (Chargée de recherche, CNRS, Montpellier, France)

Caroline Scotti-Saintagne (Ingénieure de recherche, Inrae, Avignon, France)

Marta Benito-Garzon (Directrice de recherche, Inrae, Bordeaux, France)

Langue de rédaction : Anglais

Accès au manuscrit : <https://www.theses.fr/2020BORD0247>

Financement : Université de Bordeaux

Contact : Cirad, UPR Forêts et Sociétés, Campus international de Baillarguet, 34398 Montpellier cedex, France.

sylvain.schmitt@cirad.fr - <https://sylvainschmitt.netlify.app>

Schmitt S., Tyskland N., Hérault B., Heuertz M., 2021. Topography drives microgeographic adaptations of closely related species in two tropical tree species complexes. *Molecular Ecology*, 30: 5080-5093. <https://doi.org/10.1111/mec.16116>

Schmitt S., Tyskland N., Derroire G., Heuertz M., Hérault B., 2021. Topography shapes the local coexistence of tree species within species complexes of Neotropical forests. *Oecologia*, 196: 389-398. <https://doi.org/10.1007/s00442-021-04939-2>

S. Schmitt, B. Hérault, É. Ducouret, A. Baranger, N. Tyskland, M. Heuertz, et al., 2020. Topography consistently drives intra- and inter-specific leaf trait variation within tree species complexes in a Neotropical forest. *Oikos*, 196: 1521-1530. <https://doi.org/10.1111/oik.07488>

Kattge J., Bönisch G., ..., S. Schmitt, et al., 2020. TRY plant trait database-enhanced coverage and open access. *Global Change Biology*, 26: 119-188. <https://doi.org/10.1111/gcb.14904>