

Modélisation de la niche écologique de *Detarium microcarpum* Guill & Perr. : Preuve d'adaptation locale à travers le gradient climatique au Bénin.

Abaro Théophile SINADOUWIROU^{*2}, Gérard Nounagnon GOUWAKINNOU^{1,2}, Ramdan DRAMANI², Pélégie Eméline ASSEDE^{1,2}, Hidirou OROU², Honoré Samadori BIAOU^{1,2}

Résumé

En matière de conservation et dans le contexte des changements climatiques, il est important de comprendre l'évolution de la niche écologique et de fournir une base plus solide pour la prise de décision. La présente étude s'est intéressée à la variabilité de niche écologique de *Detarium microcarpum* Guill & Perr. Les objectifs sont d'identifier les potentiels groupes de populations de *D. microcarpum* suivant le gradient climatique au Bénin, de caractériser les différences de niche et les facteurs environnementaux qui favorisent cette différenciation puis d'appréhender l'évolution de la niche de cette espèce. Un total de 4152 occurrences ont été enregistrées par observations directes sur le terrain et par téléchargement sur le site de GBIF. Vingt et une variables bioclimatiques ont été acquises sur Africlim pour expliquer la distribution de cette espèce. Afin d'éviter les biais spatiaux, les valeurs dupliquées ont été supprimées pour n'en retenir qu'une valeur par occurrence (pixel). Une analyse de regroupement hiérarchique a été réalisée pour identifier les potentiels groupes de populations. Les tests d'hypothèses de divergence et de conservatisme, de chevauchement et d'identité puis les tests d'équivalence et de similarité de niches écologiques ont été faits. Trois groupes de populations de *D. microcarpum* ont été identifiées. L'absence significative de similarité et de chevauchement des niches des populations identifiées suggère qu'elles occupent des niches différentes. Cette divergence des niches est le résultat d'une adaptation locale face à l'hétérogénéité spatiale y compris les conditions climatiques. Ce travail fournit quelques bases pour réussir la promotion et la domestication de *D. microcarpum* au Bénin.

Mots clés : *D. microcarpum*, Modélisation, Niche écologique, Adaptation locale, climatique, Bénin.

Abstract

Ecological niche modeling of *Detarium microcarpum* Guill & Perr. : Evidence of local adaptation across climatic gradient in Benin.

In conservation and in the context of climate change, it is important to understand niche evolution and provide a stronger basis for decision-making. This study focused on the ecological niche variability of *Detarium microcarpum* Guill & Perr. The objectives are to identify the potential population groups of *D. microcarpum* following the climatic gradient in Benin, to characterize the niche differences, the environmental factors that favor this differentiation and to understand the evolution of the niche of this species. A total of 4152 occurrences were recorded by direct field observations and uploaded to GBIF and twenty one bioclimatic variables were acquired from Africlim to explain the distribution of this species. In order to avoid spatial biases, duplicate values have been removed to retain only one value per occurrence (pixel). A hierarchical cluster analysis was performed to identify potential population groups. The tests of divergence and conservatism, overlap and identity hypotheses and the tests of equivalence and similarity of ecological niches were made. Three population groups of *D. microcarpum* have been identified. There is no significant similarity and overlap of the three identified population niches suggesting that they occupy different niches. This divergence of *D. microcarpum* population niches would be the result of local adaptation to spatial heterogeneity including climatic conditions. Local adaptation being a very important aspect in conservation biology, this work provides the basis for the successful promotion and domestication of *D. microcarpum* in Benin.

Keywords: *D. microcarpum*, Modeling, Ecological niche, Local adaptation, climate, Benin.

¹Faculté d'Agronomie, Université de Parakou, Bénin

²Laboratoire d'Ecologie, Botanique et Biologie Végétale, Bénin

*Auteur correspondant ; Email : tsinad@yahoo.com ; Tel : (229) 97112756

1- Introduction

La niche écologique définie comme gamme des états environnementaux propres à une espèce (Hutchinson, 1957), fait partie intégrante de la compréhension des modèles de diversité biologique et de l'identification de l'habitat des espèces (Smith *et al.*, 2019). Longtemps démontré que les individus d'une même espèce de différentes provenances ne sont pas nécessairement écologiquement identiques (Clausen *et al.*, 1940), il est de plus en plus établi que les processus d'adaptation locale sont responsables de ces divergences intraspécifiques de tolérance des habitats et d'affinité de niche (Benito Garzón *et al.*, 2019; Lascoux *et al.*, 2016; Moran, 2020; Solarik *et al.*, 2018; Valladares *et al.*, 2014). De ces faits, modéliser une espèce comme une entité identique masque de toute évidence ces variations intraspécifiques (Eckert *et al.*,

2009; Fournier-Level *et al.*, 2011). En outre, étant donné que les espèces varient génétiquement à travers leurs répartitions et que leurs populations peuvent s'adapter localement avec des tolérances environnementales particulières, la modélisation de niche de population ou de ligné a le potentiel de produire de meilleures estimations de niche et ainsi d'améliorer considérablement la compréhension de l'évolution de niche et de fournir une base plus solide pour la prise de décision en matière de conservation (Hällfors *et al.*, 2016). Par ailleurs, cette dernière décennie il est élucidé la grande pertinence de la variation intraspécifique surtout dans le contexte actuel de changement climatique (Aguiar *et al.*, 2018; Assis *et al.*, 2014; Bocedi *et al.*, 2013; Gotelli & Stanton-Geddes, 2015; Hällfors *et al.*, 2016; Pauls *et al.*, 2013; Peterson *et al.*, 2019; Szivák *et al.*, 2017; Yannic *et al.*, 2014).

La présente étude s'est intéressée à la variabilité de niche écologique de *Detarium microcarpum* Guill & Perr. Espèce à usages multiples (Adjahossou *et al.*, 2016). *D. microcarpum* est une espèce bien connue au Bénin et appréciée des communautés locales dans la médecine traditionnelle, l'alimentation, l'artisanat, le bois énergie, la magie et bien intégrée dans les systèmes d'utilisations et de gestions traditionnelles (Agbo *et al.*, 2020; Houénon *et al.*, 2021; Sinadouwirou *et al.*, 2022). Largement distribuée, *D. microcarpum* présente une écologie extrêmement diverse retrouvée sous divers climats (climat subéquatorial, guinéo-soudanien, soudanien), dans diverses formations végétales (forêt sèche, forêt claire, savanes arbustives et arborées) et à diverses altitudes au Bénin (Agbo *et al.*, 2019; GBIF). En effet, espèce de régions sèches (Arbonnier, 2000; Cavin, 2007; Kouyaté & Lamien, 2011), cette large distribution au Bénin est dû au phénomène de Dahomey gap, interruption de la forêt dense humide africaine par des savanes pouvant s'étendre jusqu'au golfe de Guinée (Ballouche *et al.*, 2000), permettant à cette espèce de s'établir. Ainsi, la démarcation des trois zones écologiques en fonction des conditions climatiques (White, 1983) et les résultats de modélisation de la dynamique spatio-temporelle de *D. microcarpum* au Bénin (Agbo *et al.*, 2019) laissent supposer des variations macro-écologiques intraspécifiques à travers les zones climatiques et la formation d'éventuel écotype (formes plus ou moins distinctes morphologiquement d'une même espèce et adaptée à des habitats différents). Par ailleurs, le fort impact des conditions climatiques sur la distribution de *D. microcarpum* au Bénin (Agbo *et al.*, 2019) et les variabilités morphologiques en fonction des conditions climatiques mises en évidence sur les individus de cette espèce (Agbo *et al.*, 2018; Kouyaté & Van Damme, 2002) alimentent également cette hypothèse d'adaptation locale des populations de *D. microcarpum*. L'analyse de cette hypothèse est particulièrement importante pour mieux orienter la conception des réserves biologiques de cette espèce car selon Banta *et al.* (2012), l'adéquation d'un habitat particulier dépend de la population considérée.

Ainsi, les principaux objectifs de cette étude sont entre autres de : (1) Identifier les potentiels groupes de populations de *D. microcarpum* suivant le gradient climatique au Bénin ; (2) Caractériser les différences de niche et les facteurs environnementaux qui favorisent cette différenciation ; et (3) Appréhender l'évolution de la niche de cette espèce en testant l'hypothèse de divergence de niche, comme l'apparition de divergences entre populations de *D. microcarpum* (Ackerly *et al.*, 2006) et l'hypothèse de conservatisme de niche, comme le maintien d'exigences ancestrales entre ces populations (Wiens & Graham, 2005). Dans le contexte actuel de promotion de la conservation de la biodiversité globale, ce travail débouche sur une proposition de stratégie de conservation de cette espèce sur la base des résultats des hypothèses testés.

2- Matériel et Méthodes

2.1- Zone d'étude

La présente étude a été conduite en République du Bénin, un pays de l'Afrique de l'Ouest, située entre les parallèles 6° 10' et 12° 25' de latitudes Nord et les méridiens 0° 45'

et 3° 55' de longitudes Est. Il est limité au Nord par le Niger et le Burkina Faso, au Sud par l'Océan Atlantique, à l'Ouest par le Togo et à l'Est par le Nigéria (**Figure 1**). Il couvre une superficie d'environ 114 763 km². Le milieu d'étude comprend trois zones phytogéographiques : la zone guinéenne (6°25N -7°30N), la zone de transition soudano-guinéenne (7°30N-9°45N) et la zone soudanienne (9°45N-12°25N) (**Figure 1**). Dans la zone soudanienne, le climat est de type unimodal. La pluviosité est souvent inférieure à 1000 mm par an. L'humidité relative varie de 18 à 99 % alors que la température varie de 24 à 31°C. En zone soudano-guinéenne, la pluviosité est tantôt bimodale, tantôt unimodale avec une moyenne annuelle de pluies variant entre 900 et 1110 mm. L'humidité relative varie de 31 à 98 % et la température annuelle de 25 à 29°C. Dans la zone guinéenne, le climat est bimodal. La pluviosité moyenne annuelle est de 1200 mm. L'humidité relative varie entre 69 et 97 % et la température moyenne annuelle varie entre 25 et 29°C. L'harmattan, vent chaud et sec en provenance du Sahara, souffle sur toute l'étendue du territoire pendant la saison sèche. Le relief du Bénin est peu accidenté. Les types de sols rencontrés sont : les sols ferrallitiques, les sols ferrugineux, concrétionnés ou non, avec ou sans cuirasses, les sols minéraux bruts, les sols brun eutrophes, les sols hydromorphes à hydromorphie temporaire ou permanente dont les vertisols et les sols halomorphes. La végétation naturelle est constituée de mosaïques de forêt claire, de forêt dense sèche, de forêt dense humide semi-décidue, de savanes boisées, de savanes arborée et arbustive et de forêt galerie. La population du Bénin est estimée à 10 008 749 habitants en 2013, avec un taux d'accroissement annuel de 3,5% (INSAE, 2016), soit une estimation de 12.451.031 habitants pour 2022. Les principales activités socio-économiques menées sont l'agriculture, le commerce, la transformation, l'élevage et la pêche.

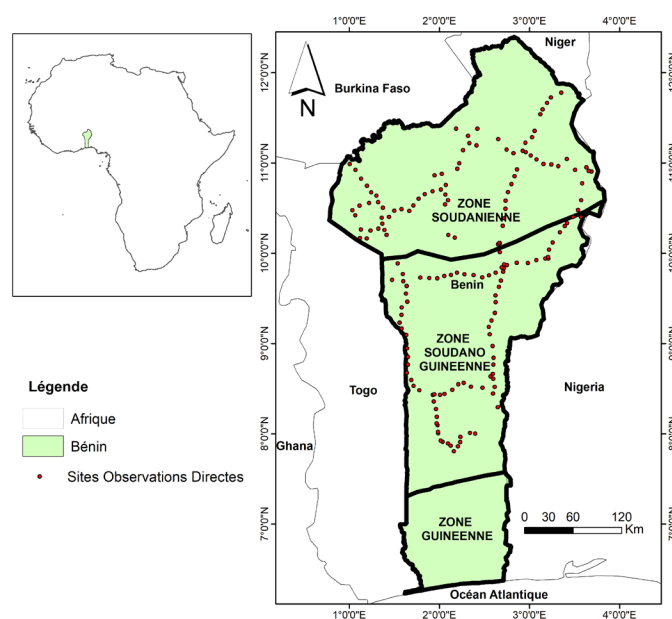


Figure 1. Localisation de la zone d'étude, des zones écologiques et des sites d'observations directes des occurrences.

2.2- Données d’occurrences et variables climatiques explicatives

Données d’occurrences de *D. microcarpum*

Cette étude est portée uniquement sur les données de présence de *D. microcarpum*. Cent cinquante-huit (158) occurrences enregistrées par observations directes sur le terrain (Période avril 2018 à octobre 2018) et 3994 occurrences téléchargées sur GBIF (16 mai 2021) ont été utilisées soit un total de 4152 occurrences. Les observations directes ont été faites dans la zone soudanienne et la zone soudano-guinéenne sur la base d’un échantillonnage. Les sites d’observations ont été disposés systématiquement avec une équidistance de 10 km suivant cinq transects établis le long de deux axes routiers Sud-Nord et de trois axes routiers Est-Ouest (*Figure 1*). Les données d’occurrences téléchargées ont été obtenues du site https://www.gbif.org/occurrence/search?occurrence_status=present avec requête « contry or area = Benin » soit sur les trois zones écologiques.

Variables climatiques

Vingt et une variables bioclimatiques (*Tableau 1*) de 30 seconds arcs ont été acquises sur Africlim (Platts *et al.*, 2015) pour expliquer la distribution de cette espèce. Sous le package raster 3.4-13 (Hijmans, 2021) les valeurs des rasters (trames) des variables climatiques explicatives ont été extraites à partir des points d’occurrences. Les valeurs dupliquées ont été supprimées pour n’en retenir qu’une valeur par pixel (une occurrence par pixel) afin d’éviter les biais spatiaux. Après traitement et suppression des doublons, 1965 occurrences ont été retenues pour la suite du travail.

| Variables | | Importances relatives des variables pour chaque population | | |
|--------------------|---|--|-------------|-----|
| | | Nord | Centre | Sud |
| Température (tbio) | | | | |
| BIO1 | Température moyenne annuelle | 1.1 | 0.6 | 0.1 |
| BIO2 | Variation journalière moyenne des températures (moyenne mensuelle) | 1.7 | 1.1 | 2.4 |
| BIO3 | Isothermalité : Ratio de l’amplitude thermique journalière sur l’amplitude thermique annuelle | 4.4 | 16 | 0.1 |
| BIO4 | Saisonnalité de la température | 8.5 | 0.2 | |
| BIO5 | Température maximale du mois le plus chaud | 2.5 | 0.4 | 1.1 |
| BIO6 | Température minimale du mois le plus froid | 0.7 | 0.6 | 4 |
| BIO7 | Variation annuelle de température | 1 | | 4.2 |
| BIO10 | Température moyenne du trimestre le plus chaud | 26.8 | 2.4 | 1 |
| BIO11 | Température moyenne du trimestre le plus froid | 2.4 | 18.4 | 0.7 |
| PET | Évapotranspiration potentielle | 0.8 | 2.5 | |

| Précipitation/Humidité (mbio) | | | | | |
|-------------------------------|---|-------------|-------------|-------------|--|
| BIO12 | Précipitation annuelle moyenne | 2 | 0.8 | 0.1 | |
| BIO13 | Précipitation du mois le plus humide | 3.2 | 1.6 | 0.4 | |
| BIO14 | Précipitation du mois le plus sec | 42.1 | 0.7 | 71.3 | |
| BIO15 | Saisonnalité de la précipitation (coefficient de variation) | 0.8 | 8 | 8.7 | |
| BIO16 | Précipitation du trimestre le plus humide | | 2.1 | 2 | |
| BIO17 | Précipitation du trimestre le plus sec | 1 | 2 | 1.2 | |
| MI | Indice d’humidité annuel | | | | |
| MIMQ | Indice d’humidité-Quart humide | | 42.5 | 2 | |
| MIAQ | Indice d’humidité-Quart sec | 1.1 | 0.2 | | |
| DM | Nombre de mois secs | | | 0.7 | |
| LLDS | Durée de la plus longue saison sèche | | | 0.1 | |

N.B : Les valeurs des variables les plus importantes sont en gras.

2.3- Modélisation et analyse de modèles de niche

Pour identifier les potentiels groupes de populations distinctes de *D. microcarpum* suivant le gradient climatique au Bénin, une analyse de cluster (regroupement) hiérarchique a été réalisée. Cette analyse a été conduite sur la base des occurrences en fonction des valeurs de rasters des 21 variables climatiques en utilisant la méthode de Ward (Ward, 1963) appliquée au carrée des distances (Ward.D2). En se basant sur le découpage des zones climatiques proposé par Adomou (2005), le dendrogramme a été divisé en trois populations de *D. microcarpum* (Variable ‘Zone’): *D. microcarpum* (Nord), *D. microcarpum* (Centre) et *D. microcarpum* (Sud). L’ensemble de ces données (valeurs des rasters et Zone) ont été utilisées pour réaliser une Analyse en Composante Principale (ACP) sous le package FactomineR version 2.4 (Lè *et al.* 2008). Les résultats de l’ACP ont été utilisés pour réaliser un Biplot (affiché les occurrences et les variables bioclimatiques) sous le package factoextra version 1.0.7 (Kassambara et Mundt, 2020) avec la variable ‘Zone’ comme variable de regroupement pour la visualisation des trois populations.

Les trois groupes d’occurrences de *D. microcarpum* ont été utilisés individuellement pour construire des modèles de niche écologique afin de caractériser les niches respectives de chaque population et les facteurs environnementaux qui favorisent cette différenciation. Les modèles ont été construits sous l’algorithme maxent à l’aide du package dismo 1.1-4 (Hijmans *et al.*, 2017). L’algorithme maxent est en effet connu pour la performance de ses modèles comparée à celle d’autres algorithmes (Elith *et al.*, 2006; Franklin, 2010) et reste le meilleur quant à la prédiction de la distribution basée sur les données de présence uniquement (Franklin, 2010; Merow *et al.*, 2013). Pour la construction des modèles, 80% des données d’occurrences ont été utilisées pour le calibrage et

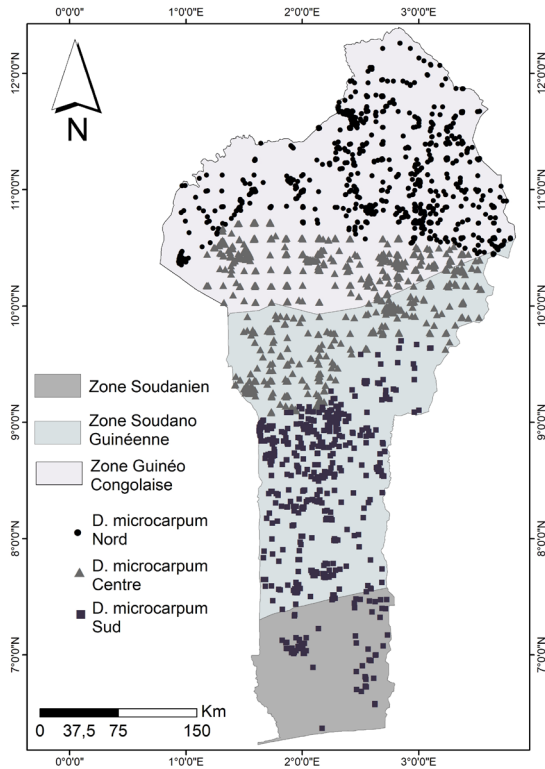


Figure 4. Répartition spatiale des trois populations de *D. Microcarpum* au Bénin.

3.2- Répartition spatiale et modèle de distribution des populations de *D. microcarpum*

L'indice AUC des trois modèles de niche de population sont supérieurs à 0.8 soit 0.87, 0.88 et 0.91 (taux d'omission 0,099 ; 0,099 et 0,095) respectivement pour les populations de *D. Microcarpum* du Nord, du Centre et du Sud. Ces valeurs de l'AUC traduisent une bonne performance de prédiction des modèles de population du Nord et du Centre et une excellente performance de celle du modèle de population du Sud. Sur la base de la permutation des variables, celles qui contribuent le mieux dans l'édification sont dans l'ordre d'importance relative Bio14 et Bio10 pour le modèle de la population du Nord, MIMQ, Bio11 et Bio3 pour le modèle de la population du Centre et Bio14 pour le modèle de la population du Sud (Tableau 1).

Tel le résultat du regroupement, la projection de la distribution de ces trois populations de *D. Microcarpum* se limite à l'étendu de la zone d'occurrence respective de chaque population. La niche écologique de la population du Nord est limitée seulement à la partie Nord de la zone soudanienne du Bénin. Celle de la population du Centre est localisée au Sud de la zone soudanienne et au Nord de la zone soudano guinéenne. La niche écologique de la population du Sud s'étend de la zone guinéo congolaise à la partie centrale de la zone de transition soudano guinéenne (Figure 5).

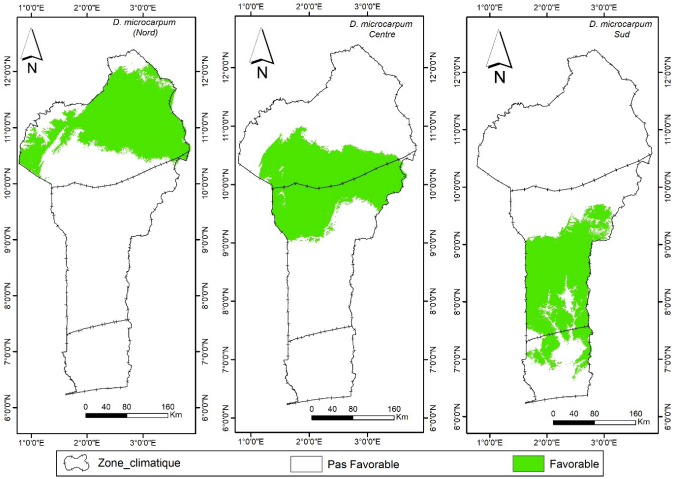


Figure 5. Répartition spatiale De la niche écologique des trois populations de *D. Microcarpum* au Bénin

3.3- Test de similarité de niche écologique entre populations de *D. microcarpum*

Les résultats des tests de chevauchement (indices *D* et *I*) et d'identité de niche se résument dans le tableau 2. Les indices *D* et *I* indiquent de faibles valeurs de chevauchement de niche quel que soit la paire de populations considérées. Le test d'identité montre des indices *D* et *I* significativement inférieurs ($P < 0.05$) à ceux des modèles empiriques (Figure 6) révélant ainsi que les trois populations occupent chacune des niches l'une différente des autres.

Tableau 2. Tests de chevauchement et d'identité de niche

| Populations | Indices de chevauchement observés | | | Test d'identité (valeurs des modèles empiriques) | | | | Décision |
|----------------|-----------------------------------|-------|--------|--|-------|--------|-------------------------|----------------------|
| | D | I | R.cor | D | I | R.cor | P-values ($1/D$) | |
| Nord vs Centre | 0,076 | 0,209 | -0,130 | 0,106 | 0,256 | -0,215 | ($0,0099^*/0,0099^*$) | Différence de niches |
| Centre vs Sud | 0,040 | 0,134 | 0,224 | 0,093 | 0,236 | -0,437 | ($0,0099^*/0,0099^*$) | Différence de niches |
| Sud vs Nord | 0,019 | 0,064 | -0,070 | 0,174 | 0,364 | -0,246 | ($0,0099^*/0,0099^*$) | Différence de niches |

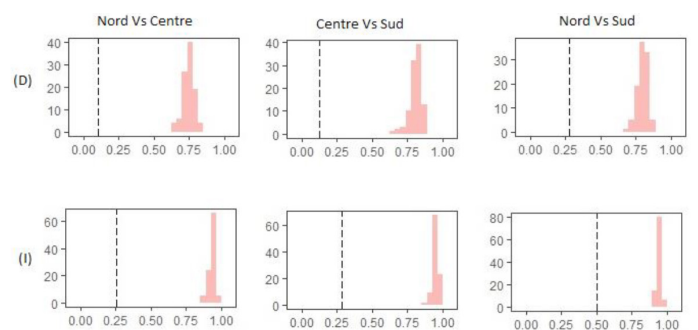


Figure 6. Test d'identité de niche. Les histogrammes illustrent la distribution générée à partir des 100 répétitions de maxent qui regroupent puis analysent les occurrences de manière aléatoire. Les pointillées indiquent la valeur de chevauchement de niche observé entre les paires de niches considérées.

Le test d'équivalence de niche montre des résultats significatifs pour l'hypothèse de divergence de niche entre ces trois populations et des résultats non significatifs pour l'hypothèse de conservatisme (Tableau 3). En considérant ce test, l'hypothèse de divergence qui soutient l'idée d'apparition de divergences entre les niches des populations de *D. microcarpum* est vérifiée. La figure 7 qui présente la densité

d'occurrence de chaque population illustre cette divergence dans l'espace environnemental. Le test de similarité de niche quant à lui ne présente aucun résultat significatif (**Tableau 3**). De ces deux tests, l'hypothèse de conservatisme de niche entre populations de *D. microcarpum* suivant le gradient climatique au Bénin est rejetée.

Tableau 3. Test d'équivalence et de similarité de niche

| Paire de populations considérées | D | I | Test d'équivalence | Test de similarité |
|----------------------------------|--------|-------|---------------------------|---------------------------|
| | | | P-values (ϵ/a) | P-values (ϵ/a) |
| Centre vs Sud | 0.037 | 0.075 | $1/0,0099^*$ | 0.4653/0.5445 |
| Sud vs Nord | 0.029 | 0.059 | $1/0,0099^*$ | 0.4257/0.5544 |
| Nord vs Centre | 0.0009 | 0.001 | $1/0,0099^*$ | 0.2574/0.8118 |

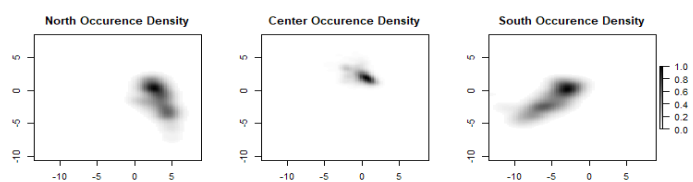


Figure 7. Densité d'occurrences des trois populations de *D. microcarpum* l'espace climatique suivant les deux premiers axes de l'analyse en composante principale (ACP-Env), la couleur grise indique la densité de chaque population par cellule.

4- Discussion

Les résultats du regroupement des occurrences de *D. microcarpum* permettent de démarquer trois populations statistiquement différentes les unes des autres ($p = 1.356e-13$): *D. microcarpum* du Nord (Nord de la zone soudanien du Bénin), *D. microcarpum* du Centre (du Sud de la zone soudanienne au Nord de la zone de transition soudano guinéenne) et *D. microcarpum* du Sud (occupant la zone guinéo congolaise à la partie centrale de la zone de transition soudano guinéenne). A quelque différence près, cette démarcation s'aligne avec celle de Agbo *et al.* (2018) dont la population du groupe I (occupant les districts phytogéographiques de Bassila et de Borgou Nord) correspond à *D. microcarpum* du Centre, la population du groupe II (occupant les districts phytogéographiques de Mekrou-Pendjari et de la chaîne de l'Atacora) correspond à une partie de *D. microcarpum* du Nord et la population du groupe III (occupant les districts phytogéographiques de Borgou Sud et du Zou) correspond à une partie de *D. microcarpum* du Sud. Cette correspondance des trois populations délimitées en fonction des variables climatiques avec les trois groupes de morphotypes (formes plus ou moins distincts morphologiquement d'une même espèce) identifiés par Agbo *et al.* (2018) démontre l'impact des conditions climatiques sur ces dernières.

En effet, les modèles de niche de ces trois populations révèlent que la démarcation observée tient lieu sous l'influence des variables Bio3, Bio10, Bio11, Bio14 et MIMQ. Le modèle de niche de la population du Nord a révélé Bio14 (pluviométrie du mois le plus sec) et Bio10 (température moyenne du semestre chaud) comme les variables bioclimatiques les plus importantes. Ainsi, cette population est particulièrement influencée par la chaleur à travers les fortes températures

auxquelles elle doit faire face (Bio10) et l'aridité durant le semestre le plus sec où l'on n'enregistre pas du tout de pluie. A la différence de la population du nord, pour la population du Sud, seul la variable Bio14 a une grande importance relative. Bien que ces deux populations soient influencées par la variable bio14, la démarcation entre celles-ci est liée au régime thermique qui varie du nord au sud (Tente, 2010) et son action particulière sur la population du nord.

Quant à la distribution de la population du centre, elle est beaucoup plus influencée par l'indice d'humidité du semestre le plus humide (MIMQ) et la température moyenne du semestre le plus froid (Bio11). Ces variables (MIMQ et Bio11) révèlent respectivement l'humidité et les basses températures occasionnées par l'harmattan dans la zone d'occurrence de cette population comme facteurs climatiques responsables de la différenciation de cette dernière par rapport aux deux autres. Ces résultats corroborent ceux de Kouyaté et Van Damme (2002) qui stipulent que l'humidité est un facteur climatique important influençant la morphologie des individus de *D. microcarpum* et la démarcation de morphotype au sein des populations de cette espèce au Sud du Mali. Aussi, l'isothermalité qui quantifie l'amplitude des oscillations entre les températures quotidiennes (diurnes et nocturnes) moyenne (Bio2) par rapport aux oscillations annuelles (Bio7) indique que la population du centre est influencée par des fluctuations de températures plus ou moins importantes par rapport aux autres populations. Ces différences observées entre les populations de *D. microcarpum* en fonction des conditions climatiques impliquent une ségrégation spatiale et une différenciation de niche écologique entre ces dernières. Considérant ces réponses variées des modèles des trois populations vis-à-vis du climat et l'évidence de formation de morphotype distinct pour chaque population (voir Agbo *et al.*, 2018), il y a sans doute un processus d'adaptation locale sous l'effet des conditions climatiques agissantes respectivement sur ces populations.

Par ailleurs, les faibles valeurs des indices *D* et *I* indiquent un faible niveau de chevauchement entre les niches écologiques de ces populations. Le test d'identité de niche de par les résultats significatifs révèle que chacune des trois populations occupent des niches non identiques. Cette observation est complétée par la confirmation de l'hypothèse de divergence niche à travers le test d'équivalence ($p = 0.0099$) et le rejet de celle du conservatisme de niche. Les différences dans la répartition géographique de ces populations et des conditions climatiques qui agissent respectivement sur chacune d'elles seraient responsables de ces divergences. En effet, les conditions climatiques peuvent agir comme des barrières écologiques qui influencent la répartition des taxa en particulier les végétaux (Janzen, 1967). En outre, la façon dont les taxa héritent des propriétés de niche de leur ancêtre commun est souvent associée à la dynamique de l'aire de répartition (Coyne & Orr, 2004). Ainsi, les différences dans l'aire de répartition géographique, et donc des conditions environnementales sont susceptibles d'entraîner une divergence de niche (Li *et al.*, 2018) dont l'analyse des modèles explique mieux les processus de spéciation (Ackerly *et al.*, 2006; Li *et al.*, 2018). Suivant la logique de McCormack *et al.* (2010) et Schemske (2010), les différences

de conditions environnementales sur ces populations sont susceptibles de favoriser l'adaptation locale/spéciation et la divergence de niche. Nos résultats suggèrent donc un scénario d'évolution au sein des populations de *D. microcarpum* où les niches sont moins équivalentes que prévu par hasard en relation avec les différents processus non-exclusive incluant l'adaptation locale. Avec l'investigation récente de Agbo *et al.* (2021) mettant en évidence l'existence de haloptype au sein de ces trois populations, nous soupçonnons une spéciation sympatrique (Niculescu, 1973). En effet, la divergence de niche observée et le faible taux de chevauchement de l'aire de répartition suggèrent une sélection convergente en sympatrie principalement sous l'effet des facteurs abiotiques (Li *et al.*, 2018). Selon ces derniers, ceci explique le tri de phénotypes de populations de *D. microcarpum* adaptées à certains phyto districts particuliers au Bénin (Agbo *et al.*, 2018). Toutefois, cette conclusion reste une hypothèse car les possibilités de plasticité de niche ne sont pas prises en compte dans cette étude (Pelini *et al.*, 2009).

Le rejet de l'hypothèse de conservatisme de niche entre population de *D. microcarpum* montre une dynamique de la niche qui contraindrait ces populations à s'adapter aux conditions environnementales et écologiques locales. En effet, bien que des modèles de conservatisme de niche soient courant (Pearman *et al.*, 2008; Peterson *et al.*, 1999; Wiens *et al.*, 2010; Wiens & Graham, 2005), les investigations de Broennimann *et al.* (2007) et Kozak & Wiens (2010) ont démontré l'évidence d'une évolution rapide de niche dans plusieurs taxa sous l'influence des conditions climatiques. Ainsi, Smith *et al.* (2019) suggèrent que nous devons considérer l'adaptation locale comme un facteur évolutif affectant les exigences de niche au risque de ne pas modéliser un taxon comme une seule entité indifférenciée, en ignorant les écotypes et l'adaptation locale.

A tout considéré, les résultats de ce travail s'accordent sur le fait que l'hétérogénéité spatiale y compris les conditions climatiques influencent l'adaptation locale et la divergence de niche de *D. microcarpum*. Ceci suit la logique selon laquelle l'hétérogénéité spatiale dans les environnements associés à un flux génétique réduit pourrait encourager l'adaptation locale, conduisant à une divergence de niches entre les lignées étroitement liées (Smith *et al.* 2019). Du point de vu de la conservation de cette espèce, ces résultats impliquent de recourir à la stratégie A de Hällfors *et al.* (2016) qui propose de prendre en compte l'adaptation locale dans la définition des aires de conservation afin de tenir compte des exigences de chaque population. L'adaptation locale étant un aspect très important en biologie de conservation (Lascoux, 2016), ce travail fournit des bases pour réussir la promotion et la domestication de *D. microcarpum* au Bénin.

5- Conclusion

Le regroupement des populations de *D. microcarpum* a révélé trois populations (population du Nord, population du Centre et population du Sud) réparties selon le gradient climatique et adaptées chacune aux conditions climatiques locales. Les résultats des tests montrent une absence de similarité et de chevauchement des niches des trois populations suggérant qu'elles occupent chacune des niches différentes l'une des autres. Cette adaptation locale et cette divergence de niches

des populations de *D. microcarpum* est le fait l'hétérogénéité spatiale y compris les conditions climatiques. Dans le cadre de la mise en œuvre d'une stratégie de conservation, de domestication et de promotion de *D. microcarpum*, il sera recommandé de prendre en compte le facteur adaptation locale dans la définition des aires de conservation afin de tenir compte des exigences de chaque population.

Remerciements

Nous remercions le Directeur du Laboratoire d'Ecologie, Botanique et Biologie Végétale de l'Université de Parakou pour son soutien.

Références

- Ackerly, D., Schwillk, D., & Webb, C. (2006). Niche evolution and adaptive radiation: Testing the order of trait divergence. *Ecology*, 87(sp7), S50-S61.
- Adjahossou, S. G. C., Gouwakinnou, G. N., Houehanou, D. T., Sode, A. I., Yaoitcha, A. S., Houinato, M. R. B., & Sinsin, B. (2016). Efficacité des aires protégées dans la conservation d'habitats favorables prioritaires de ligneux de valeur au Bénin. *Bois & Forêts des Tropiques*, 328, 67-76.
- Adomou, A. C. (2005). *Vegetation patterns and environmental gradients in Benin: Implications for biogeography and conservation*. Wageningen University and Research.
- Agbo, R. I., Missihoun, A. A., Dagba, R. A., Assogbadjo, A. E., & Agbangla, C. (2018). Morphological Variability of *Detarium microcarpum* Guill. & Perr.(Caesalpinaceae) in Benin, West Africa. *Asian Journal of Research in Agriculture and Forestry*, 1-12.
- Agbo, R. I., Idohou, R., Vihotogbé, R., Missihoun, A. A., Dagba, R. A., Assogbadjo, A. E., & Agbangla, C. (2019). Spatio-temporal dynamics of suitable habitats for *Detarium microcarpum* Guill. & Perr.(Caesalpinaceae), a priority food tree species in Benin (West Africa). *Modeling Earth Systems and Environment*, 5(2), 595-604.
- Agbo, R. I., Missihoun, A., Montcho, D., Dagba, R., Sédah, P., & Agbangla, C. (2021). *Spatial Scale Patterns of Genetic Diversity and Gene Flow in Populations of Sweet Detar (Detarium microcarpum Guill. & Perr.; Fabaceae)*.
- Agbo, R. I., Vihotogbé, R., Missihoun, A. A., Dagba, R. A., Assogbadjo, A. E., & Agbangla, C. (2020). Indigenous knowledge of *Detarium microcarpum* Guill. & Perr.(Caesalpinaceae) and implication for conservation in Benin (West Africa). *Environment, Development and Sustainability*, 22(7), 6261-6285.
- Aguiar, F. C., Bentz, J., Silva, J. M., Fonseca, A. L., Swart, R., Santos, F. D., & Penha-Lopes, G. (2018). Adaptation to climate change at local level in Europe: An overview. *Environmental Science & Policy*, 86, 38-63.
- Arbonnier, M. (2000). Trees, shrubs and lianas in the dry zones of West Africa. *Trees, shrubs and lianas in the dry zones of West Africa*.

- Assis, J., Serrao, E. A., Claro, B., Perrin, C., & Pearson, G. A. (2014). Climate-driven range shifts explain the distribution of extant gene pools and predict future loss of unique lineages in a marine brown alga. *Molecular Ecology*, 23(11), 2797-2810.
- Balakrishnan, B., Nandakumar, N., Sebastin, S., & Kareem, K. A. A. (2019). Species Distribution Models (SDM)—A Strategic Tool for Predicting Suitable Habitats for Conserving the Target Species : GIS and Special Distribution Modelling (SDM). In *Environmental Information Systems : Concepts, Methodologies, Tools, and Applications* (p. 555-568). IGI Global.
- Ballouche, A., Akoègninou, A., Neumann, K., Salzmann, U., & Sowunmi, A. (2000). Le projet " Dahomey Gap"-une contribution à l'histoire de la végétation au Sud-Bénin et Sud-ouest du Nigeria. *Berichte des Frankfurter Sonderforschungsbereiches* 268, 14, 237-251.
- Banta, J. A., Ehrenreich, I. M., Gerard, S., Chou, L., Wilczek, A., Schmitt, J., Kover, P. X., & Purugganan, M. D. (2012). Climate envelope modelling reveals intraspecific relationships among flowering phenology, niche breadth and potential range size in *Arabidopsis thaliana*. *Ecology letters*, 15(8), 769-777.
- Benito Garzón, M., Robson, T. M., & Hampe, A. (2019). Δ Trait SDMs : Species distribution models that account for local adaptation and phenotypic plasticity. *New Phytologist*, 222(4), 1757-1765.
- Bocedi, G., Atkins, K. E., Liao, J., Henry, R. C., Travis, J. M., & Hellmann, J. J. (2013). Effects of local adaptation and interspecific competition on species' responses to climate change. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1297(1), 83-97.
- Broennimann, O., Di Cola, V., Petitpierre, B., Breiner, F., Scherrer, D., Manuela, Da., Randin, C., Engler, R., Hordijk, W., & Mod, H. (2014). Package 'ecospat'. *WWW document*] URL <https://cran.r-project.org/web/packages/ecospat/index.html> [accessed 10 October 2014].
- Broennimann, O., Treier, U. A., Müller-Schärer, H., Thuiller, W., Peterson, A., & Guisan, A. (2007). Evidence of climatic niche shift during biological invasion. *Ecology letters*, 10(8), 701-709.
- Bush, A., Catullo, R. A., Mokany, K., Thornhill, A. H., Miller, J. T., & Ferrier, S. (2018). Truncation of thermal tolerance niches among Australian plants. *Global Ecology and Biogeography*, 27(1), 22-31.
- Cavin, A.-L. (2007). *Contribution à la connaissance taxonomique et chimique de fruits africains du genre "Detarium"(Fabaceae-Caesalpinioideae): "D. microcarpum" Guill. Et Perr. Et des formes comestibles et toxiques de "D. senegalense" JF Gmel.*
- Clausen, J., Keck, D. D., & Hiesey, W. M. (1940). Experimental studies on the nature of species. I. Effect of varied environments on western North American plants. *Experimental studies on the nature of species. I. Effect of varied environments on western North American plants.*, 520.
- Coyne, J. A., & Orr, H. A. (2004). *Speciation* (Vol. 37). Sinauer Associates Sunderland, MA.
- Eckert, A. J., Bower, A. D., Wegrzyn, J. L., Pande, B., Jermstad, K. D., Krutovsky, K. V., St. Clair, J. B., & Neale, D. B. (2009). Association genetics of coastal Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii* var. *Menziesii*, Pinaceae). I. Cold-hardiness related traits. *Genetics*, 182(4), 1289-1302.
- Elith, J., H. Graham*, C., P. Anderson, R., Dudík, M., Ferrier, S., Guisan, A., J. Hijmans, R., Huettmann, F., R. Leathwick, J., & Lehmann, A. (2006). Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, 29(2), 129-151.
- Fournier-Level, A., Korte, A., Cooper, M. D., Nordborg, M., Schmitt, J., & Wilczek, A. M. (2011). A map of local adaptation in *Arabidopsis thaliana*. *Science*, 334(6052), 86-89.
- Franklin, J. (2010). *Mapping species distributions : Spatial inference and prediction*. Cambridge University Press.
- Gotelli, N. J., & Stanton-Geddes, J. (2015). Climate change, genetic markers and species distribution modelling. *Journal of Biogeography*, 42(9), 1577-1585.
- Hällfors, M. H., Liao, J., Dzurisin, J., Grundel, R., Hyvärinen, M., Towle, K., Wu, G. C., & Hellmann, J. J. (2016). Addressing potential local adaptation in species distribution models : Implications for conservation under climate change. *Ecological Applications*, 26(4), 1154-1169.
- Hijmans, R. J. (2021). *raster : Geographic Data Analysis and Modeling* (R Package version 3.4-13) [Computer software].
- Hijmans, R. J., Phillips, S., Leathwick, J., & Elith, J. (2017). dismo : Species distribution modeling. *R package version, 1*(4), 1-1.
- Houénon, G. H. A., Djossou, A. J., Kouhinkpo, E. Y., Salako, K. V., Tchobo, F. P., Adomou, A. C., & Yédomonhan, H. (2021). Parataxonomy, perceived dynamics and diversity of uses of two *Detarium* species in Benin (West Africa). *Genetic Resources and Crop Evolution*, 1-28.
- Hutchinson, G. (1957). Concluding remarks cold spring harbor symposia on quantitative biology, 22 : 415-427. *GS SEARCH*.
- INSAE. (2016). Cahier des villages et quartiers de ville du département du Borgou (RGPH4, 2013). 29 p.
- Janzen, D. H. (1967). Why mountain passes are higher in the tropics. *The American Naturalist*, 101(919), 233-249.
- Kassambara, A., Mundt, F. (2020). factoextra: Extract and Visualize the Results of Multivariate Data Analyses. R package version 1.0.7. <https://CRAN.R-project.org/package=factoextra>
- Kellermann, V., Loeschcke, V., Hoffmann, A. A., Kristensen, T. N., Fløjgaard, C., David, J. R., Svenning,

- J., & **Overgaard**, J. (2012). Phylogenetic constraints in key functional traits behind species' climate niches: patterns of desiccation and cold resistance across 95 *Drosophila* species. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 66(11), 3377-3389.
- Komori**, O., **Eguchi**, S., **Saigusa**, Y., **Kusumoto**, B., & **Kubota**, Y. (2020). Sampling bias correction in species distribution models by quasi-linear Poisson point process. *Ecological Informatics*, 55, 101015.
- Kouyaté**, A. M., & **Lamien**, N. (2011). *Sweet deatar (Detarium microcarpum)*.
- Kouyaté**, A. M., & **Van Damme**, P. (2002). Caractères morphologiques de *Detarium microcarpum* Guill. Et Perr. Au sud du Mali. *Fruits*, 57(4), 231-238.
- Kozak**, K. H., & **Wiens**, J. J. (2010). Niche conservatism drives elevational diversity patterns in Appalachian salamanders. *The American Naturalist*, 176(1), 40-54.
- Lascoux**, M., **Glémin**, S., & **Savolainen**, O. (2016). Local adaptation in plants. *eLS*, 1-7.
- Le**, S., **Josse** J., **Husson** F. (2008). FactoMineR: An R Package for Multivariate Analysis. *Journal of Statistical Software*, 25(1), 1-18. 10.18637/jss.v025.i01
- Li**, Q., **Grossenbacher**, D. L., & **Angert**, A. L. (2018). The effect of range overlap on ecological niche divergence depends on spatial scale in monkeyflowers. *Evolution*, 72(10), 2100-2113.
- McCormack**, J. E., **Zellmer**, A. J., & **Knowles**, L. L. (2010). Does niche divergence accompany allopatric divergence in *Aphelocoma* jays as predicted under ecological speciation?: Insights from tests with niche models. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 64(5), 1231-1244.
- Merow**, C., **Smith**, M. J., & **Silander Jr**, J. A. (2013). A practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: What it does, and why inputs and settings matter. *Ecography*, 36(10), 1058-1069.
- Moran**, E. V. (2020). Simulating the effects of local adaptation and life history on the ability of plants to track climate shifts. *AoB Plants*, 12(1), plaa008.
- Niculescu**, V. (1973). La spéciation sympatrique et allopatrique chez les Lépidoptères. *Publications de la Société Linnéenne de Lyon*, 42(10), 49-57.
- Pauls**, S. U., **Nowak**, C., **Bálint**, M., & **Pfenninger**, M. (2013). The impact of global climate change on genetic diversity within populations and species. *Molecular ecology*, 22(4), 925-946.
- Pearman**, P. B., **Guisan**, A., **Broennimann**, O., & **Randin**, C. F. (2008). Niche dynamics in space and time. *Trends in ecology & evolution*, 23(3), 149-158.
- Peterson**, Andrew Townsend, **Soberón**, J., & **Sánchez-Cordero**, V. (1999). Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science*, 285(5431), 1265-1267.
- Peterson**, M. L., **Doak**, D. F., & **Morris**, W. F. (2019). Incorporating local adaptation into forecasts of species' distribution and abundance under climate change. *Global Change Biology*, 25(3), 775-793.
- Phillips**, S. J., **Anderson**, R. P., & **Schapire**, R. E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological modelling*, 190(3-4), 231-259.
- Platts**, P., **Omeny**, P., & **Marchant**, R. (2015). *AFRICLIM 3.0: High-resolution ensemble climate projections for Africa, figshare:Dataset*.
- Porfirio**, L. L., **Harris**, R. M., **Lefroy**, E. C., **Hugh**, S., **Gould**, S. F., **Lee**, G., **Bindoff**, N. L., & **Mackey**, B. (2014). Improving the use of species distribution models in conservation planning and management under climate change. *PLoS One*, 9(11), e113749.
- Schemske**, D. W. (2010). Adaptation and the origin of species. *The American Naturalist*, 176(S1), S4-S25.
- Schoener**, T. W. (1968). *Anolis* lizards of Bimini: Resource partitioning in a complex fauna. *Ecology*, 49, 704-726.
- Sinadouwirou** T.A., **Dicko** A., **Assede** E., **Biaou** S.S.H. and **Natta** K.A. (2022). Traditional uses of *Detarium microcarpum* Guill. & Perr. (Fabaceae) and potential for its valorization as fuelwood. *Int. Jour. Bio.Chem.Sci.* 16(4). Pp: 1434-1447.
- Smith**, A. B., **Godsoe**, W., **Rodríguez-Sánchez**, F., **Wang**, H.-H., & **Warren**, D. (2019). Niche estimation above and below the species level. *Trends in Ecology & Evolution*, 34(3), 260-273.
- Solarik**, K. A., **Messier**, C., **Ouimet**, R., **Bergeron**, Y., & **Gravel**, D. (2018). Local adaptation of trees at the range margins impacts range shifts in the face of climate change. *Global Ecology and Biogeography*, 27(12), 1507-1519.
- Szivák**, I., **Mikes**, T., **Szalontai**, B., **Kučinić**, M., **Vučković**, I., **Vadkert**, E., **Kisfali**, P., **Pauls**, S. U., & **Bálint**, M. (2017). Ecological divergence of *Chaetopteryx rugulosa* species complex (Insecta, Trichoptera) linked to climatic niche diversification. *Hydrobiologia*, 794(1), 31-47.
- Tente**, B. (2010). Milieu Biophysique: Caractéristiques climatiques. In *Atlas de biodiversité e l'Afrique de l'ouest, Tome I Bénin*. (Brice sinsin&Dorothea Kampmann, p. 760).
- Valladares**, F., **Matesanz**, S., **Guilhaumon**, F., **Araújo**, M. B., **Balaguer**, L., **Benito-Garzón**, M., **Cornwell**, W., **Gianoli**, E., **van Kleunen**, M., & **Naya**, D. E. (2014). The effects of phenotypic plasticity and local adaptation on forecasts of species range shifts under climate change. *Ecology letters*, 17(11), 1351-1364.
- Van der Vaart**, A. W. (1998). *Asymptotic statistics* (Vol. 3). Cambridge university press.
- Velazco**, S.J.E., **Ribeiro**, B.R., **Laureto**, L.M.O., & **Júnior**, P. D. M. (2020). Overprediction of species distribution models in conservation planning: A still neglected issue with strong effects. *Biological Conservation*, 252, 108822.

- Ward**, J. H. (1963). Hierarchical grouping to optimize an objective function. *Journal of the American statistical association*, 58(301), 236-244.
- Warren**, D. L., **Glor**, R. E., & **Turelli**, M. (2008). Environmental niche equivalency versus conservatism: Quantitative approaches to niche evolution. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 62(11), 2868-2883.
- Warren**, D. L., **Glor**, R. E., & **Turelli**, M. (2010). ENMTools: A toolbox for comparative studies of environmental niche models. *Ecography*, 33(3), 607-611.
- Watling**, J. I., **Brandt**, L. A., **Bucklin**, D. N., **Fujisaki**, I., **Mazzotti**, F. J., **Romanach**, S. S., & **Speroterra**, C. (2015). Performance metrics and variance partitioning reveal sources of uncertainty in species distribution models. *Ecological Modelling*, 309, 48-59.
- Wiens**, J. J., **Ackerly**, D. D., **Allen**, A. P., **Anacker**, B. L., **Buckley**, L. B., **Cornell**, H. V., **Damschen**, E. I., **Jonathan Davies**, T., **Grytnes**, J., & **Harrison**, S. P. (2010). Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology letters*, 13(10), 1310-1324.
- Wiens**, J. J., & **Graham**, C. H. (2005). Niche conservatism: Integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 36, 519-539.
- Yannic**, G., **Pellissier**, L., **Ortego**, J., **Lecomte**, N., **Couturier**, S., **Cuyler**, C., **Dussault**, C., **Hundertmark**, K. J., **Irvine**, R. J., & **Jenkins**, D. A. (2014). Genetic diversity in caribou linked to past and future climate change. *Nature Climate Change*, 4(2), 132-137.