



Universiteit  
Leiden  
The Netherlands

## Phenotypic plasticity and genetic adaptation of plant functional traits on global scales

Zhou, J.

### Citation

Zhou, J. (2024, September 4). *Phenotypic plasticity and genetic adaptation of plant functional traits on global scales*. Retrieved from <https://hdl.handle.net/1887/4054901>

Version: Publisher's Version

License: [Licence agreement concerning inclusion of doctoral thesis in the Institutional Repository of the University of Leiden](#)

Downloaded from: <https://hdl.handle.net/1887/4054901>

**Note:** To cite this publication please use the final published version (if applicable).

## Samenvatting

De afgelopen twee decennia is op-eigenschappen-gebaseerde ecologie (de zgn. *trait-based ecology*) een populaire subdiscipline binnen de plantencologie en richt zich op het bestuderen van functionele eigenschappen van planten in plaats van op soortidentiteit om te begrijpen hoe planten interacteren met de omgeving en andere organismen. Functionele eigenschappen van planten worden gedefinieerd als de morfologische, fysiologische en fenologische kenmerken van organismen die de fitheid van planten indirect beïnvloeden via hun effecten op de individuele prestaties - groei, voortplanting en overleving. De variatie in functionele eigenschappen van planten tussen organismen, ook wel gedefinieerd als de functionele planten diversiteit, wordt verondersteld de reacties van de levensgemeenschap op abiotische en biotische omstandigheden te weerspiegelen. Het begrijpen waarom en hoe planten hun eigenschappen variëren, in de context van klimaatverandering, is van groot belang voor plantencologen.

In hoofdstuk 1 introduceerde ik het belang van plantenbiodiversiteit, en met name van functionele diversiteit, voor het handhaven van de stabiliteit van ecosystemen onder de dreiging van klimaatverandering. Vervolgens bekeek ik de huidige kennis over het begrip van functionele diversiteit. Dit omvatte de concepten van habitat filtering en de limiterende gelijkenis die als hypothesen naar voren zijn gebracht om de mechanismen te verklaren die leiden tot bepaalde samenstellingen van levensgemeenschappen. Deze mechanismen worden verondersteld te leiden in bepaalde assen van variatie in planteneigenschappen zoals het blad economische spectrum (*Leaf Economics Spectrum*; LES), dat is voorgesteld om plantenstrategieën te begrijpen vanuit het perspectief van verschillende koolstofhuishoudingen in planten. Deze theorieën en patronen zijn echter allemaal gebaseerd op interspecifieke variatie in eigenschappen, die puur is gebaseerd op gemiddelde waarden per plantensoort voor elke eigenschap. Deze schattingen zijn verre van representatief voor de werkelijke variatie in planteneigenschappen. In het afgelopen decennium is in een toenemend aantal studies benadrukt dat intraspecifieke eigenschapsvariatie (*Intraspecific Trait Variation*; ITV) een belangrijke en niet te negeren bijdrage is van functionele diversiteit. Het proefschrift richt zich op kennislacunes in relatie tot de ITV. De overkoepelende onderzoeksvraag is of de patronen van ITV lijken op die van interspecifieke variatie en wat de algemene sturende factoren van ITV zijn. Daarom was dit proefschrift gericht op het onderzoeken van de wereldwijde patronen en sturende factoren van

de twee componenten van ITV, respectievelijk fenotypische plasticiteit en genetische aanpassing, om ons begrip van plantenstrategieën in relatie tot klimaatverandering te vergroten.

In hoofdstuk 2 heb ik geëvalueerd of de algemeen gerapporteerde relaties tussen planteneigenschappen tussen soorten, zoals weerspiegeld in het planten economisch spectrum (PES), een weerspiegeling zijn van de werkelijke plantenstrategieën. Ik stelde een nieuw conceptueel kader voor dat ons in staat stelde om verschillende mechanismen te onderscheiden die leiden tot de relaties tussen planteneigenschappen tussen soorten. Op basis van onze wereldwijde ITV-database, vergeleek ik de richting en sterkte van intraspecifieke variatie in planteneigenschappen versus de interspecifieke variatie in planteneigenschappen. Ik ontdekte dat over het algemeen, in vergelijking met tussen soorten, de relaties tussen eigenschappen binnen soorten veel zwakker waren of volledig verdwenen. Bijna alleen binnen de eigenschappen gerelateerd aan het LES werden de relaties tussen soorten ook vertaald in positieve relaties binnen soorten, wat suggereert dat deze eigenschappen plantenstrategieën kunnen vertegenwoordigen. Deze studie verdiept ons begrip van algemene plantenstrategieën en impliceert dat we rekening moeten houden met de mogelijke ontkoppeling van die relaties tussen planteneigenschappen, omdat die worden veroorzaakt door het gelijktijdig variëren van verschillende sturende factoren (ipv door een werkelijke plantenstrategie), bij het maken van modelprojecties van het functioneren van toekomstige ecosystemen.

In hoofdstuk 3 heb ik getracht de algemene sturende factoren van intraspecifieke eigenschaftsvariatie te beoordelen. In het bijzonder heb ik geanalyseerd of soortskenners, omgevingsomstandigheden en biotische interacties gerelateerd zijn aan ITV op wereldschaal. Ik gebruikte de groeivorm als onze proxy voor de strategie voor de levenscyclus van soorten, de alfa-nichepositie van de soort ( $\alpha_i$ ) berekend op basis van de analyse van gradiënten in de waarden van planteneigenschappen als onze proxy van de biotische interactie, de bèta-nichepositie van de soort  $\beta_i$  en de nichebreedte van de soort  $R_i$  berekend op basis van de analyse van gradiënten in de waarden van planteneigenschappen als onze proxies van de omgevingscondities en de positie van een soort in de C-, S-, R-driehoek als onze proxy van de omgeving en de biotische interacties. Vervolgens heb ik meerdere statistische methoden toegepast om te testen welke proxy gerelateerd was aan ITV. Ik ontdekte dat verschillende eigenschappen verschillende sturende factoren hadden, wat impliceert dat de drijfveren van ITV eigenschap-specifiek waren. Hoewel ik geen algemene sturende factor voor ITV vond, vond ik

toch enige orde in die afwijkende patronen: De LES kenmerken waren meer gerelateerd aan omgevingsomstandigheden terwijl eigenschappen gerelateerd aan de bladmorphologie meer gerelateerd waren aan biotische interacties. Groottegerelateerde eigenschappen waren verbonden aan zowel abiotische als biotische omstandigheden. Deze patronen rechtvaardigen verder onderzoek naar waarom bepaalde clusters van eigenschappen vergelijkbare sturende factoren van intraspecifieke eigenschapsvariatie lijken te hebben.

Voor hoofdstuk 4 heb ik een meta-analyse uitgevoerd om patronen in de snelheid waarin soorten zich genetisch aanpassen te onderzoeken en te beoordelen hoe deze snelheden verschillen tussen plantensoortengroepen, groeivormen en eigenschapstypen, met behulp van onze nieuw samengestelde database van de genetische adaptatie van functionele eigenschappen van planten. Deze database richt zich specifiek op genetische adaptatie, onafhankelijk van fenotypische plasticiteit. De resultaten tonen aan dat planten zich het snelst aanpassen in de eerste jaren nadat ze in een nieuwe omgeving zijn terecht gekomen, maar deze snelheden vertragen daarna. Over het algemeen hebben struiken een hogere aanpassingssnelheid dan bomen, wat struiken een aanpassingsvoordeel geeft ten opzichte van bomen. Verschillende aanpassingssnelheden tussen groeivormen, levenscycli, fylogenetische groepen en eigenschapstypen suggereren een belangrijk aanvullend mechanisme via welke klimaatverandering de samenstelling van een levensgemeenschap kan beïnvloeden. Deze studie verbetert ons begrip over hoe planten zich aanpassen aan nieuwe omgevingen en heeft belangrijke implicaties voor de bescherming van de soortsgroepen met lagere genetische aanpassingssnelheden.

In hoofdstuk 5 onderzocht ik de individuele en de gecombineerde patronen van plasticiteit en genetische adaptatie voor verschillende groeivormen en biomen op wereldschaal, gebaseerd op onze wereldwijde ITV- en genetische adaptatiedatabases. Ik ontdekte dat plasticiteit, genetische adaptatie en veerkracht verschilden per groeivorm en bioom en deze patronen verschilden ook per eigenschap. Ik heb aangetoond dat kruiden over het algemeen een lager aanpassingsvermogen hebben dan struiken en bomen, wat het wereldwijd oprukken van struiken en de verschuiving van de boomgrens kan verklaren. Ik merkte ook op dat variatie in genetische adaptatie tussen biomen verband kan houden met variaties in de vochtigheid van het klimaat, terwijl de variatie in plasticiteit tussen biomen verband kan houden met continentaliteit. Ik ontdekte dat biomen zoals de tropische savanne met droge winters en het koude semi-aride bioom te maken hebben met een

sneller veranderend klimaat, terwijl ze een relatief laag aanpassingsvermogen hebben. Dit impliceert dat deze biomen het meest kwetsbaar kunnen zijn voor klimaatverandering. Dit is de eerste studie die de veerkracht tussen verschillende groeivormen en biomen kwantificeert en verdere studies zijn nodig om ons begrip van deze patronen te verfijnen.

In hoofdstuk 6 heb ik onze belangrijkste bevindingen samengevat en de wetenschappelijke implicaties ervan besproken. Onze eerste bijdrage aan de wetenschap is dat we ontdekten dat het plant economische spectrum (PES) dat tussen soorten is gevonden, niet binnen soorten bestaat, wat suggereert dat de PES in werkelijkheid geen generieke plantenstrategie vertegenwoordigt. Verdere analyse toonde ook aan dat de sturende factoren van intraspecifieke variatie eigenschap-specifiek waren, wat suggereert dat verschillende eigenschappen geen sterke gemeenschappelijke sturende factoren hebben en daarom waren de relaties tussen planteneigenschappen binnen soorten vrij zwak. Het verdwijnen van relaties tussen planteneigenschappen binnen soorten in vergelijking met die tussen soorten impliceert dat deze relaties tussen soorten waarschijnlijk werden aangedreven door gemeenschappelijke omgevingsfactoren. Daarom kunnen zij tussen soorten worden ontkoppeld indien deze milieufactoren in een toekomstig klimaat niet met elkaar samen voorkomen. Dit kan implicaties hebben voor vegetatiemodellering. Onze tweede bijdrage is dat we hebben aangetoond dat verschillende soorten variëren in hun fenotypische plasticiteit en in hun genetische adaptatie. De (verschillende) variatie in fenotypische plasticiteit en genetische adaptatie draagt bij aan een verschillend aanpassingsvermogen van soorten en geeft daarom vorm aan de verschillende patronen in veerkracht tussen groeivormen en biomen. We evalueerden ook kwalitatief de kwetsbaarheid van verschillende biomen voor klimaatverandering en bespraken de daaraan gerelateerde implicaties voor natuurbehoud. Daarna heb ik mogelijke richtingen voor toekomstig onderzoek aangegeven. Ik stelde een manier voor om fenotypische plasticiteit en genetische adaptatie volledig van elkaar te ontwarren in de intraspecifieke variatie in planteneigenschappen op soortsniveau. Dit zou een eerste stap kunnen zijn om uiteindelijk te voorspellen welke plantensoorten de winnaars en verliezers zullen zijn in het licht van klimaatverandering. Al met al ben ik van mening dat onze bevindingen ons begrip van algemene plantenstrategieën verdiepen en belangrijke implicaties hebben voor vegetatiemodellering en natuurbehoud.