

Compromis compétition-dispersion et coexistence dans les méta- communautés

Fabien LAROCHE (IRSTEA, Nogent-sur-V.)

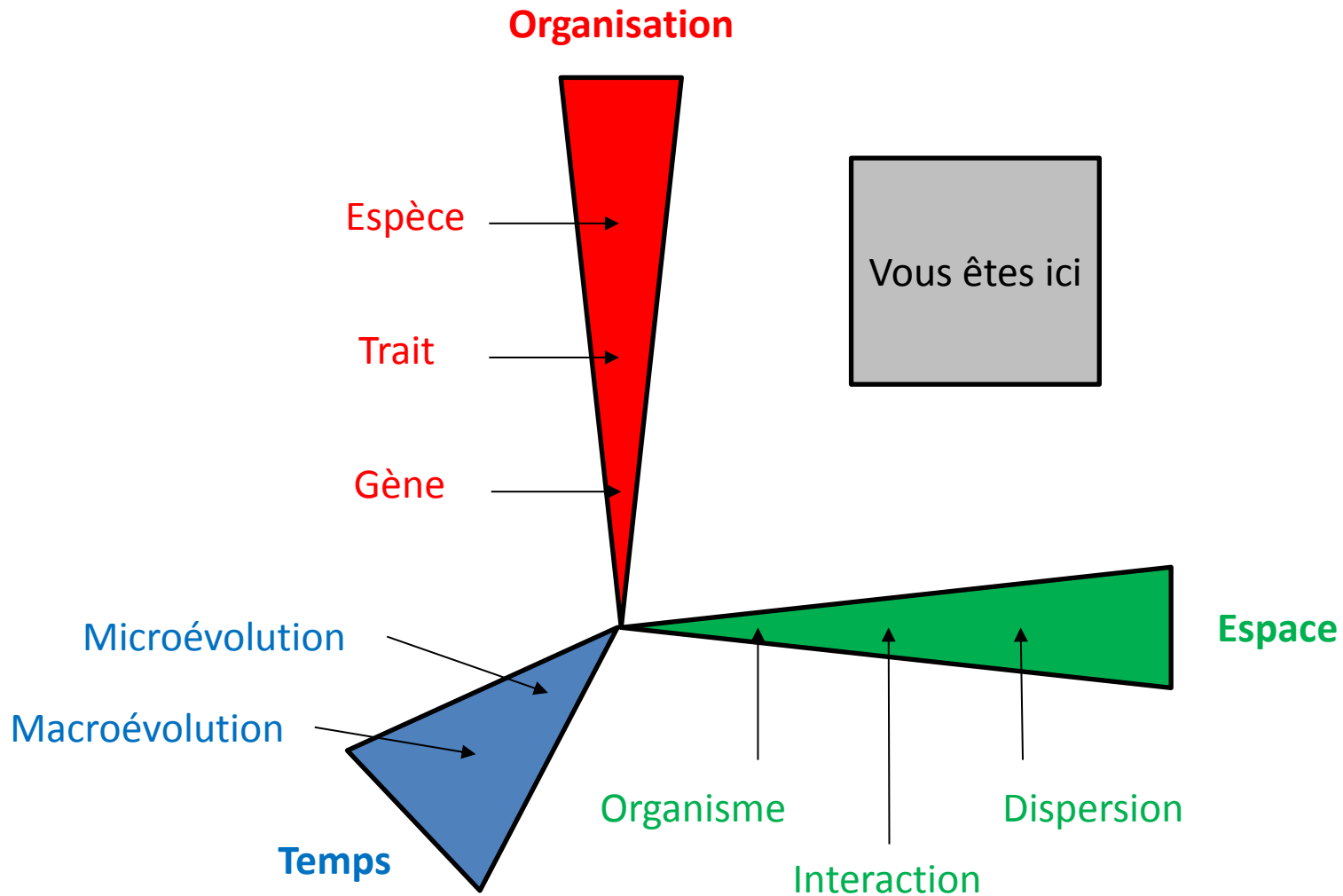
Journée de la chaire MMB - le 22 septembre 2016



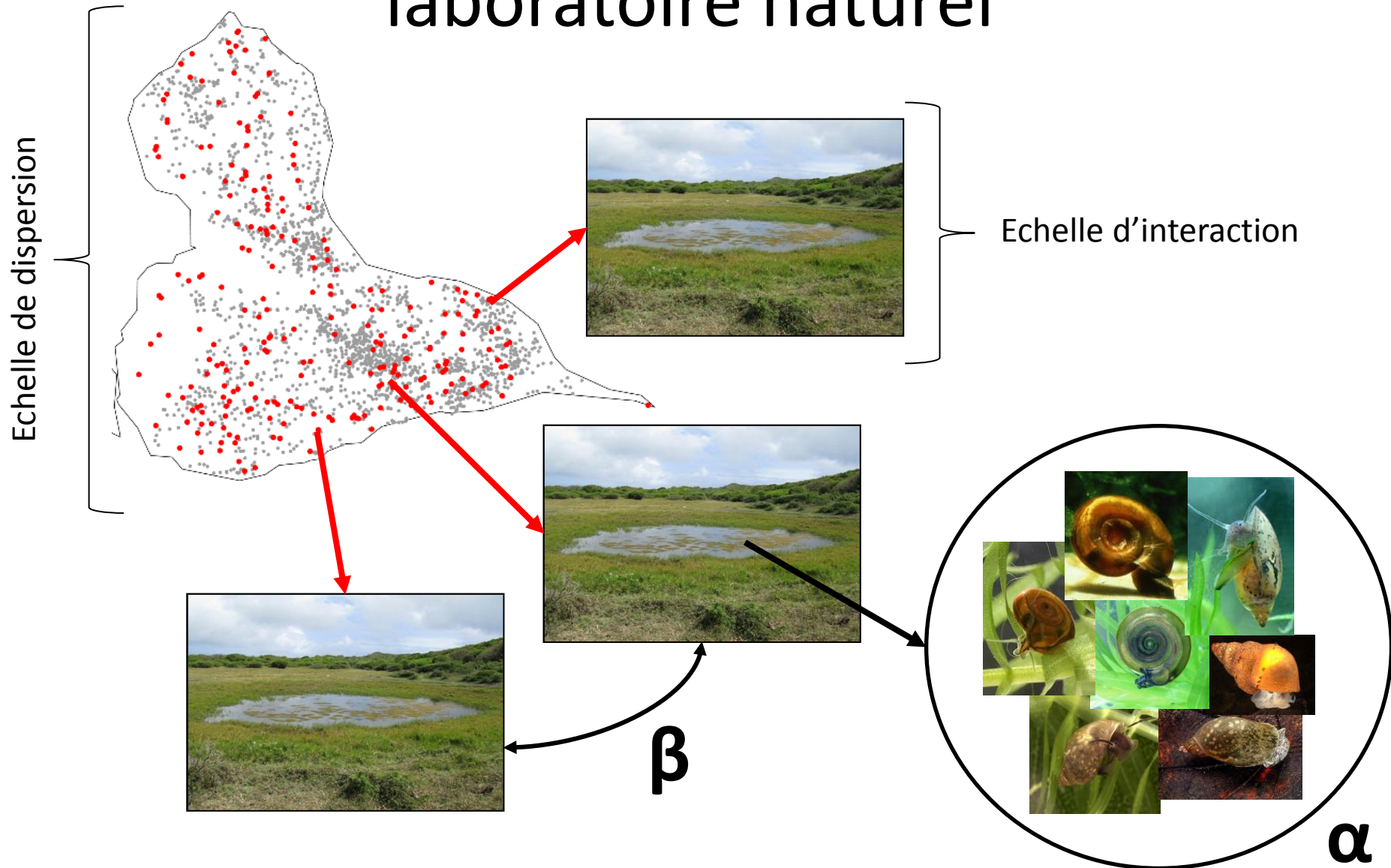
En collaboration avec:

- P. JARNE (CEFE, CNRS, Montpellier)
- F. MASSOL (GEPV, CNRS, Lille)
- T. PERROT (INRA, Dijon)

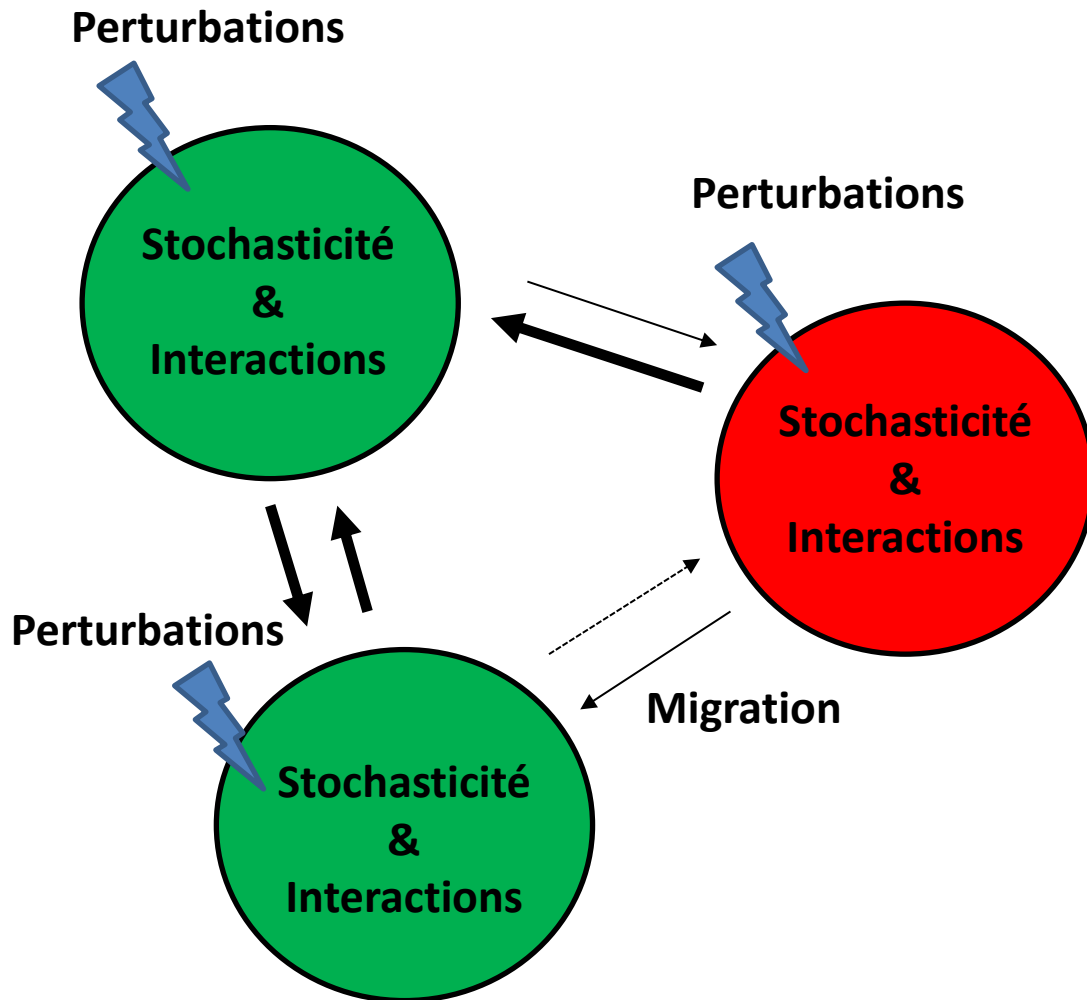
Biodiversité et échelles



Les habitats fragmentés: un laboratoire naturel



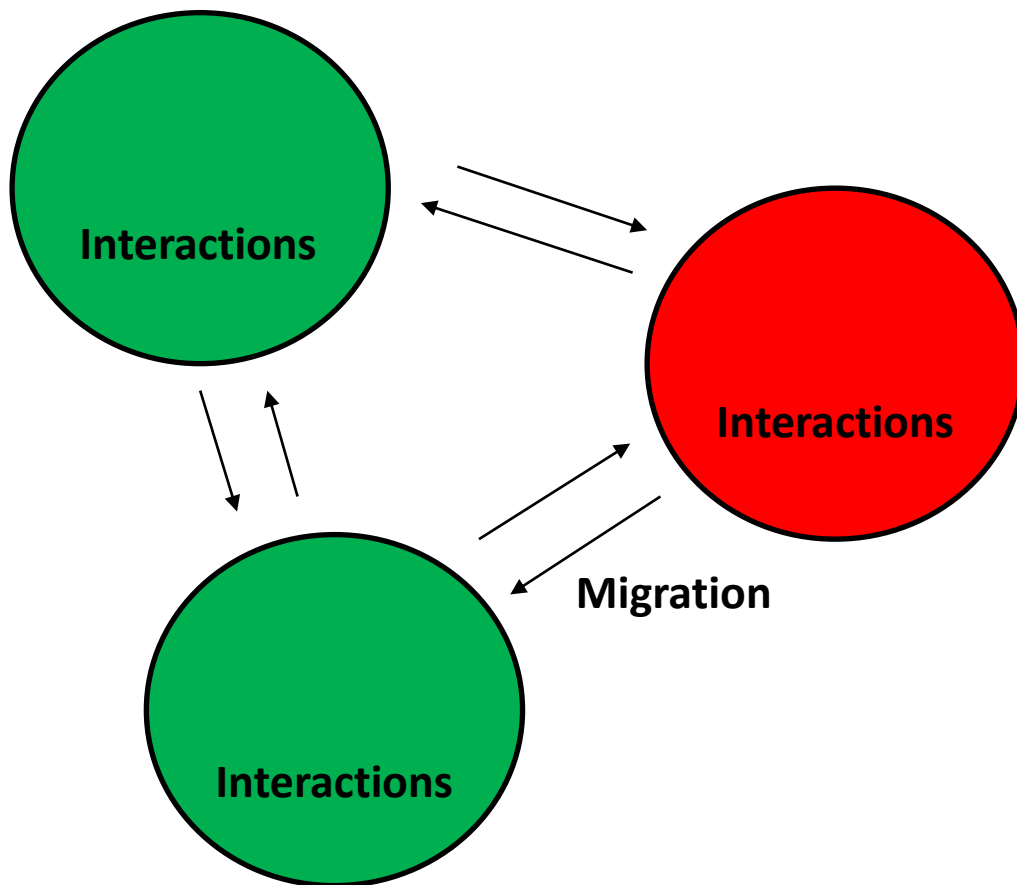
La théorie des métacommunautés



Différents programmes de recherche pondèrent différemment ces processus élémentaires:

- Filtrage d'espèces
- Effets de masses
- Neutralité
- Colonisation-extinction

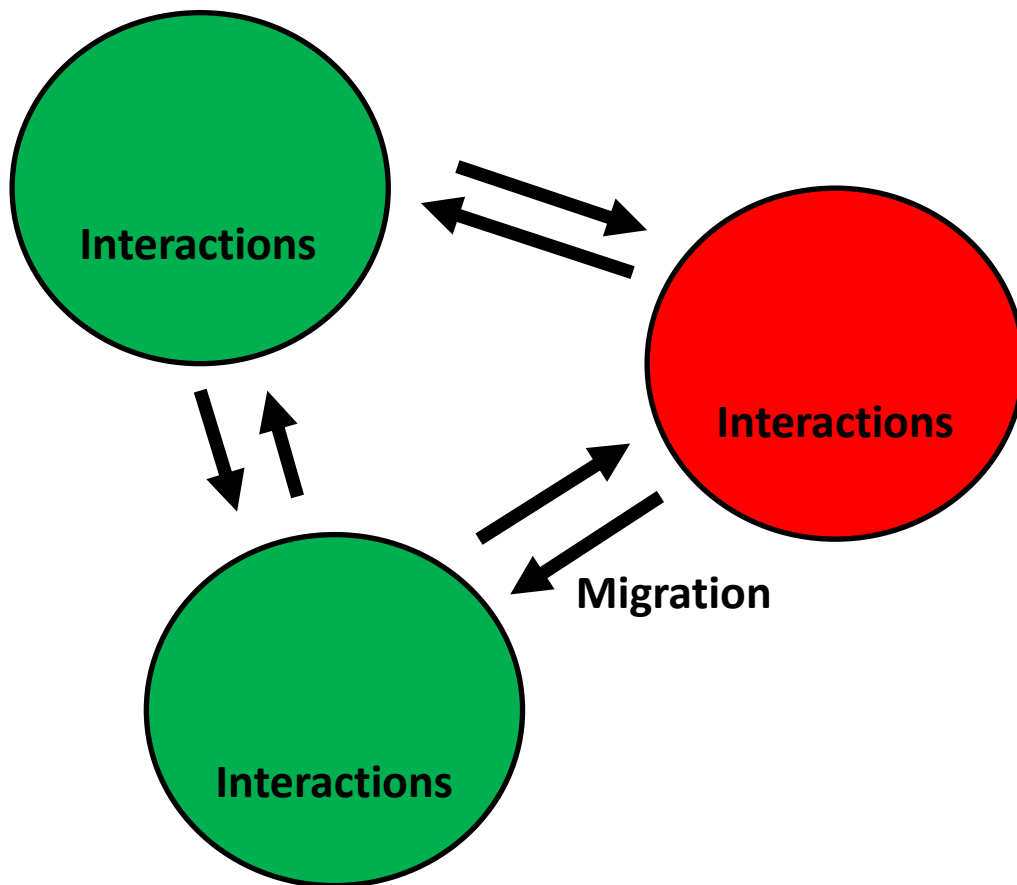
La théorie des métacommunautés



Différents programmes de recherche pondèrent différemment ces processus élémentaires:

- **Filtrage d'espèces**
- Effets de masses
- Neutralité
- Colonisation-extinction

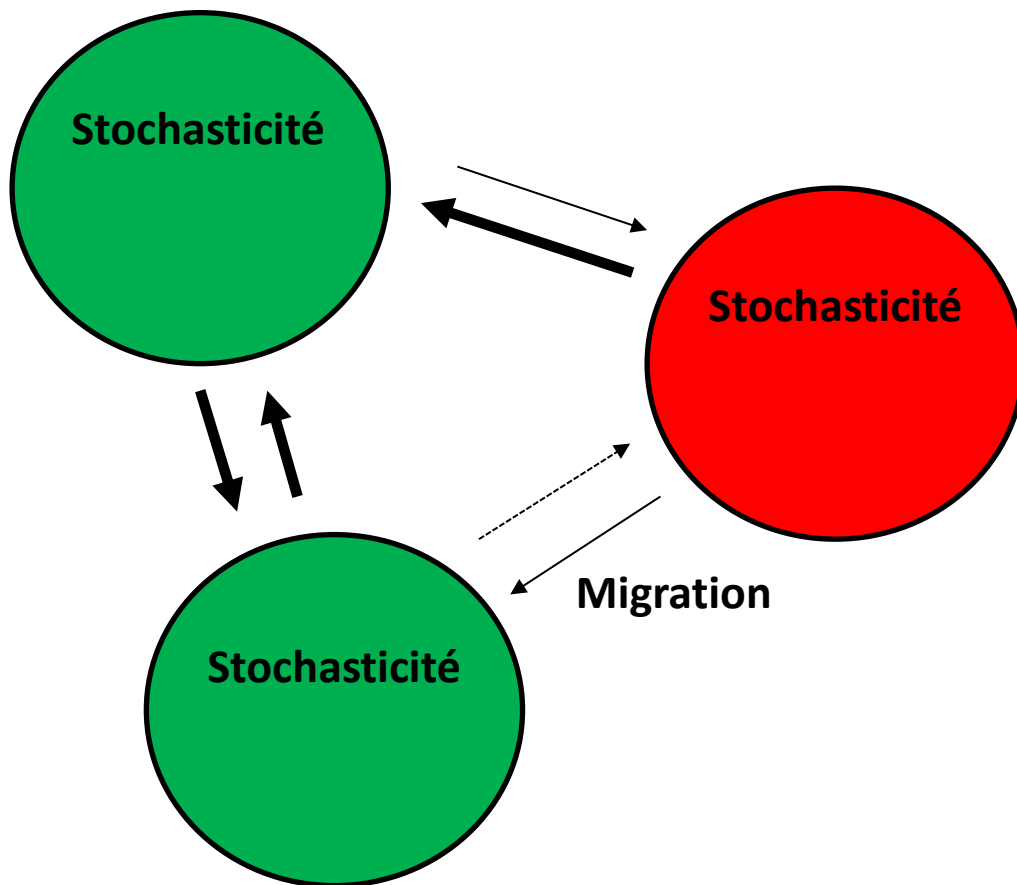
La théorie des métacommunautés



Différents programmes de recherche pondèrent différemment ces processus élémentaires:

- Filtrage d'espèces
- **Effets de masses**
- Neutralité
- Colonisation-extinction

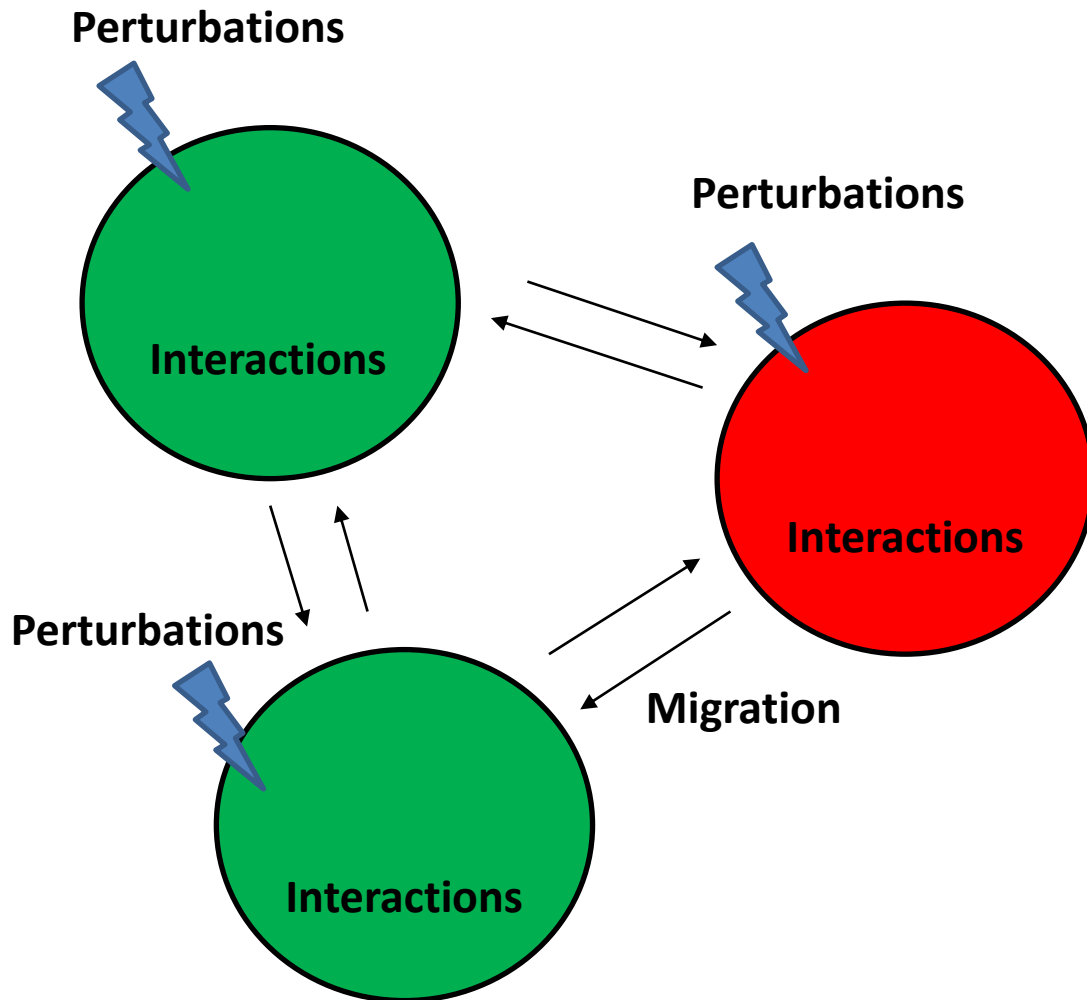
La théorie des métacommunautés



Différents programmes de recherche pondèrent différemment ces processus élémentaires:

- Filtrage d'espèces
- Effets de masses
- **Neutralité**
- Colonisation-extinction

La théorie des métacommunautés



Différents programmes de recherche pondèrent différemment ces processus élémentaires:

- Filtrage d'espèces
- Effets de masses
- Neutralité
- **Colonisation-extinction**

Un compromis entre capacité de colonisation et capacité de compétition permet la coexistence d'espèces

Modéliser un compromis compétition-colonisation

Hiérarchie compétitive et dynamique des interactions rapide

→ Sites en permanence à un équilibre monospécifique

$$\dot{p}_i = p_i \left[c_i p_0 + \sum_{j>i} c_i p_j - \sum_{j=1}^{i-1} c_j p_j - e \right] \quad \text{Modèle de Hastings-Tilman}$$

p_i = proportion de sites occupés par l'espèce i

c_i = taux de colonisation par l'espèce i de sites vides (indice 0) ou occupés par des espèces moins compétitrices ($j>i$)

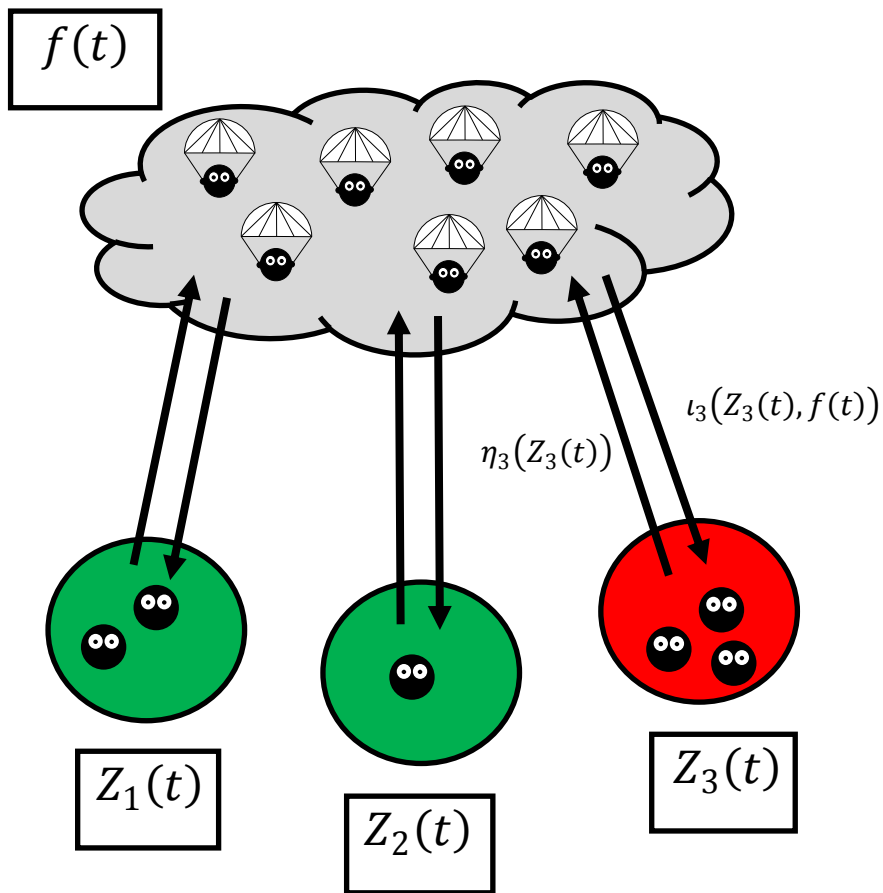
→ Potentiel de coexistence fort

→ Séparation des échelles = limite pour l'étude des diversités α et β

Modéliser dispersion et interactions sur les mêmes échelles de temps ?

MODELE INTERACTION-DISPERSION (ID)

Un modèle interactions-dispersion sur une seule échelle de temps



- $Z_i(t)$ = Processus markoviens indépendants (+ i. i. d. au sein d'un même type)

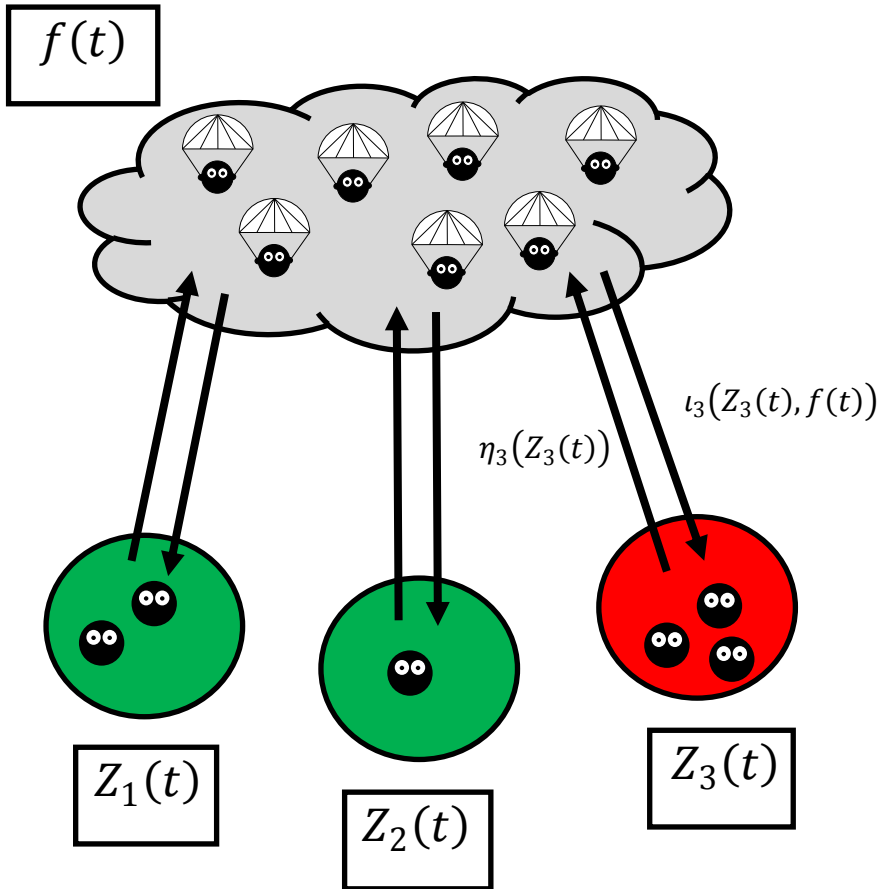
$$P_{i,n} = \mathbb{P}(Z_i(t) = n)$$

$$\frac{dP_{i,n}}{dt} = \mu_{i,n+1}P_{i,n+1} + \nu_{i,n-1}P_{i,n-1} - (\mu_{i,n} + \nu_{i,n})P_{i,n}$$

$$\mu_{i,n} = \mu_i(n) + \eta_i(n)$$

$$\nu_{i,n} = \nu_i(n) + \iota_i(n, f(t))$$

Un modèle interactions-dispersion sur une seule échelle de temps



- $Z_i(t)$ = Processus markoviens indépendants (+ i. i. d. au sein d'un même type)

$$P_{i,n} = \mathbb{P}(Z_i(t) = n)$$

$$\frac{dP_{i,n}}{dt} = \mu_{i,n+1}P_{i,n+1} + \nu_{i,n-1}P_{i,n-1} - (\mu_{i,n} + \nu_{i,n})P_{i,n}$$

$$\mu_{i,n} = \mu_i(n) + \eta_i(n)$$

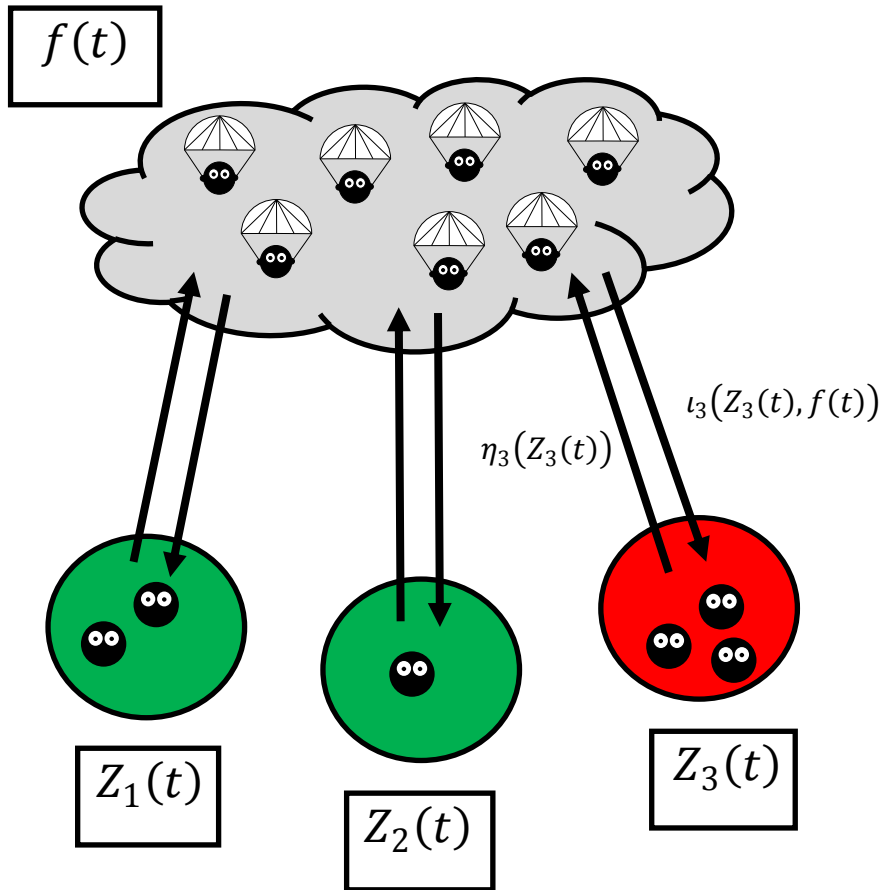
$$\nu_{i,n} = \nu_i(n) + \iota_i(n, f(t))$$

- $f(t)$ = Processus déterministe

$$\frac{df}{dt} = \mathbb{E}[\eta(Z(t))] - \mathbb{E}[\iota(Z(t), f(t))] - \mu_f f(t)$$

$$\mathbb{P}(Z(t) = n) = \sum_{typ} \pi_{typ} \mathbb{P}(Z_{typ}(t) = n)$$

Un modèle interactions-dispersion sur une seule échelle de temps



- $Z_i(t)$ = Processus markoviens indépendants (+ i. i. d. au sein d'un même type)

$$P_{i,n} = \mathbb{P}(Z_i(t) = n)$$

$$\frac{dP_{i,n}}{dt} = \mu_{i,n+1}P_{i,n+1} + \nu_{i,n-1}P_{i,n-1} - (\mu_{i,n} + \nu_{i,n})P_{i,n}$$

$$\mu_{i,n} = \mu_i(n) + \eta_i(n)$$

$$\nu_{i,n} = \nu_i(n) + \iota_i(n, f(t))$$

- $f(t)$ = Processus déterministe

$$\frac{df}{dt} = \mathbb{E}[\eta(Z(t))] - \mathbb{E}[\iota(Z(t), f(t))] - \mu_f f(t)$$

$$\mathbb{P}(Z(t) = n) = \sum_{typ} \pi_{typ} \mathbb{P}(Z_{typ}(t) = n)$$

$$P_{i,n,p}(t) = \mathbb{P}(Z_i(t) = n, W_i(t) = p)$$

Généralisation à plusieurs espèces:

$$\vec{f}(t) = (f_Z(t), f_W(t))$$

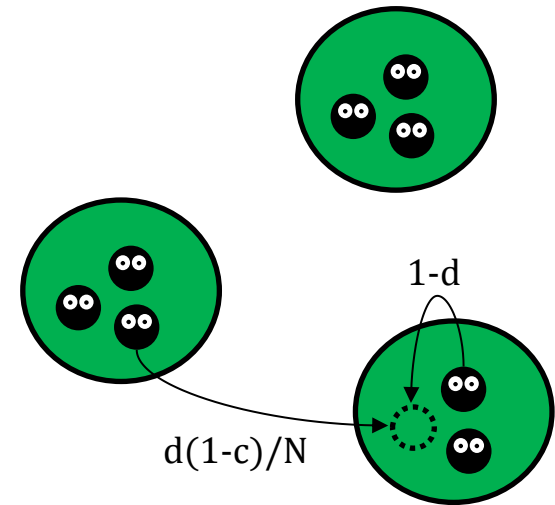
Exemple d'application au problème du compromis CD

Dynamique à une espèce

$$\mu_n = \mu n$$

$$v_n = v \left[\underbrace{(1-d)n}_{\text{Compromis CE}} + \underbrace{d(1-c)\mathbb{E}[Z(t)]}_{\text{Compromis CE}} \right] 1_{n < K}$$

Compromis CE



Hypothèse de saturation: $v \gg \mu$

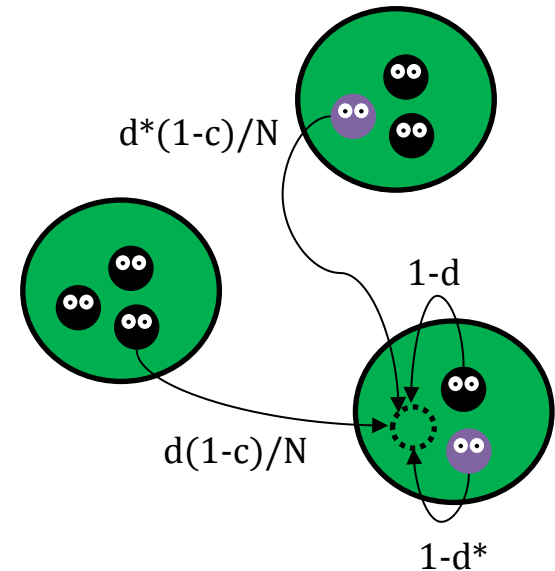
$$\rightarrow v_n = v[(1-d)n + d(1-c)K] 1_{n < K}$$

Exemple d'application au problème du compromis CD

Dynamique à deux espèces

$$\text{Esp. Z} \begin{cases} \mu_{i,n,n^*} = \mu n \\ \nu_{i,n,n^*} = \nu [(1-d)n + d(1-c)\mathbb{E}[Z(t)]] 1_{n+n^* < i} \end{cases}$$

$$\text{Esp. W} \begin{cases} \mu_{i,n,n^*}^* = \mu n^* \\ \nu_{i,n,n^*}^* = \nu [(1-d^*)n^* + d^*(1-c)\mathbb{E}[Z^*(t)]] 1_{n+n^* < i} \end{cases}$$



Hypothèse de saturation: $\nu \gg \mu$

$$\rightarrow \mathbb{E}[Z(t)] + \mathbb{E}[Z^*(t)] = K$$

Critère de coexistence à l'échelle méta

Deux espèces coexistent ssi chacune peut envahir le régime stationnaire monomorphe réalisé par l'autre

→ Etudier la stabilité des équilibres monomorphe de l'équation maîtresse

→ Calcul des parties réelles du spectre de la Jacobienne difficile

→ Un critère équivalent, formellement plus simple et biologiquement intuitif:

**W (dispersion d^*) envahit l'équilibre monomorphe de Z (dispersion d)
ssi $R_m(d^*, d) > 1$**

Où: $g(\varepsilon) = \mathbb{E}[\eta(W(\infty)) | f_Z(t) \equiv f_Z^{eq}, f_W(t) \equiv \varepsilon]$

$$R_m(d^*, d) = g'(0)$$

(Chesson 1984)

(Metz&Gyllenberg 2001)

(Massol 2009)

Exemple d'application au problème du compromis CD

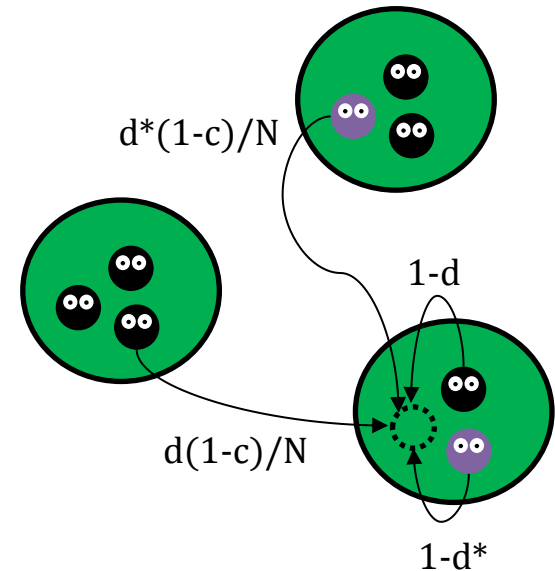
Invasion de l'espèce résidente

$$\mu_{n,n^*} = \mu n$$

$$\nu_{n,n^*} = \nu[(1-d)n + d(1-c)K]1_{n+n^* < K}$$

$$\mu_{n,n^*}^* = \mu n^*$$

$$\nu_{n,n^*}^* = \nu[(1-d^*)n^* + d^*(1-c)\varepsilon]1_{n+n^* < K}$$

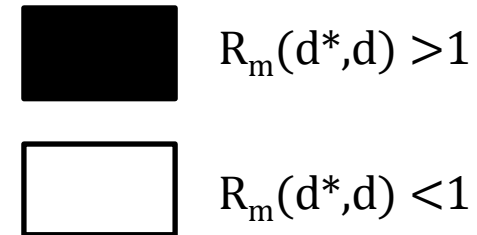
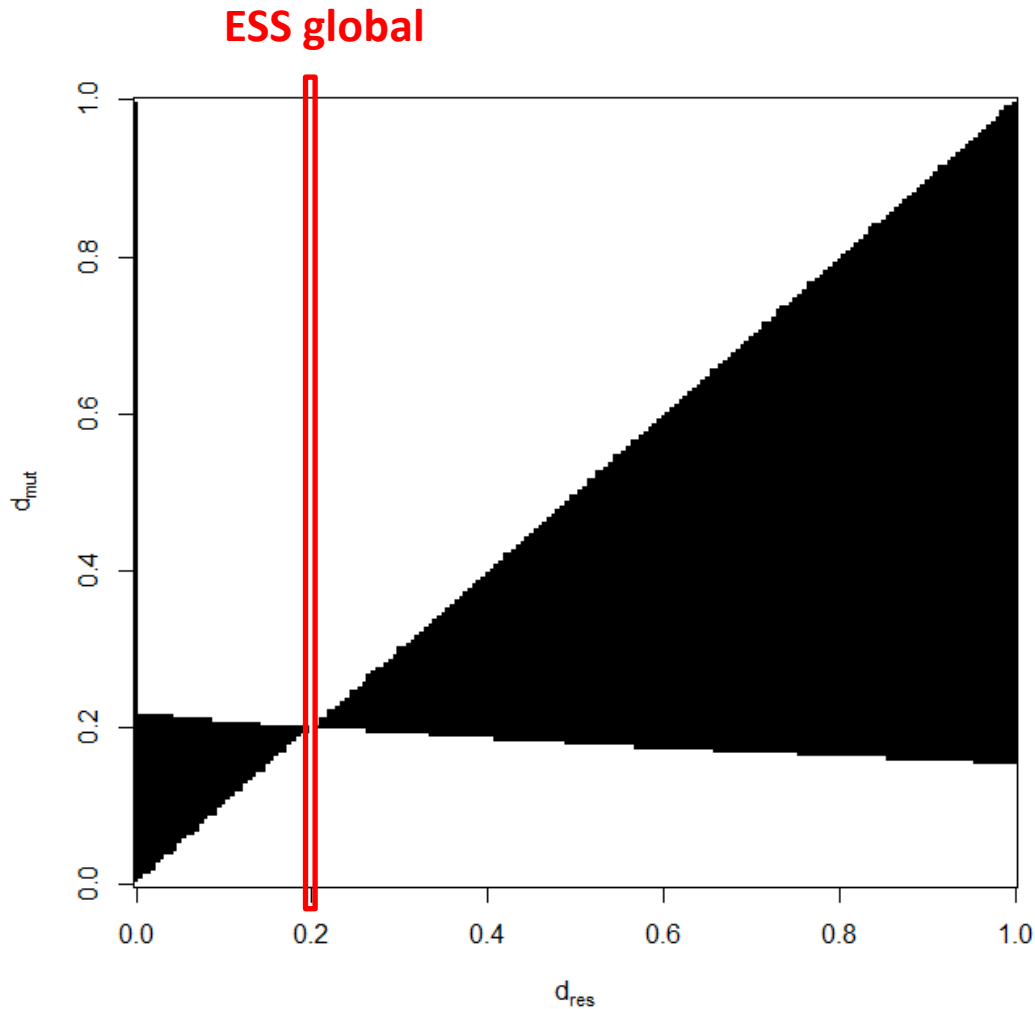


$$R_m(d^*, d) = \sum_{n=1}^K \underbrace{\left(\frac{1-d^*}{1-d}\right)^n}_{\text{sélection}} \left[\underbrace{\binom{K}{n} \frac{\left[\frac{d^*(1-c)}{1-d^*}(n-1)!\right] \left\langle \frac{d(1-c)K}{1-d} \right\rangle_{K-n}}{\left\langle \frac{d(1-c)K}{1-d} \right\rangle_K}}_{\text{migration-stochasticité}} \right]^n$$

sélection

migration-stochasticité

Coexistence dans le modèle-jouet



Existence d'un unique ESS local
(Massol 2010)

Exploration numérique
→ ESS toujours global

Pas de coexistence

Diagramme d'invasibilité
 $K=100, c=0.05$

Compétition entre apparentés

$$d_{ESS} = \min\left(1, \frac{1}{cK}\right) \quad (\text{Massol 2010})$$

L'ESS de dispersion décroît avec la taille des patchs

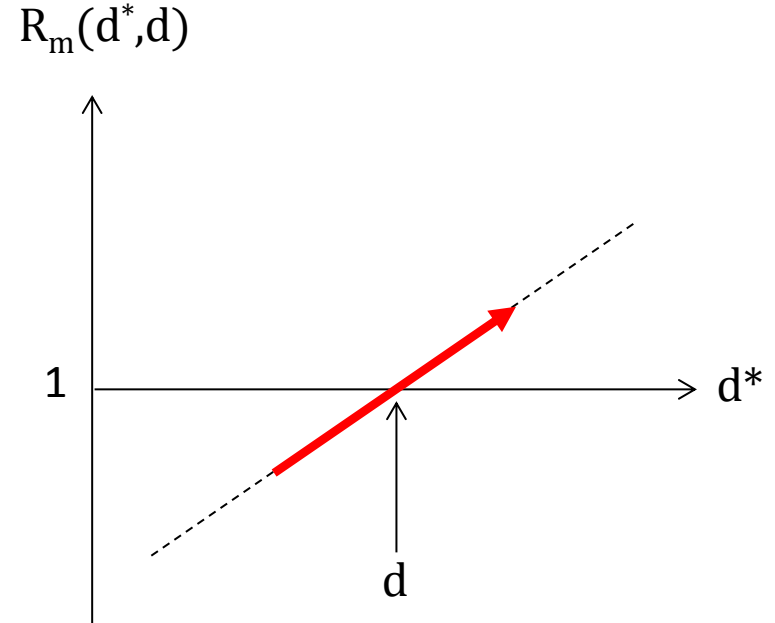
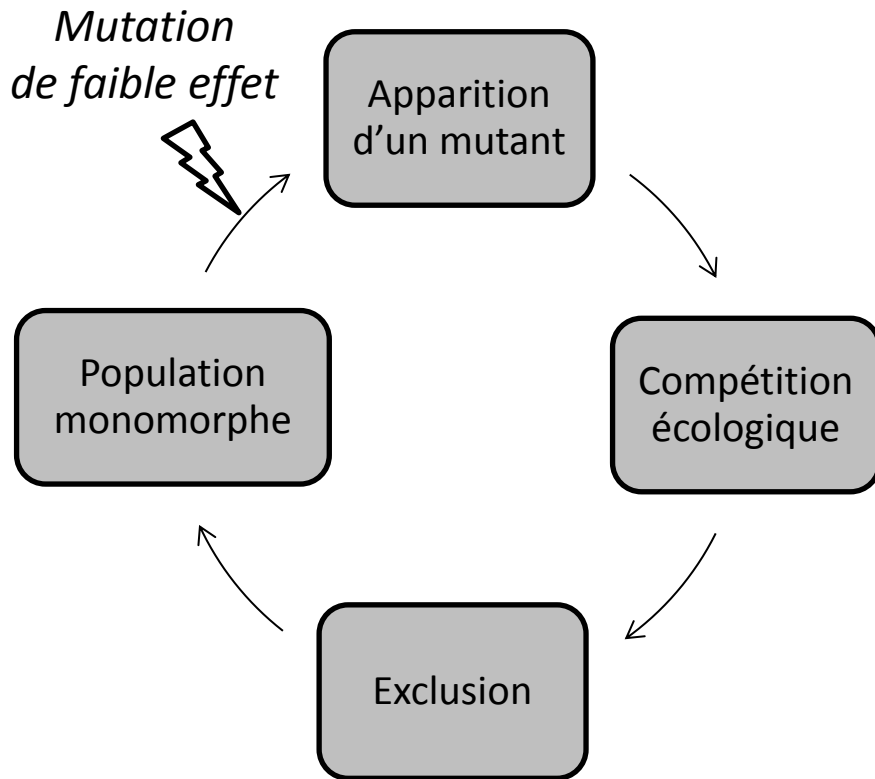
→ Effet de compétition entre apparentés (Hamilton et May 1977, Ajar 2003)

Idée: différentes tailles de patchs dans la même métacommunauté pourraient générer une coexistence stable entre différents niveaux de compromis CD ?

TAILLE DE PATCHS VARIABLES ET COEXISTENCE DANS LE MODELE ID

Dynamique adaptative de la dispersion

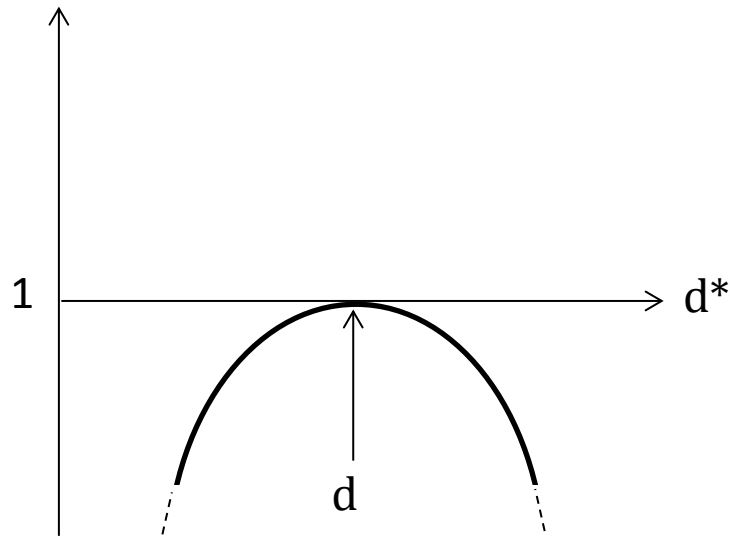
Une population monomorphe est elle stable face à de petites mutations ?



Les mutants tels que $d^* > d$ envahissent
→ La dispersion augmente avec le temps

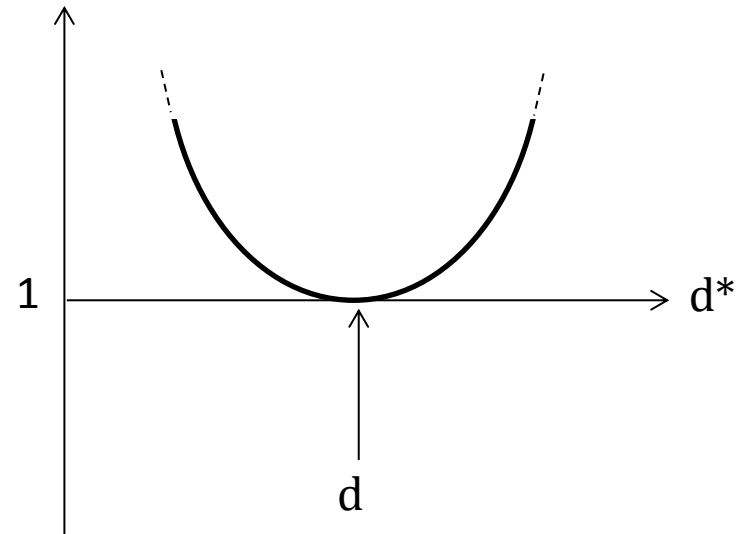
Valeurs singulières de trait

$R_m(d^*,d)$



Aucun mutant n'envahit
→ **Stabilité évolutive locale**

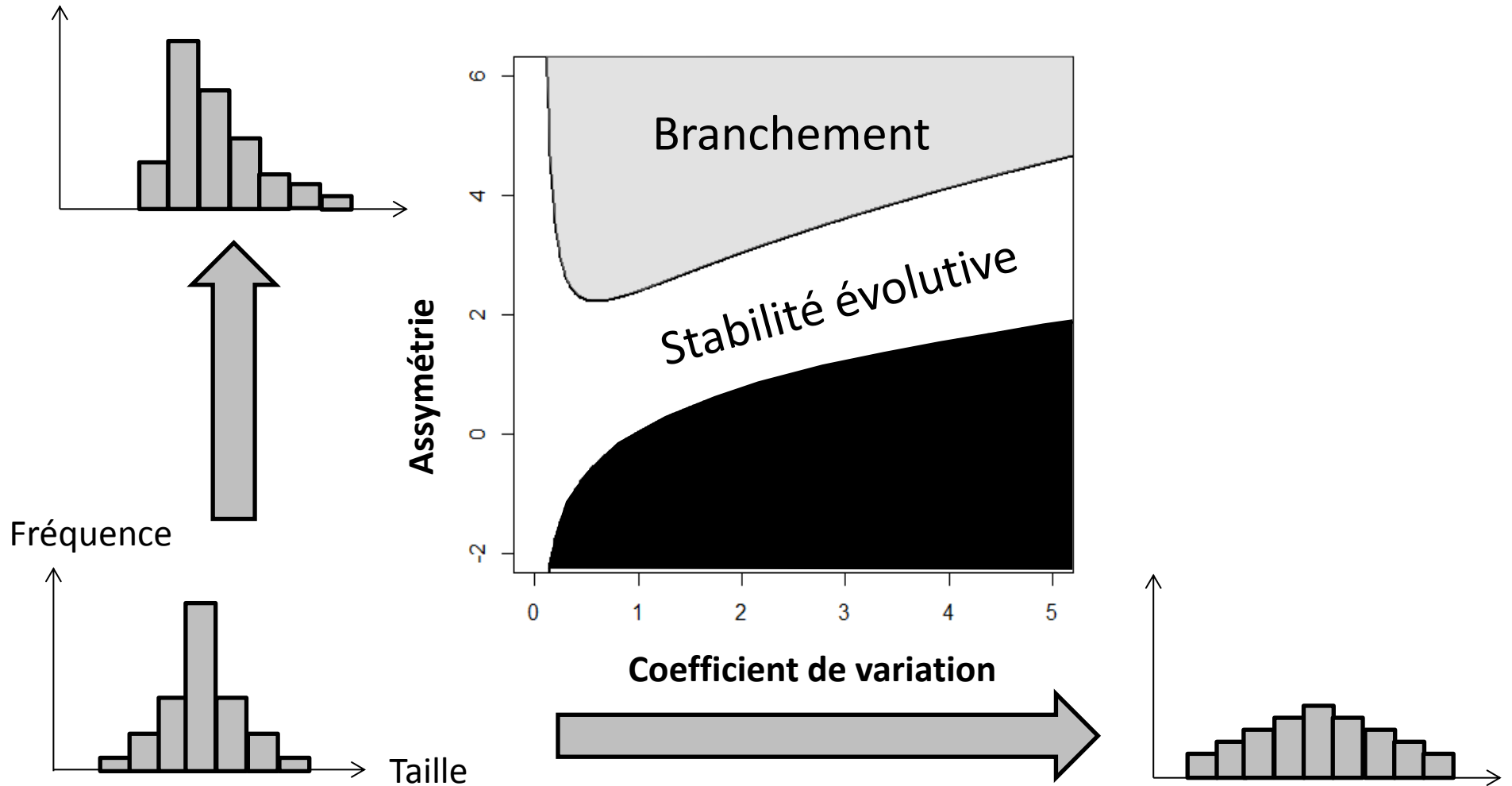
$R_m(d^*,d)$



Tous les mutants envahissent
→ **Branchement évolutif**

$$d_{sing} = \min\left(1, \frac{1}{(\gamma_2 + c)\bar{K}}\right)$$

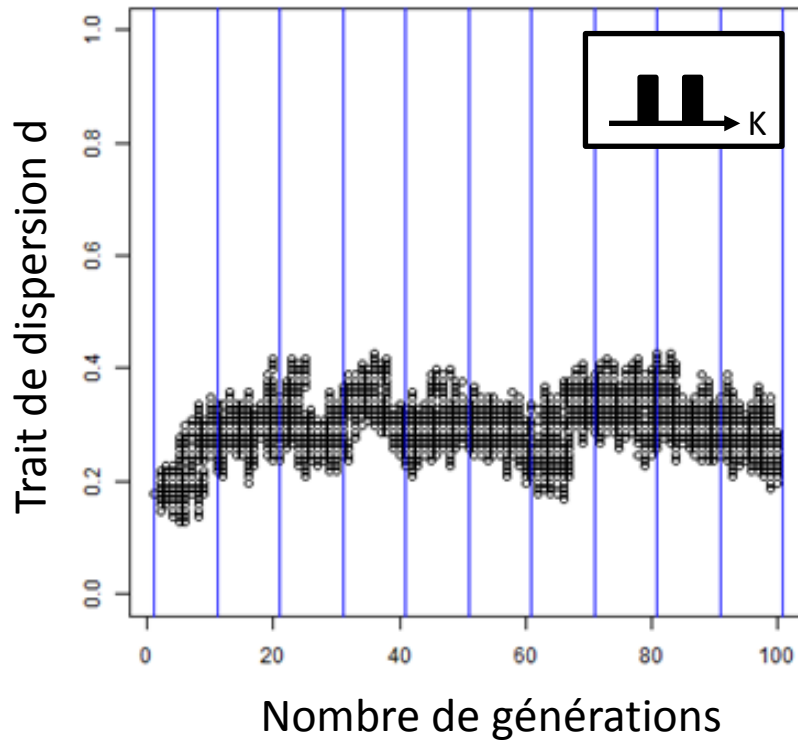
Distribution de tailles de tache et nature des équilibres



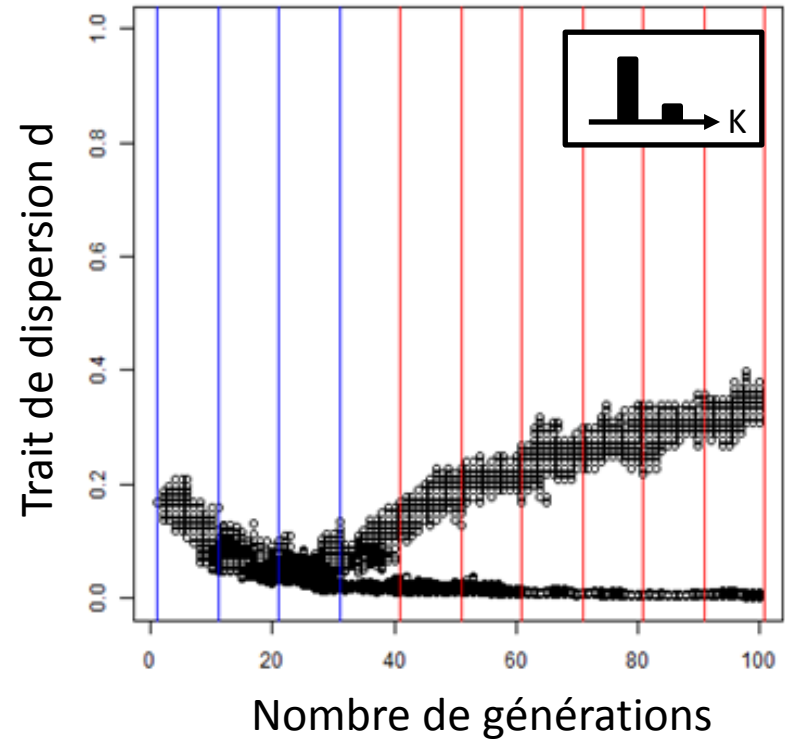
(Massol 2010)

Exemples de trajectoires évolutives simulées

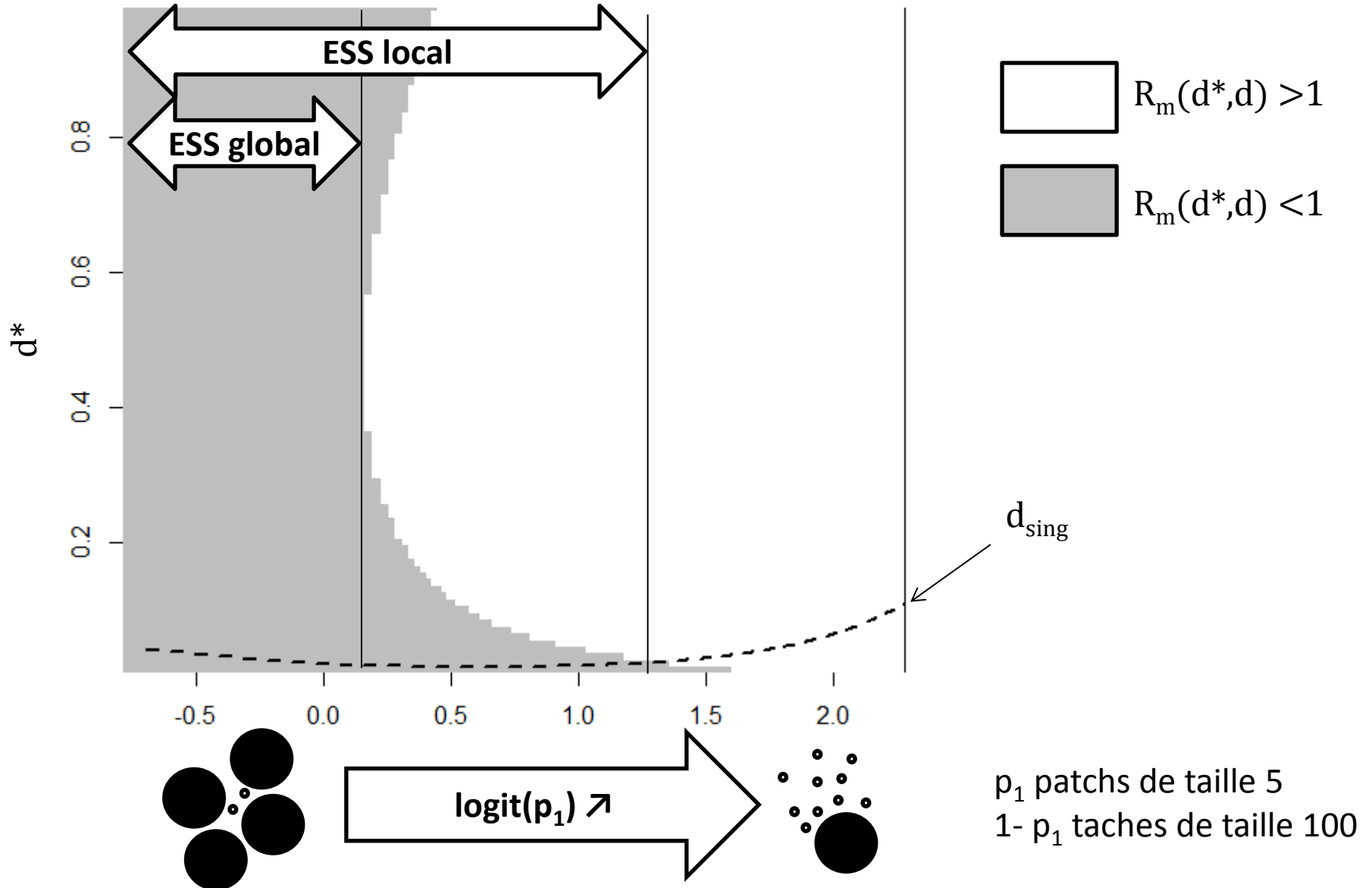
Stabilité évolutive



Branchement



ESS local \neq ESS global



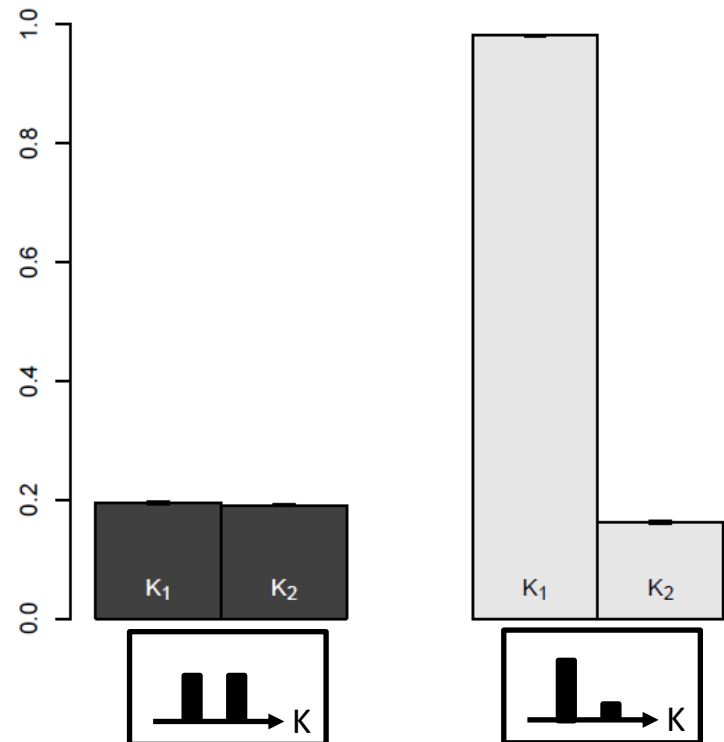
PATRONS SPATIAUX DE DIVERSITE SPECIFIQUE INDUITS

Structure spatiale des traits de dispersion

Faible dispersion dans les grands patches

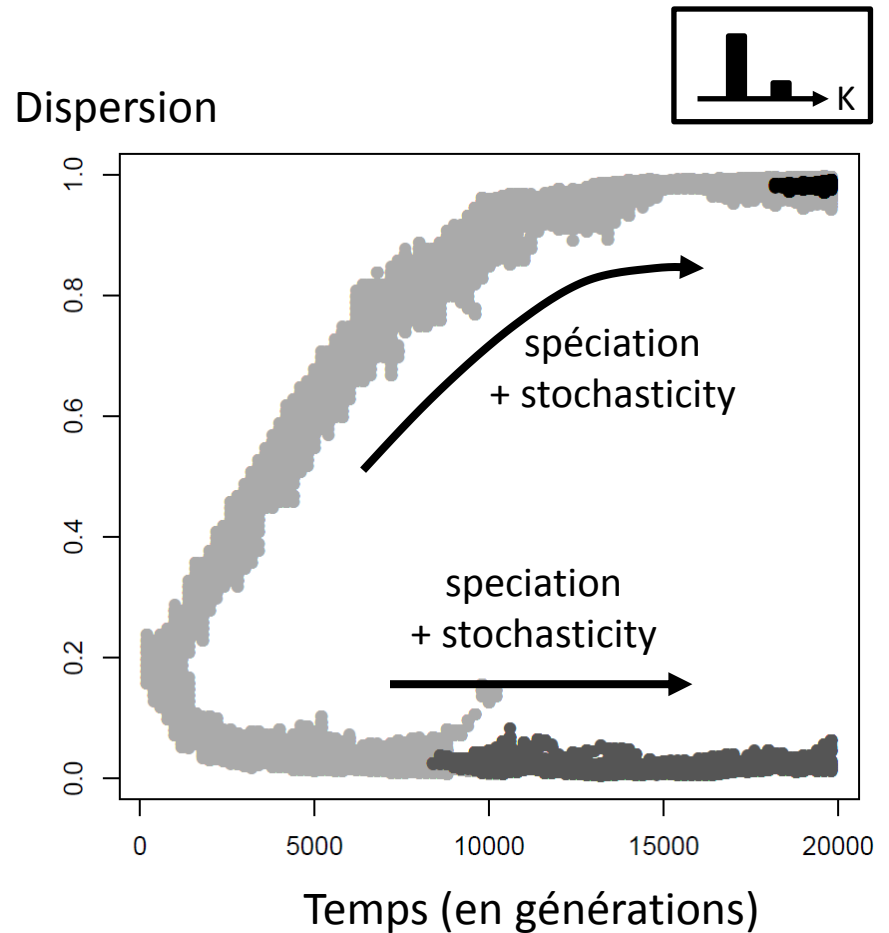
→ Effet particulièrement fort sous
branchement

Dispersion moyenne en
régime stationnaire



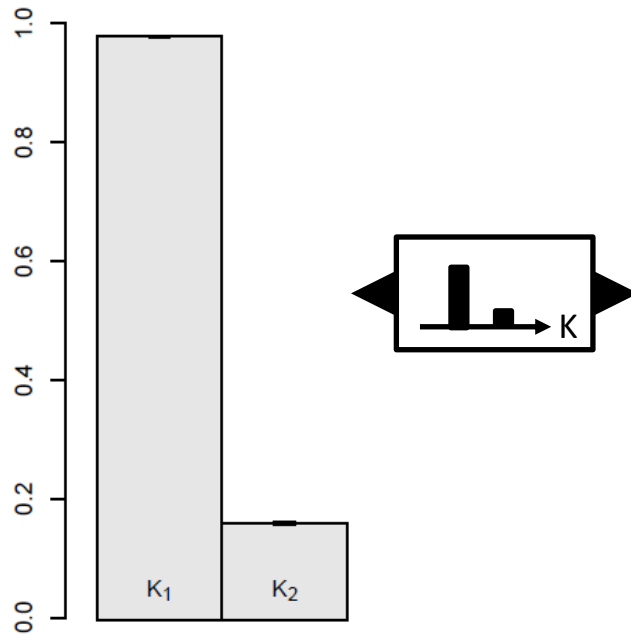
Plusieurs espèces en coexistence stable

Introduction de spéciation ponctuelle
« instrumentale »

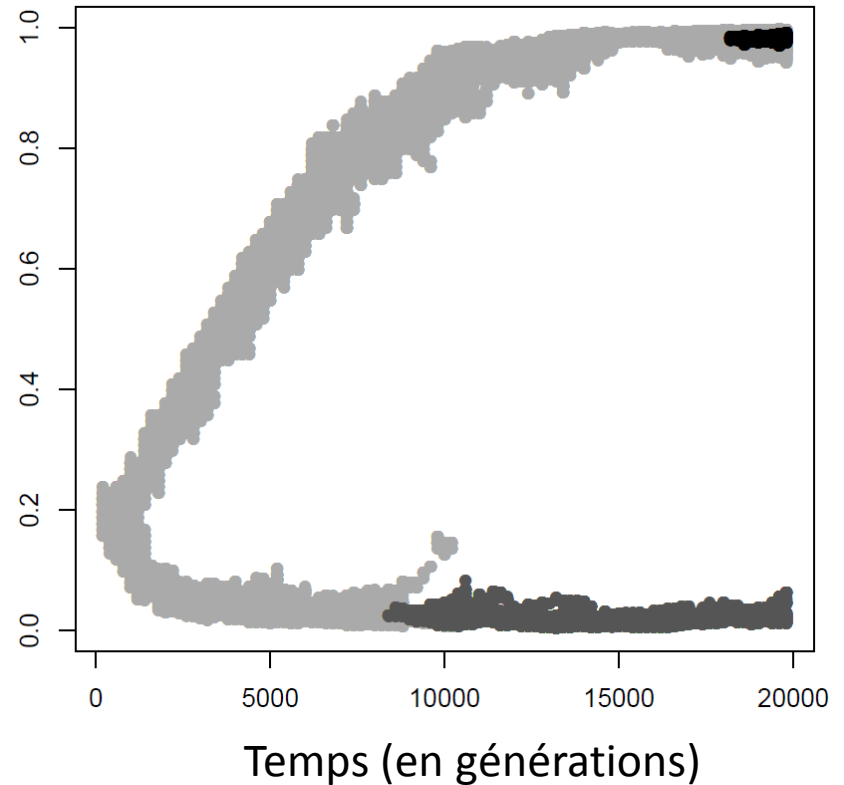


Différences de compromis CD et diversité β

Dispersion moyenne

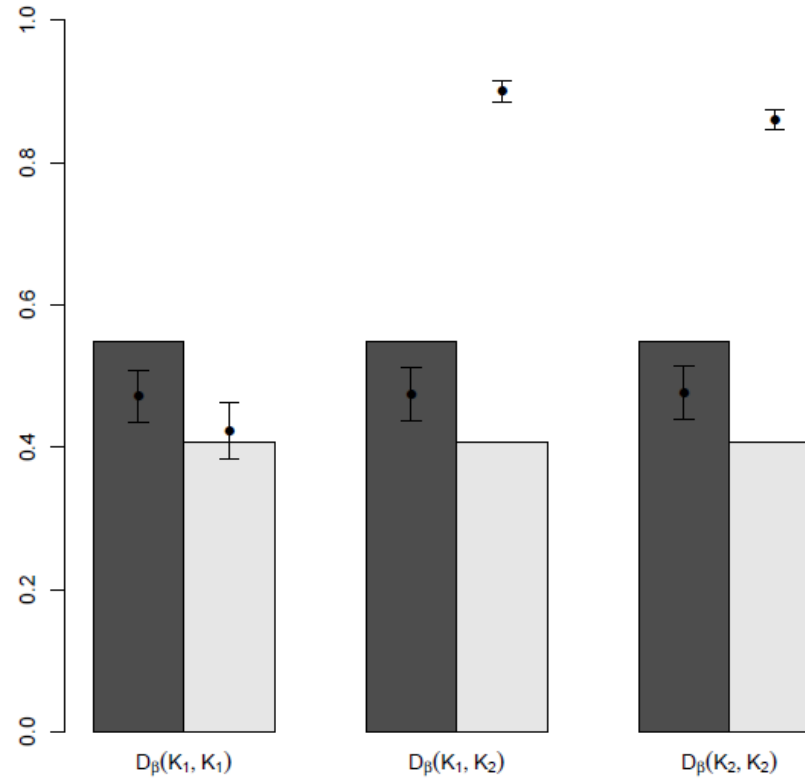


Dispersion



Des communautés de capacités différentes doivent être dissimilaire en termes de composition

Validation sur des simulations



En résumé

1. Des tailles de patch variables permette la coexistence de compromis CD différents dans un modèle sans perturbations ni séparation d'échelles
2. Cette coexistence se traduit par une ségrégation spatiale des types de dispersant, ce qui laisse une signature dans les patrons de diversité β

DISCUSSION - QUESTIONS

Références citées

- Chesson, P. L. 1984. « Persistence of a markovian population in a patchy environment ». *Zeitschrift Fur Wahrscheinlichkeitstheorie Und Verwandte Gebiete* 66: 97-107.
- Laroche, F., P. Jarne, T. Perrot, et F. Massol. 2016. « The evolution of the competition–dispersal trade-off affects α - and β -diversity in a heterogeneous metacommunity ». *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 283 (1829).
- Leibold, M. A., M. Holyoak, N. Mouquet, P. Amarasekare, J. M. Chase, M. F. Hoopes, R. D. Holt, et al. 2004. « The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology ». *Ecology Letters* 7 (7): 601-13.
- Massol, F., V. Calcagno, et J. Massol. 2009. « The metapopulation fitness criterion: Proof and perspectives ». *Theoretical Population Biology* 75 (2-3): 183-200.
- Massol, F., A. Duputié, P. David, et P. Jarne. 2011. « Asymmetric patch size distribution leads to disruptive selection on dispersal ». *Evolution* 65 (2): 490-500.
- Metz, J. A. J., et M. Gyllenberg. 2001. « How should we define fitness in structured metapopulation models? Including an application to the calculation of evolutionarily stable dispersal strategies ». *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 268 (1466): 499-508.