Évolution de la taille des unités de dispersion dans les métapopulations

Thomas Garcia[1,2], Nicolas Loeuille[1], Thibaud Monnin[1], Sylvie Méléard[2], Vincent Bansaye[2]

[1] Institut d'Écologie et des sciences de l'environnement, UPMC

[2] CMAP, École Polytechnique

École de printemps de la chaire MMB
Aussois, 6 juin 2016

La taille des propagules dans le monde vivant

Propagule

Toute unité de dispersion capable de générer un nouvel individu / une nouvelle population par elle-même.

Propagule

Toute unité de dispersion capable de générer un nouvel individu / une nouvelle population par elle-même.

- Chez les plantes (Harper et al. 70, Westoby et al. 92) :

de  à  : 10 ordres de grandeur

La taille des propagules dans le monde vivant

Propagule

Toute unité de dispersion capable de générer un nouvel individu / une nouvelle population par elle-même.

- Chez les plantes (Harper et al. 70, Westoby et al. 92) :

  de  à  : 10 ordres de grandeur

- Chez les insectes sociaux (Cronin et al. 13) :

nombreuses petites propagules	plusieurs propagules de taille intermédiaire	une seule grande propagule
		
e.g. *M. pharaonis*	e.g. *C. cursor*	e.g. *E. burchellii*

Formalisme de métapopulation

Métapopulation

Collection de populations occupant des habitats écologiques géographiquement séparés, et liés par des épisodes de dispersion

Dynamique écologique

- Formalisme d'origine (Levins, 1969) : les populations s'éteignent à un taux e (catastrophes) et colonisent un nouveau patch à un taux c.
- $p =$ proportion de patches occupés

$$\frac{dp}{dt} = cp(1-p) - ep$$

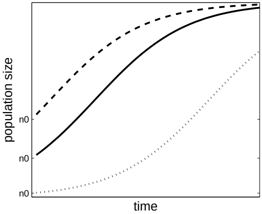
  - si $e \geq c$, un équilibre (stable) : $p^* = 0$ (extinction totale);
  - si $e < c$, 2 équilibres :
    $p^* = 0$ (instable) et $p^* = 1 - \frac{e}{c}$ (stable, bassin d'attraction =]0, 1]).

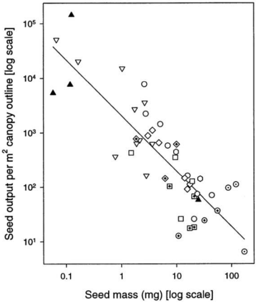
Pressions de sélection

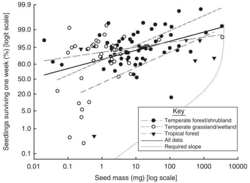
Objectif

On cherche à suivre l'évolution de n_0 soumis à la sélection naturelle.

- trade-off taille des propagules / nombre de propagules produites (Henery and Westoby 01)
- trade-off taille des propagules / survie (Moles and Westoby 04)
- prise en compte de la dynamique transitoire au sein de chaque patch







Hypothèses et notations

Hypothèses

- Métapopulation :
  - infinie
  - non spatialisée (équiprobabilité de l'accès aux patches)
  - patches tous identiques
- temps de déplacement des propagules vers un nouveau patch négligé
- extinctions et reproductions sont des événements stochastiques (temps tirés suivant des lois exponentielles)

Notations

- taille d'une propagule : n_0
- probabilité de mort d'une propagule pendant la colonisation : $\nu(n_0), \quad \nu' < 0$
- taille d'une population : $n(t, n_0)$
- taux exponentiel d'extinction d'une population : ε
- taux exponentiel de fission d'une population (donnant lieu à une colonisation) : c

Modes de reproduction

2 types :

Fission totale

- une population de taille n subissant un événement de reproduction laisse la biomasse d'une propagule n_0 sur place, et divise le reste en autant de propagules $(n - n_0)/n_0$ que possible, envoyées vers des patches au hasard
- n_0 est le seul trait sous l'effet de la sélection naturelle

Fission par allocation

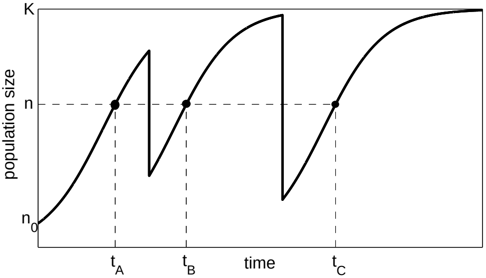
- deux types de populations : juvéniles ($n < n_r$) et adultes ($n \geq n_r$)
- une population de taille n subissant un événement de reproduction laisse une biomasse n_r sur place ("soma"), et divise le reste en autant de propagules $(n - n_r)/n_0$ que possible, envoyées vers des patches au hasard
- n_0 et n_r sont tous deux sous l'effet de la sélection naturelle

Définition (Hastings, 95)

$a(n, n_0)$ = temps requis pour atteindre la taille n en partant de n_0, si aucun événement aléatoire n'a lieu.
Rq : une propagule (taille n_0) a donc un âge 0.

Exemple : croissance logistique

$$n(t, n_0) = \frac{K n_0 e^{rt}}{K - n_0 + n_0 e^{rt}} \quad \Longrightarrow \quad a(n, n_0) = \frac{1}{r} \ln \left[\frac{(K - n_0) n}{(K - n) n_0} \right]$$



Aux instants t_A, t_B et t_C, la population a le même âge t_A.

Système à l'équilibre écologique

S'il existe une distribution stationnaire $\hat{p}$ des âges des populations, elle vérifie :

Cas de la fission totale

$$\begin{cases} \hat{p}(a) & = & \hat{p}(0)\, e^{-\int_0^a (\varepsilon(\alpha)+c(\alpha))\,\mathrm{d}\alpha} \quad \forall a \\ \hat{p}(0) & = & \int_0^{+\infty} \hat{p}(a)\, c(a) \left[1 + \dfrac{n(a,n_0)-n_0}{n_0}(1-\nu(n_0))(1-\hat{p}_{\mathrm{occ}})\right] \mathrm{d}a \\ \hat{p}_{\mathrm{occ}} & = & \displaystyle\int_0^{+\infty} \hat{p}(a)\,\mathrm{d}a \end{cases}$$

Système à l'équilibre écologique

S'il existe une distribution stationnaire $\hat{p}$ des âges des populations, elle vérifie :

Cas de la fission totale

$$\begin{cases} \hat{p}(a) & = & \hat{p}(0)\, e^{-\int_0^a (\varepsilon(\alpha)+c(\alpha))\,\mathrm{d}\alpha} \quad \forall a \\ \hat{p}(0) & = & \int_0^{+\infty} \hat{p}(a)\, c(a) \left[1 + \frac{n(a,n_0)-n_0}{n_0}(1-\nu(n_0))(1-\hat{p}_{\mathrm{occ}})\right] \mathrm{d}a \\ \hat{p}_{\mathrm{occ}} & = & \int_0^{+\infty} \hat{p}(a)\,\mathrm{d}a \end{cases}$$

Cas de la fission par allocation (avec $\rho = a(n_r, n_0)$)

$$\begin{cases} \hat{p}(a<\rho) & = & \hat{p}(0)\, e^{-\int_0^a \varepsilon(\alpha)\,\mathrm{d}\alpha} \\ \hat{p}(a\geq\rho) & = & \left[\int_\rho^{+\infty} \hat{p}(\alpha)\, c(\alpha)\,\mathrm{d}\alpha + \hat{p}(0)\, e^{-\int_0^\rho \varepsilon(\alpha)\,\mathrm{d}\alpha}\right] e^{-\int_\rho^a (\varepsilon(\alpha)+c(\alpha))\,\mathrm{d}\alpha} \\ \hat{p}(0) & = & \int_\rho^{+\infty} \hat{p}(a)\, c(a)\, \frac{n(a,n_0)-n_r}{n_0}(1-\nu(n_0))(1-\hat{p}_{\mathrm{occ}})\,\mathrm{d}a \\ \hat{p}_{\mathrm{occ}} & = & \int_0^{+\infty} \hat{p}(a)\,\mathrm{d}a \end{cases}$$

Occupation de la métapopulation

$$\hat{p}_{\mathrm{occ}} = \max\left(0, \quad 1 - \frac{r_\varepsilon}{r_c}\,\frac{1}{1-\nu(n_0)}\,\frac{n_0}{h(n_0)-n_0}\right)$$

Équilibre écologique (fission totale)

Occupation de la métapopulation

$$\hat{p}_{\mathrm{occ}} = \max\left(0, \quad 1 - \frac{r_\varepsilon}{r_c}\,\frac{1}{1-\nu(n_0)}\,\frac{n_0}{h(n_0)-n_0}\right)$$

avec r_c et r_ε les probabilités que le premier événement aléatoire survenu soit une fission (resp. extinction) :

$$r_c = \int_0^{+\infty} c(a)\, e^{-\int_0^a (\varepsilon(\alpha)+c(\alpha))\,\mathrm{d}\alpha}\,\mathrm{d}a$$

$$r_\varepsilon = \int_0^{+\infty} \varepsilon(a)\, e^{-\int_0^a (\varepsilon(\alpha)+c(\alpha))\,\mathrm{d}\alpha}\,\mathrm{d}a \quad = 1 - r_c$$

Équilibre écologique (fission totale)

Occupation de la métapopulation

$$\hat{p}_{\text{occ}} = \max\left(0, \quad 1 - \frac{r_\varepsilon}{r_c}\,\frac{1}{1-\nu(n_0)}\,\frac{n_0}{h(n_0)-n_0}\right)$$

avec r_c et r_ε les probabilités que le premier événement aléatoire survenu soit une fission (resp. extinction) :

$$r_c = \int_0^{+\infty} c(a)\, e^{-\int_0^a (\varepsilon(\alpha)+c(\alpha))\,\mathrm{d}\alpha}\,\mathrm{d}a$$

$$r_\varepsilon = \int_0^{+\infty} \varepsilon(a)\, e^{-\int_0^a (\varepsilon(\alpha)+c(\alpha))\,\mathrm{d}\alpha}\,\mathrm{d}a \quad = 1 - r_c$$

et $h(n_0)$ la taille moyenne de la population quand une fission survient :

$$h(n_0) = \frac{\int_0^{+\infty} n(a,n_0)\, c(a)\, e^{-\int_\rho^a (\varepsilon(\alpha)+c(\alpha))\,\mathrm{d}\alpha}\,\mathrm{d}a}{\int_0^{+\infty} c(a)\, e^{-\int_\rho^a (\varepsilon(\alpha)+c(\alpha))\,\mathrm{d}\alpha}\,\mathrm{d}a}$$

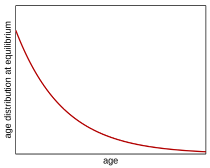
Cas particulier : taux constants

On suppose que $\forall a,\ c(a) = c_0, \varepsilon(a) = \varepsilon_0$. Alors :

$$
\begin{aligned}
r_c &= \frac{c_0}{c_0 + \varepsilon_0} \\
r_\varepsilon &= \frac{\varepsilon_0}{c_0 + \varepsilon_0} \\
h(n_0) &= \frac{1}{T} \int_0^{+\infty} n(a, n_r)\, e^{-a/T}\, \mathrm{d}a \quad \text{avec } T = \frac{1}{c_0 + \varepsilon_0}
\end{aligned}
$$

Distribution à l'équilibre

$$\forall a, \quad \hat{p}(a) = \hat{p}(0)\, e^{-a/T}$$



Occupation de la métapopulation

$$\hat{p}_{\mathrm{occ}} = \max\left(0, \quad 1 - \frac{r_\varepsilon(\rho)}{r_c(\rho)} \, \frac{1}{m(\rho)} \, \frac{1}{1-\nu(n_0)} \, \frac{n_0}{h(n_0, n_r) - n_r}\right)$$

Occupation de la métapopulation

$$\hat{p}_{\text{occ}} = \max\left(0, \quad 1 - \frac{r_\varepsilon(\rho)}{r_c(\rho)} \frac{1}{m(\rho)} \frac{1}{1-\nu(n_0)} \frac{n_0}{h(n_0, n_r) - n_r}\right)$$

avec r_c et r_ε les probabilités que le premier événement aléatoire survenu soit une fission (resp. extinction) :

$$r_c(\rho) = \int_\rho^{+\infty} c(a) e^{-\int_\rho^a (\varepsilon(\alpha)+c(\alpha))\,\mathrm{d}\alpha}\,\mathrm{d}a$$

$$r_\varepsilon(\rho) = \int_\rho^{+\infty} \varepsilon(a) e^{-\int_\rho^a (\varepsilon(\alpha)+c(\alpha))\,\mathrm{d}\alpha}\,\mathrm{d}a \quad = 1 - r_c(\rho)$$

Équilibre écologique (fission par allocation)

Occupation de la métapopulation

$$\hat{p}_{\text{occ}} = \max\left(0, \quad 1 - \frac{r_\varepsilon(\rho)}{r_c(\rho)}\, \frac{1}{m(\rho)}\, \frac{1}{1-\nu(n_0)}\, \frac{n_0}{h(n_0, n_r) - n_r}\right)$$

avec r_c et r_ε les probabilités que le premier événement aléatoire survenu soit une fission (resp. extinction) :

$$r_c(\rho) = \int_\rho^{+\infty} c(a) e^{-\int_\rho^a (\varepsilon(\alpha)+c(\alpha))\,\mathrm{d}\alpha}\,\mathrm{d}a$$

$$r_\varepsilon(\rho) = \int_\rho^{+\infty} \varepsilon(a) e^{-\int_\rho^a (\varepsilon(\alpha)+c(\alpha))\,\mathrm{d}\alpha}\,\mathrm{d}a \quad = 1 - r_c(\rho)$$

$m(\rho)$ la probabilité de maturation :

$$m(\rho) = e^{-\int_0^\rho \varepsilon(\alpha)\,\mathrm{d}\alpha}$$

et $h(n_0)$ la taille moyenne de la population quand une fission survient :

$$h(n_r, n_0) = \frac{\int_\rho^{+\infty} n(a, n_0) c(a) e^{-\int_\rho^a (\varepsilon(\alpha)+c(\alpha))\,\mathrm{d}\alpha}\,\mathrm{d}a}{\int_\rho^{+\infty} c(a) e^{-\int_\rho^a (\varepsilon(\alpha)+c(\alpha))\,\mathrm{d}\alpha}\,\mathrm{d}a}$$

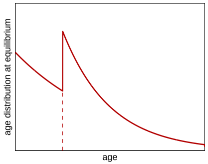
Cas particulier : taux constants

On suppose que $\forall a,\ c(a) = c_0, \varepsilon(a) = \varepsilon_0$. Alors :

$$
\begin{aligned}
r_c &= \frac{c_0}{c_0 + \varepsilon_0} \\
r_\varepsilon &= \frac{\varepsilon_0}{c_0 + \varepsilon_0} \\
m(\rho) &= e^{-\rho\varepsilon_0} \\
h(n_r, n_0) &= \frac{1}{T}\int_0^{+\infty} n(a, n_r)\, e^{-a/T}\,\mathrm{d}a \ := h(n_r) \quad \text{avec } T = \frac{1}{c_0 + \varepsilon_0}
\end{aligned}
$$

Distribution à l'équilibre

$$
\forall a, \quad \hat{p}(a) = \begin{cases} \hat{p}(0)\, e^{-\varepsilon_0 a} & \text{si } a < \rho \\ \hat{p}(\rho)\, e^{-(\varepsilon_0 + c_0)(a-\rho)} & \text{si } a \geq \rho \end{cases}
$$



Dynamique adaptative

Formalisme pour décrire l'évolution à long terme d'un trait phénotypique z dans une (ici : méta)population suite à des épisodes successifs de mutation/sélection sur le gène encodant le trait (Geritz et al. 98)

Hypothèses simplificatrices (ici $z = n_0$)

- populations infinies
- mutations n_0' infinitésimales ...
- ...et infiniment rares
- échelle de temps écologique beaucoup plus rapide que l'échelle de temps évolutionnaire : la population atteint son équilibre écologique avant chaque nouvelle mutation
- le succès d'une mutation dépend de sa fitness d'invasion $W(n_0, n_0')$ quand elle est infiniment rare dans la population résidente (*trait substitution sequence*, Méléard and Tran, 09, Champagnat et al. 06)
    - si $W > 1$: le trait mutant remplace complètement le trait résident
    - si $W < 1$: le trait mutant disparaît

Fitness d'invasion : cas de la fission totale

Fitness d'invasion = nombre moyen de descendants d'un patch mutant (de stratégie n_0) dans un paysage écologique homogène de populations de stratégie n_0 à l'équilibre

$$W = \int_0^{+\infty} c(a)\, e^{-\int_0^a (c(\alpha)+\varepsilon(\alpha))\,\mathrm{d}\alpha} \left[1 + \frac{n(a, n_0') - n_0'}{n_0'} (1 - \nu(n_0'))(1 - \hat{p}_{\mathrm{occ}})\right] \mathrm{d}a$$

soit :

Fitness d'invasion

$$W = r_c + r_\varepsilon\, \frac{n_0}{n_0'}\, \frac{1 - \nu(n_0')}{1 - \nu(n_0)}\, \frac{h(n_0') - n_0'}{h(n_0) - n_0}$$

Fitness d'invasion : cas de la fission partielle

Fitness d'invasion = nombre moyen de descendants parvenus à maturité d'un patch mutant (de stratégie (n_r, n_0)) adulte dans un paysage écologique homogène de populations de stratégie n_0 à l'équilibre :

$$W = \int_{\rho'}^{+\infty} c(a)\, e^{-\int_{\rho'}^{a}(c(\alpha)+\varepsilon(\alpha))\,\mathrm{d}\alpha} \left[1 + m(\rho')\,\frac{n(a,n'_0) - n'_r}{n'_0}(1-\nu(n'_0))(1-\hat{p}_{\mathrm{occ}})\right] \mathrm{d}a$$

soit :

Fitness d'invasion

$$W = r_c(\rho')\left[1 + \frac{r_\varepsilon(\rho)}{r_c(\rho)}\,\frac{m(\rho')}{m(\rho)}\,\frac{h(n'_r, n'_0) - n'_r}{h(n_r, n_0) - n_r}\,\frac{1-\nu(n'_0)}{1-\nu(n_0)}\,\frac{n_0}{n'_0}\right]$$

Gradient de sélection

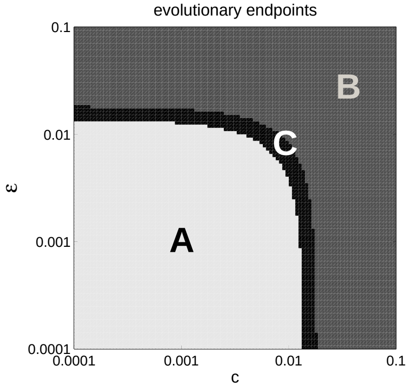
Définition

$$\nabla W = \left.\frac{\partial W}{\partial n_0'}\right|_{n_0'=n_0}$$

- donne la direction dans laquelle la sélection opère
- ses zéros sont des équilibres de la dynamique évolutionnaire
- la nature de chaque équilibre n_0^* (notamment : atteignabilité et invasibilité) est determinée à partir des dérivées secondes de W en n_0^*

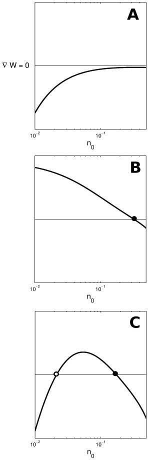
3 situations

- ∇W est calculé analytiquement et ses zéros, numériquement
- Dans l'espace des paramètres (c_0, ε_0) :



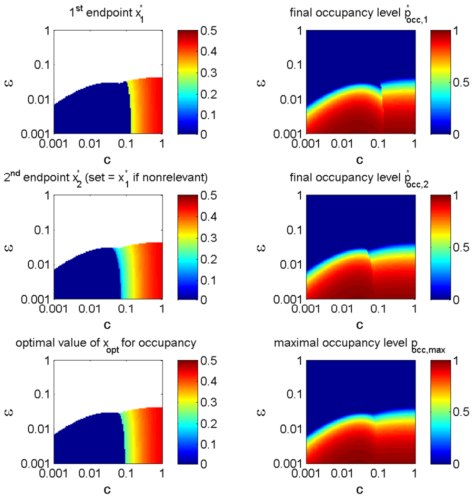
3 situations :

- **A** : sélection de propagules minimales : $n_{0,f} = \alpha$
- **B** : sélection de propagules intermédiaires : $n_{0,f} = n_0^* \in]\alpha, K/2[$
- **C** : sélection de propagules minimales ou intermédiaires suivant la CI : $n_{0,f} = \alpha$ ou $n_0^* \in]\alpha, K/2[$

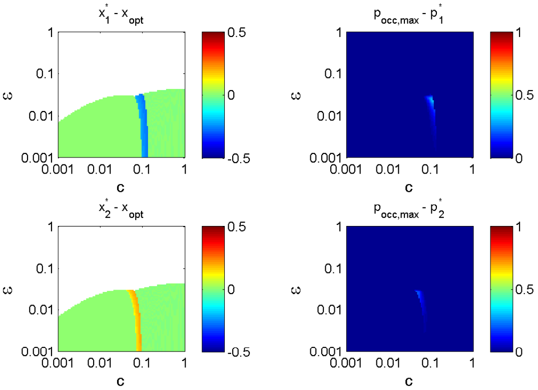


Tailles de propagule sélectionnées et occupation du paysage

$(x = n_0/K)$



Comparaison avec le trait optimal (pour la population)



Extensions

Émission des propagules “au fil de l’eau” à taux $c(a)$

(avec Sylvie Méléard, Aurélien Velleret, César Martinez)

Caractérisation de la distribution stationnaire éventuelle dans le cas où les propagules sont émises une par une

Dynamique écologique d’une métapopulation définie par un graphe donné

(avec Vincent Bansaye)

- Pondérations $\theta_{i,j}$ sur les arêtes reliant les patches
- EDS décrivant une distribution stationnaire éventuelle