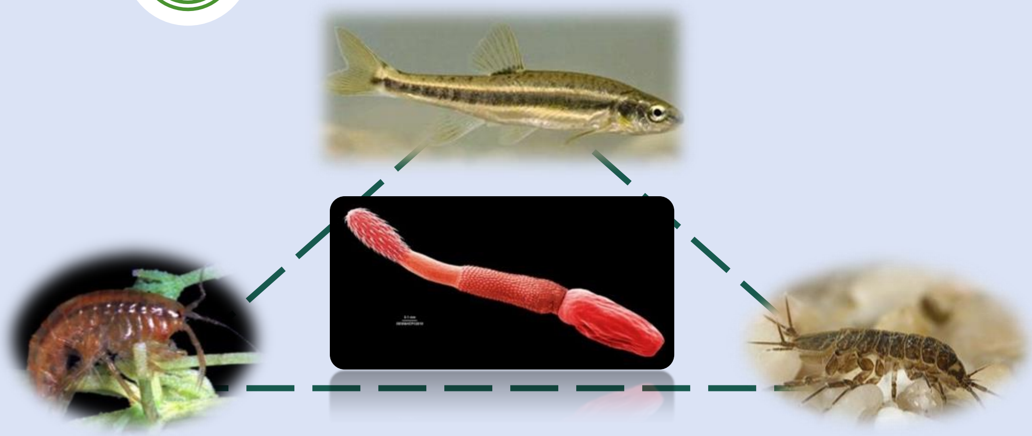
Le parasitisme de la proie affecte les dynamiques proies-prédateur et l'évolution du régime du prédateur



Loïc Prosnier, Vincent Médoc & Nicolas Loeuille

Institut d'Écologie et des Sciences de l'Environnement
École doctorale 227 (UPMC-MNHN)

Chaire MMB,
école de printemps d'Aussois
7 juin 2016

iEES Paris

UPMC SORBONNE UNIVERSITÉS

MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Modélisation Mathématique et Biodiversité

Introduction

- 3 observations:
  - Réseaux trophiques
  - Parasitisme dans les réseaux
  - Le parasitisme

Introduction

- 3 observations:
  - Réseaux trophiques
  - Parasitisme dans les réseaux
  - Le parasitisme

Études des réseaux trophiques

Coexistence

Stabilité

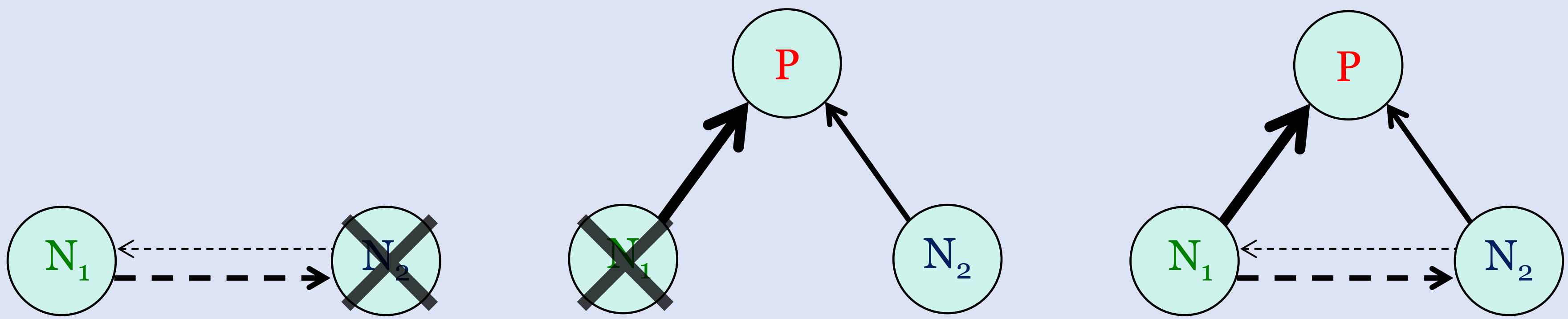
Études des réseaux trophiques : coexistence

Coexistence

Stabilité

Études des réseaux trophiques : coexistence

- Conditions de coexistence
  - Compétition pour les ressources (Gause 1935)
  - Compétition apparente (Holt 1977)



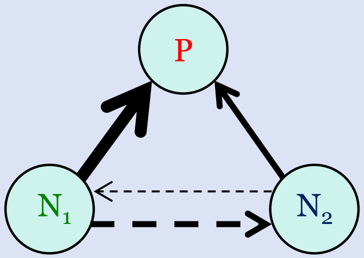
Compétition pour les ressources
(Gause 1935)

Compétition apparente
(Holt 1977)

Double compétition
(Holt *et al.* 1994)

Études des réseaux trophiques : coexistence

Coexistence



Double compétition
(Holt *et al.* 1994)

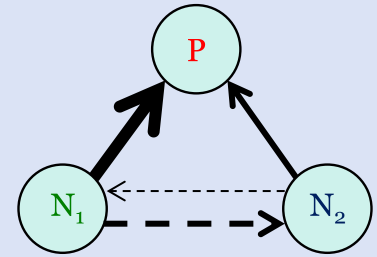
Stabilité

Études des réseaux trophiques : coexistence

Abondance → Coexistence

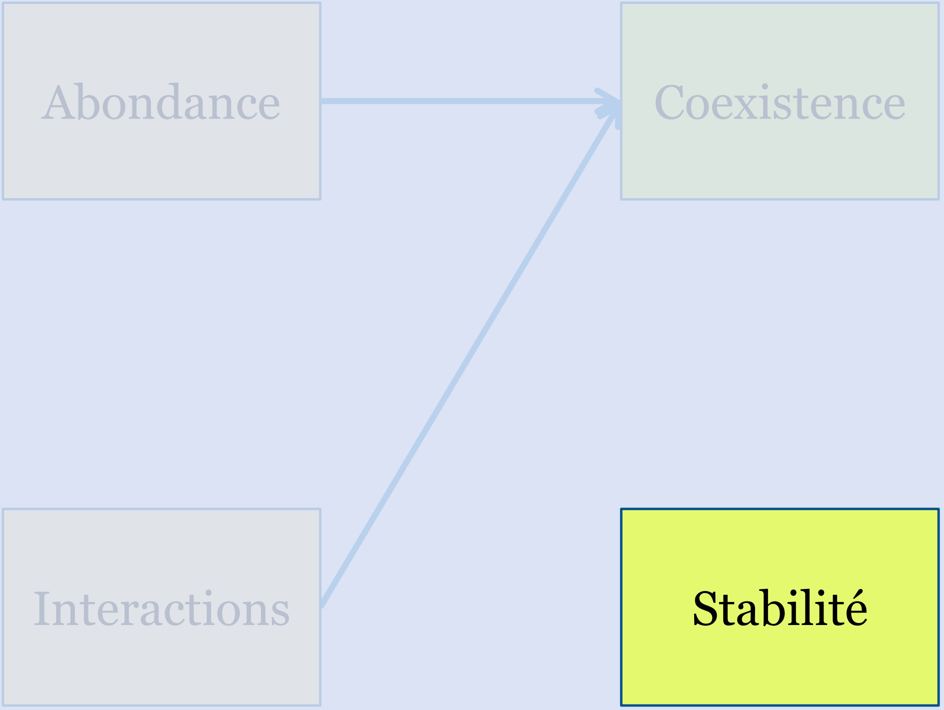
Interactions → Coexistence

Stabilité



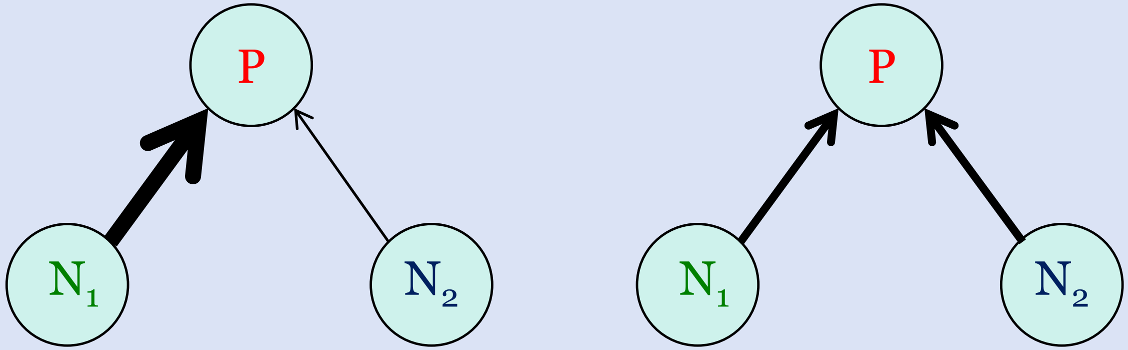
Double compétition
(Holt *et al.* 1994)

Études des réseaux trophiques : stabilité



Études des réseaux trophiques : stabilité

- Stabilité
  - Hétérogénéité des forces d'interactions (McCann *et al.* 1998)

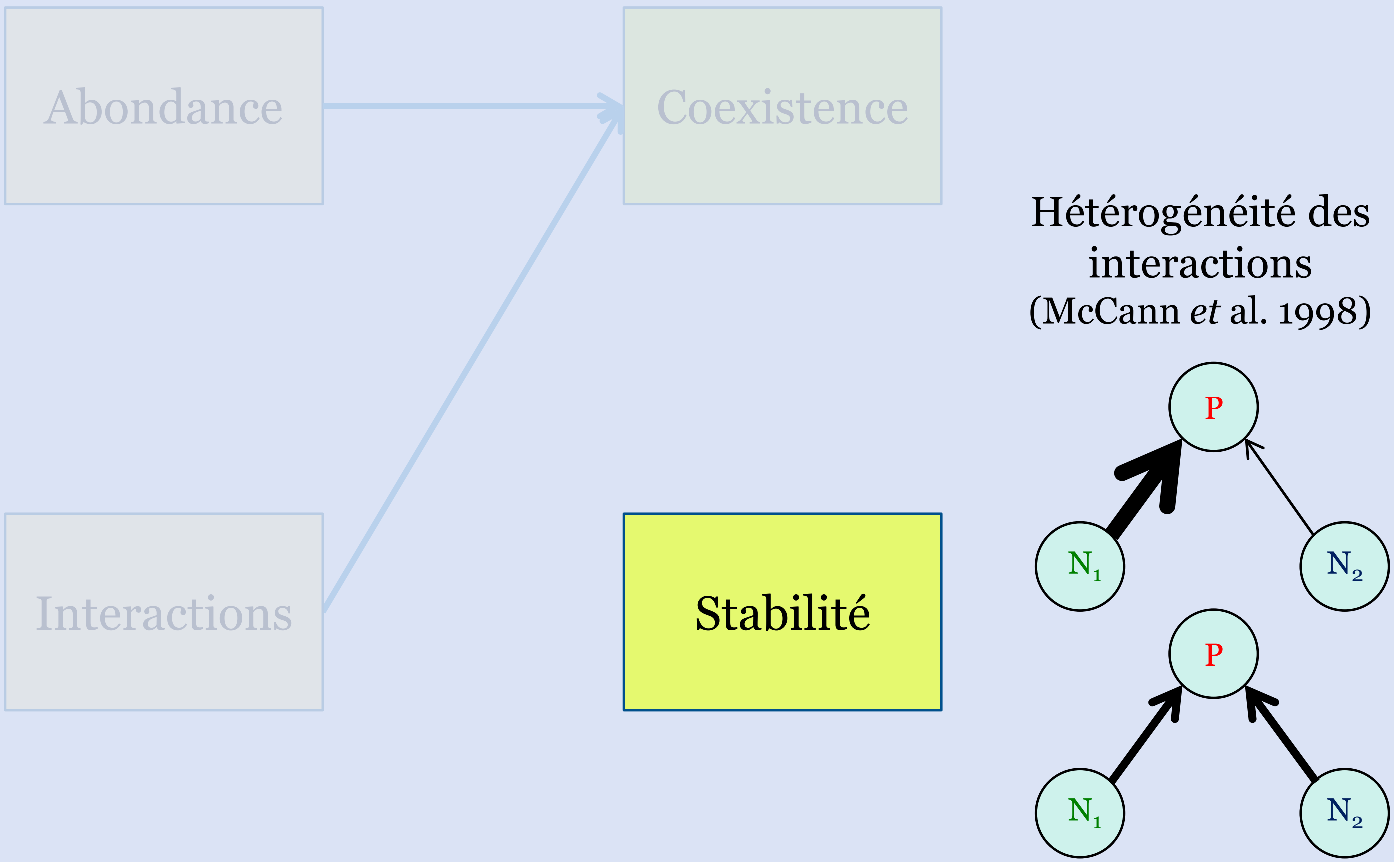


Hétérogène :
stable

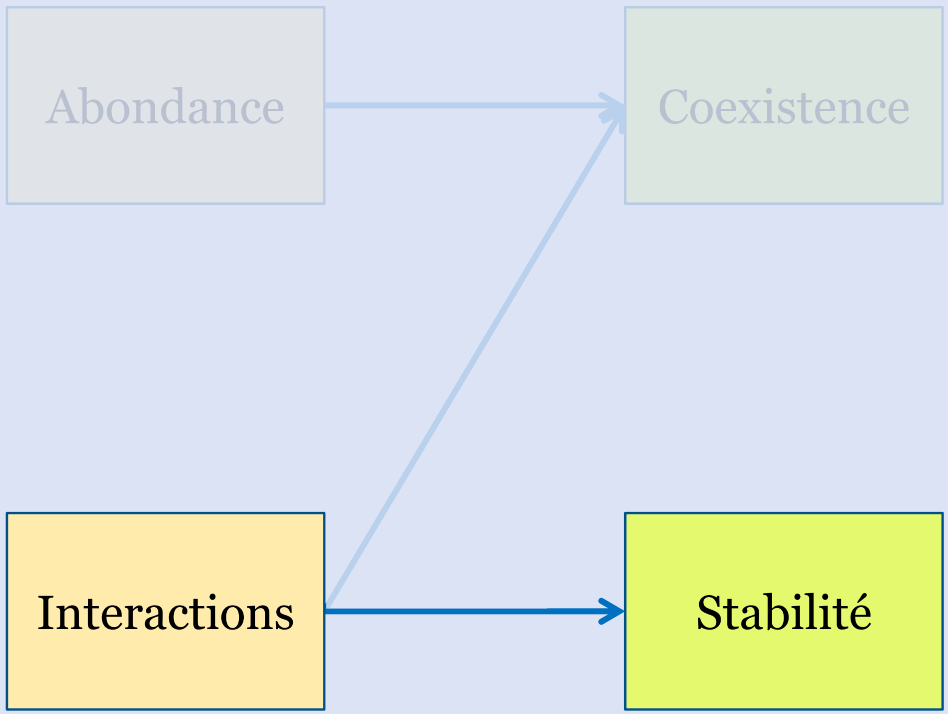
Homogène :
instable

Études des réseaux trophiques : stabilité

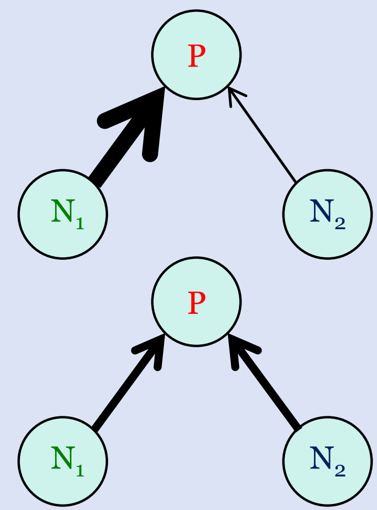
Hétérogénéité des interactions
(McCann *et al.* 1998)



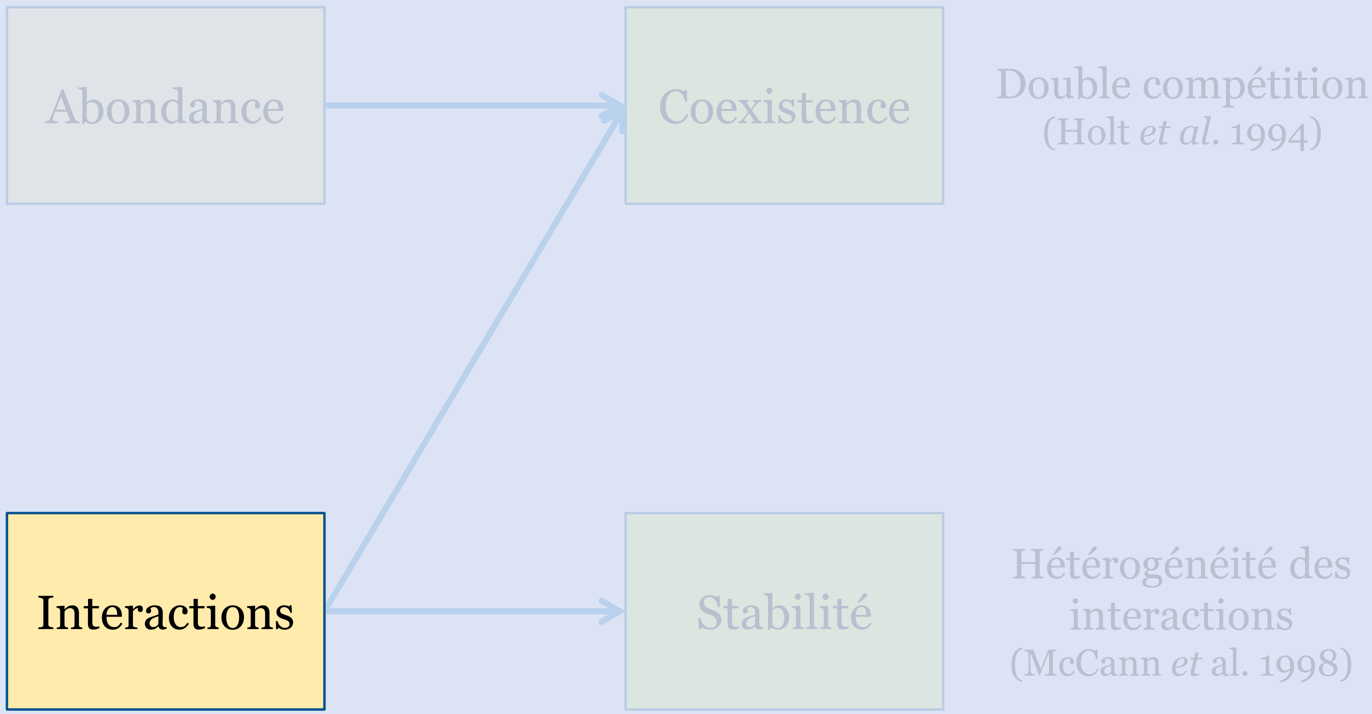
Études des réseaux trophiques : stabilité



Hétérogénéité des interactions
(McCann *et* al. 1998)



Études des réseaux trophiques



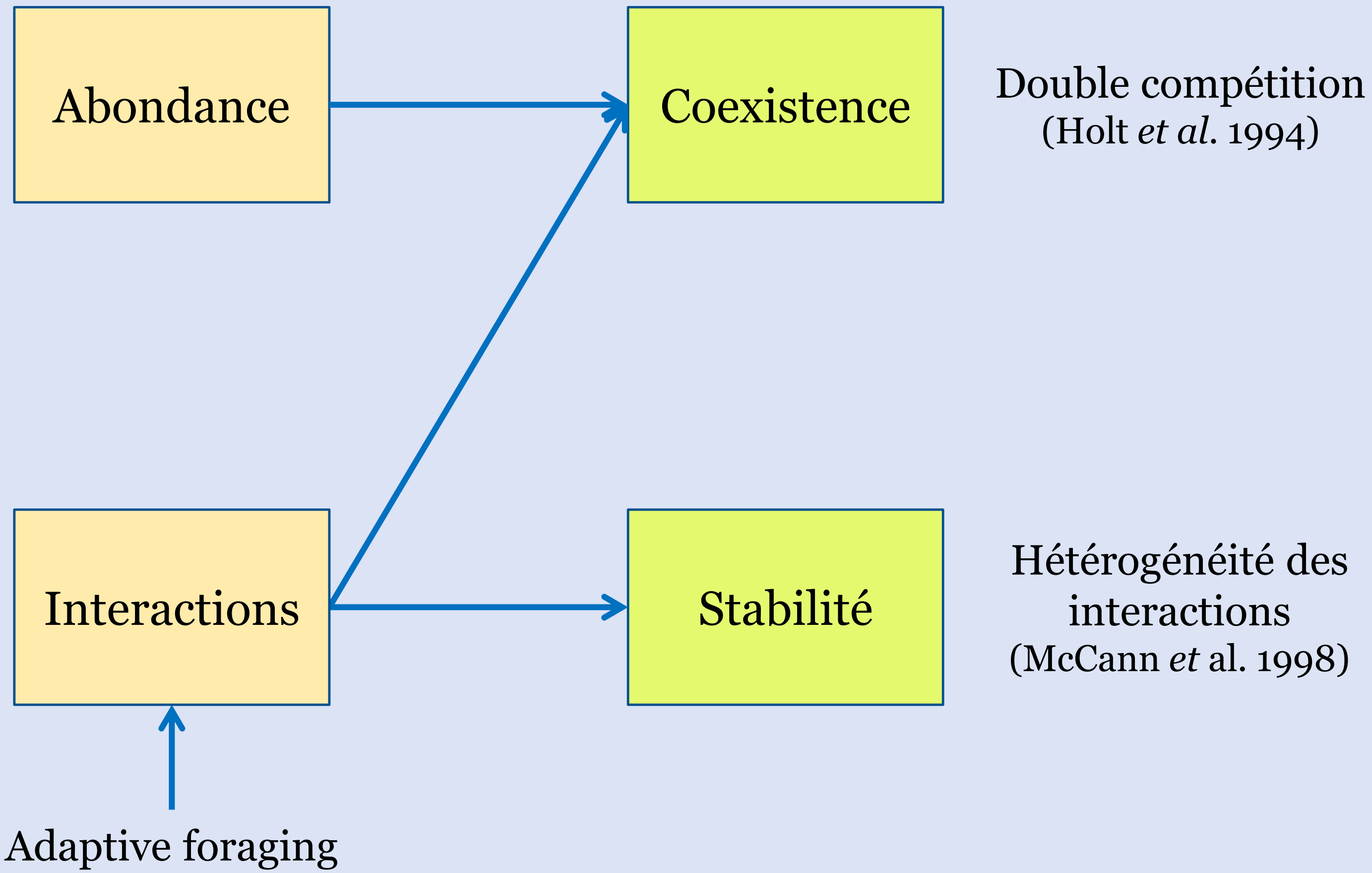
Études des réseaux trophiques : interactions

- Distribution des forces d'interactions
  - Proie-dépendance: Optimal Foraging (MacArthur & Pianka 1966 ;
    Charnov 1976 ;
    Pyke *et al.* 1977)

Études des réseaux trophiques : interactions

- Distribution des forces d'interactions
  - Proie-dépendance: Optimal Foraging (MacArthur & Pianka 1966 ;
    Charnov 1976 ;
    Pyke *et al.* 1977)
  - Multi-facteurs-dépendant : Adaptive foraging
    Adaptation du régime du prédateur (Loeuille 2010)

Études des réseaux trophiques



Introduction

- 3 observations:
  - Réseaux trophiques
  - Parasitisme dans les réseaux
  - Le parasitisme

Parasitisme dans les réseaux

- Importance du parasitisme
  - Biomasse

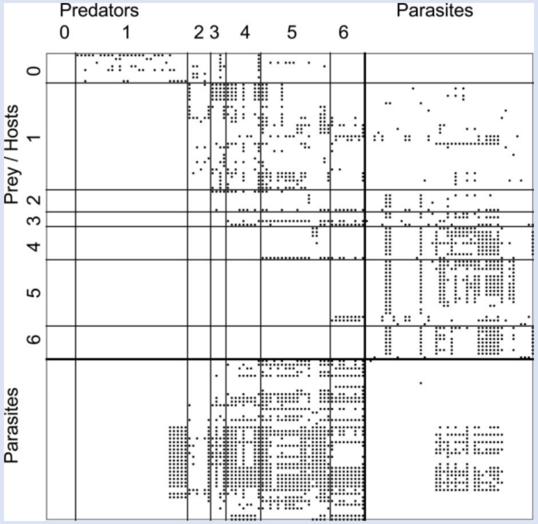
    (Kuris *et al.* 2008)

Parasitisme dans les réseaux

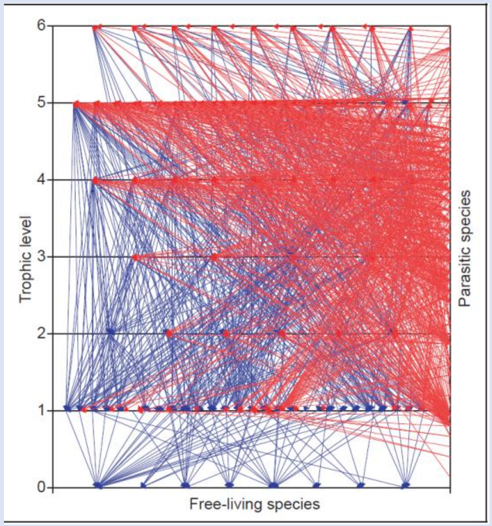
- Importance du parasitisme
  - Biomasse

    (Kuris *et al.* 2008)

  - Interactions



(Lafferty *et al.* 2006)



(Hudson *et al.* 2006)

Introduction

- 3 observations:
  - Réseaux trophiques
  - Parasitisme dans les réseaux
  - Le parasitisme

Influence du parasitisme

Influence du parasitisme

Effet virulence

- ↗ mortalité
- ↘ reproduction

(Schwartz & Cameron 1993)

Daphnia obtusa

Influence du parasitisme

Effet virulence

- ↗ mortalité
- ↘ reproduction

(Schwartz & Cameron 1993)

Daphnia obtusa

Effet interaction

- ↗ besoins énergétiques (prédateur parasité)

(Dick *et al.* 2010)

Gammarus pulex

- ↗ vulnérabilité (proie parasitée)

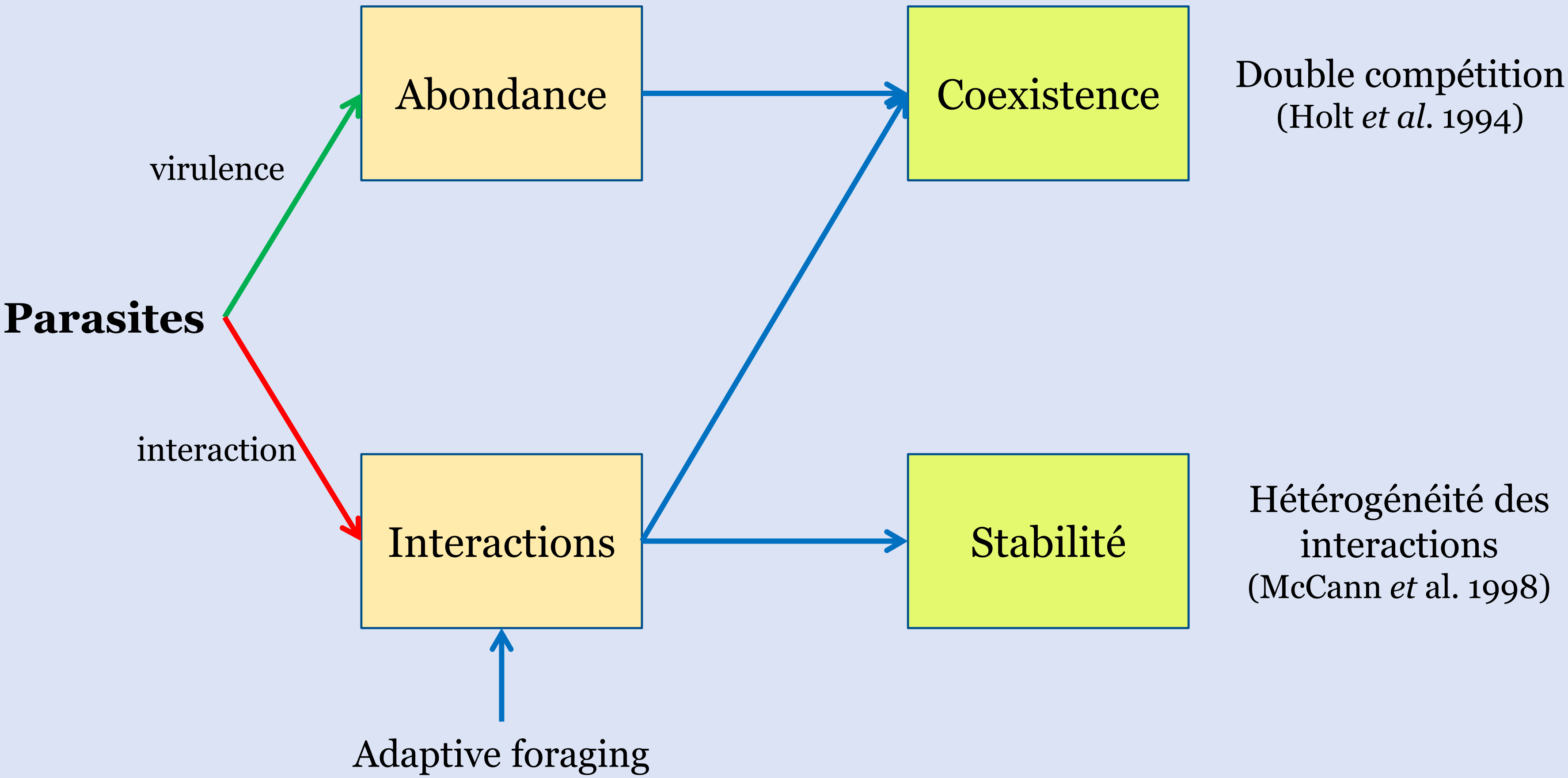
(Médoc & Beisel, 2011)

Asellus aquaticus

Introduction

- 3 observations:
  - Réseaux trophiques
  - Parasitisme dans les réseaux
  - Le parasitisme

Influence du parasitisme

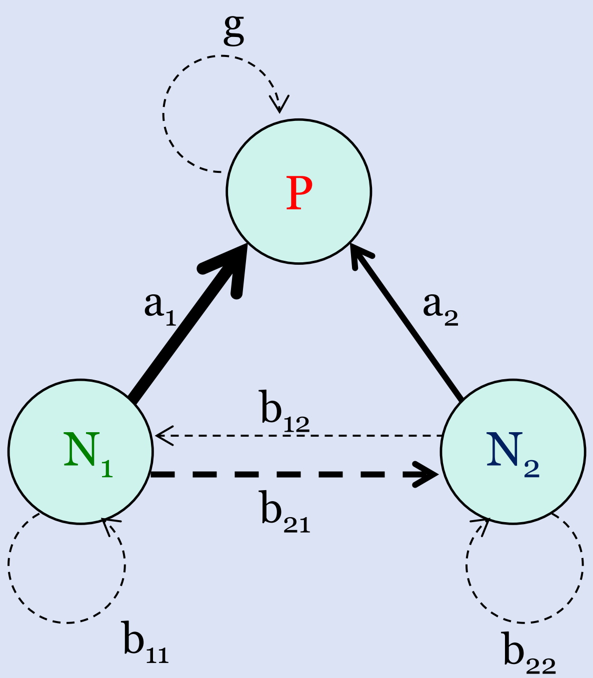


Le modèle

Le modèle

- Modèle d'Hutson & Vickers (1983)

$$\begin{cases} \dfrac{dN_1}{dt} = N_1(r_1 - b_{11}N_1 - b_{12}N_2 - a_1P) \\ \dfrac{dN_2}{dt} = N_2\,(r_2 - b_{21}N_1 - b_{22}N_2 - a_2P) \\ \dfrac{dP}{dt} = P(ea_1N_1 + ea_2N_2 - m - gP) \end{cases}$$

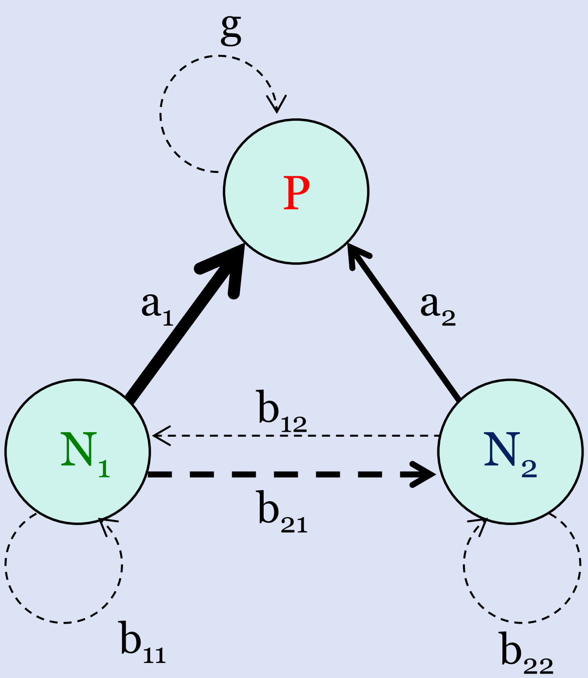


- Deux proies
  - Compétition intra and interspécifique
- Un prédateur
  - Réponse fonctionnelle de type I
  - Compétition interspécifique

Le modèle

- Modèle d'Hutson & Vickers (1983)

$$\begin{cases} \boxed{\dfrac{dN_1}{dt} = N_1(r_1 - b_{11}N_1 - b_{12}N_2 - a_1P)} \\ \dfrac{dN_2}{dt} = N_2\,(r_2 - b_{21}N_1 - b_{22}N_2 - a_2P) \\ \dfrac{dP}{dt} = P(ea_1N_1 + ea_2N_2 - m - gP) \end{cases}$$

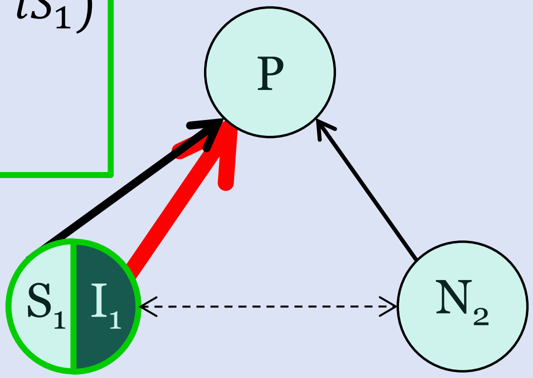


- Deux proies
  - Compétition intra and interspécifique
- Un prédateur
  - Réponse fonctionnelle de type I
  - Compétition interspécifique

Le modèle structuré

- Structuration de la proie en Susceptible et Infectés

$$\begin{cases} \boxed{\begin{aligned} \frac{dS_1}{dt} &= S_1(f_1 - m_1 - b_{11}N_1 - b_{12}N_2 - a_1P) + I_1\big((f_1 - {\color{green}n}) - iS_1\big) \\ \frac{dI_1}{dt} &= I_1(iS_1 - b_{11}N_1 - b_{12}N_2 - (a_1 + {\color{red}j})P - m_1) \end{aligned}} \\ \frac{dN_2}{dt} = N_2(r_2 - b_{21}N_1 - b_{22}N_2 - a_2P) \\ \frac{dP}{dt} = P(ea_1N_1 + ejI_1 + ea_2N_2 - m - gP) \end{cases}$$

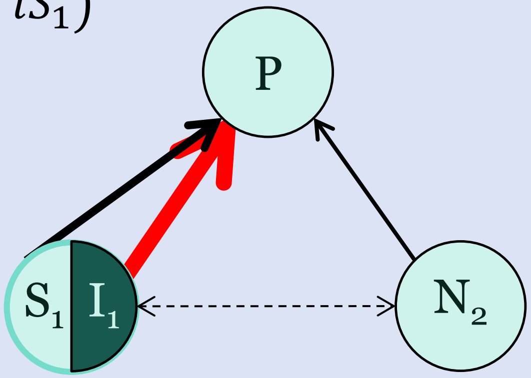


- Virulence, *n*
- Vulnérabilité, *j*

Le modèle structuré

- Structuration de la proie en Susceptible et Infectés

$$
\begin{cases}
\boxed{\dfrac{dS_1}{dt} = S_1(f_1 - m_1 - b_{11}N_1 - b_{12}N_2 - a_1P)} + I_1\big((f_1 - n) - iS_1\big) \\
\dfrac{dI_1}{dt} = I_1(iS_1 - b_{11}N_1 - b_{12}N_2 - (a_1 + j)P - m_1) \\
\dfrac{dN_2}{dt} = N_2(r_2 - b_{21}N_1 - b_{22}N_2 - a_2P) \\
\dfrac{dP}{dt} = P(ea_1N_1 + ejI_1 + ea_2N_2 - m - gP)
\end{cases}
$$

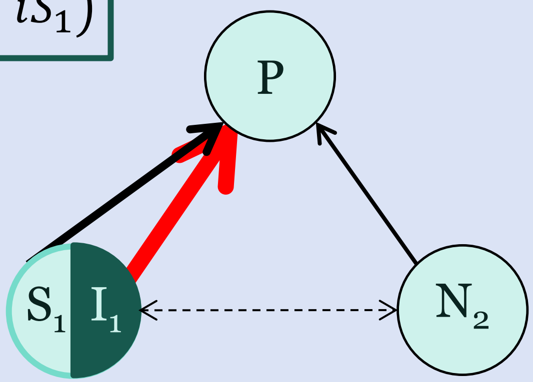


- Virulence, n
- Vulnérabilité, j

Le modèle structuré

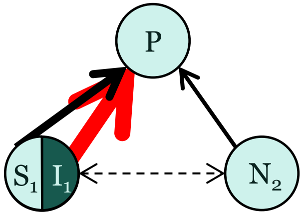
- Structuration de la proie en Susceptible et Infectés

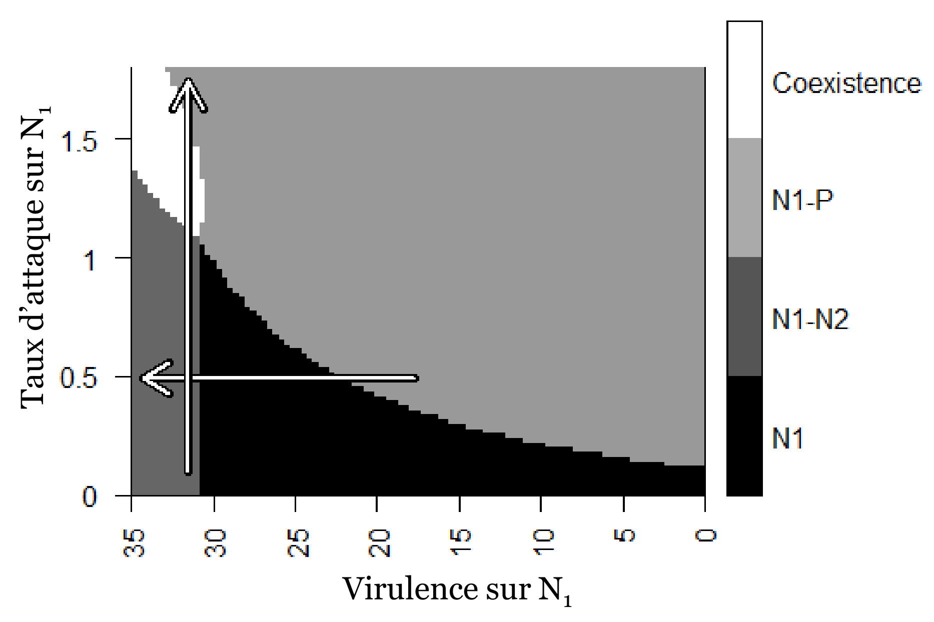
$$
\begin{cases}
\boxed{\dfrac{dS_1}{dt} = S_1(f_1 - m_1 - b_{11}N_1 - b_{12}N_2 - a_1P)} + \boxed{I_1\big((f_1 - n) - iS_1\big)} \\
\boxed{\dfrac{dI_1}{dt} = I_1(iS_1 - b_{11}N_1 - b_{12}N_2 - (a_1 + j)P - m_1)} \\
\dfrac{dN_2}{dt} = N_2(r_2 - b_{21}N_1 - b_{22}N_2 - a_2P) \\
\dfrac{dP}{dt} = P(ea_1N_1 + ejI_1 + ea_2N_2 - m - gP)
\end{cases}
$$



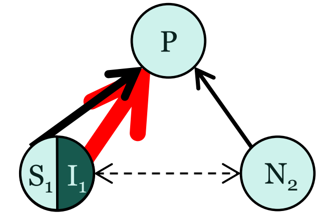
- Virulence, n
- Vulnérabilité, j

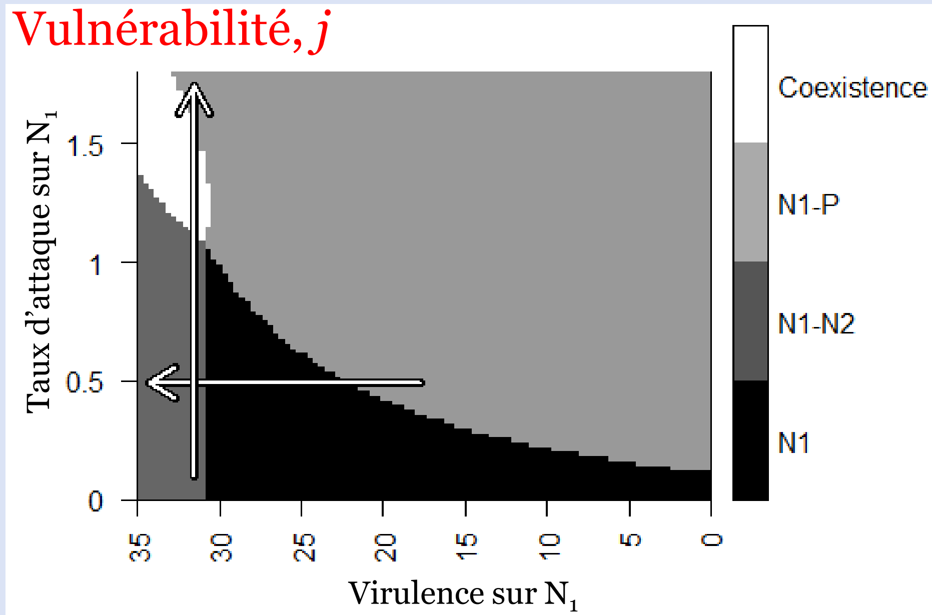
Le modèle structuré





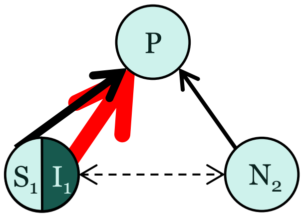
Le modèle structuré

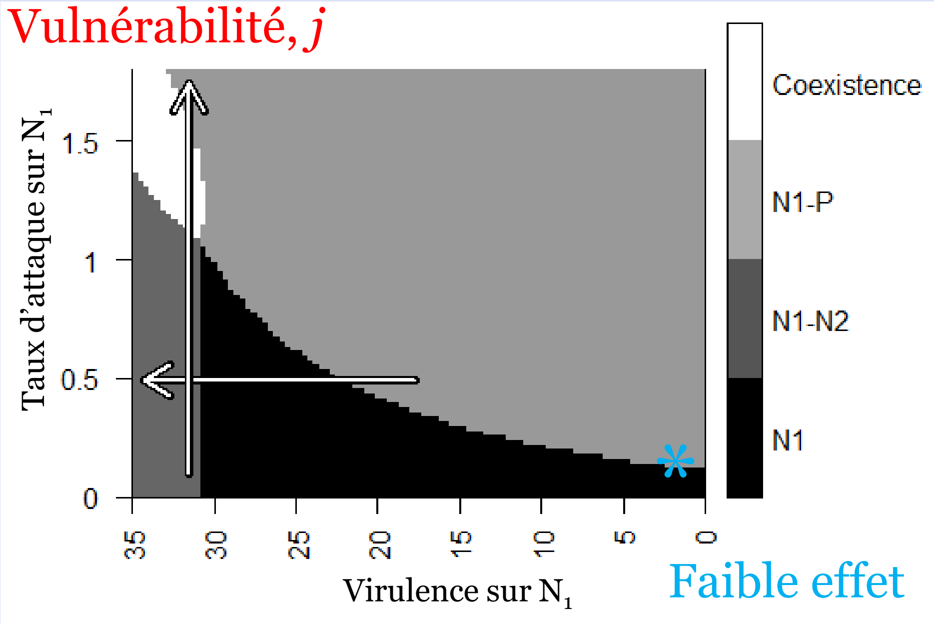




Virulence, *n*

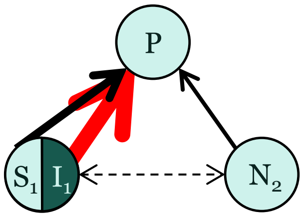
Le modèle structuré

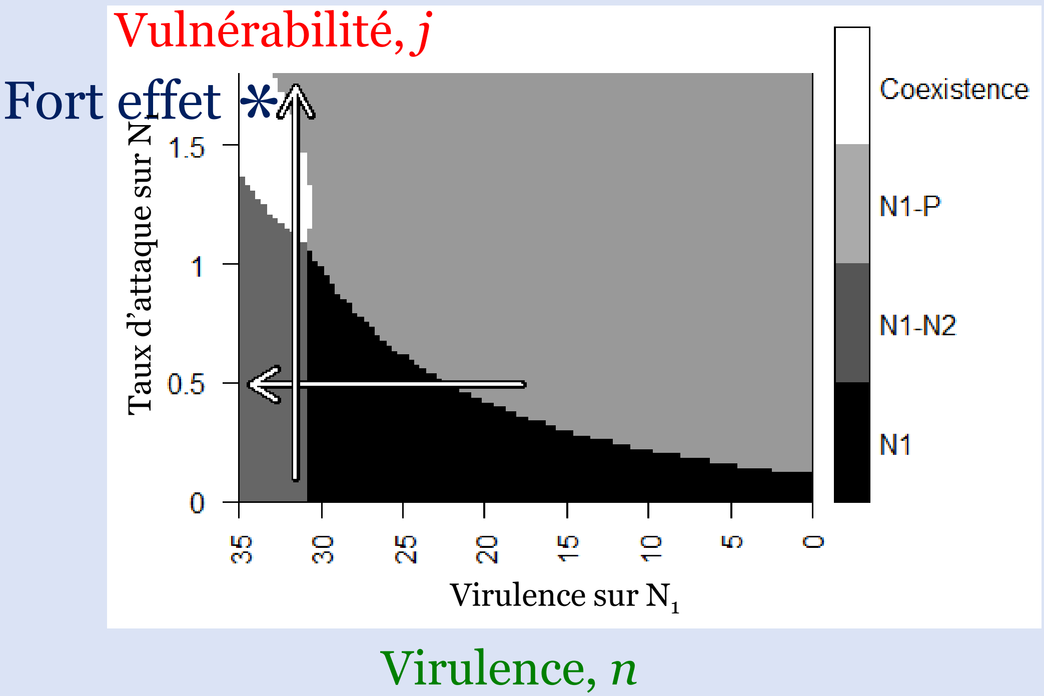




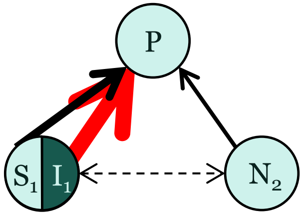
Virulence, *n*

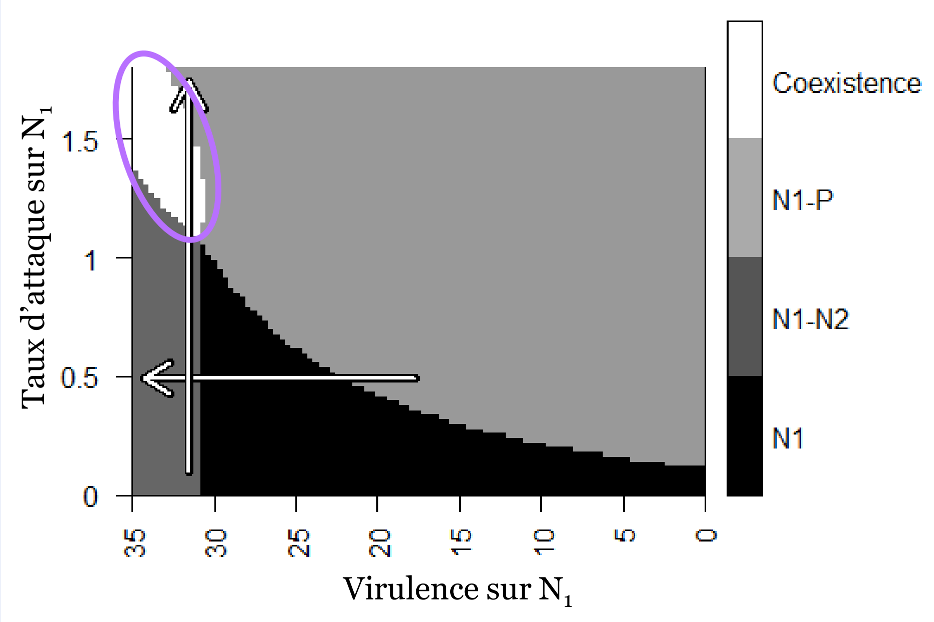
Le modèle structuré





Le modèle structuré



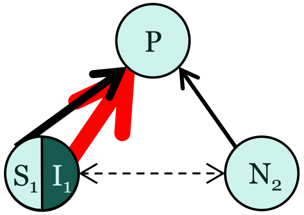


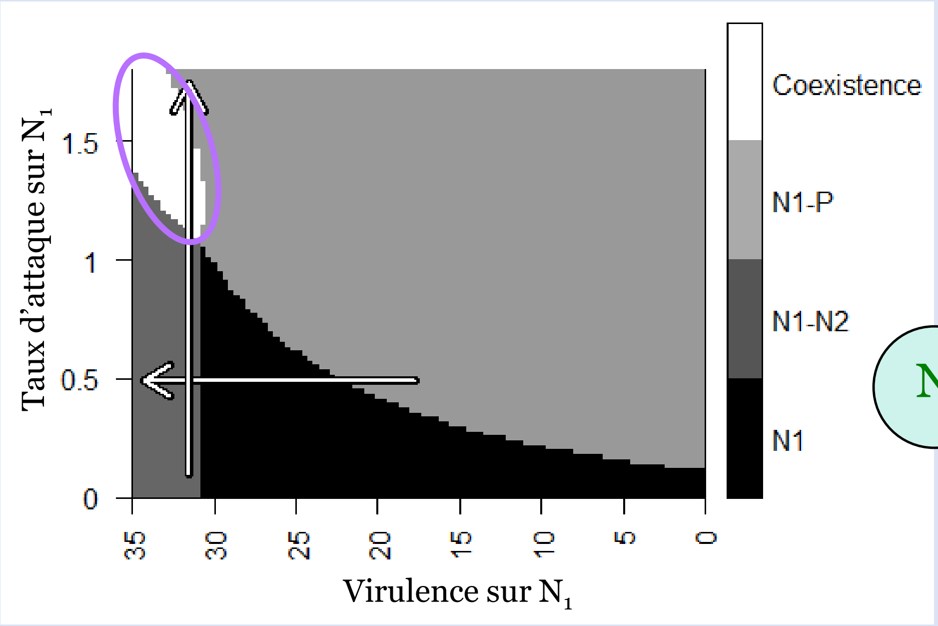
Coexistence :

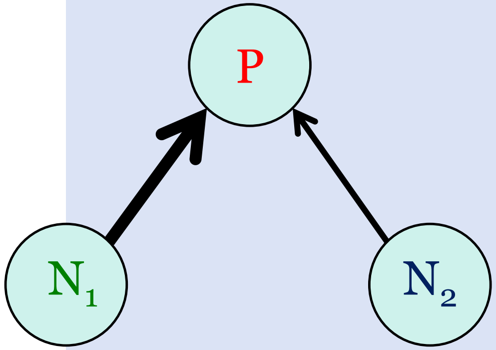
- Virulence: ↘↗ ou ↗
- Vulnérabilité: ↗

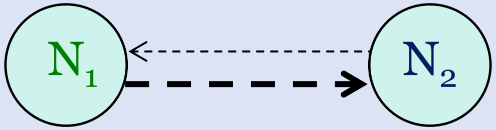
- Effets synergétiques favorisant la coexistence

Le modèle structuré







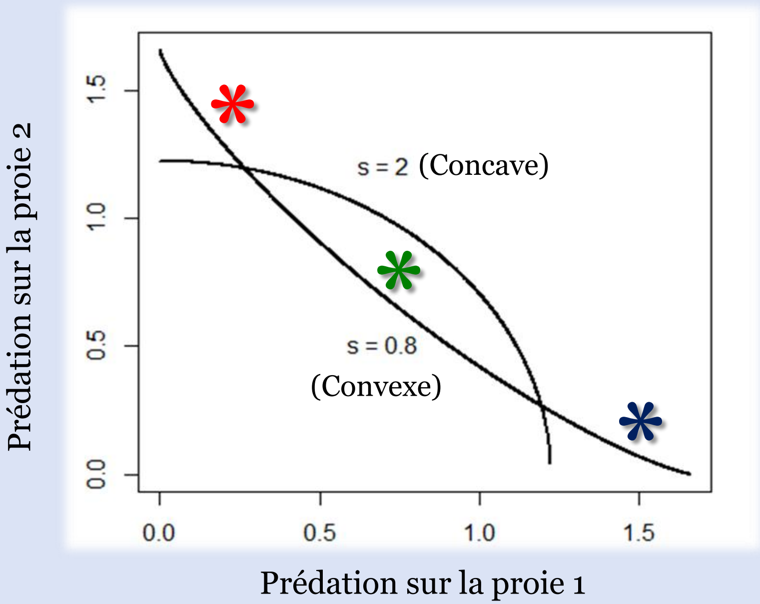


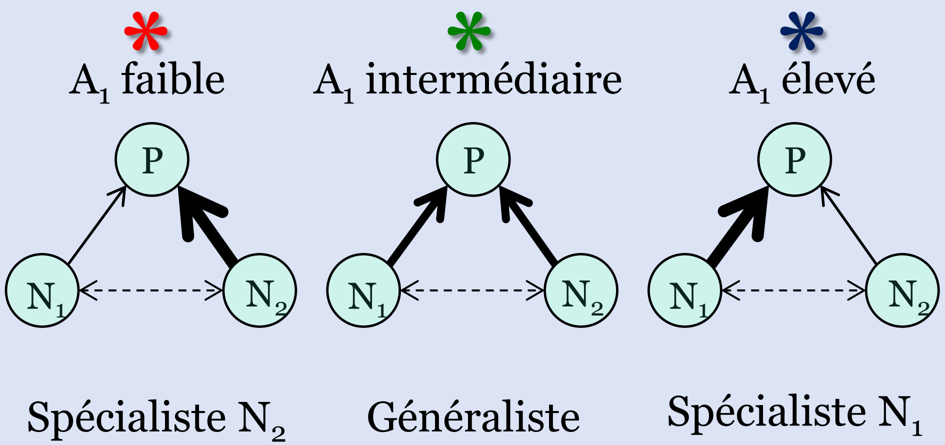
Le modèle évolutif

- Ajout d’un trade-off sur la prédation (choix de la proie)

Le modèle évolutif

- Ajout d'un trade-off sur la prédation (choix de la proie)





Adaptive foraging par dynamique adaptative

- Fitness relative d'un mutant rare a_{1m}

$$\omega(a_{1m}, a_1) = \frac{1}{P(a_{1m})} \frac{dP(a_{1m})}{dt}\Bigg|_{\substack{P(a_{1m})\to 0 \\ P(a_1)\to P^*(a_1)}}$$

Adaptive foraging par dynamique adaptative

- Fitness relative d'un mutant rare a_{1m}

$$\omega(a_{1m}, a_1) = \frac{1}{P(a_{1m})} \frac{dP(a_{1m})}{dt}\Bigg|_{\substack{P(a_{1m}) \to 0 \\ P(a_1) \to P^*(a_1)}}$$

- Équation canonique

$$\frac{da_1}{dt} = \frac{1}{2} \mu(a_1) \sigma^2(a_1) P^*(a_1) \underbrace{\frac{\partial \omega(a_{1m}, a_1)}{\partial a_{1m}}\Bigg|_{a_{1m} \to a_1}}_{\text{Gradient de sélection}}$$

Adaptive foraging par dynamique adaptative

- Singularité évolutive
  - → les racines du gradient donnent les singularitées $\overline{a_1}$

Adaptive foraging par dynamique adaptative

- Singularité évolutive
  - → les racines du gradient donnent les singularitées $\overline{a_1}$

- Caractérisation des singularitées
  - Invasibilité Convergence

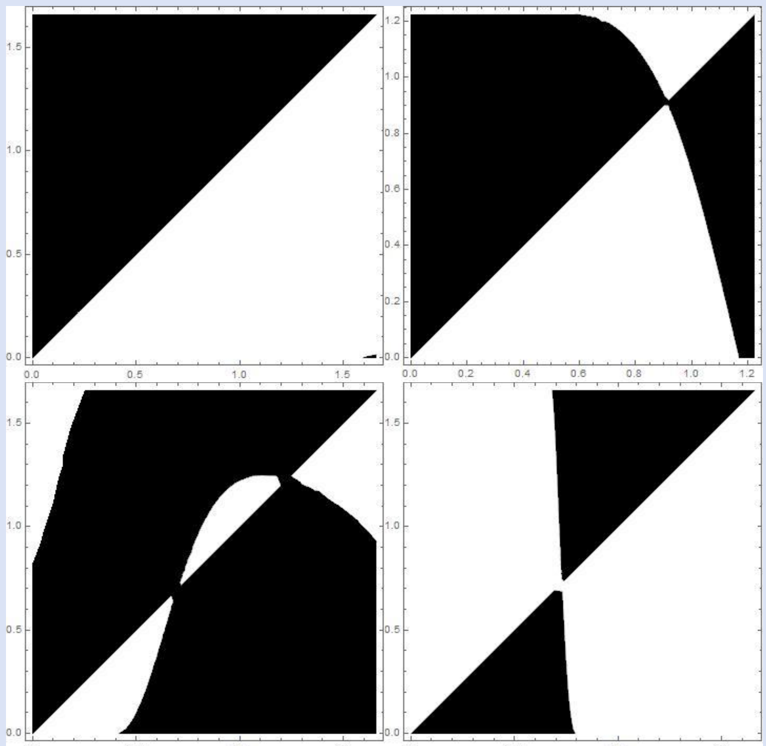
$$c_{22} = \left.\frac{\partial^2 \omega}{\partial {a_{1m}}^2}\right|_{a_{1m} \to a_1 \to \bar{a}_1} > 0$$

$$c_{22} + c_{12} = \left.\frac{\partial^2 \omega}{\partial {a_{1m}}^2}\right|_{a_{1m} \to a_1 \to \bar{a}_1} + \left.\frac{\partial^2 \omega}{\partial a_1 \partial a_{1m}}\right|_{a_{1m} \to a_1 \to \bar{a}_1} < 0$$

	Non-invasible	Invasible
Convergent	CSS (Continously Stable Strategy)	EBP (Evolutionary Branching Point)
Non-convergent	Jardin d'Eden	Repellor

Pairwise Invasibility Plot (PIP)

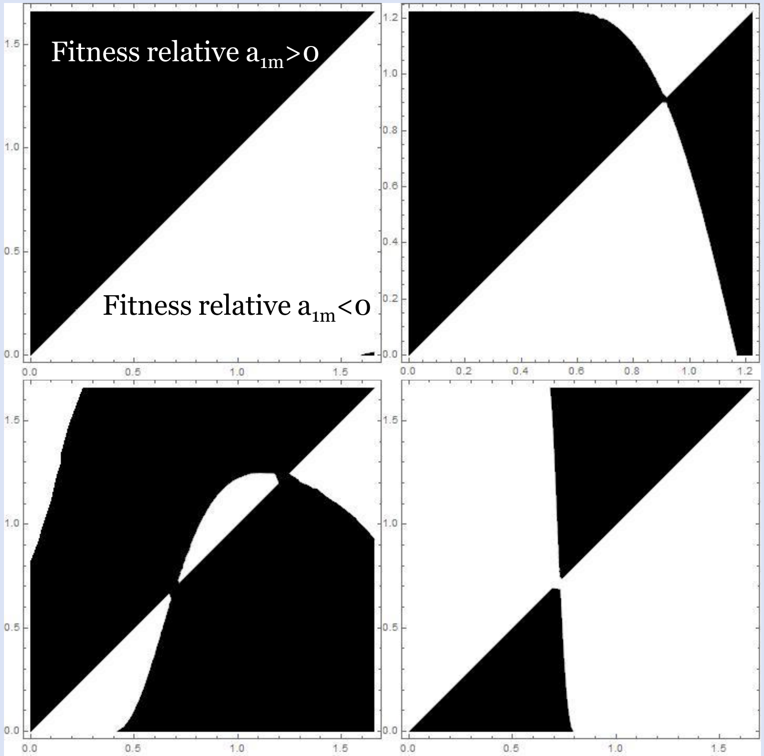
Trait mutant



Trait résident

Pairwise Invasibility Plot (PIP)

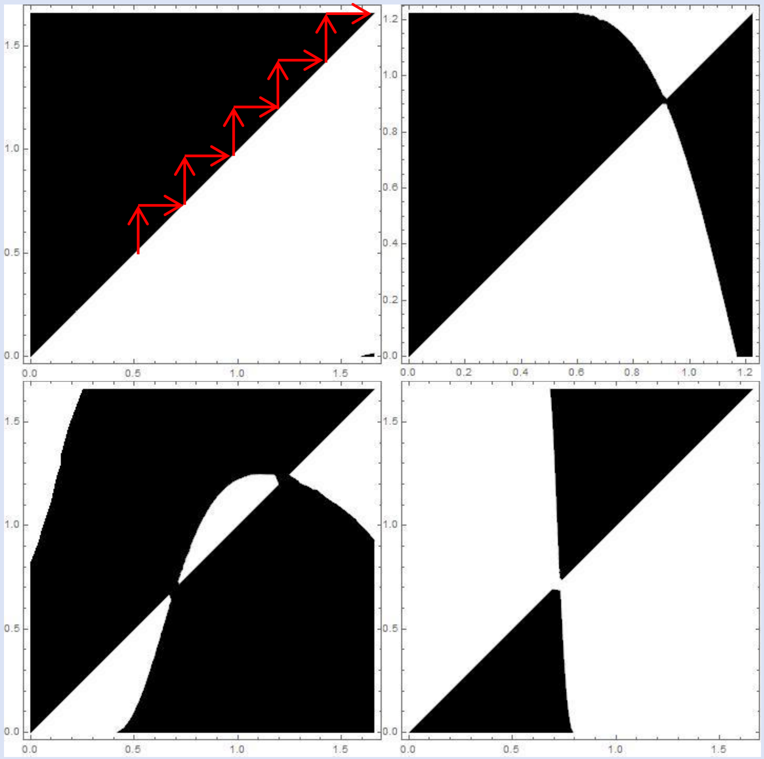
Trait mutant



Trait résident

Pairwise Invasibility Plot (PIP)

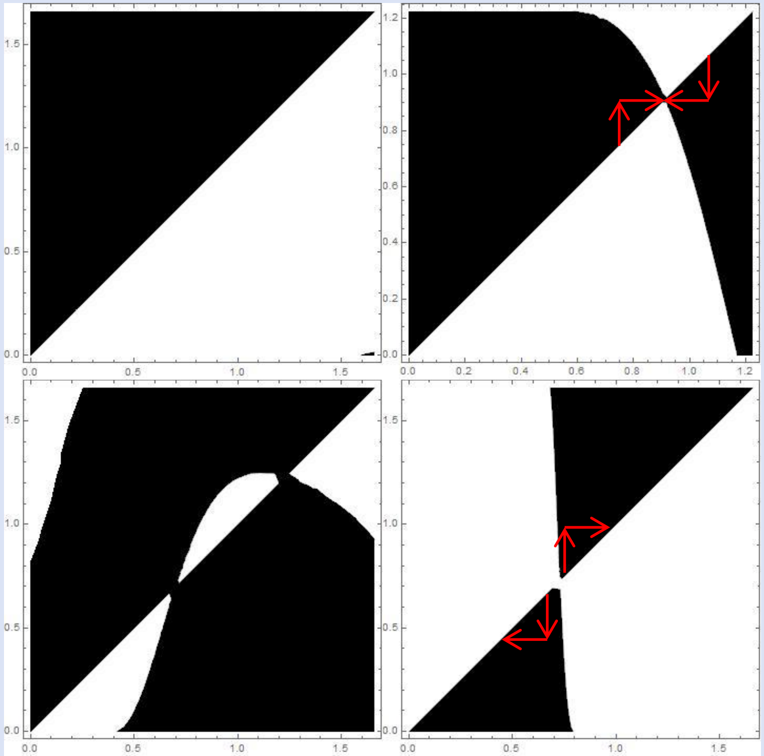
Trait mutant



Trait résident

Pairwise Invasibility Plot (PIP)

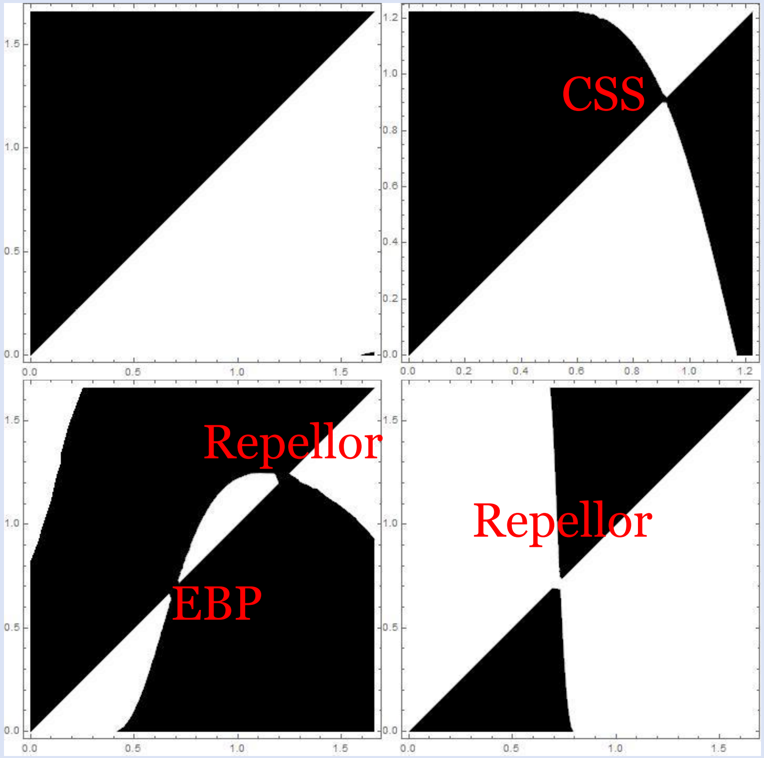
Trait mutant



Trait résident

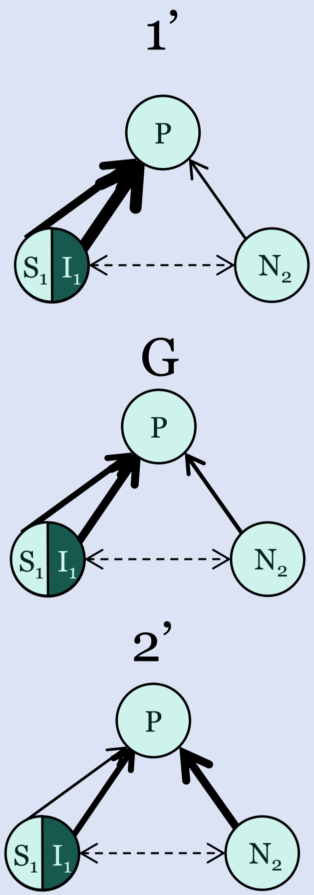
Pairwise Invasibility Plot (PIP)

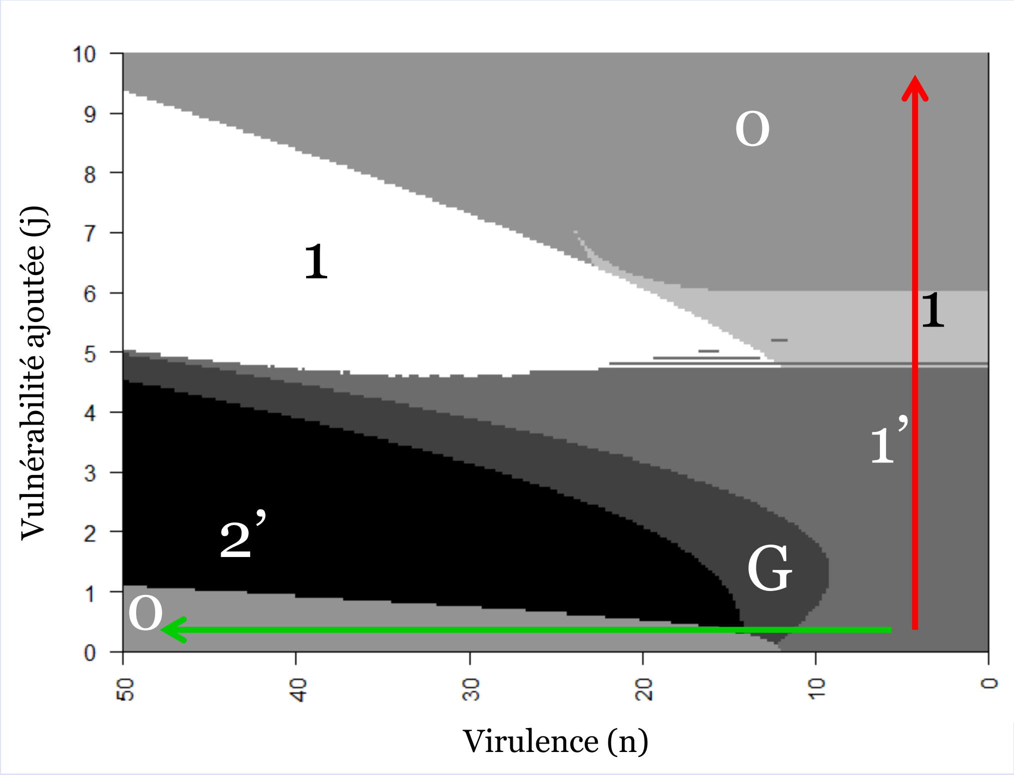
Trait mutant



Trait résident

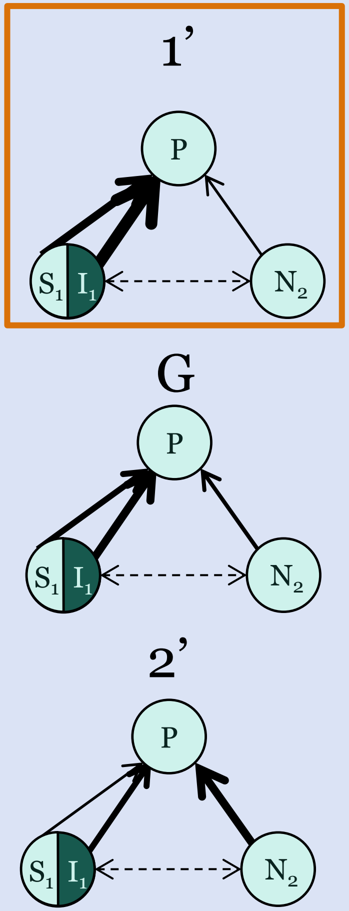
Trade-off convexe

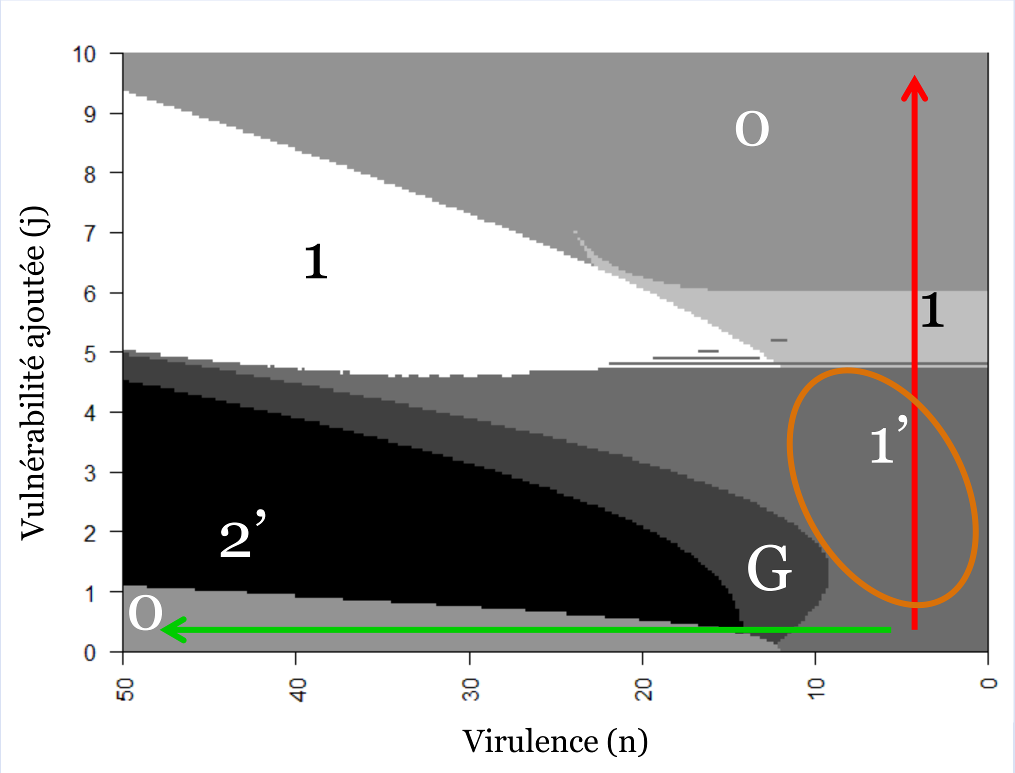




O : perte du prédateur
1 : spécialiste N_1 exclusive
2 : spécialiste N_2 exclusive
1' : spécialiste N_1 non-exclusif
2' : spécialiste N_2 non-exclusif
G : généraliste

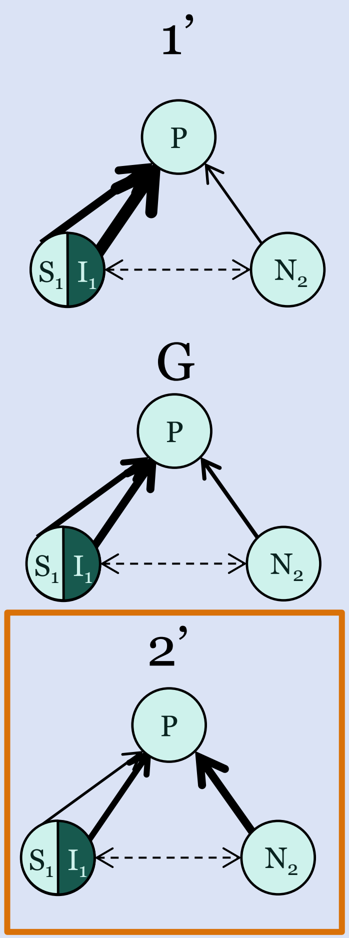
Trade-off convexe

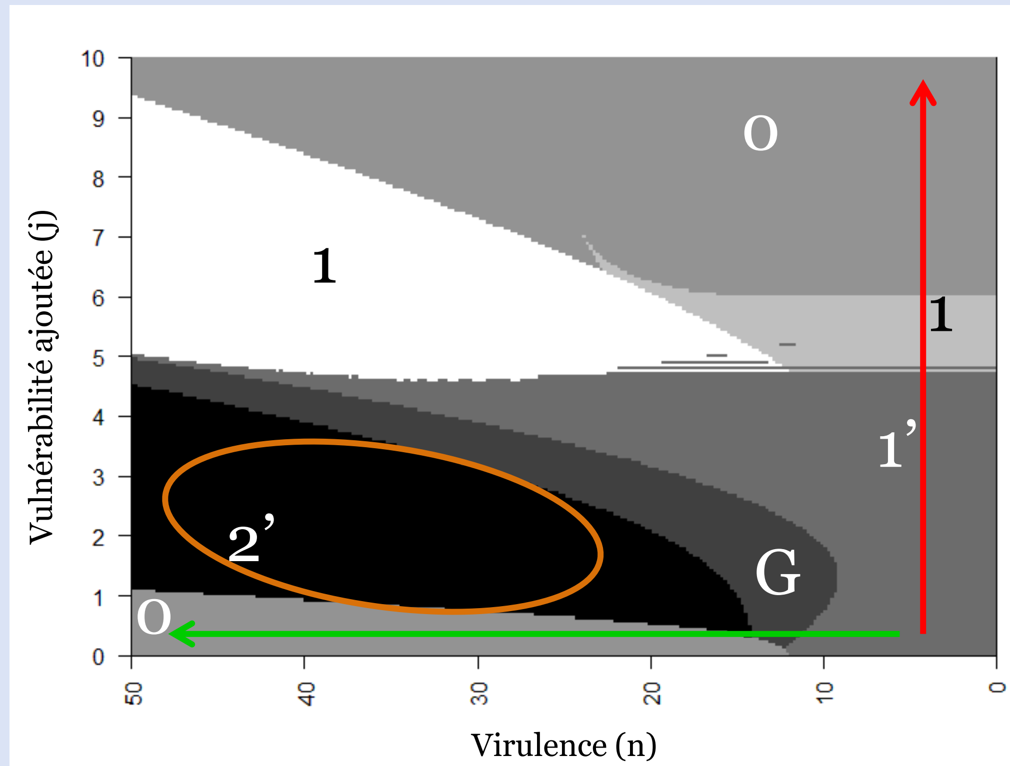




0 : perte du prédateur
1 : spécialiste N_1 exclusive
2 : spécialiste N_2 exclusive
1' : spécialiste N_1 non-exclusif
2' : spécialiste N_2 non-exclusif
G : généraliste

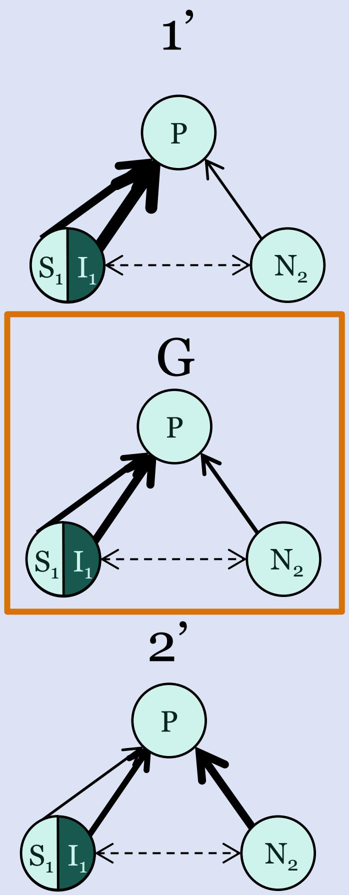
Trade-off convexe

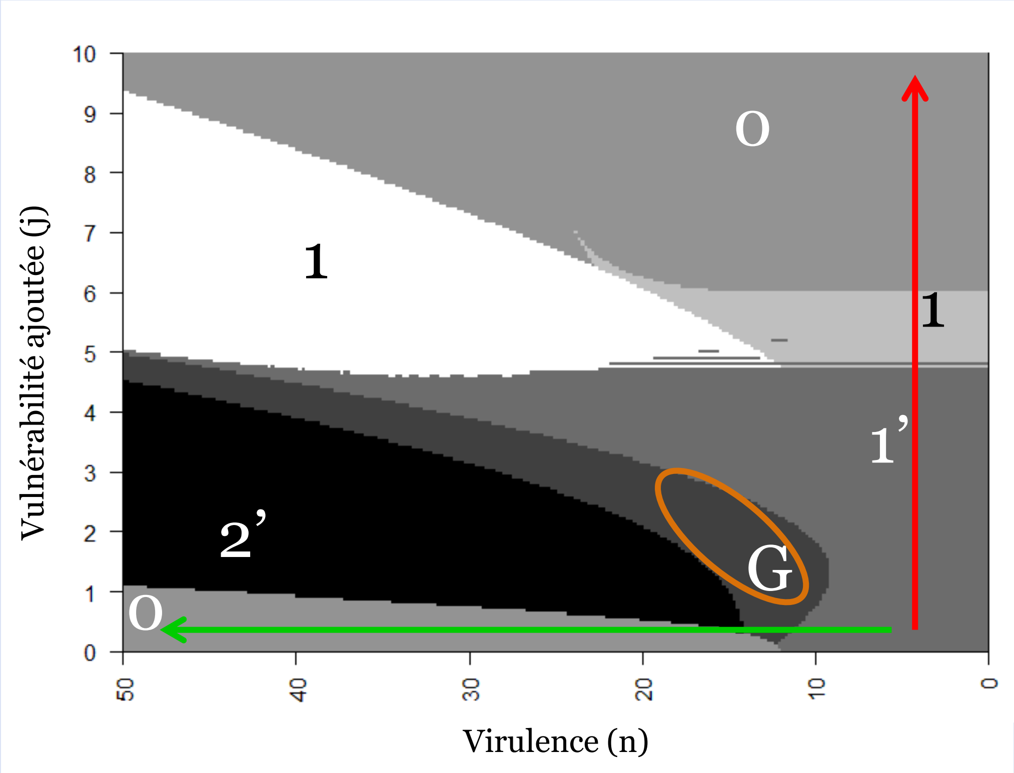




0 : perte du prédateur
1 : spécialiste N_1 exclusive
2 : spécialiste N_2 exclusive
1' : spécialiste N_1 non-exclusif
2' : spécialiste N_2 non-exclusif
G : généraliste

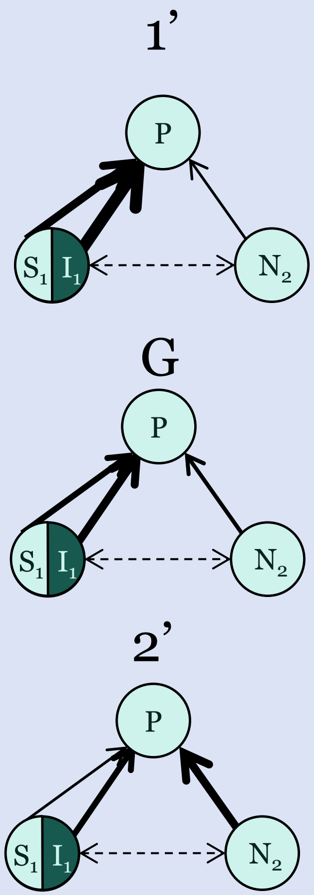
Trade-off convexe

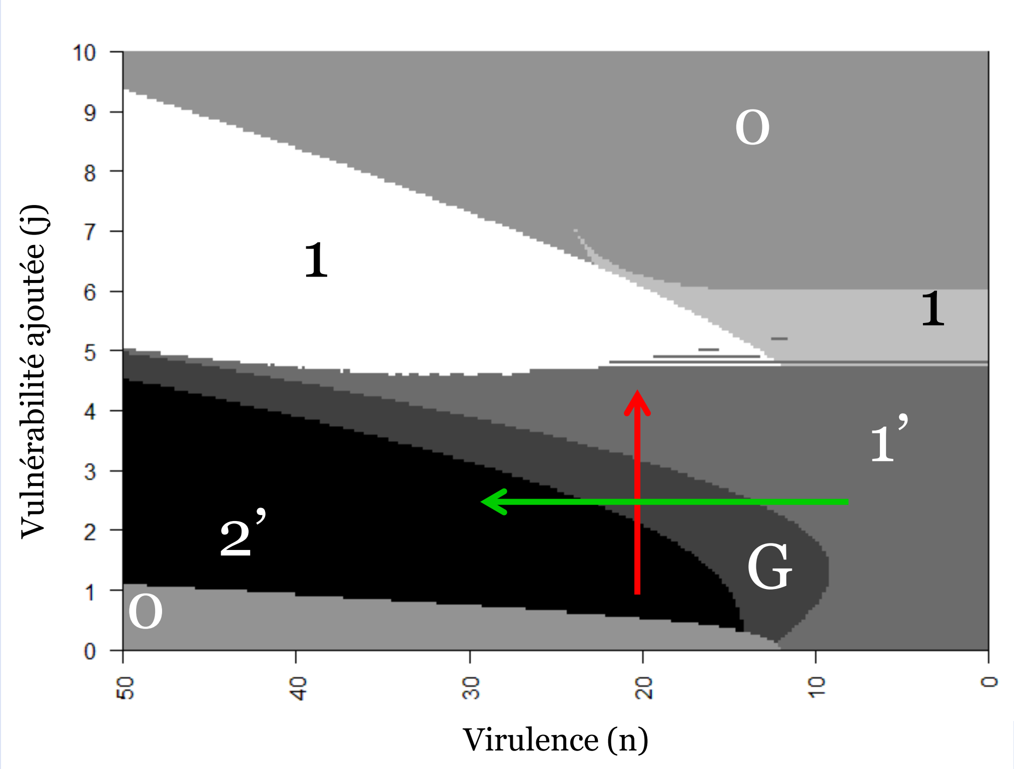




0 : perte du prédateur
1 : spécialiste N_1 exclusive
2 : spécialiste N_2 exclusive
1' : spécialiste N_1 non-exclusif
2' : spécialiste N_2 non-exclusif
G : généraliste

Trade-off convexe

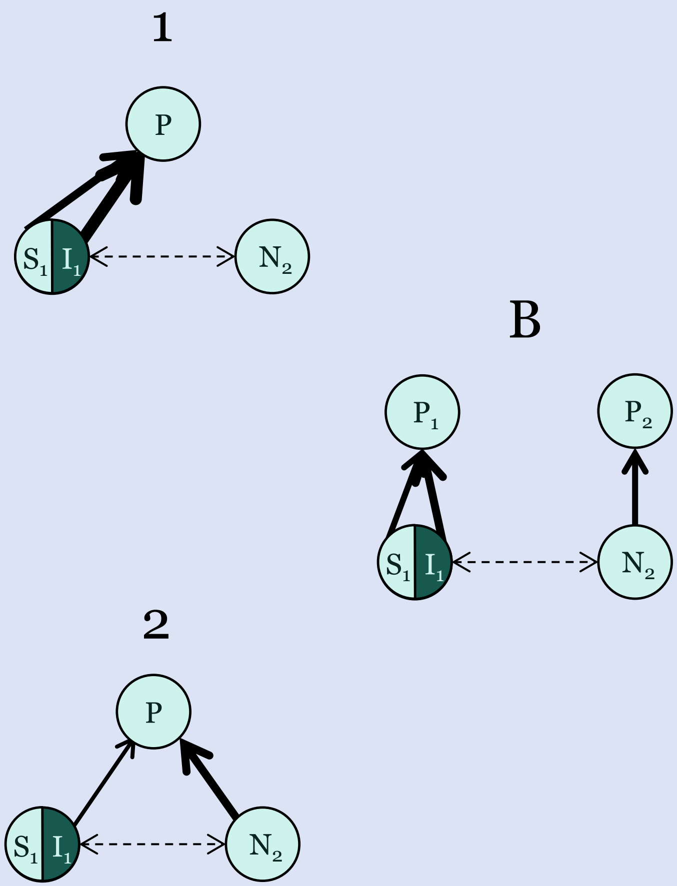


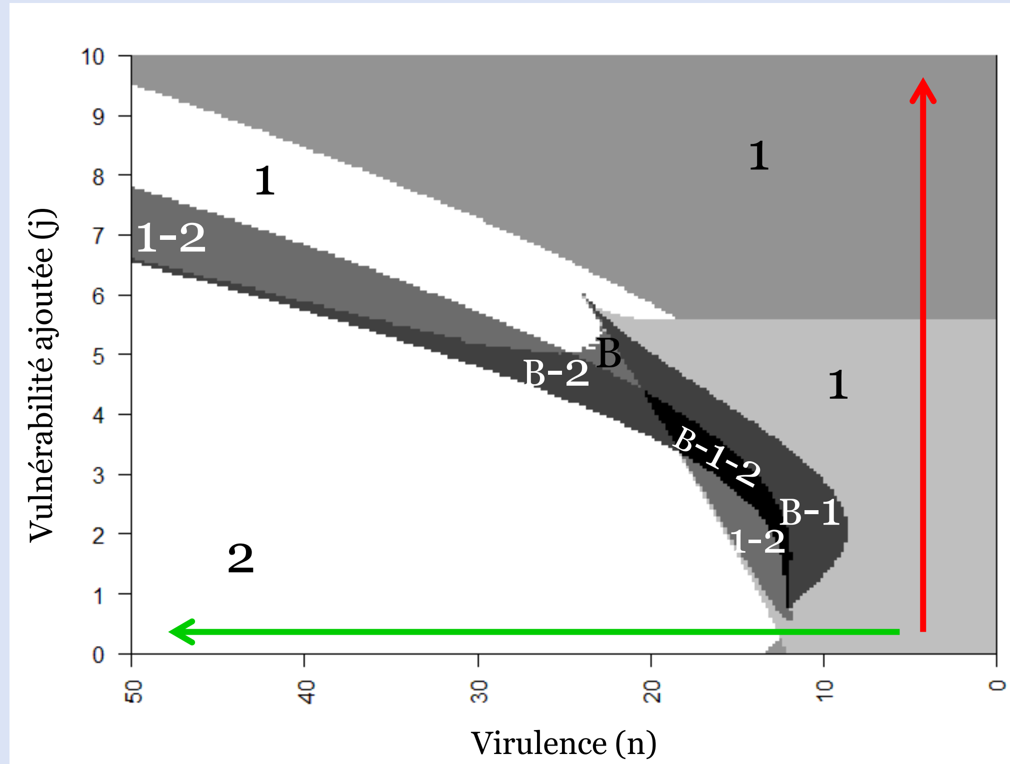


Effet antagoniste

0 : perte du prédateur
1 : spécialiste N_1 exclusive
2 : spécialiste N_2 exclusive
1' : spécialiste N_1 non-exclusif
2' : spécialiste N_2 non-exclusif
G : généraliste

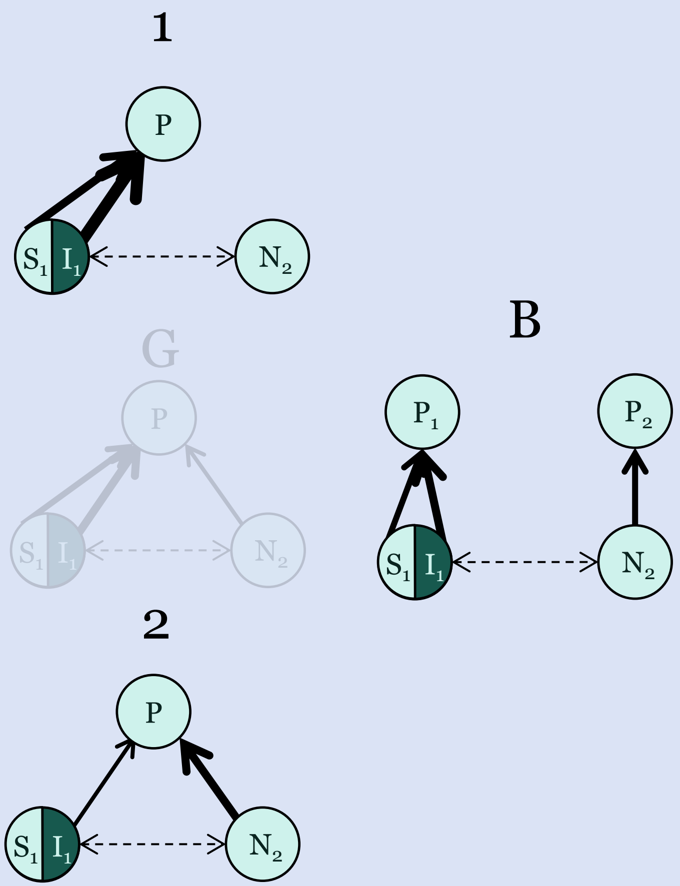
Trade-off concave

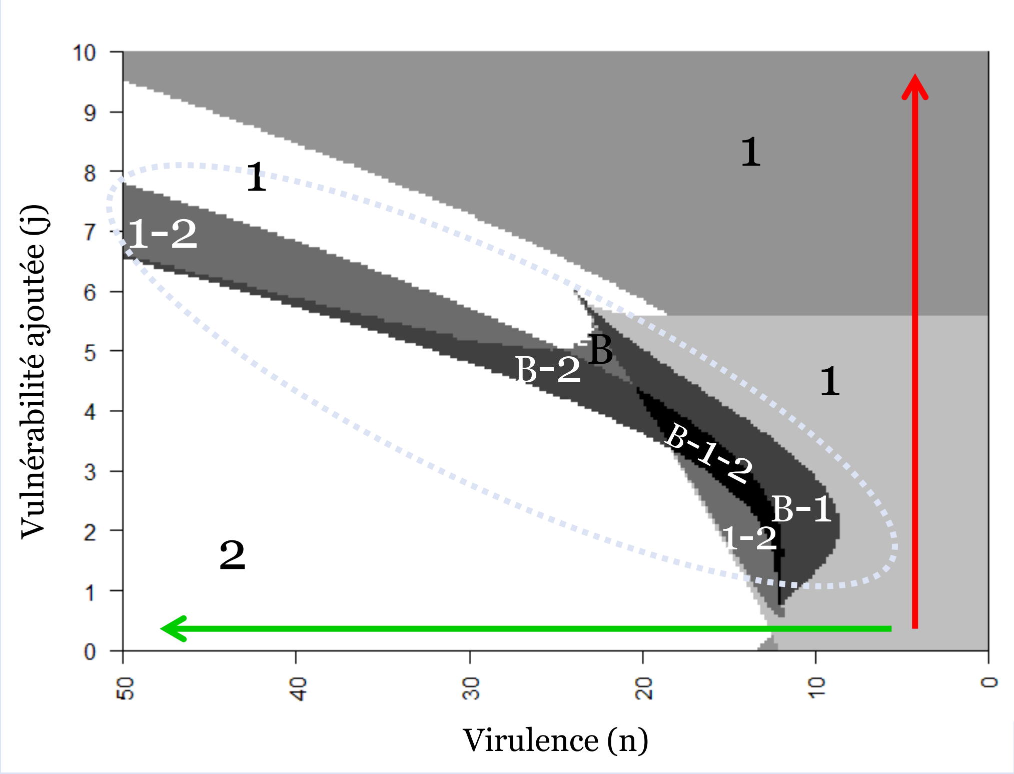




1 : spécialiste N_1 exclusif
2 : spécialiste N_2 exclusif
B : coexistence de 2 prédateurs

Trade-off concave

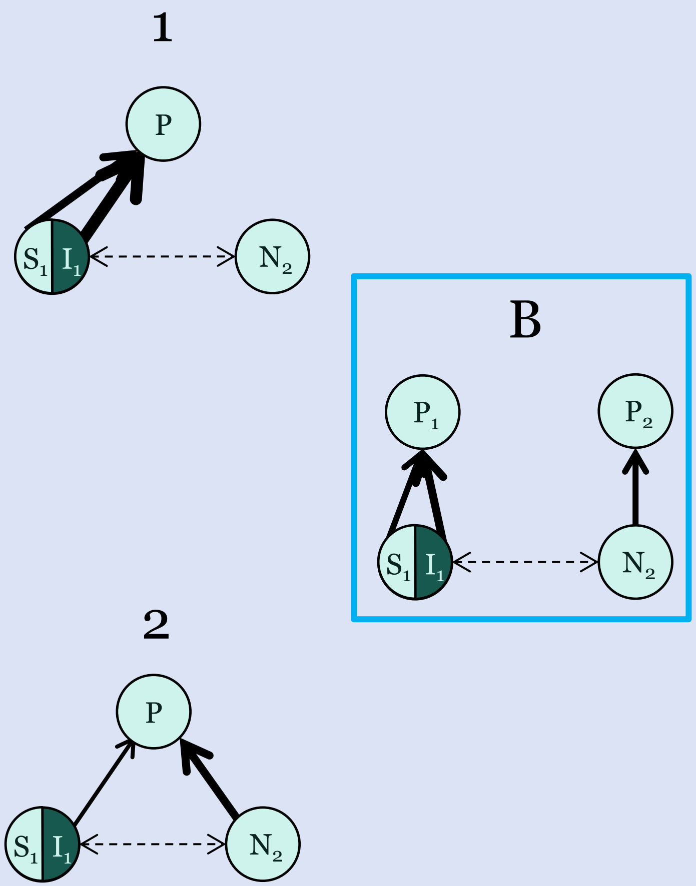


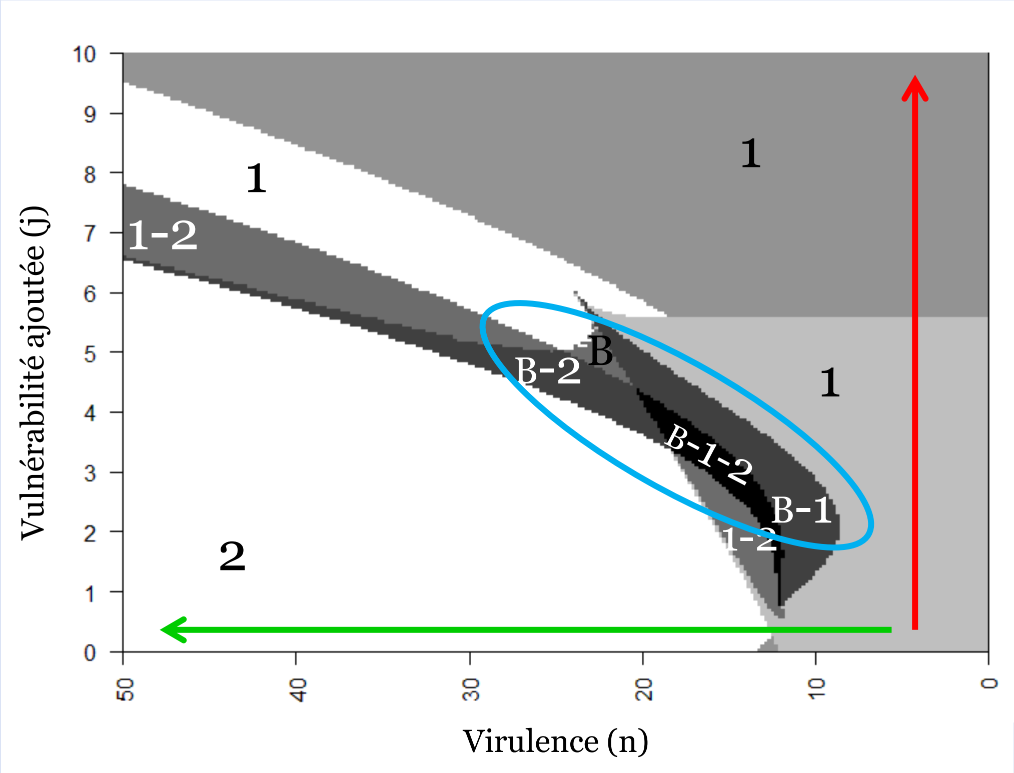


Pas de généraliste

1 : spécialiste N_1 exclusif
2 : spécialiste N_2 exclusif
B : coexistence de 2 prédateurs

Trade-off concave

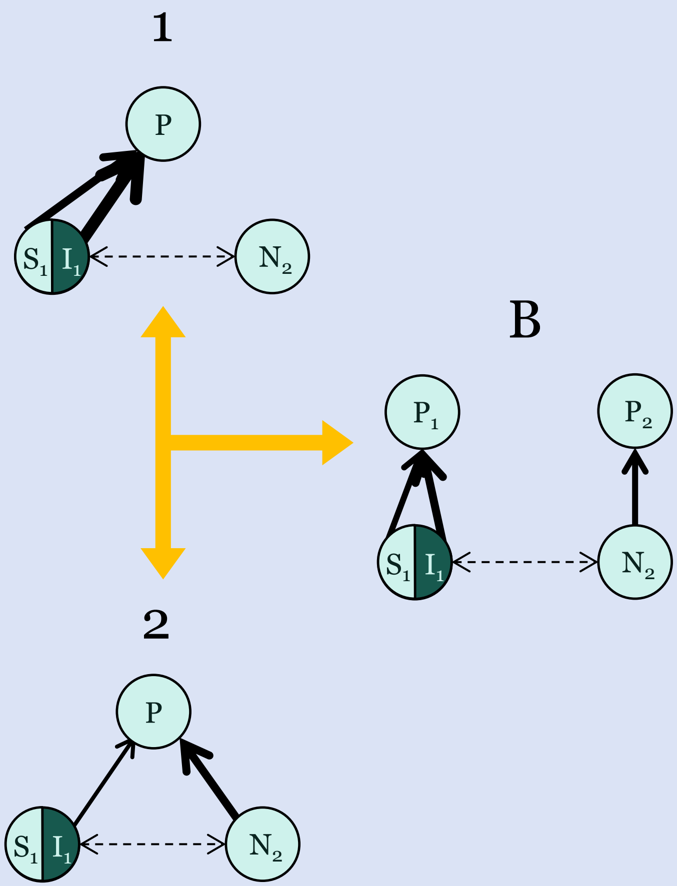


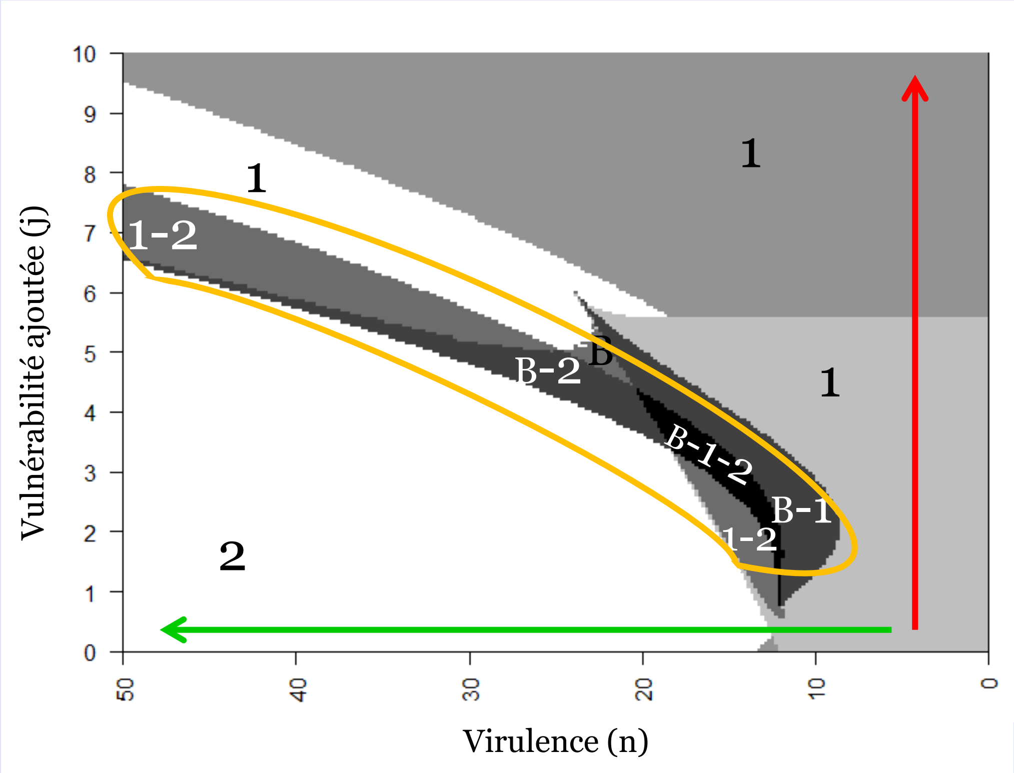


Diversification

1 : spécialiste N_1 exclusif
2 : spécialiste N_2 exclusif
B : coexistence de 2 prédateurs

Trade-off concave





Multistabilité évolutive

1 : spécialiste N_1 exclusif
2 : spécialiste N_2 exclusif
B : coexistence de 2 prédateurs

Conclusion : approche théorique

- Effets du parasitisme
  - Distinction : effets virulence / interaction (vulnérabilité)

Conclusion : approche théorique

- Effets du parasitisme
  - Distinction : effets virulence / interaction (vulnérabilité)

- Parasitisme de la proie

	Virulence	**Vulnérabilité**
Coexistence	↗ ou ↘	↗ (souvent)
Stabilité	↘ (souvent)	↘ (souvent)
Régime	Sur proie non-infecté (N_2)	Sur proie infecté (N_1)

Perspectives : projet expérimental

- Modèles → résultats qualitatifs

Expériences

Perspectives : projet expérimental

- Tests des hypothèses
  - Effets virulence sur les organismes : fréquemment observé

Perspectives : projet expérimental

- Tests des hypothèses
  - Effets virulence sur les organismes : fréquemment observé
  - Effets interaction : expériences comportementales

    poisson-daphnie-épibiontes/poisson-Gammare-Acanthocéphale

Phoxinus phoxinus

Daphnia sp. avec épibiontes (Péritriches ?)

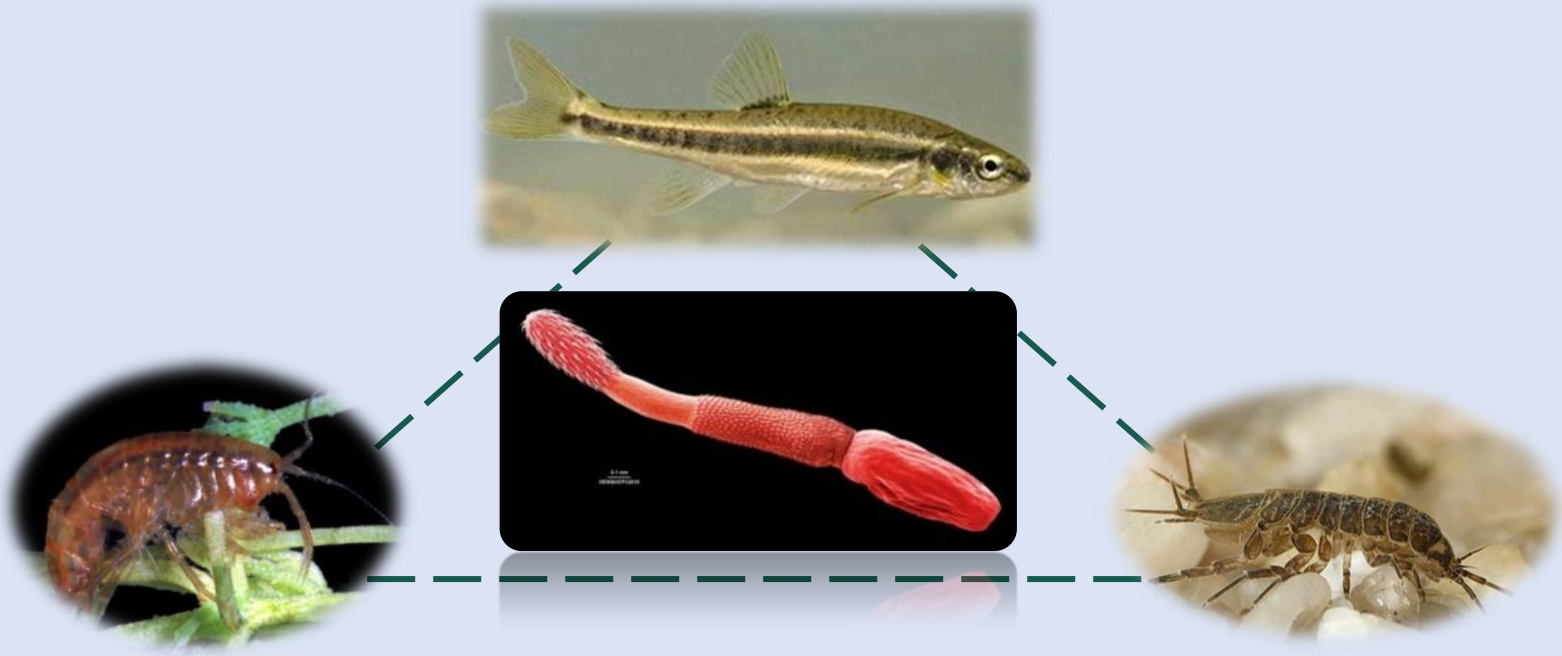
Perspectives : projet expérimental

- Tests des hypothèses
  - Effets virulence sur les organismes : fréquemment observé
  - Effets interaction : expériences comportementales
    poisson-daphnie-épibiontes/poisson-Gammare-Acanthocéphale
  - Profitabilité de la proie parasitée : valeur calorique,
    temps de manipulation

Perspectives : projet expérimental

- Tests des hypothèses
  - Effets virulence sur les organismes : fréquemment observé
  - Effets interaction : expériences comportementales
    poisson-daphnie-épibiontes/poisson-Gammare-Acanthocéphale
  - Profitabilité de la proie parasitée : valeur calorique,
    temps de manipulation
- Test des conclusions
  - Coexistence du système : système planctonique
    parasite : virulence ou interaction

Merci de votre attention



Bibliographie (extrait)

- Dieckmann, U., & Law, R., 1996. The dynamical theory of coevolution: a derivation from stochastic ecological processes. *J. Math. Biol.* **34**, 579–612. doi:10.1007/BF02409751
- Hatcher, M.J., Dick, J.T.A., & Dunn, A.M., 2006. How parasites affect interactions between competitors and predators. *Ecol. Lett.* **9**, 1253–1271. doi:10.1111/j.1461-0248.2006.00964.x
- Hutson, V., & Vickers, G.T., 1983. A criterion for permanent coexistence of species, with an application to a two-prey one-predator system. *Math. Biosci.* **63**, 253–269. doi:10.1016/0025-5564(82)90042-6
- Holt, R.D., 1977. Predation, apparent competition, and the structure of prey communities. *Theor. Popul. Biol.* **12**, 197–129. doi:10.1016/0040-5809(77)90042-9
- Lafferty, K.D., Dobson, A.P., & Kuris, A.M., 2006. Parasites dominate food web links. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **103**, 11211–11216. doi:10.1073/pnas.0604755103
- Loeuille, N., 2010a. Consequences of adaptive foraging in diverse communities. *Funct. Ecol.* **24**, 18–27. doi:10.1111/j.1365-2435.2009.01617.x
- Loeuille, N., 2010b. Influence of evolution on the stability of ecological communities. *Ecol. Lett.* **13**, 1536–1545. doi:10.1111/j.1461-0248.2010.01545.x
- MacArthur, R.H., & Pianka, E.R., 1966. On Optimal Use of a Patchy Environment. *Am. Nat.* **100**, 603. doi:10.1086/282454
- McCann, K.S., Hastings, A., & Huxel, G.R., 1998. Weak trophic interactions and the balance of nature. *Nature* **395**, 794–798. doi:10.1038/27427
- Pyke, G.H., 1984. Optimal Foraging Theory: A Critical Review. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **15**, 523–575. doi:10.1146/annurev.ecolsys.15.1.523

Comportemental dynamics

- Prediction
  - Parasitism modify repartion of interaction

- Biological models
  (Predator-Prey-Parasite)
  - Fish-Daphnia-Epibiont
  - Fish-Gammarus-Acanthocephalans

Comportemental dynamics

- Experimental design
  - + Carrying capacity
  - + Mesocosm complexity modulation

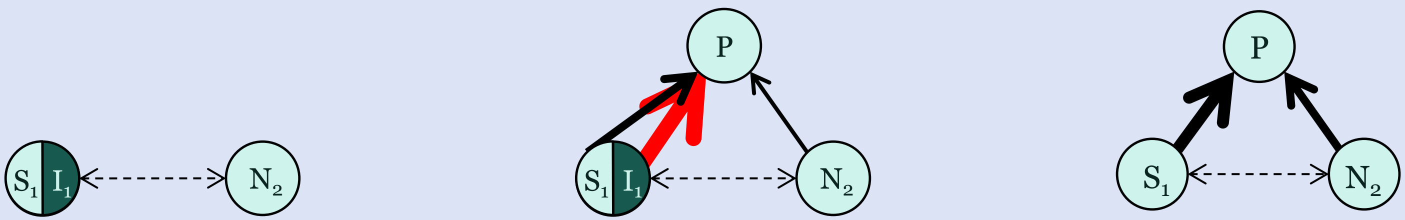
S_1+I_1 N_2	P S_1+I_1 N_2	P S_1 N_2

Comportemental dynamics

- Experimental design
  - + Carrying capacity
  - + Mesocosm complexity modulation

S_1+I_1 N_2	P S_1+I_1 N_2	P S_1 N_2

- Predictions



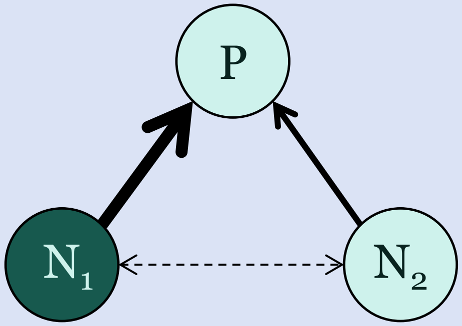
Previous works

- Systems
  - Prey-predator
  - Parasitism : Prey and/or predator (ofen with virulent effect)
    SIS ou SIR
  - Frequent results
    - Predator loss or parasite loss
    - Stabilising effect

The unstructured model

- The model

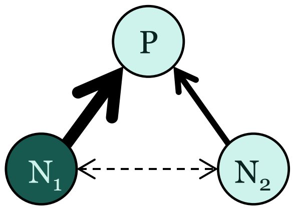
$$\begin{cases} \dfrac{dN_1}{dt} = N_1(r_1 - b_{11}N_1 - b_{12}N_2 - a_1 P) \\ \dfrac{dN_2}{dt} = N_2\,(r_2 - b_{21}N_1 - b_{22}N_2 - a_2 P) \\ \dfrac{dP}{dt} = P(ea_1N_1 + ea_2N_2 - m - gP) \end{cases}$$

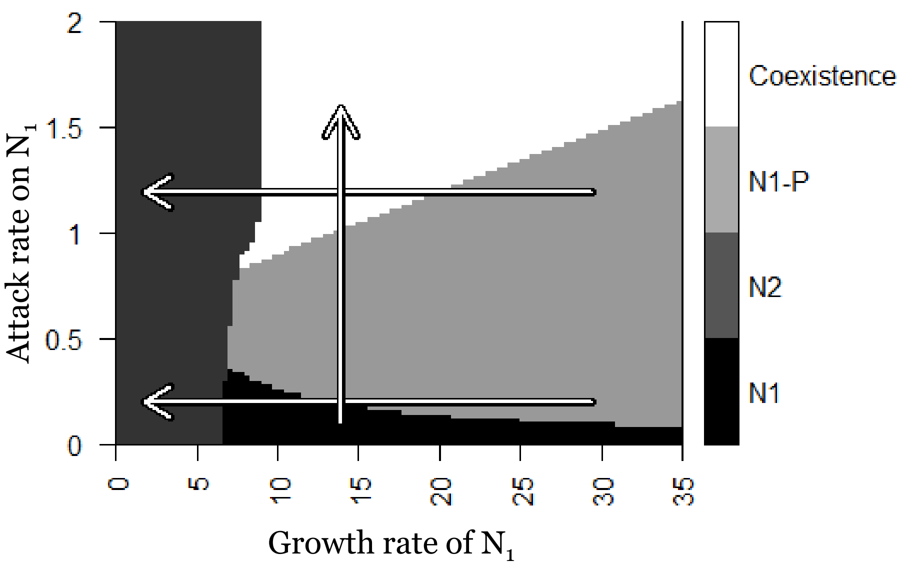


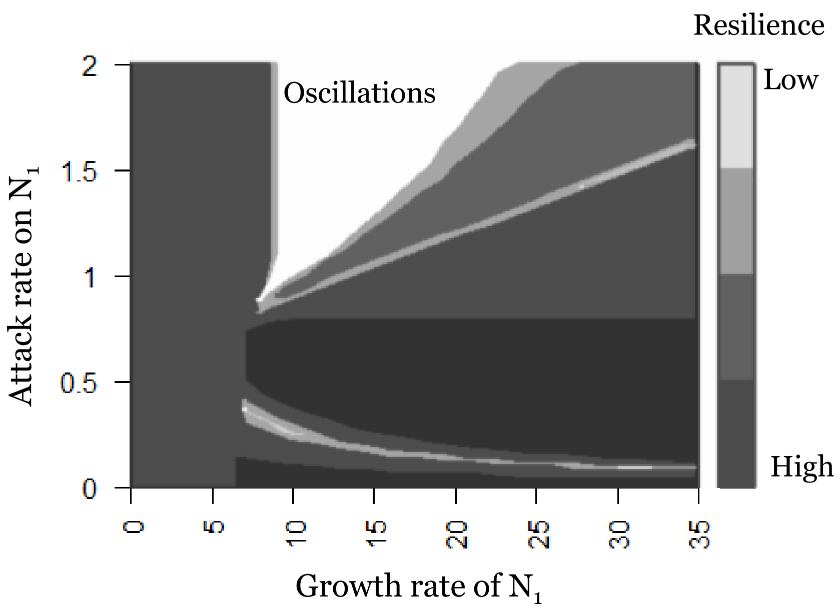
Parasited prey N_1

- Modulation of parameters
  - Virulence effect: ↘ r_1
  - Interaction effect (vulnerability): ↗ a_1

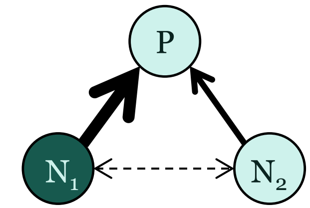
The unstructured model

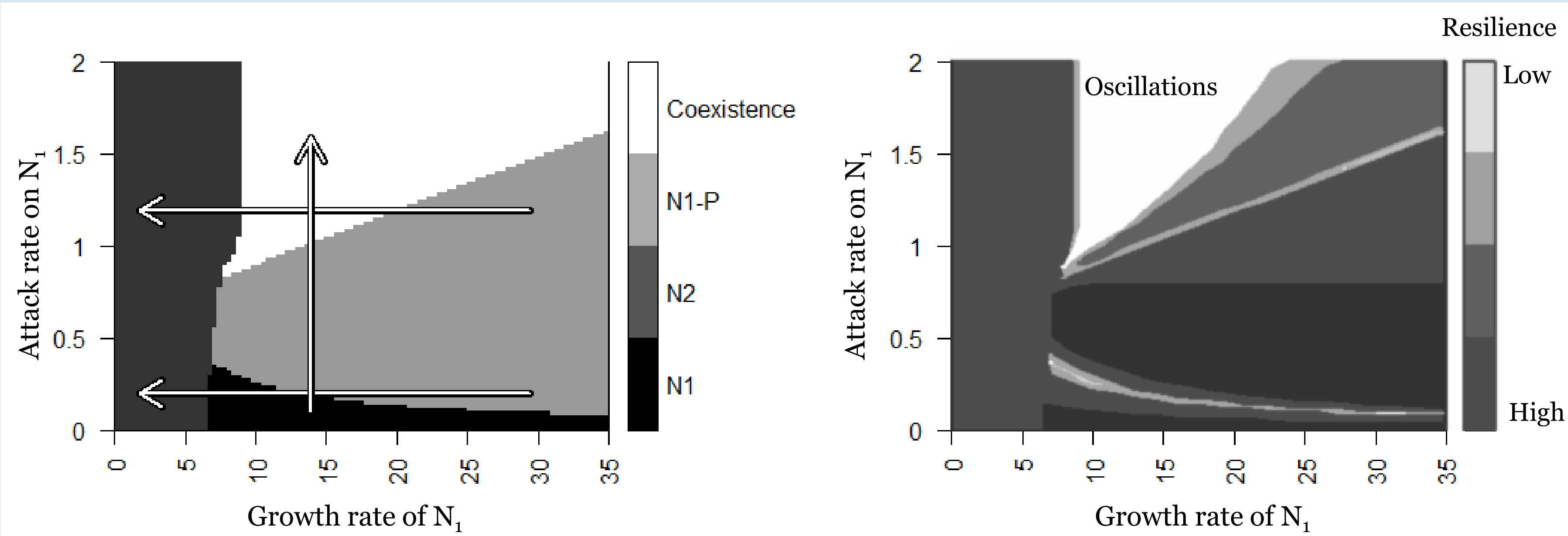






The unstructured model



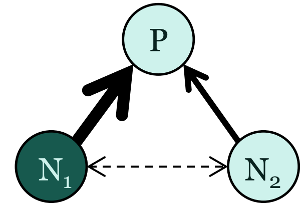


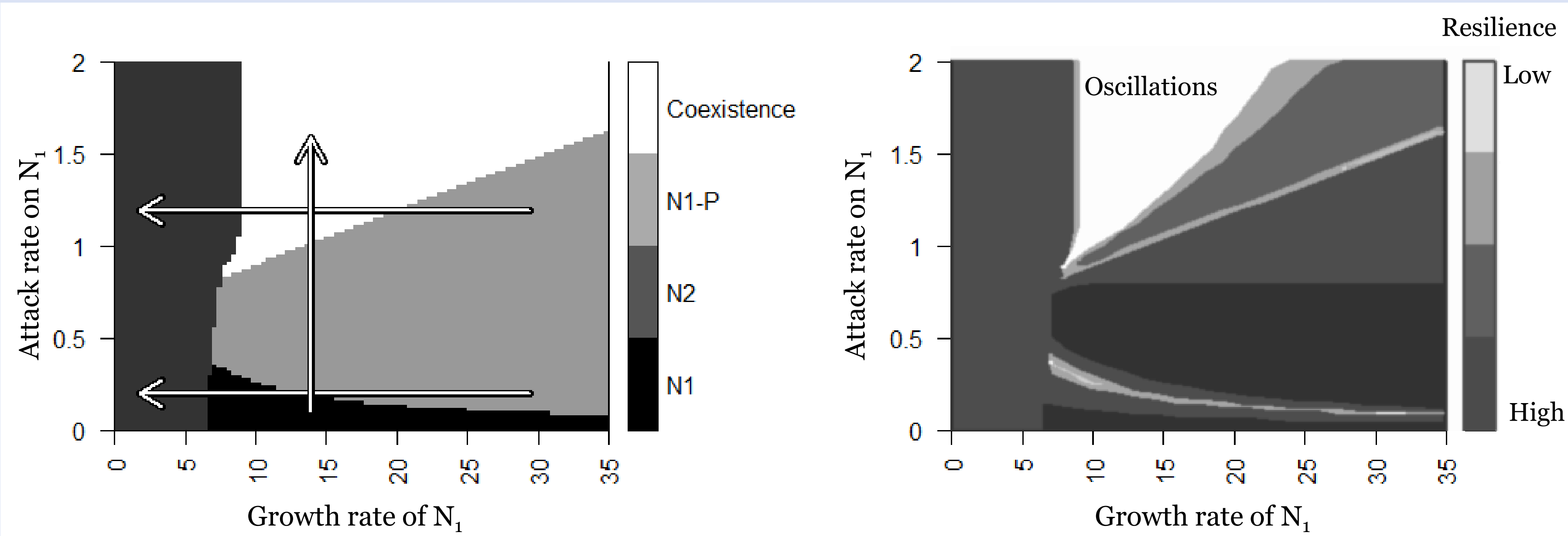
Coexistence :

- Growth rate: ↘ or ↗↘
- Attack rate: ↗

- Antagonistic effects

The unstructured model





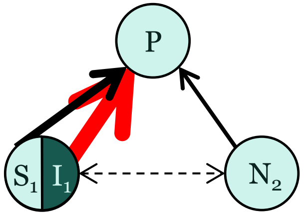
Coexistence :
- Growth rate: ↘ or ↗↘
- Attack rate: ↗

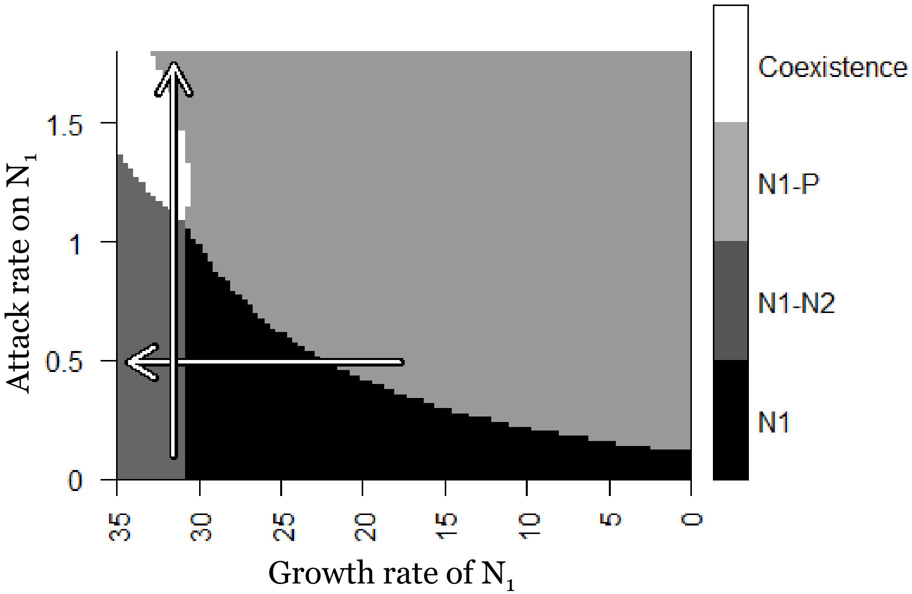
- Antagonistic effects

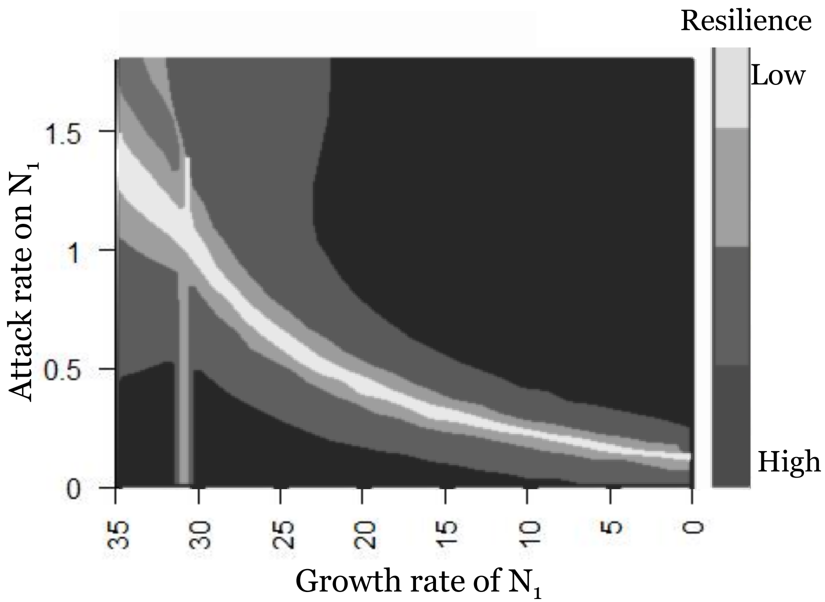
Resilience :
- Growth rate: ↘
- Attack rate: ↘

- Synergetic effects of destabilization

The structured model







Coexistence :

- Virulence: ↘↗ ou ↗
- Vulnerability: ↗

- Synergetic effects promoting coexistence

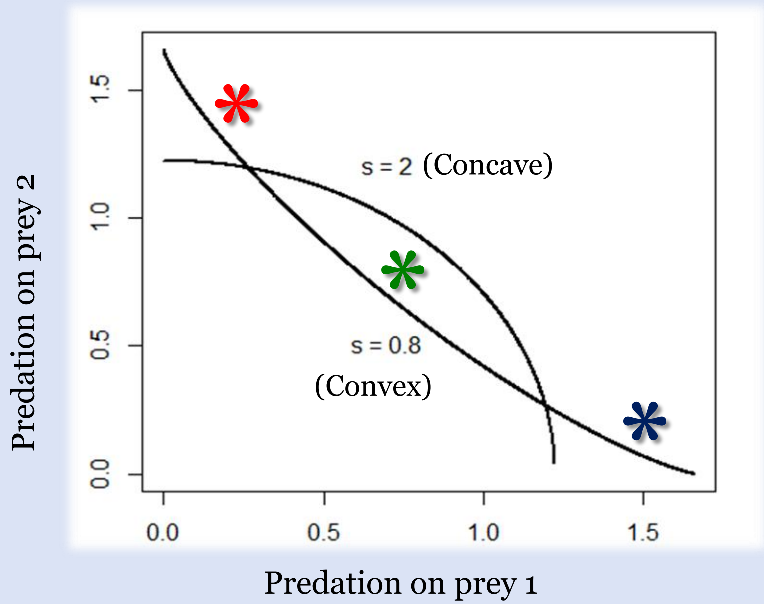
Resilience :

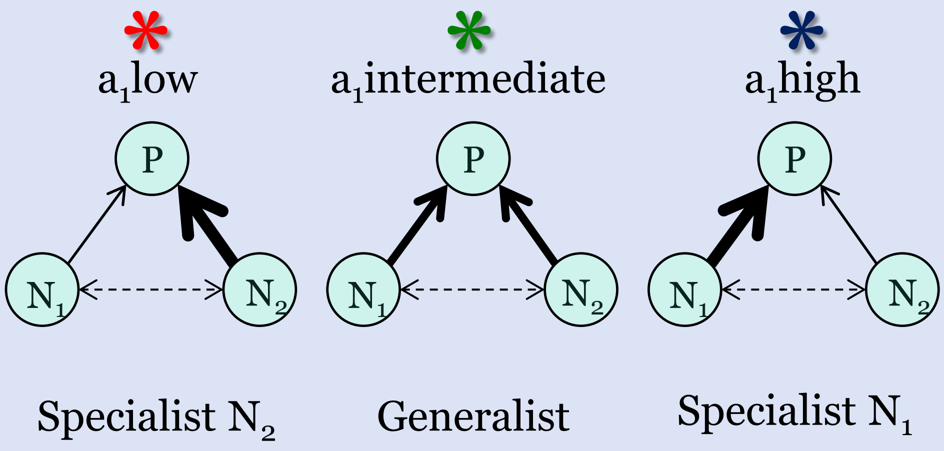
- Virulence: ↘
- Vulnerability: ↘

- Synergetic effects of destabilization

The Evolutionary model

- Adding trade-off of predation (prey choice)
  - $a_1{}^s + a_2{}^s = k_0 \Leftrightarrow a_2 = (k_0 - a_1{}^s)^{1/s}$ (Egas *et al.* 2004)





Adaptive foraging by adaptive dynamics

- Adding a trade-off

$$\begin{cases} \dfrac{dS_1}{dt} = S_1(f_1 - m_1 - b_{11}N_1 - b_{12}N_2 - a_1P) + I_1\big((f_1 - n) - iS_1\big) \\ \dfrac{dI_1}{dt} = I_1(iS_1 - b_{11}N_1 - b_{12}N_2 - (a_1 + j)P - m_1) \\ \dfrac{dN_2}{dt} = N_2\big(r_2 - b_{21}N_1 - b_{22}N_2 - (k_0 - {a_1}^s)^{1/s}P\big) \\ \dfrac{dP}{dt} = P\big(ea_1N_1 + ejI_1 + e(k_0 - {a_1}^s)^{1/s}N_2 - m - gP\big) \end{cases}$$

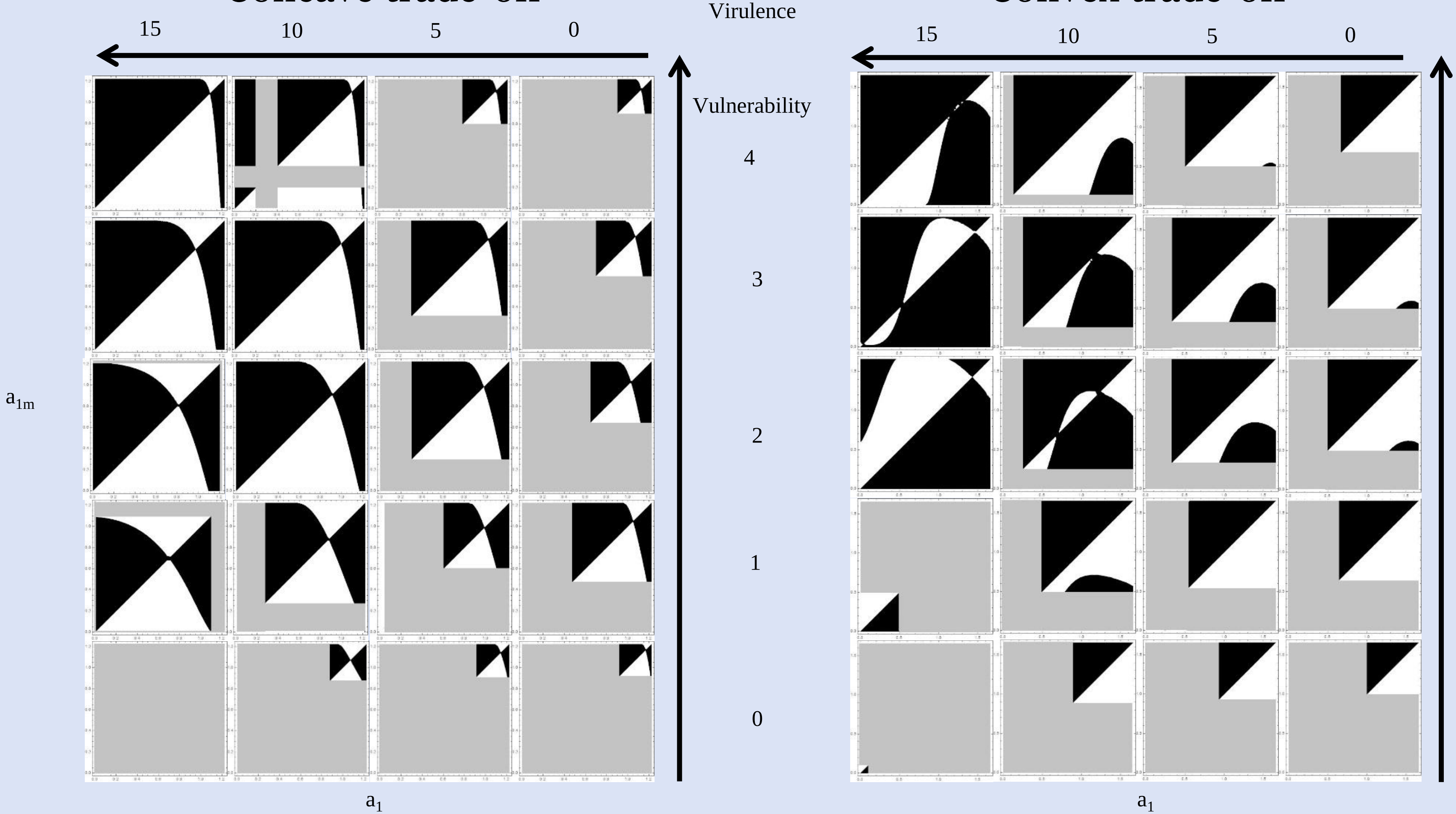
Adaptive foraging by adaptive dynamics

- Ecological system at equilibrium
- Possibility for a mutant to invade

Pairwise Invasibility Plot (PIP)

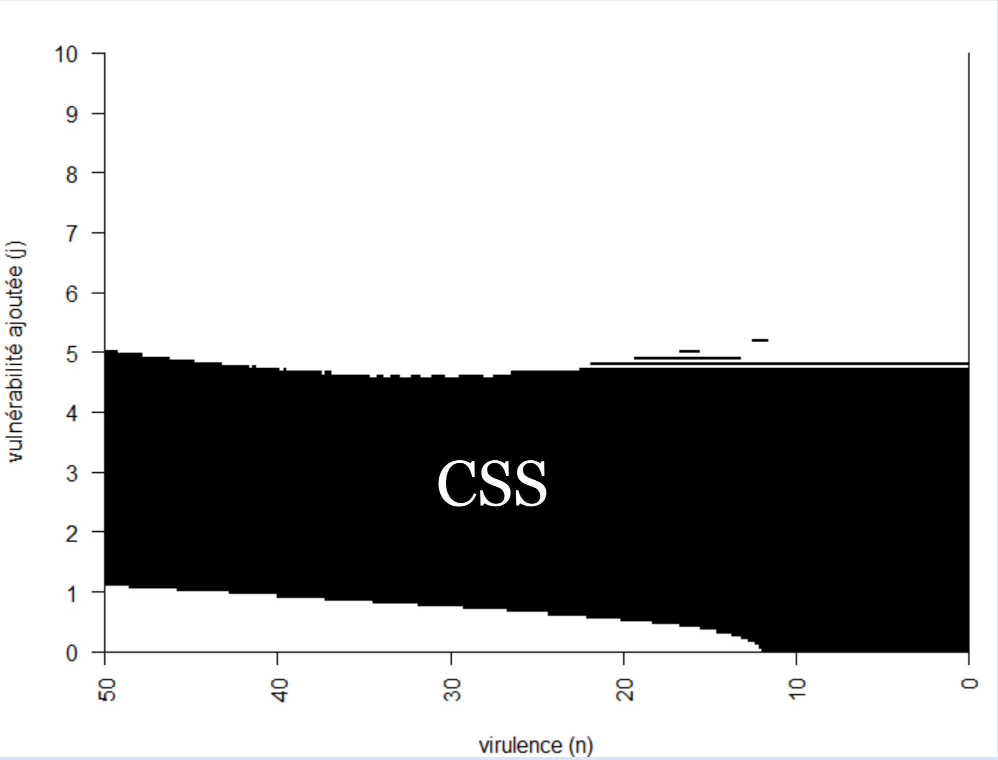
Concave trade-off

Convex trade-off



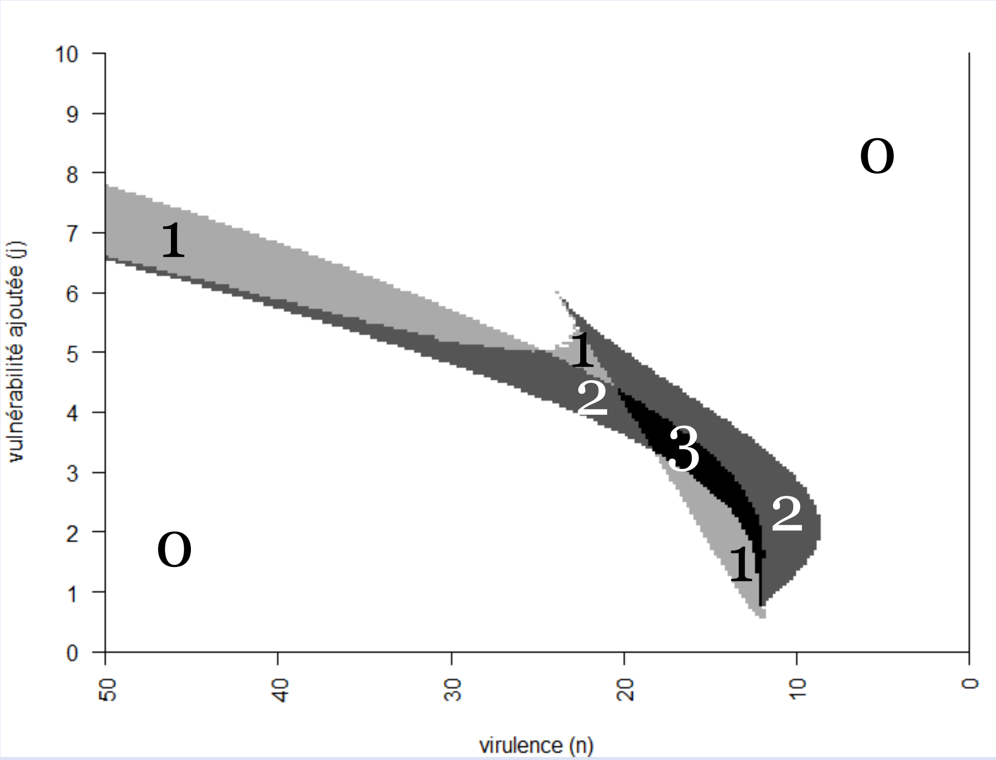
Convex trade-off

Type of evolutionary singularities

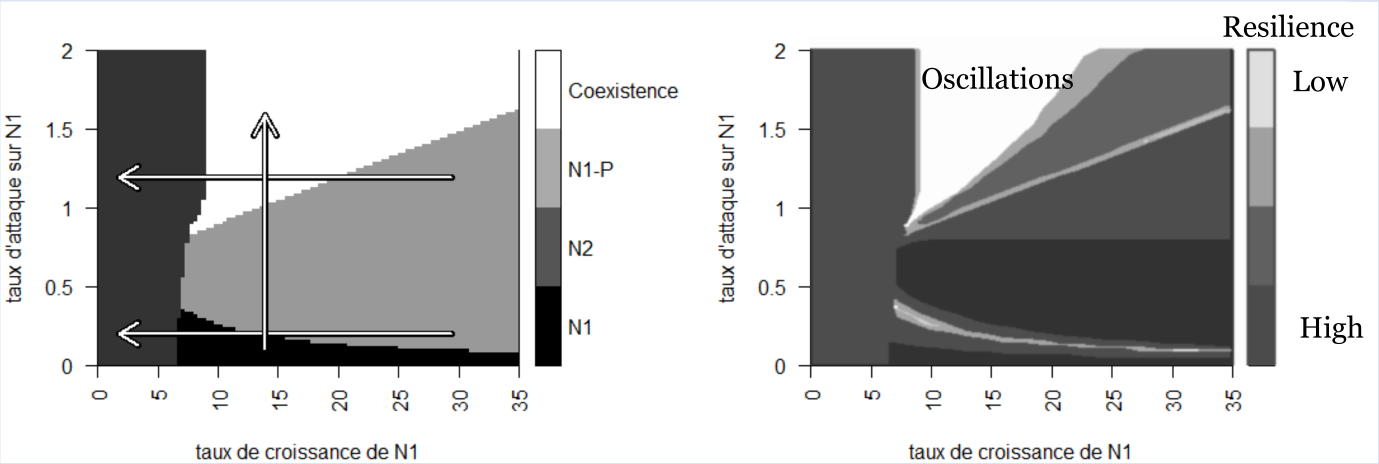


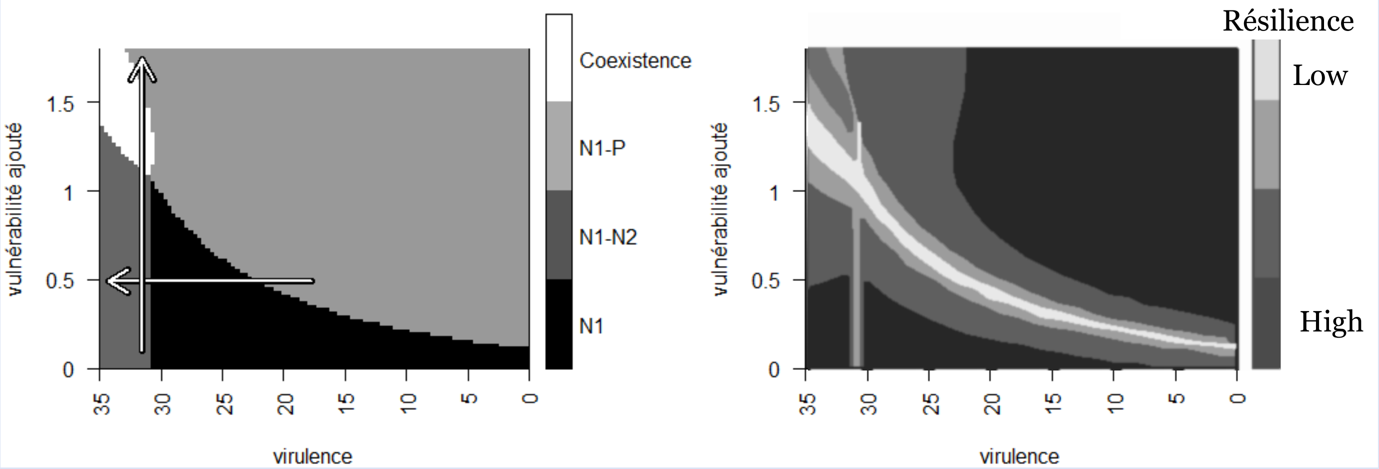
Concave trade-off

Number of evolutionary singularities



Models comparison





Prédictions

- Effets du parasitisme

→ sur la coexistence du module

- ↗ si parasitisme sur la plus compétitrice – Holt 1977

→ sur la stabilité du module

- ↗ si parasitisme sur la plus consommée – McCann *et al*. 1998

→ sur le régime alimentaire du prédateur

- Généralisme si diminue densité de la plus consommée
- Spécialisme si facilite fortement la proie la plus consommée

Conclusion : modelization of prey parasitism

- Parasitism effects
  - Distinguish : virulence / interaction (vulnerability) effects

- Prey parasitism

	Unstructured	Structured	Evolutionary
	Coexistence		Diet
Virulence	↘	↗	N_2
Vulnerability	↗	↗	N_1
		Stability	
Virulence	↘	↘	
Vulnerability	↘	↘	