

# Vagues tirées, vagues poussées : causes et conséquences en écologie



E. Vercken

E. Lombaert

L. Mailleret

**M. Haond**

**A. Bertin**

V. Calcagno

S. Fellous

**M. Dahirel**

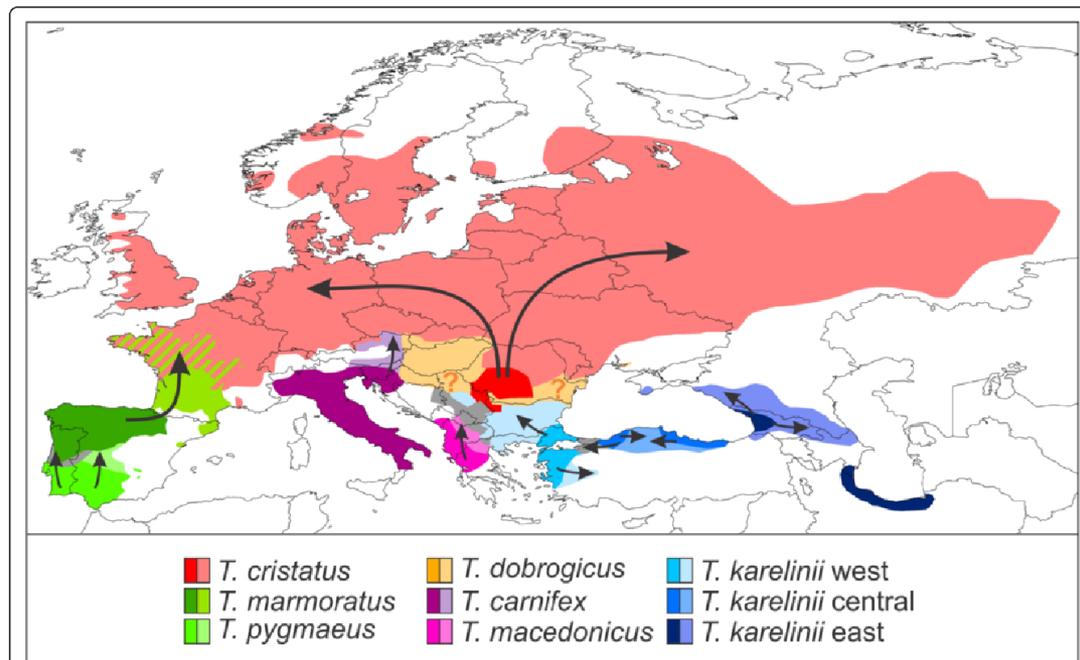
**T. Morel-Journel**

L. Roques

*Séminaire CBGP – 02.07.2019*

## Expansions spatiales

Historiquement, étudiées en lien avec distribution des espèces, et dynamiques de recolonisation post-glaciaire => analyse centrée sur la distribution de la diversité génétique (bio/phylogéographie, génétique des populations)



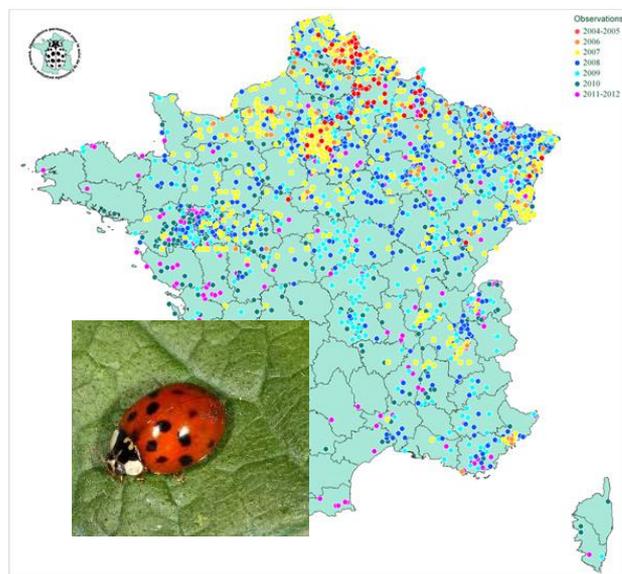
vision  
« achevée », a  
posteriori

Wielstra et al. 2013

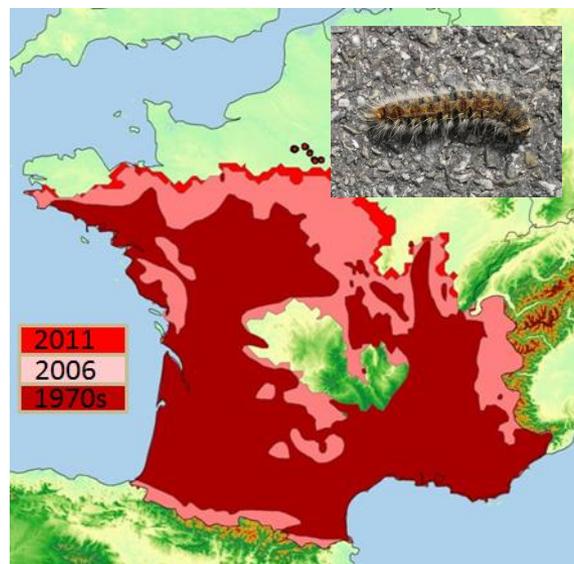
## Expansions spatiales

Regain d'intérêt +/- récent car réalisation du caractère instable des distributions

invasion



changement climatique



changement écologique



vision dynamique, processus en cours => besoin de prédictions/projections

## Modèles de réaction-diffusion

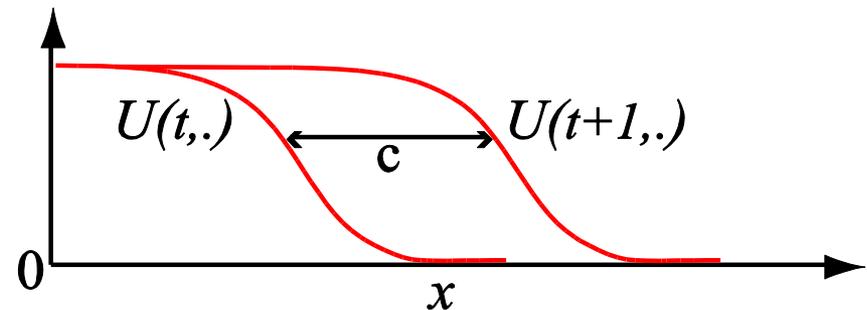
Classe de modèles la plus utilisée pour représenter les phénomènes de colonisation

Structure générale

$$\frac{\partial U}{\partial t}(t, x) = \underbrace{\frac{\partial^2}{\partial x^2} (D(U) U)}_{\text{opérateur de dispersion}} + \underbrace{f(U)}_{\text{terme de croissance}}$$

Solution particulières: **vagues de propagation**

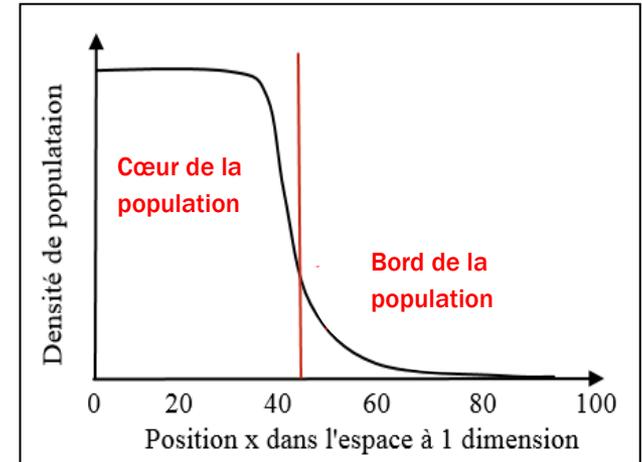
- Profil constant  $U = \text{front}$
- Vitesse constante  $c$



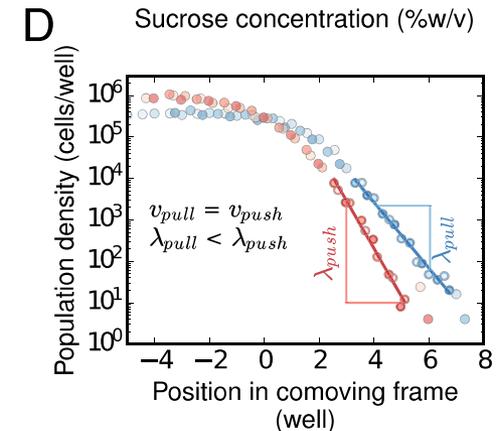
## Vagues tirées et vagues poussées

Calcul de la vitesse d'un front (Stokes 1976):

- Cas classique (Fisher-KPP): linéarisation du modèle au voisinage de  $U=0$   
=> la vitesse dépend de la dynamique **à faible densité**  
=> **vague tirée (par le front)**
- Autre cas (effet Allee) : linéarisation pas possible  
=> la vitesse dépend de la dynamique de l'ensemble de la population  
=> **vague poussée (par le cœur)**



Profil de front de propagation

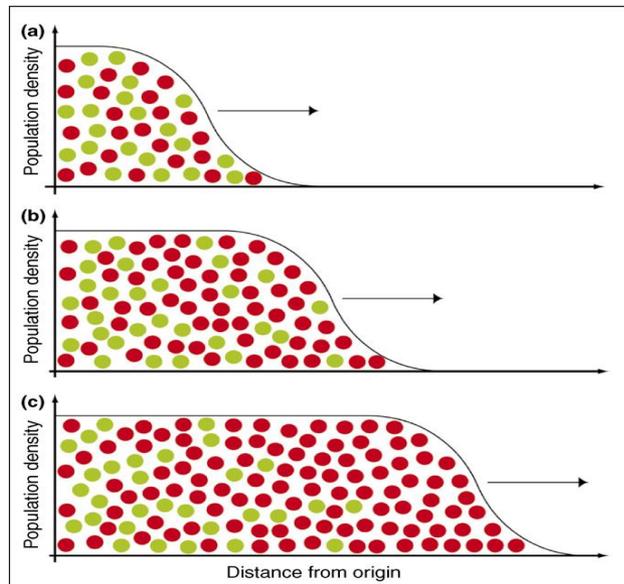


Gandhi et al. 2016

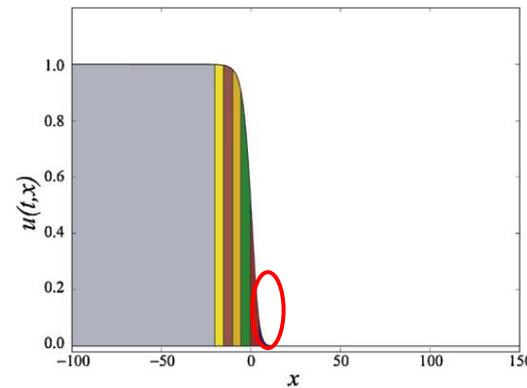
## Mécanismes écologiques

Critère de Stokes non applicable de manière générale (certains modèles seulement)

Autre critère : dynamique de la diversité génétique: sur un front tiré, on prédit une forte perte de diversité génétique, dûe aux phénomènes de dérive et d'effets de fondation répétés

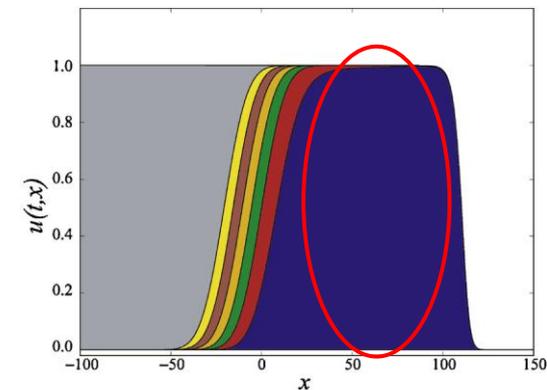


*Excoffier et Ray 2008*



(a)  $t = 0$

Mélange de  
« génotypes » à  $t_0$



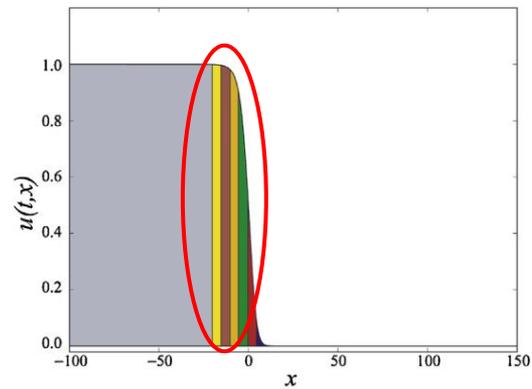
(b)  $t = 60$

Répartition des  
génotypes pendant  
l'expansion

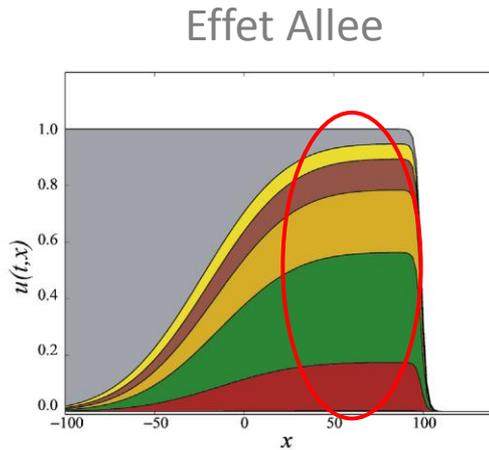
*Bonnefon et al. 2014 Ecological Complexity*

## Mécanismes écologiques

Dans les vagues poussées: la contribution du cœur de la population à la colonisation est plus homogène => conservation de la diversité génétique

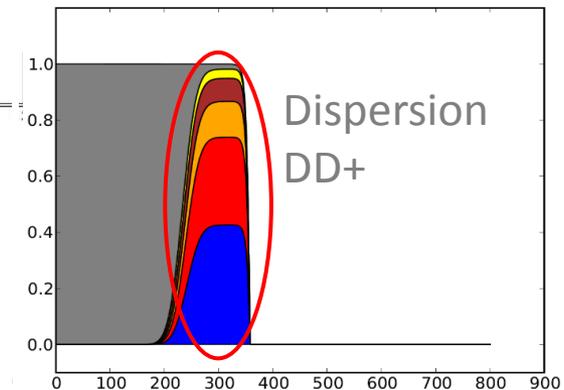
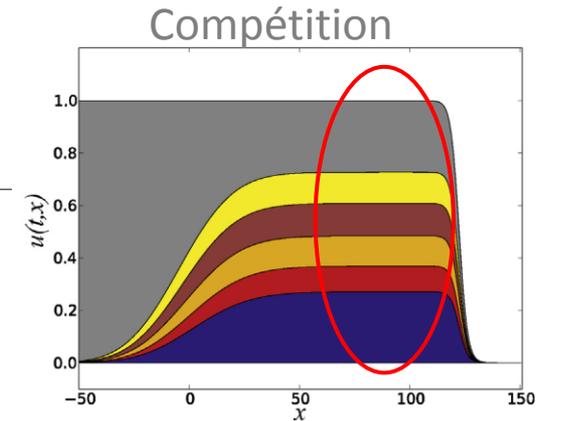


(a)  $t = 0$



(b)  $t = 700$

= vagues poussées



Point commun: difficulté de colonisation à faible densité

Bonnefon et al. 2014, Haond et al. (in prep)

x



## Problématique



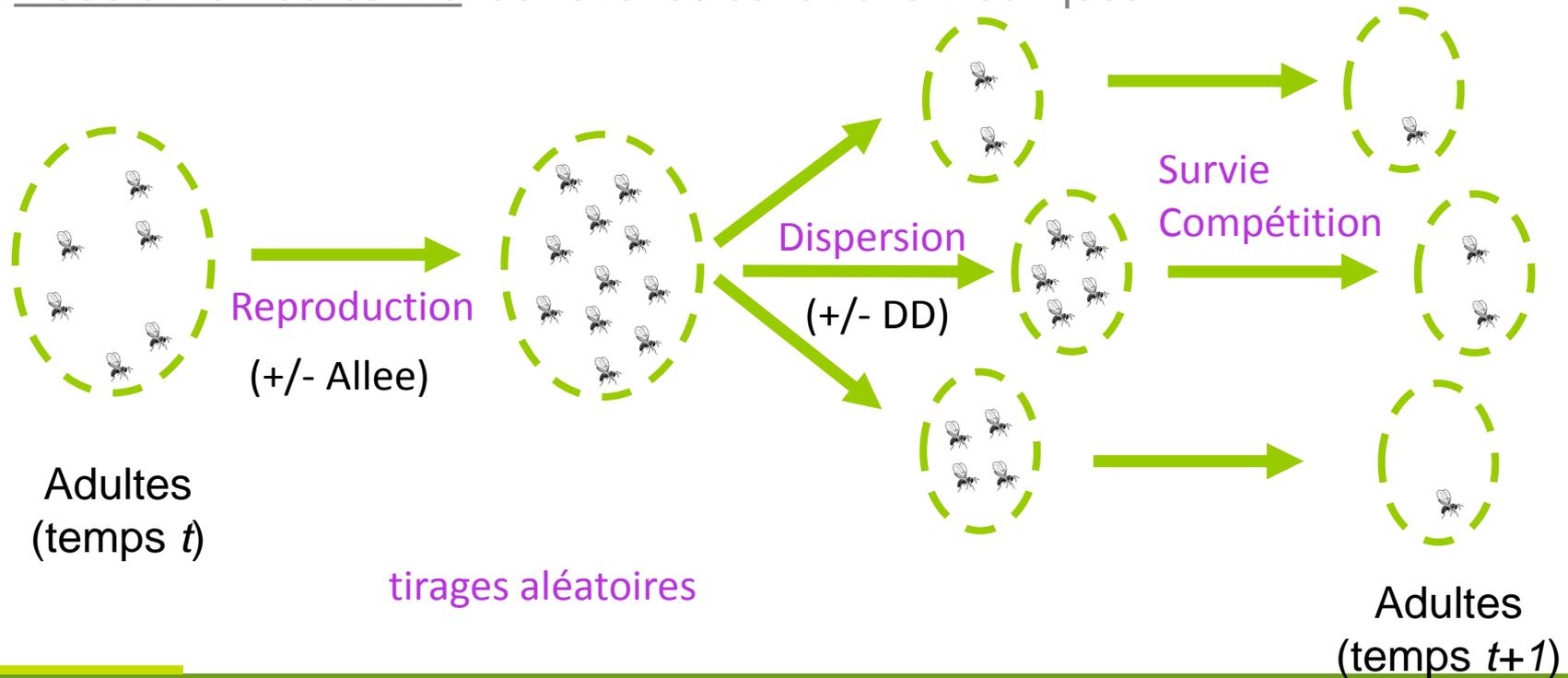
- 1. Quelles différences entre vagues poussées/tirées sur dynamique d'expansion?**
- 2. Quelles différences sur dynamique évolutive?**
  - ⇒ Différents mécanismes: un processus commun? (ou pas?)
  - ⇒ Réconcilier théorie et observations, utilité du concept pour comprendre les processus d'expansion en écologie?

## Différentes approches complémentaires

Modèles de réaction-diffusion: la base théorique

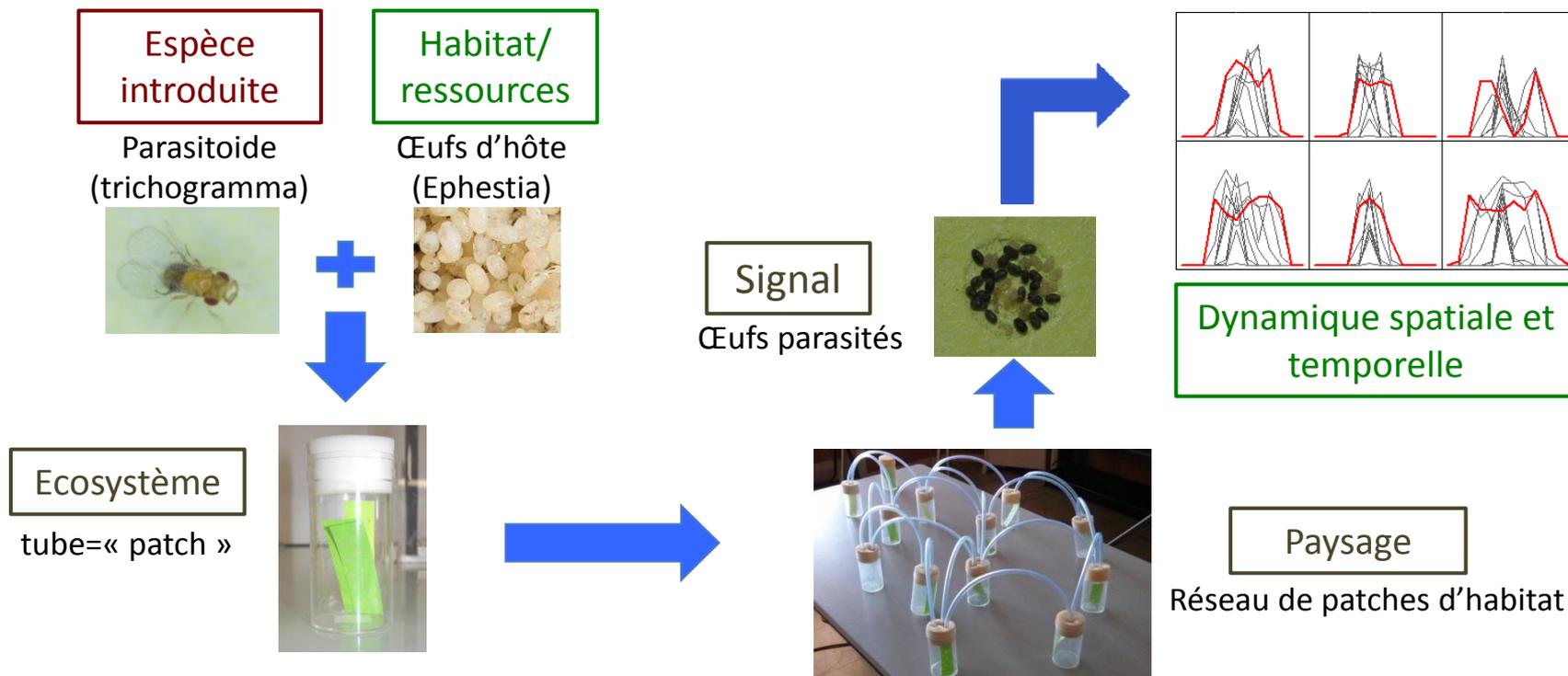
- analyse « mathématique »: linéarisation, calcul des vitesses, etc
- simulation des solutions: Comsol Multiphysics

Modèle individu-centré: déviations / conditions théoriques



## Différentes approches complémentaires

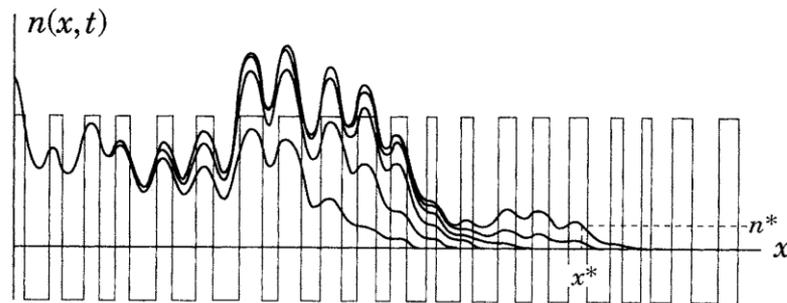
Systeme expérimental: ce que ça donne dans la « vraie vie »



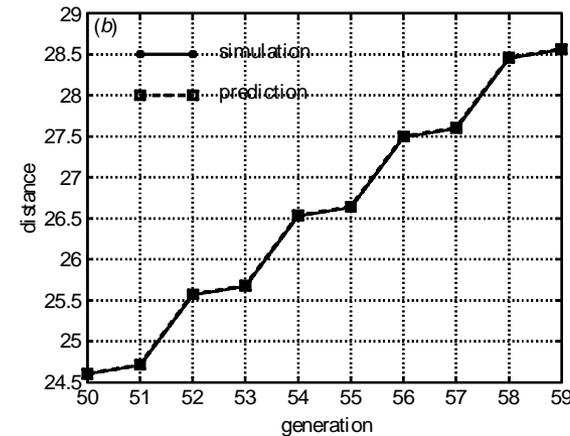
**Centre de Ressources Biologiques**: banque de populations de trichogrammes avec caractéristiques d'histoire de vie différentes

## Impact de la qualité du milieu sur la vitesse

En réaction-diffusion « classique », nombreuses études sur l'impact de variations spatiales du taux de croissance  $r$  sur la vitesse



Shigesada & Kawasaki 1997



Neubert et al. 2000

A contrario, pas de résultat sur impact de K?

Modèle de base (Fisher-KPP):  $\frac{\partial u}{\partial t} = D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + ru \left(1 - \frac{u}{K}\right)$

$$v = 2\sqrt{rD}$$

=> Extrapolation +/- implicite à l'ensemble des dynamiques de propagation

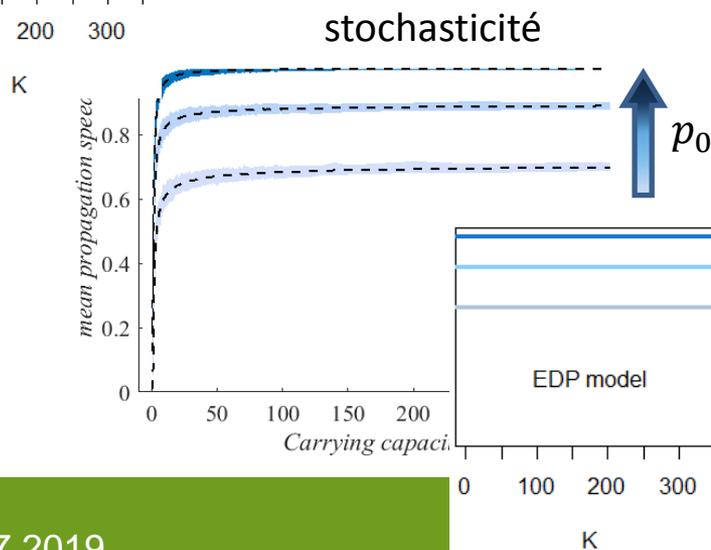
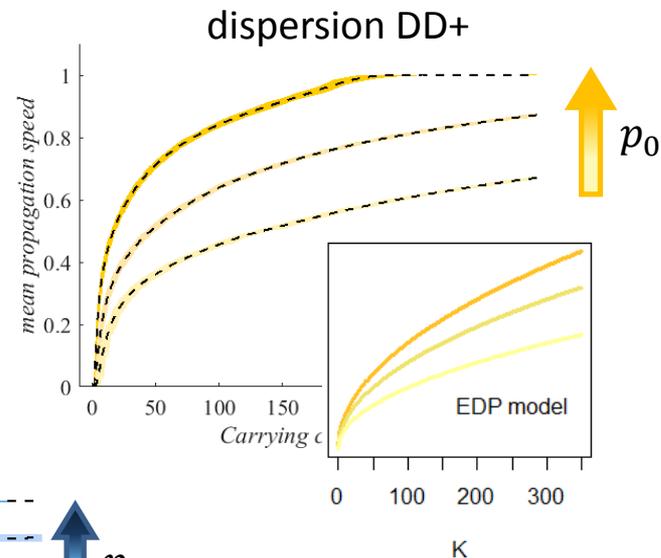
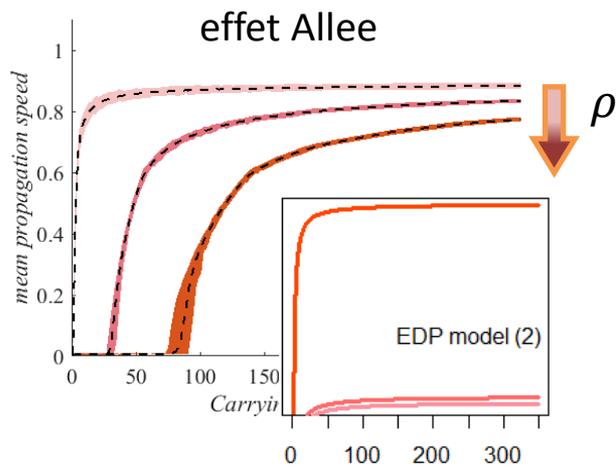
## Impact de la qualité du milieu sur la vitesse

Modèle	Fonction de croissance	Vitesse du front
Fisher-KPP (1)	$\frac{\partial u}{\partial t} = D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + ru \left(1 - \frac{u}{K}\right)$	$v = 2\sqrt{rD}$
Effet Allee fort (2)	$\frac{\partial u}{\partial t} = D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + 4r \frac{K}{(K - \rho)^2} u \left(1 - \frac{u}{K}\right) (u - \rho)$	$v = \sqrt{2rD} \frac{K - 2\rho}{K - \rho}$
Effet Allee faible (2)	$\frac{\partial u}{\partial t} = D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + 4r \frac{\alpha K}{(1 + \alpha K)^2} u \left(1 - \frac{u}{K}\right) (1 + \alpha u)$	$v = \begin{cases} \frac{4\sqrt{rDK}}{1 + \alpha K} & \text{if } K \in \left(\frac{1}{\alpha}, \frac{2}{\alpha}\right) \\ \sqrt{2rD} \frac{K - 2\rho}{K - \rho} & \text{if } K \geq \frac{2}{\alpha} \end{cases}$
Dispersion DD+ (3)	$\frac{\partial u}{\partial t} = \frac{\partial^2 (D(u)u)}{\partial x^2} + ru \left(1 - \frac{u}{K}\right)$	$v = \sqrt{rDK}$

Haond et al. 2018

# Impact de la qualité du milieu sur la vitesse

Modèle IBM



Haond et al. 2018

## Impact de la qualité du milieu sur la vitesse

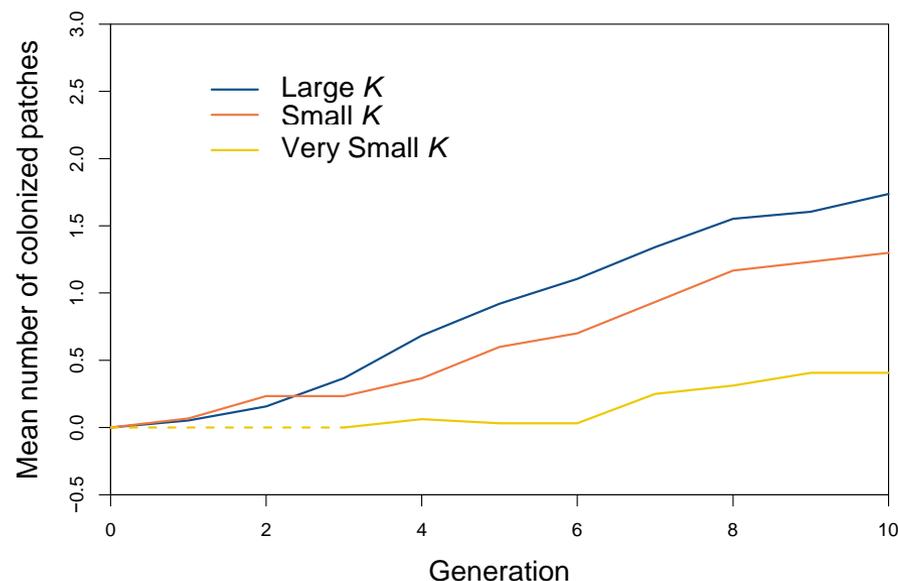
### Expérience

Analyse du nombre de patches colonisés par génération:

Grand K (450): + 0.17 patch par génération

Petit K (200): + 0.13 patch par génération

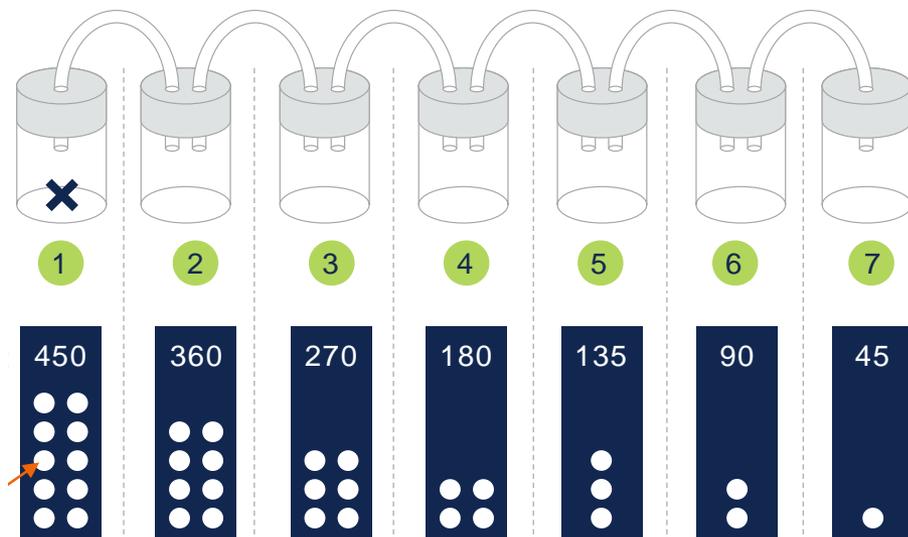
Tout petit K (90): +0.05 patch par génération



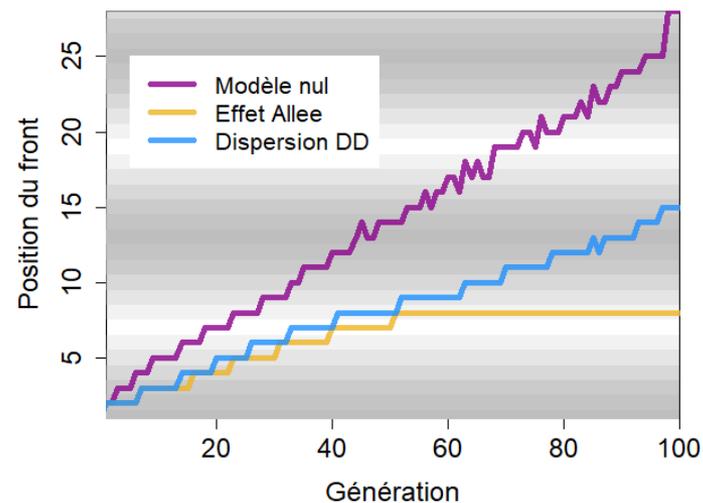
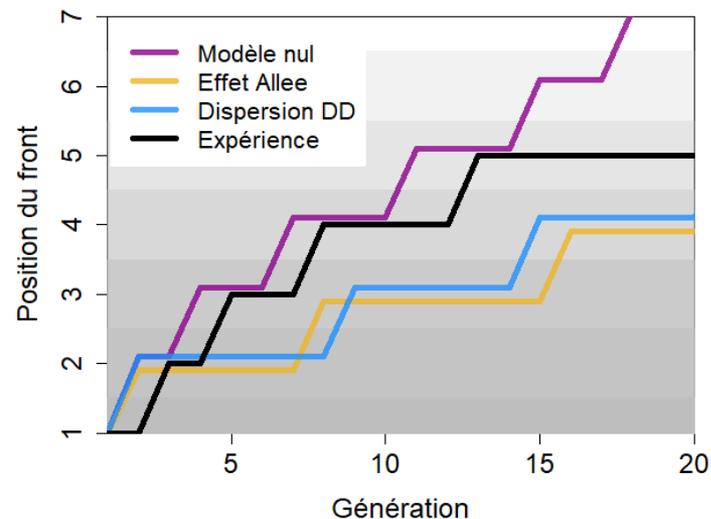
=> La relation K/vitesse de propagation est une propriété des vagues poussées

*Haond et al. 2018*

## Impact de la qualité du milieu sur la vitesse : milieu hétérogène



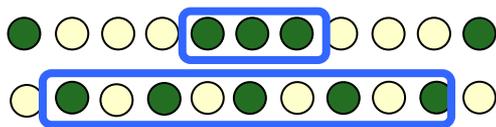
En paysage de type « gradient descendant » : ralentissement, puis arrêt éventuel alors qu'il reste de l'habitat disponible



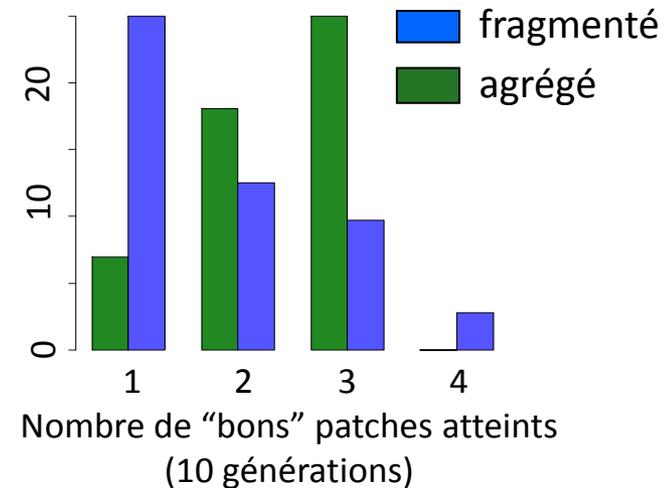
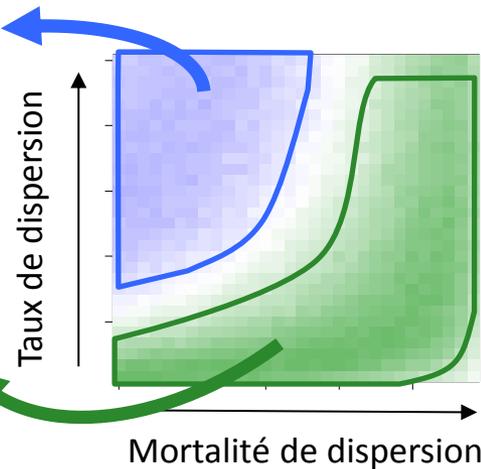
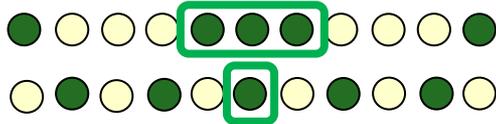
Haond et al. (in prep)

## Impact de la qualité du milieu sur la vitesse : milieu hétérogène

Fragmentation > Agrégation



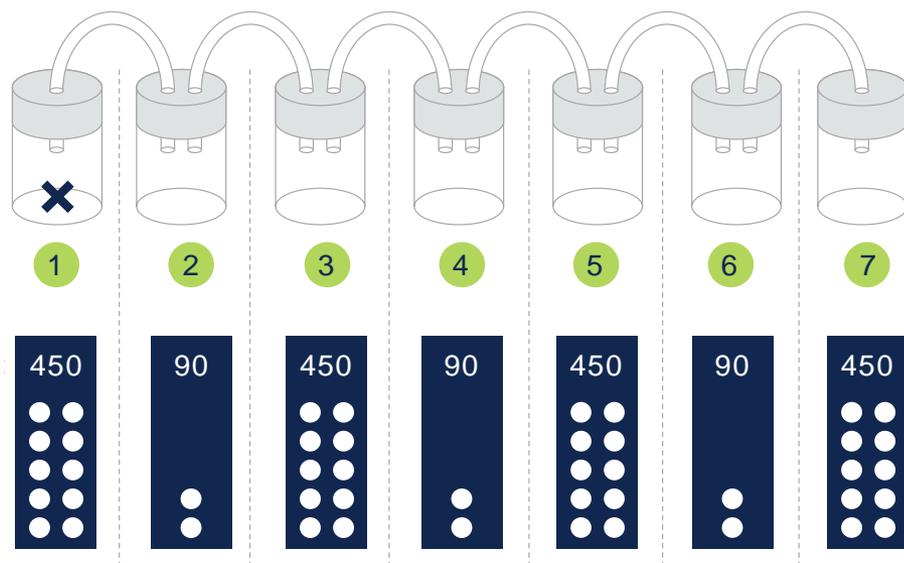
Agrégation > Fragmentation



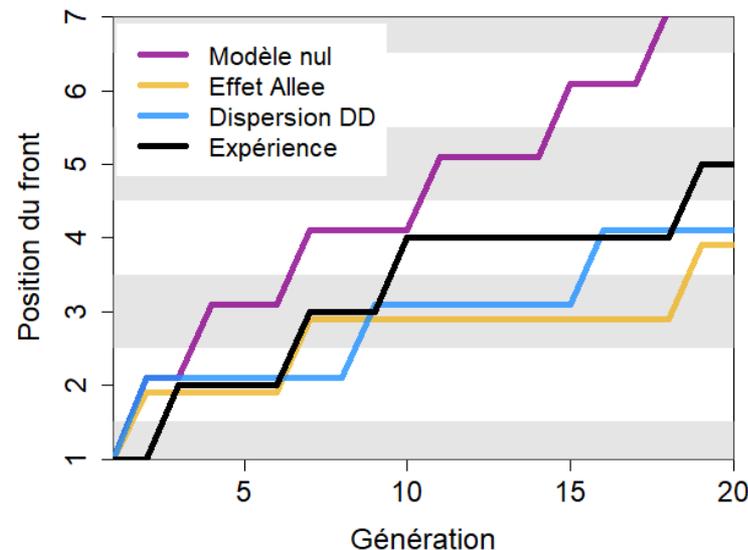
*Morel-Journel et al. 2018*

En paysage de type « périodique »: arrêt de l'expansion quand la zone défavorable à franchir devient longue

## Impact de la qualité du milieu sur la vitesse : milieu hétérogène



Haond et al. (in prep)



Dette de colonisation et effet « starting block »: l'influence d'un patch se ressent au-delà de ses propres limites



## Conclusions: expansion



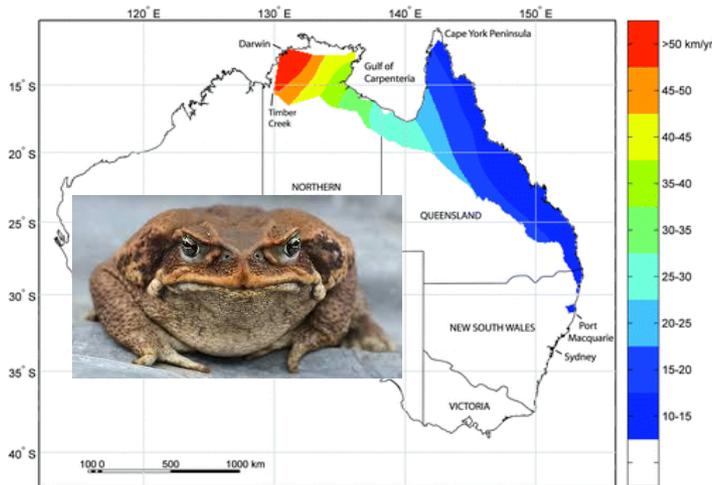
- La capacité de charge du milieu affecte la vitesse d'expansion des vagues poussées, mais pas tirées (cas particulier du « faiblement poussé »)
- La structure du paysage (distribution spatiale de la capacité de charge) affecte l'expansion de manière non additive
- Les différents mécanismes générant des vagues poussées ont des propriétés limites différentes (possibilité d'arrêt strict pour l'effet Allee, pas pour la dispersion densité-dépendante)

## Sélection sur les fronts de propagation tirés

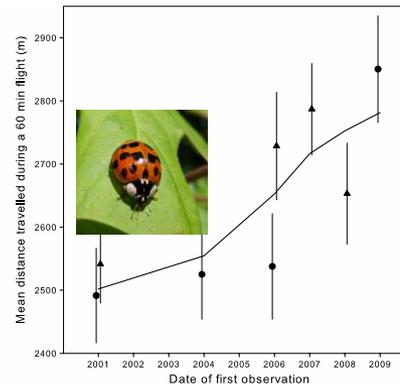
Travaux sur la sélection sur les fronts: jusqu'ici toujours en dynamique tirée

Evolution de la dispersion

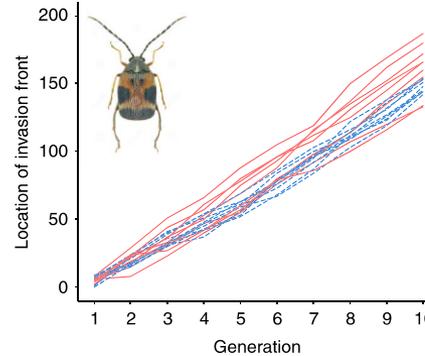
- spatial sorting
- kin competition



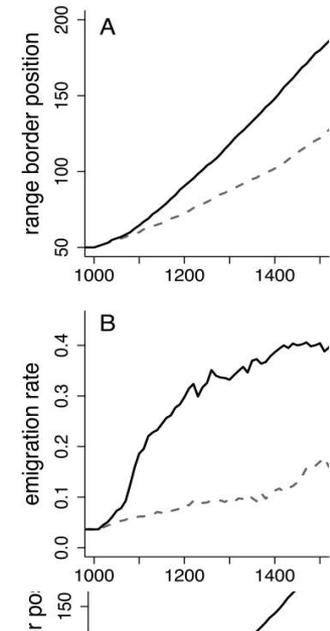
Urban et al. 2008



Lombaert et al. 2014



Ochoki et al. 2017

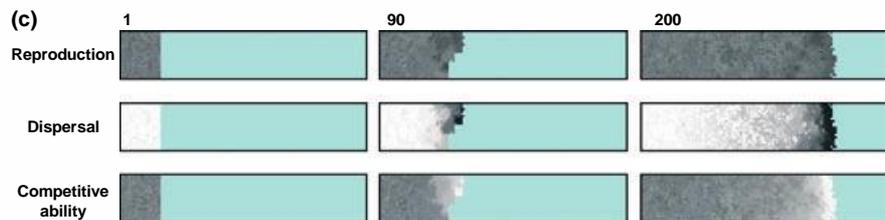


Kubisch et al. 2013

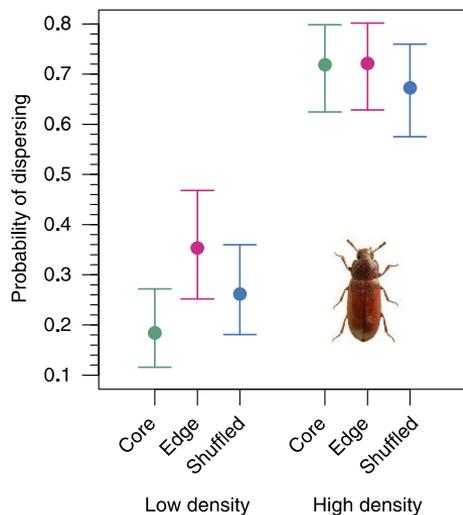
# Sélection sur les fronts de propagation tirés

Autres traits

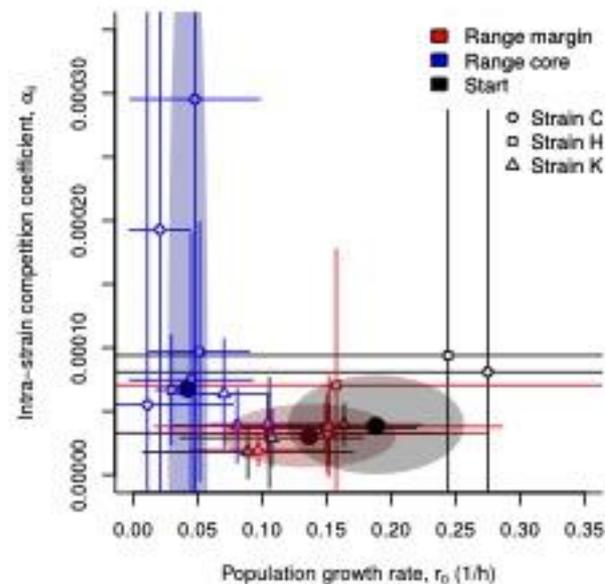
- r/K
- densité-dépendance



Burton et al. 2010



Weiss-Lehman et al. 2017

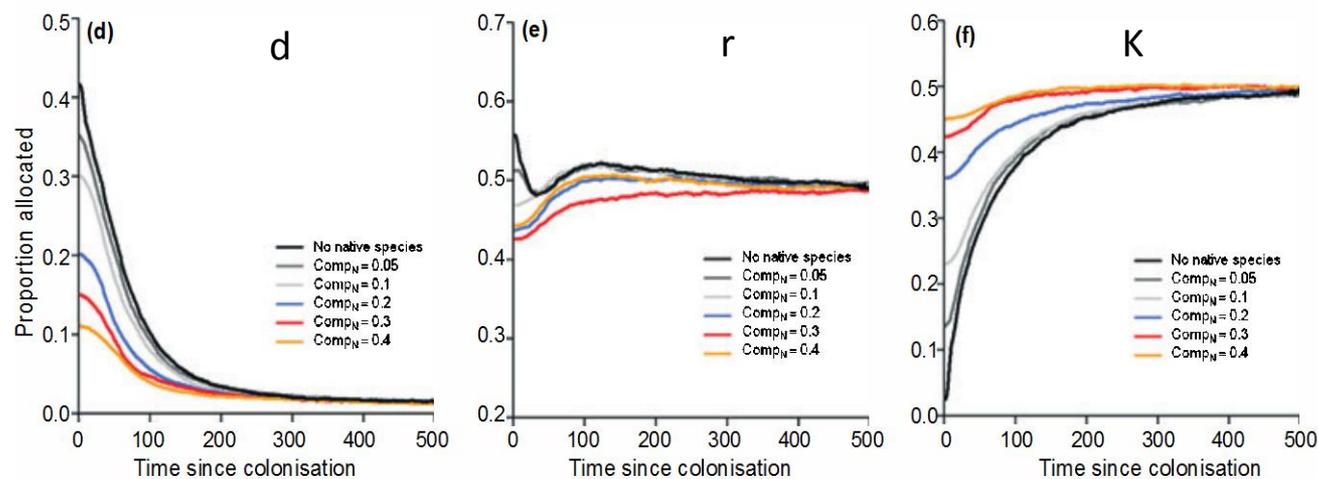


Fronhofer et al. 2017

## Sélection sur les fronts de propagation poussés

En dynamique poussée, prédictions verbales:

- pas de relaxation de la densité-dépendance
- évolution limitée sur  $d/r/K$



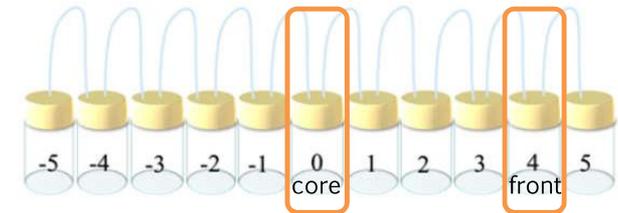
intensité de la  
compétition  
= poussitude

*Burton et al. 2010*

## Evolution expérimentale: du poussé au tiré

Suivi sur 12 générations de fronts +/- tiré-poussé

- 3 mixes génétiques de 3 lignées chacun de *T. brassicae* (9 lignées en tout)
- **2 modalités expérimentales: dispersion faible (1 tuyau entre 2 tubes) ou forte (2 tuyaux)**
- **Hypothèse: dispersion faible et stochastique induit des dynamiques poussées**
- 4 réplicats de chaque mix X modalité



En G0-G4-G8-G12, mesure de la diversité génétique neutre (hétérozygotie, richesse allélique): sur le **cœur** et sur le **front**

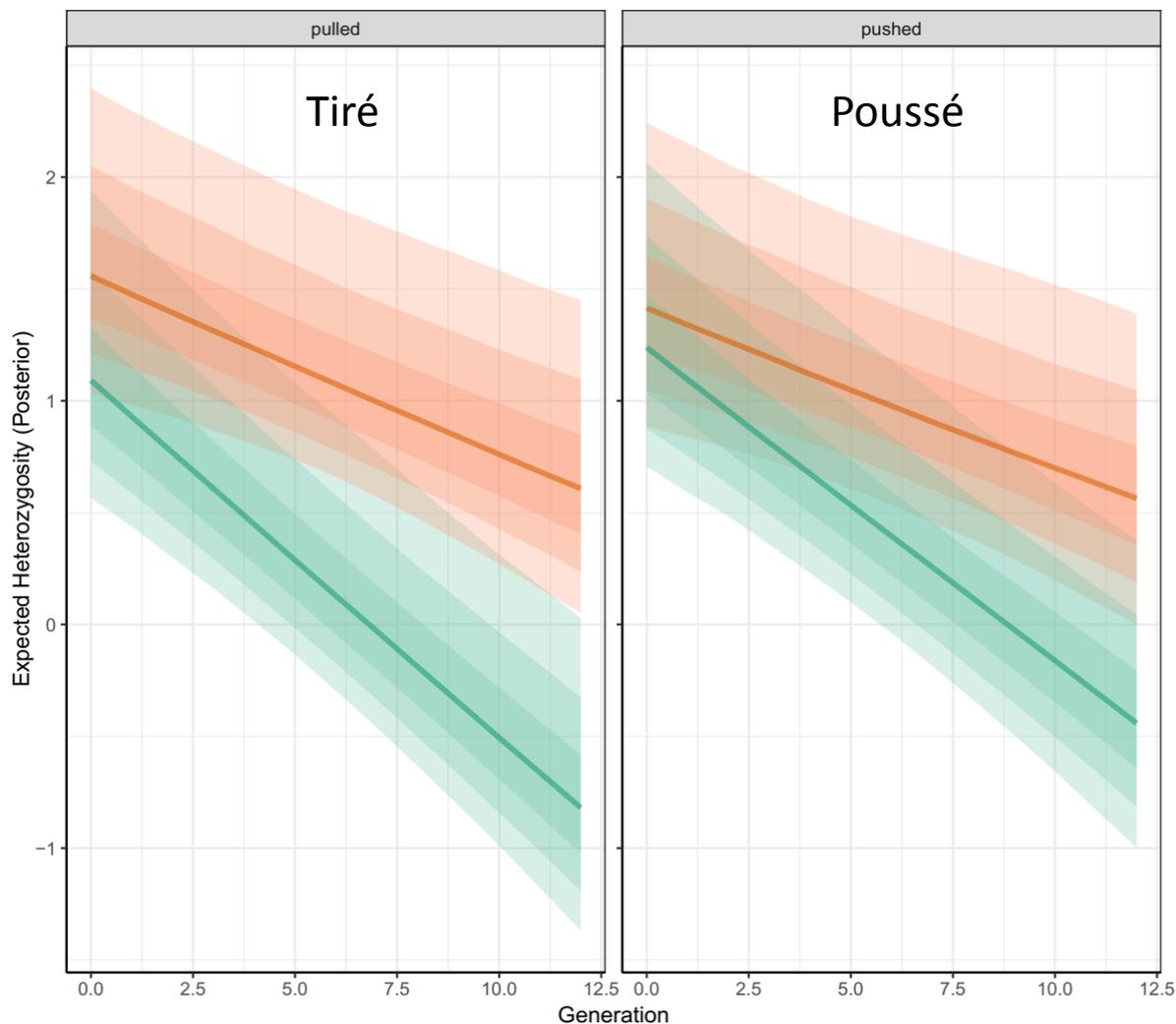
En G0 et en G12, test sur 2 conditions de densité (faible/forte) :

- Fécondité
- Dispersion
- Comportement exploratoire

Sur le **cœur**  
et sur le  
**front**



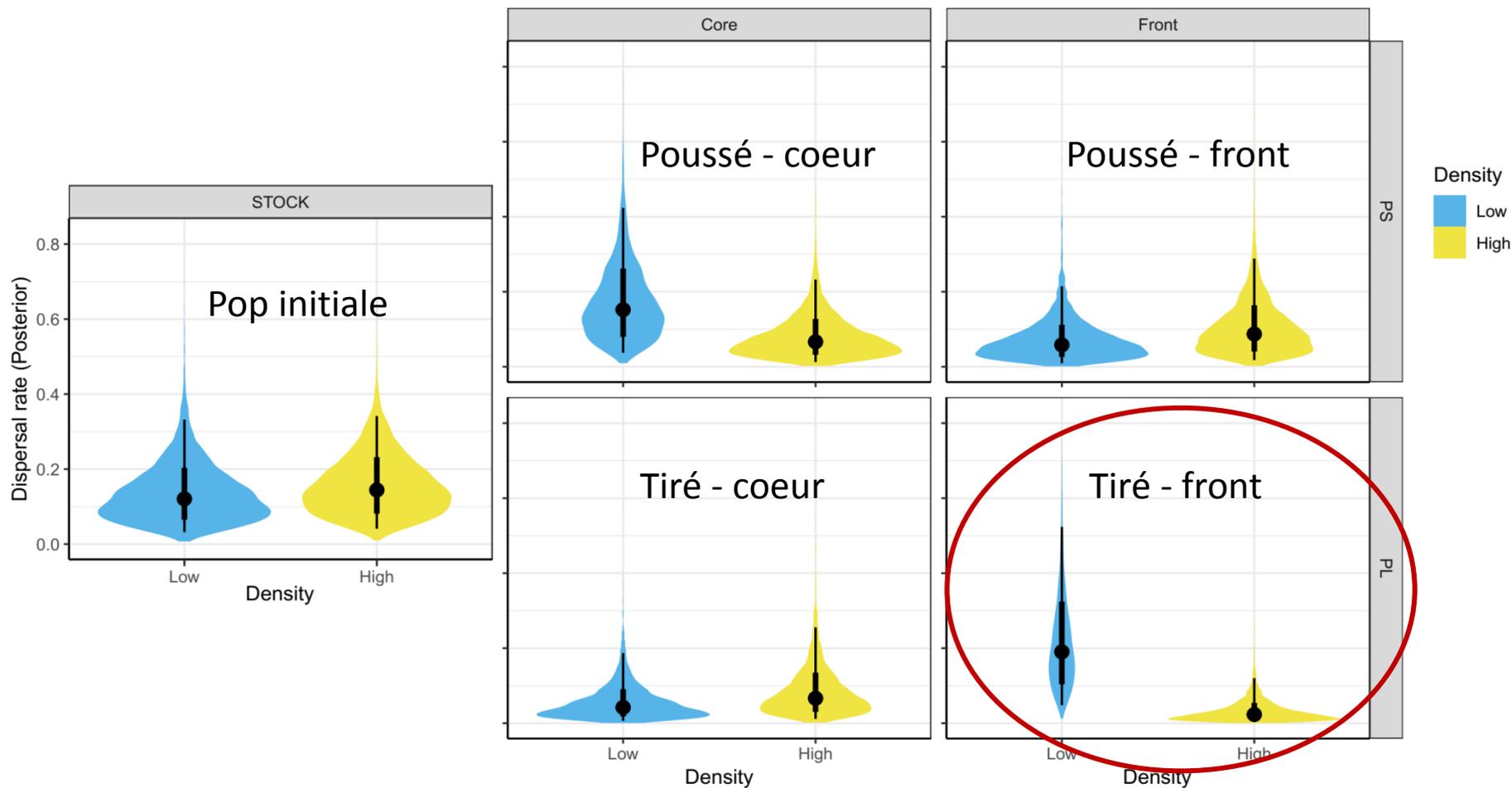
## Résultats: diversité génétique neutre



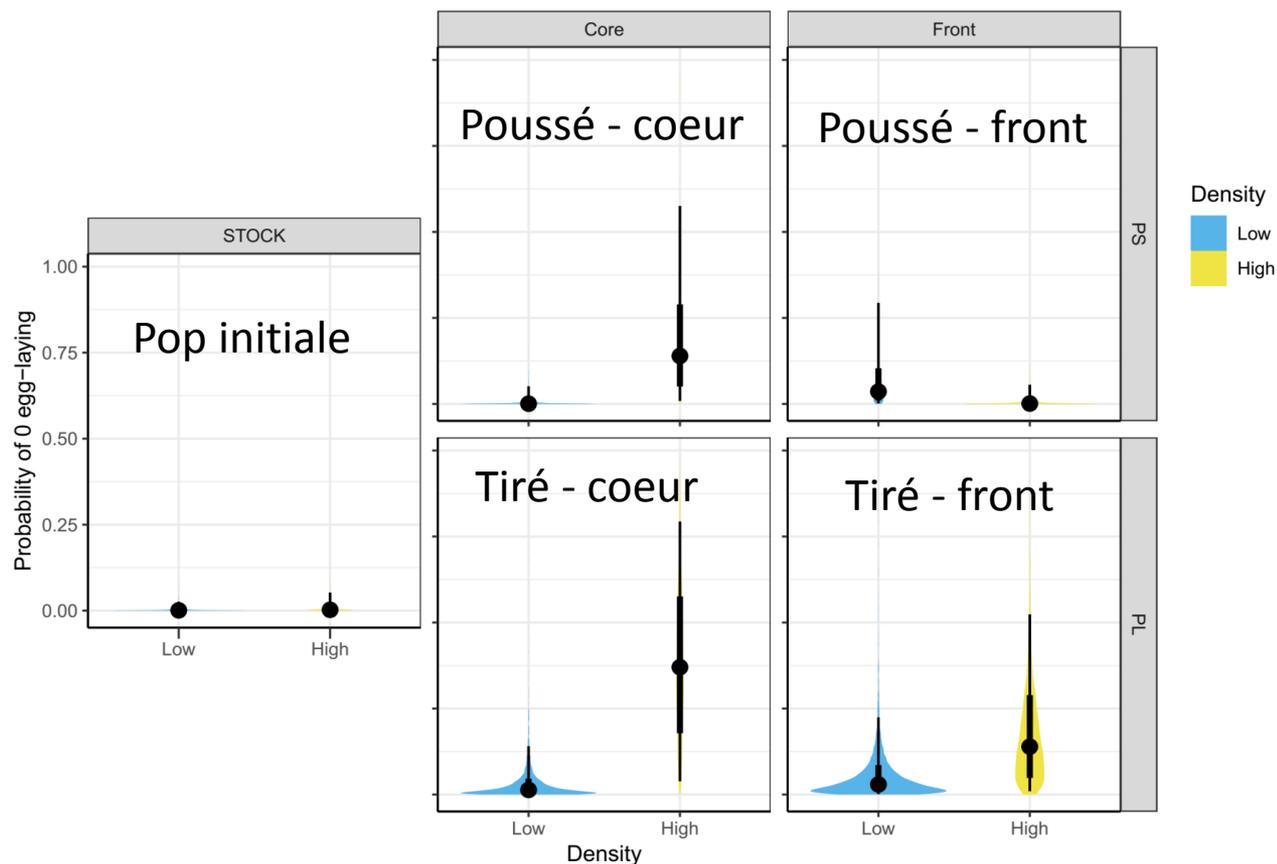
- Perte sur le front et sur le cœur, plus rapide au front

- Pas de différence détectable dans la dynamique de perte entre poussé et tiré

# Résultats: dispersion



## Résultats: Fécondité (i)

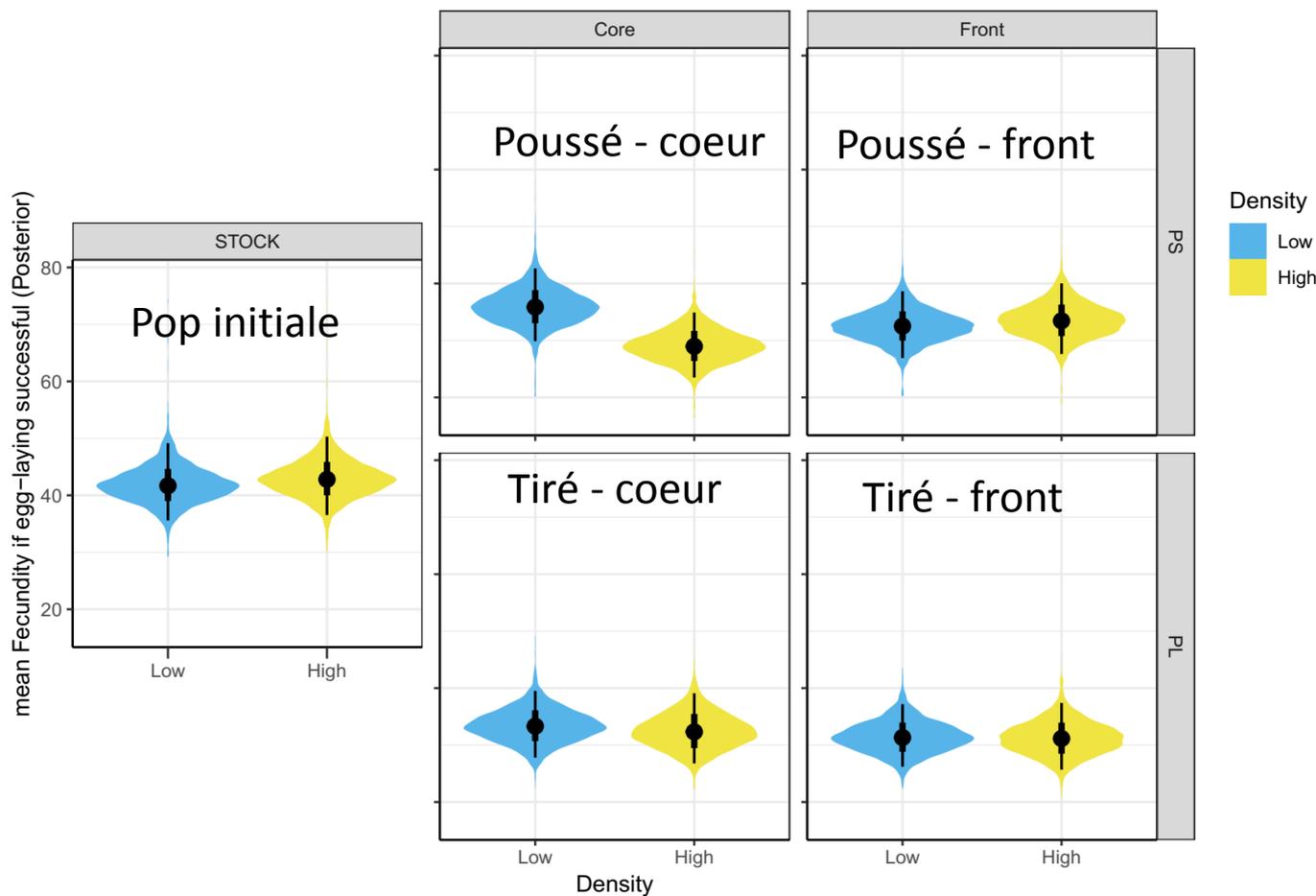


Probabilité de « ne pas pondre » pendant 24h

Différence entre Tiré et Poussé/G0

Pas de forte hypothèse sur ce trait: réponse à la compétition? Décalage de la dynamique de ponte?

## Résultats: Fécondité (ii)



Fécondité sur 24h, pour les femelles ayant pondu

Baisse dans toutes les pops par rapport à G0

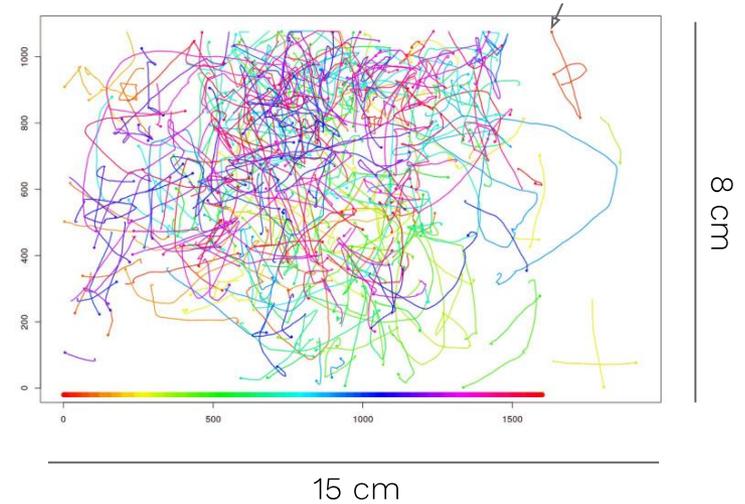
## Résultats: mouvement



Films HD de 5 min, 10 individus suivis en même temps.

8 réplicats/population

Mesure globale sur chaque réplikat: taux d'activité ; vitesse de déplacement (mm/s)



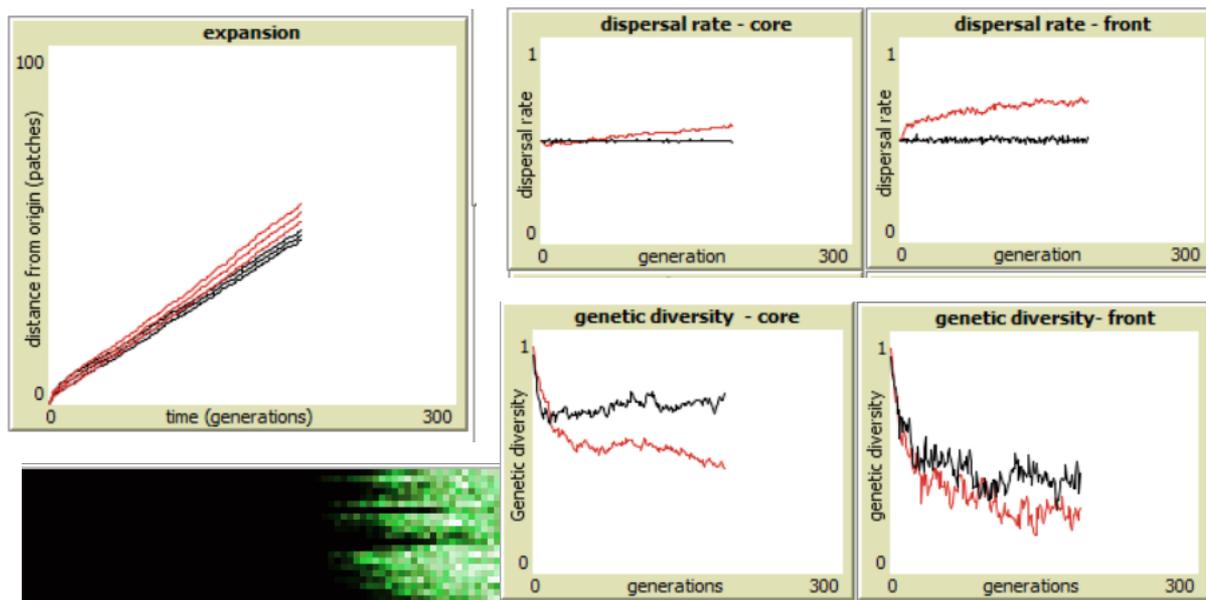
Aucune différence: G0 vs G12 ;  
Cœur vs Front ; Poussé vs Tiré

## Résultats: modèle éco-evo

Simulations individu-centré

2 configurations: évolution sur le front (sorting) ou absence d'évolution (shuffling)

Suivi: diversité neutre + dispersion



Evolution dispersion  
beaucoup plus rapide  
que la diversité  
neutre!!!

No-evo

Evo



## Conclusions : évolution



- Dynamique d'évolution de la dispersion différente poussé/tiré
- Pas de différence sur la diversité neutre (moins rapide? puissance limitée)
- Pas de lien direct dynamique d'expansion / évolution

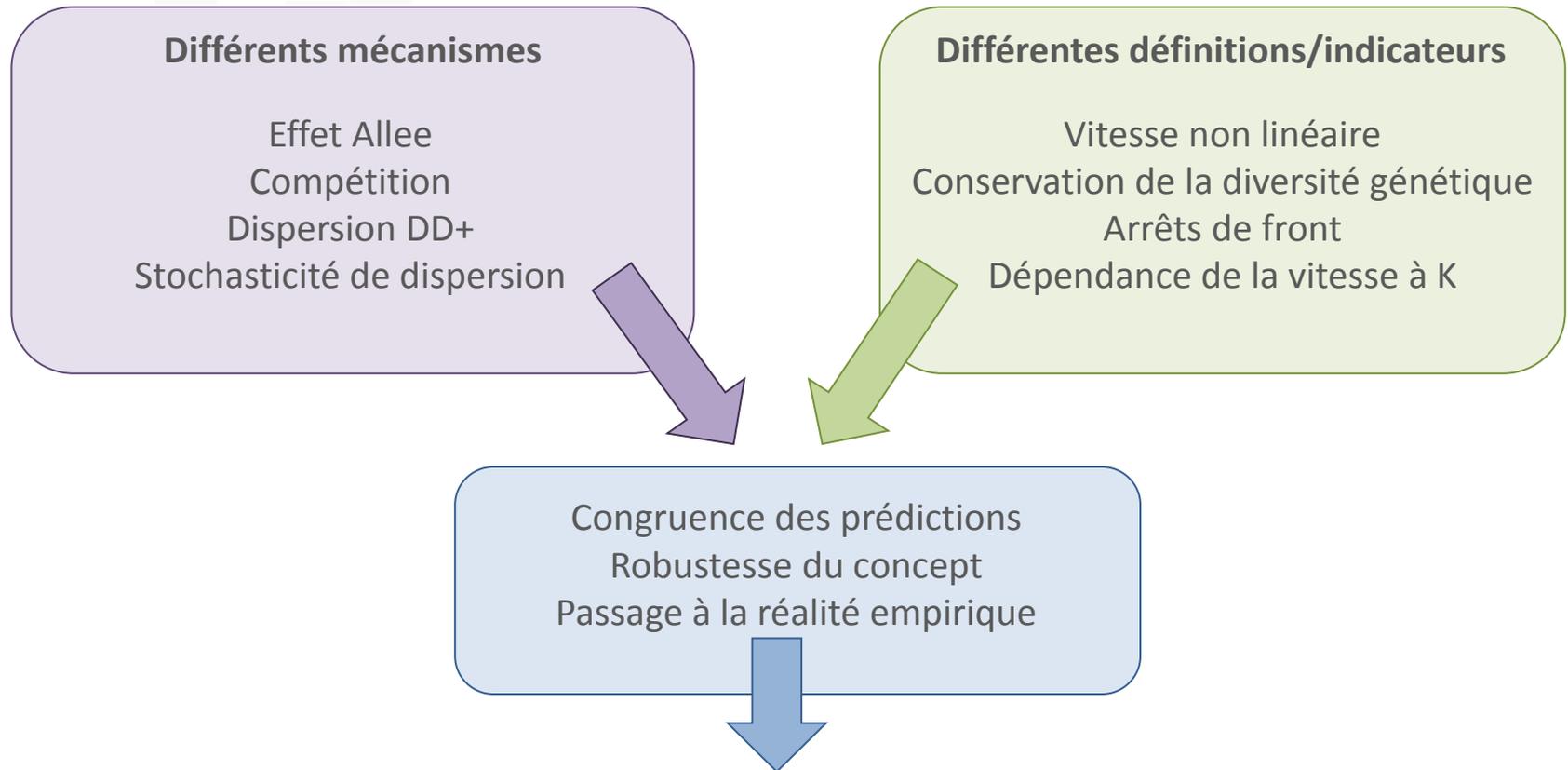


## Suite du projet (dans les 3 ans)



1. Analyses à terminer : diversité génétique ; morphologie ; analyse des traits en G4-G8-G12
2. Simulations ABC pour explorer panel d'indicateurs, sous différents mécanismes, et les conditions limites entre tiré/poussé
3. Méta-analyse / review sur fréquence des patterns poussé/tiré (sous réserve d'indicateurs applicables)

## Objectif : vers une unification des concepts



**Appropriation par la communauté des écologistes**

# Remerciements



S. Fellous  
INRA CBGP



T. Morel-Journel  
ENV Nantes



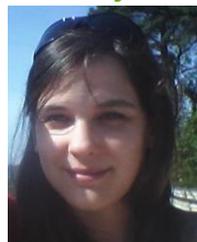
L. Lamy



E. Lombaert



A. Bertin



M. Haond

ISA  
BPI



M. Dahirel



V. Calcagno



L. Mailleret

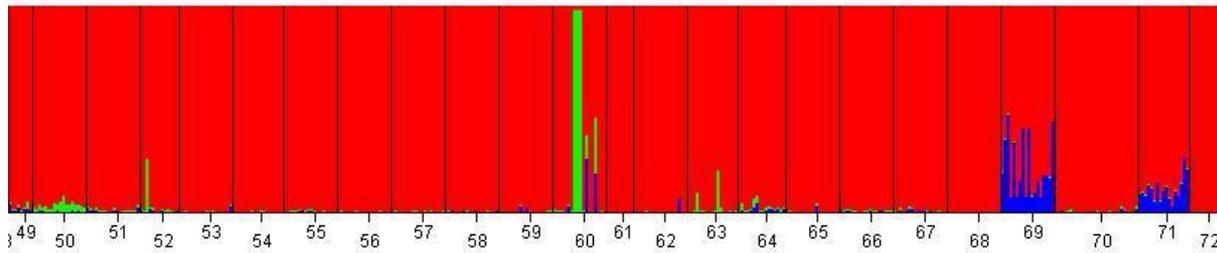
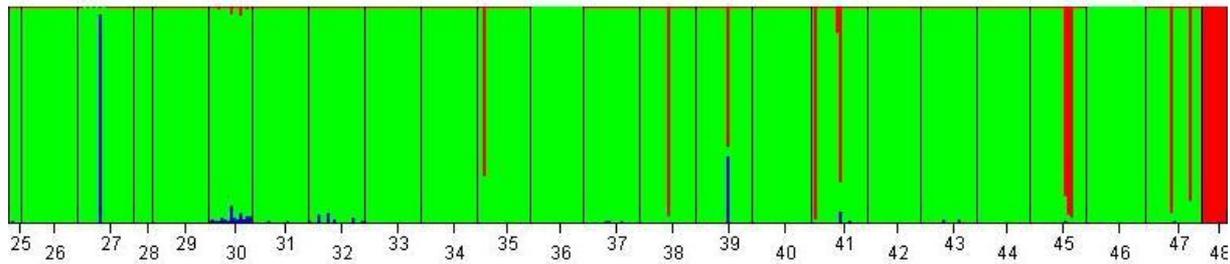
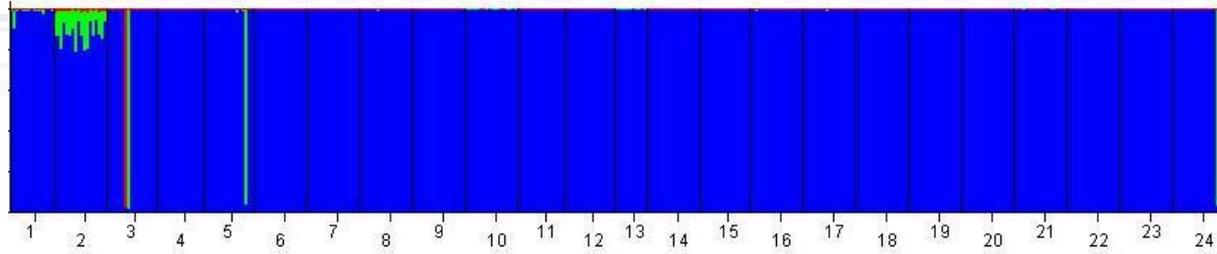
ISA  
M2P2



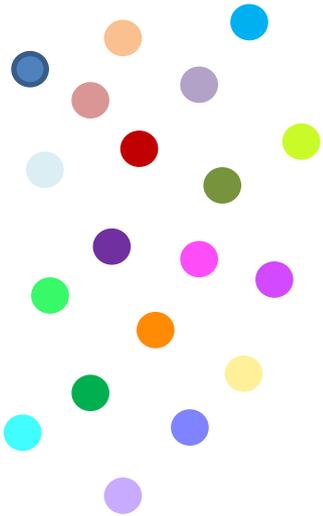
Région  
PACA



L. Roques  
INRA BioSP

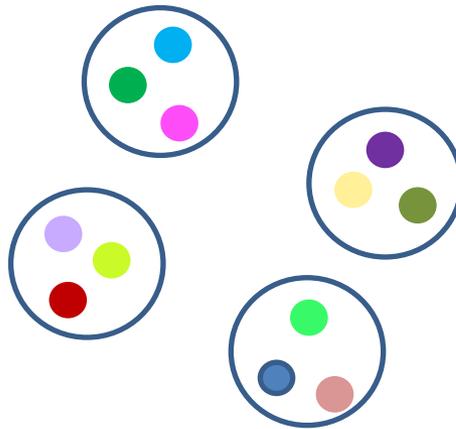


# Creation of mixed populations



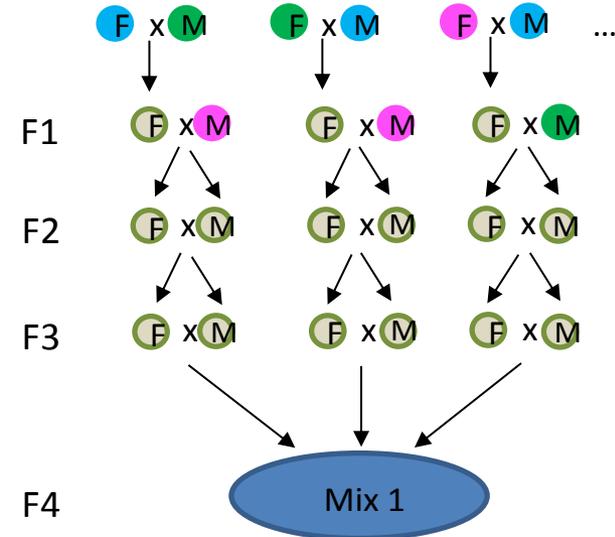
24 isolines from *T. brassicae*

- Genotypes (19 microsatellites)
- Dispersion (+/-)



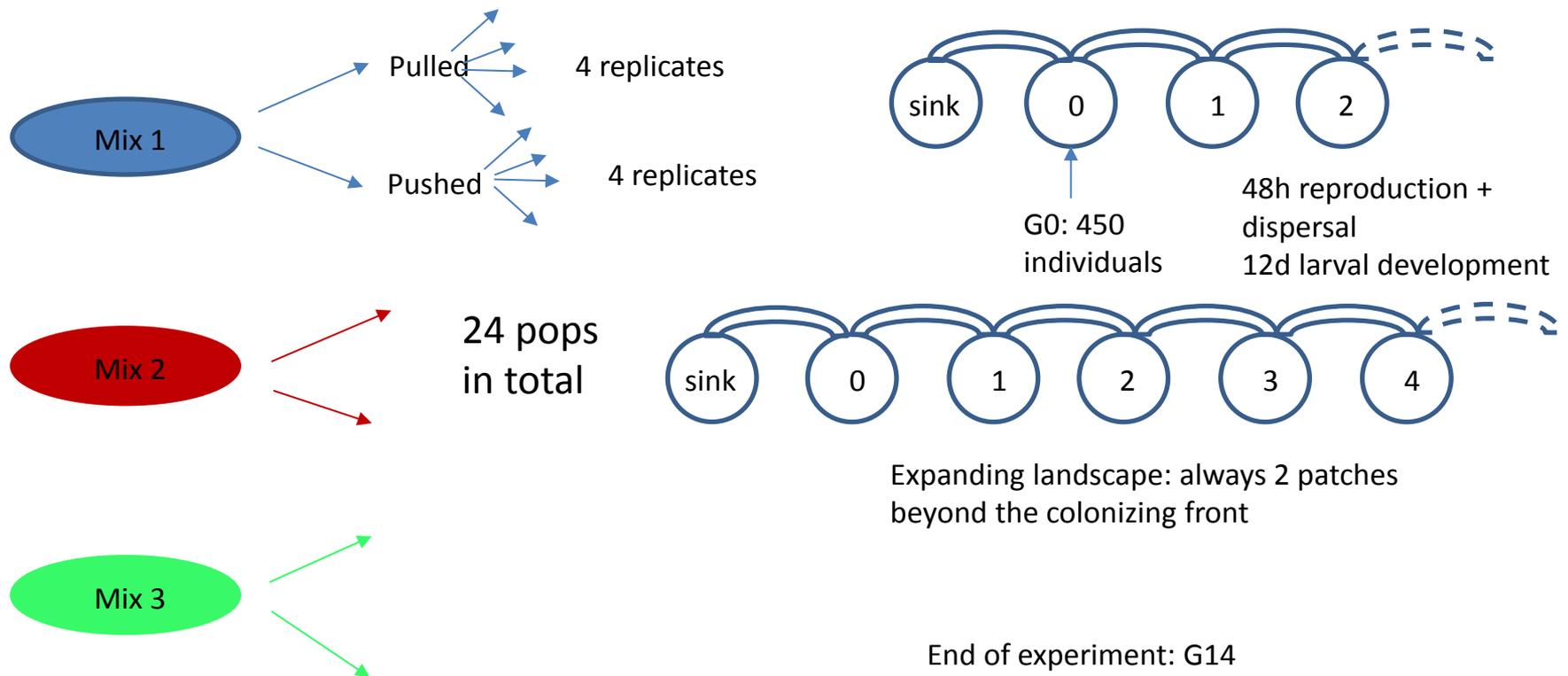
4 mixes of 3 isolines:

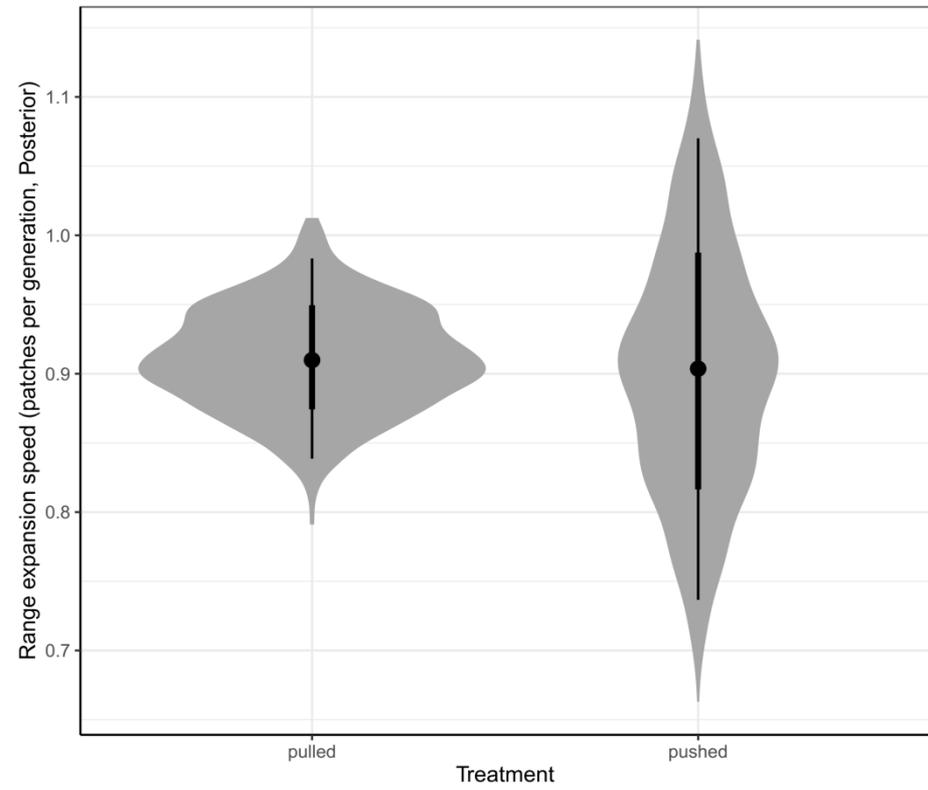
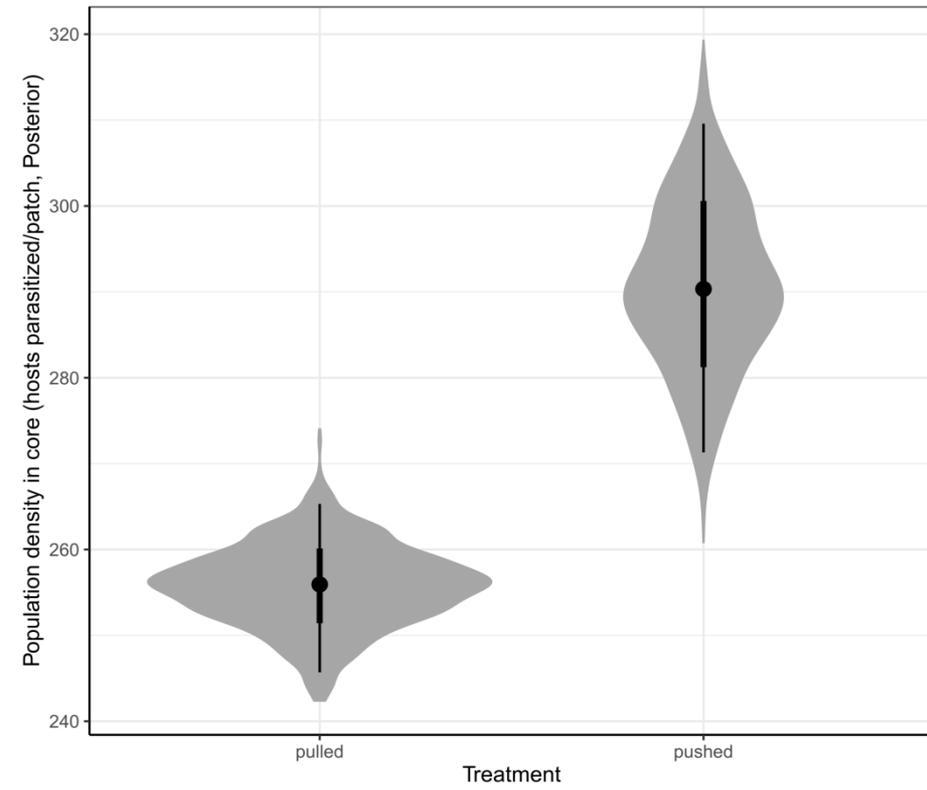
- Low/med/high disp
- Maximum diversity



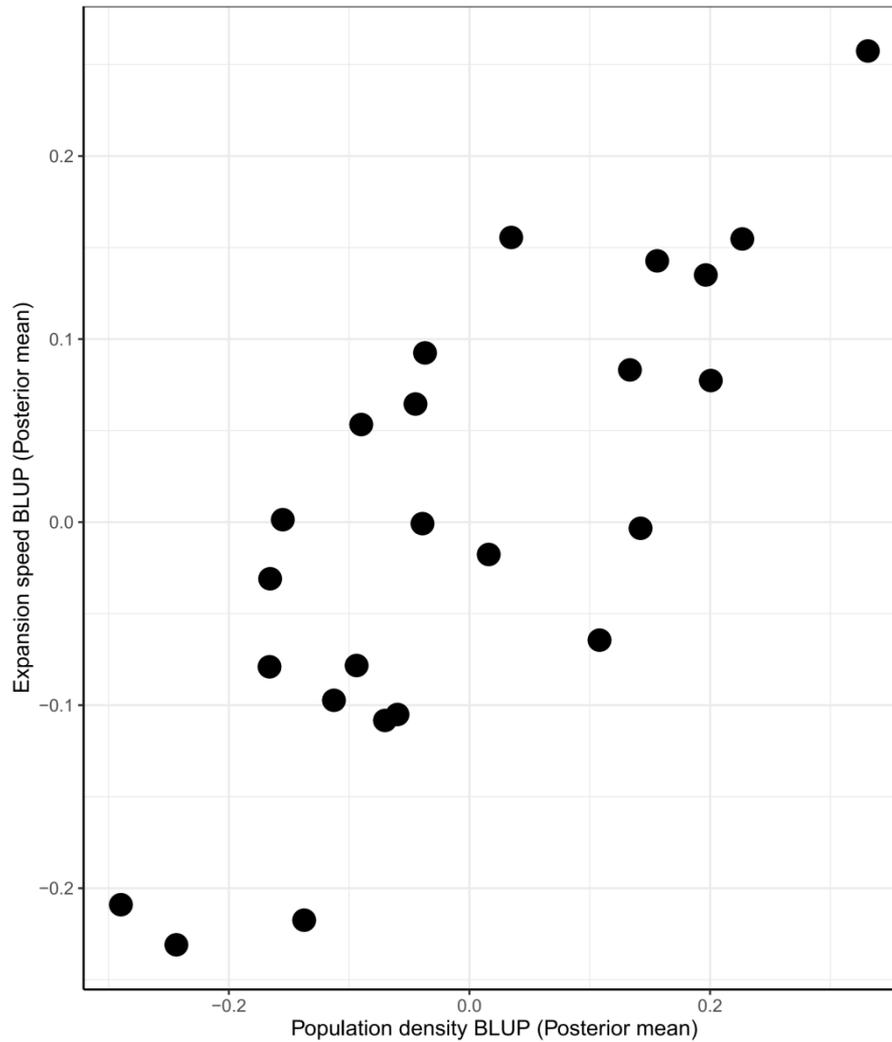
Creation of polymorphic populations  
Loss of 1 mix  
(incompatibility?)

# Experimental design





Manip range dynamics : résultats pour les paramètres importants du modèle



$r = 0.50$   
CI95% [0.12 ; 0.78]

Lecture:

Une fois la différence de densité entre PL et PS prise en compte

Plus un réplikat donné a une grande densité de pop dans son core, plus le front d'invasion avancera vite