

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

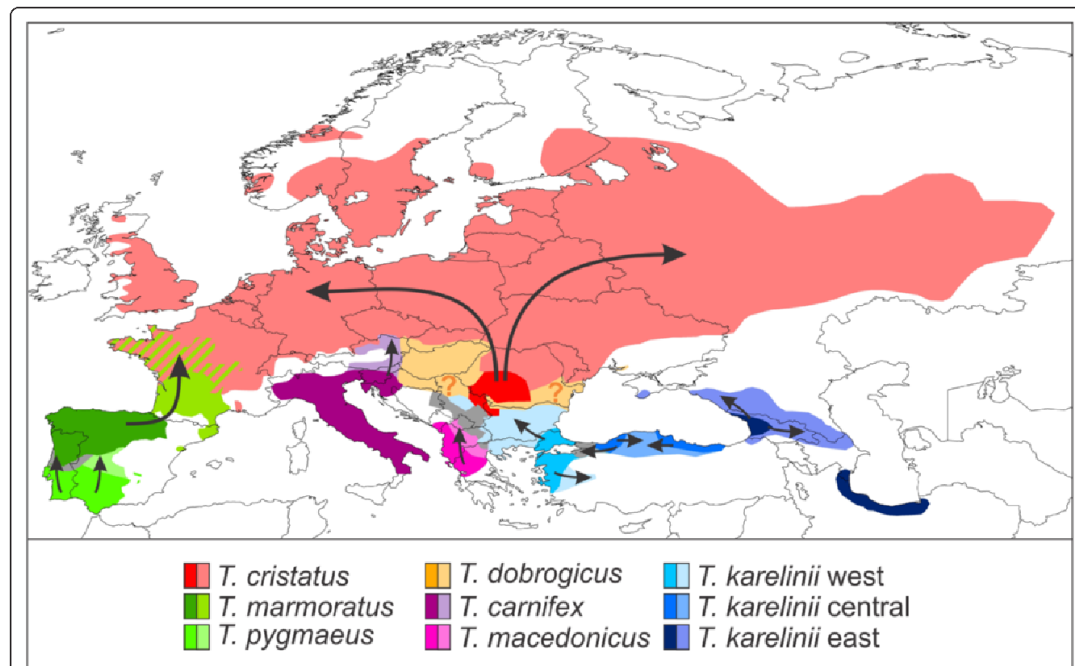
T. Morel-Journel

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)



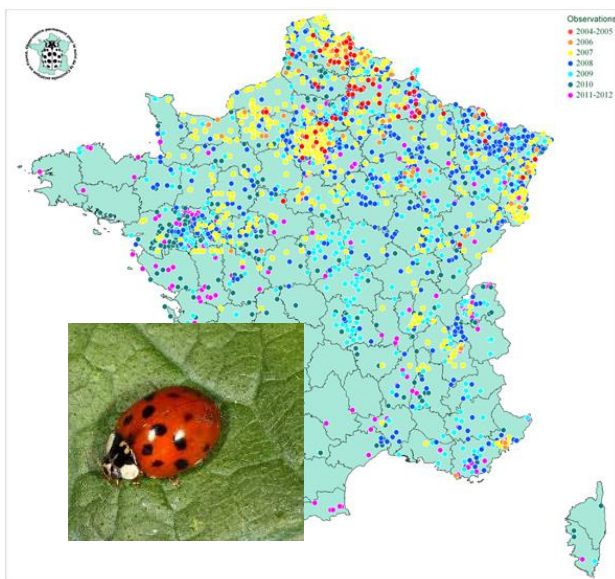
vision
« achevée », a
posteriori

Wielstra et al. 2013

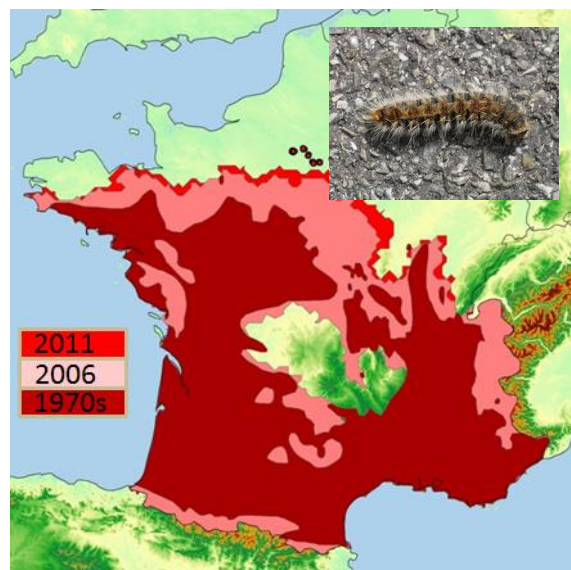
Expansions spatiales

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

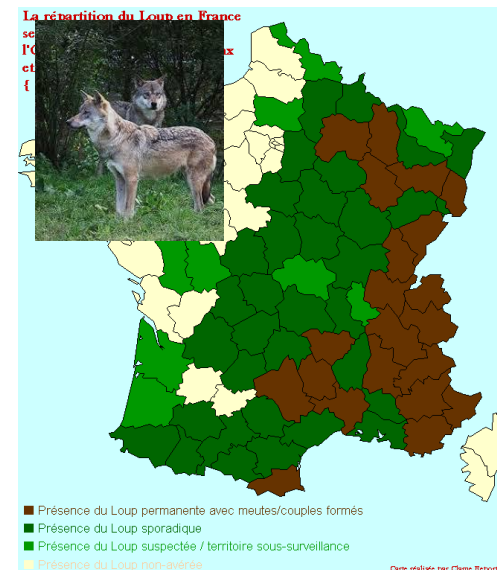
invasion



changement climatique



changement écologique



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

Modèles de réaction-diffusion

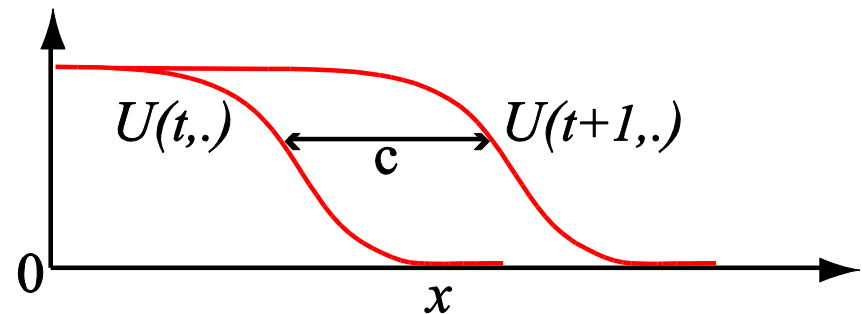
Classe de modèles la plus utilisée pour représenter les phénomènes de colonisation

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

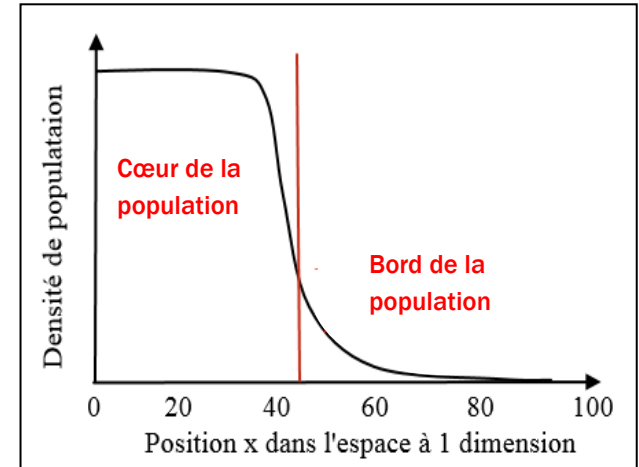


Vagues tirées et vagues poussées

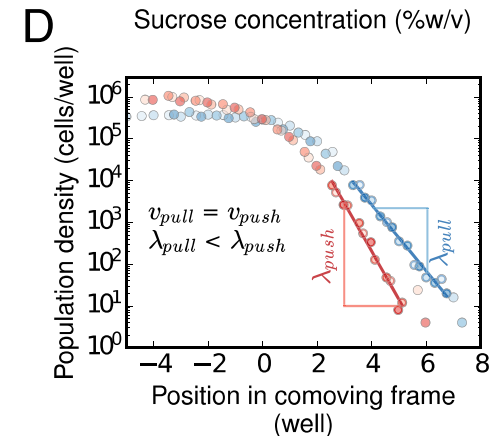
Calcul de la vitesse d'un front (Stokes 1976):

- 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

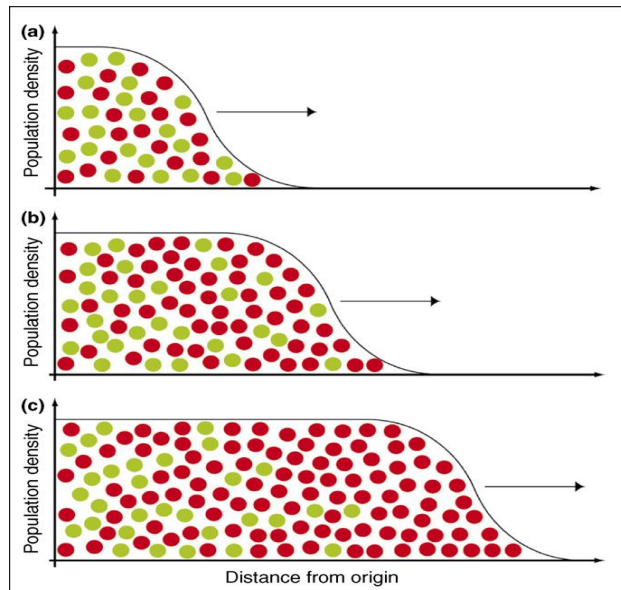


Gandhi et al. 2016

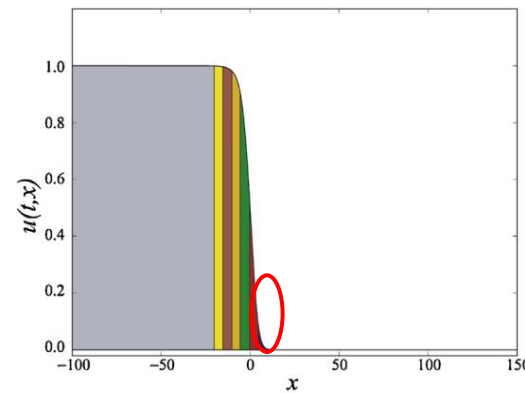
Mécanismes écologiques

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

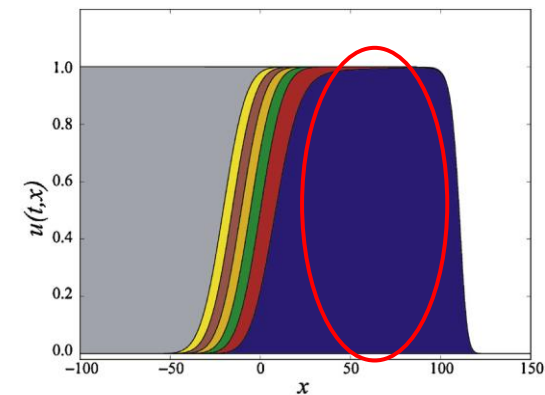


Excoffier et Ray 2008



(a) $t = 0$

Mélange de
« génotypes » à t_0



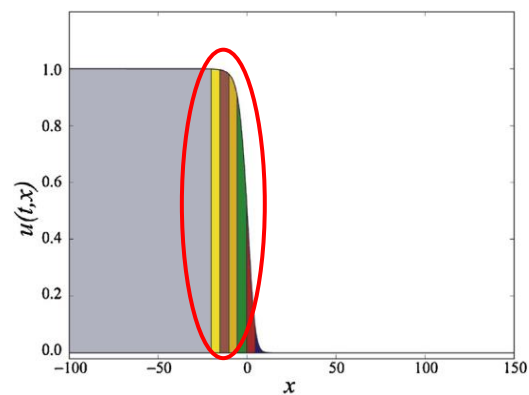
(b) $t = 60$

Répartition des
génotypes pendant
l'expansion

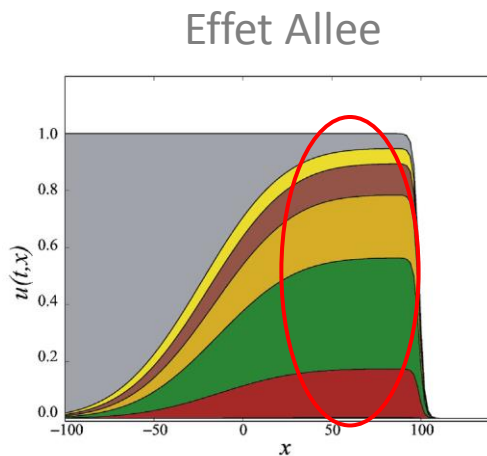
Bonnefon et al. 2014 Ecological Complexity

Mécanismes écologiques

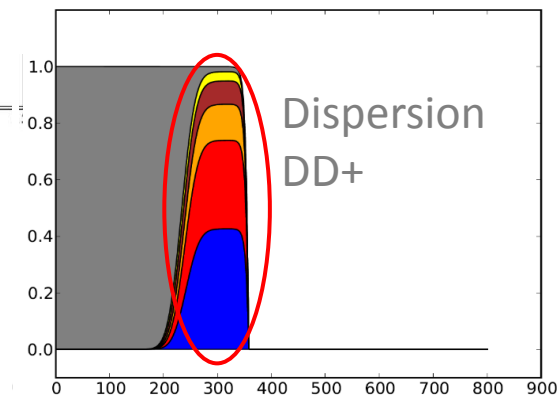
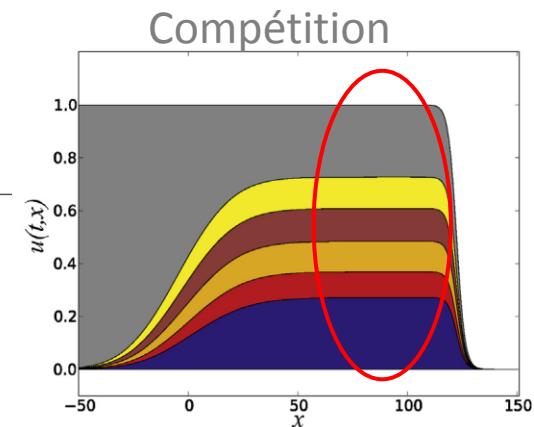
Dans les vagues poussées: la contribution du cœur de la population à la colonisation est plus homogène => conservation de la diversité génétique



(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



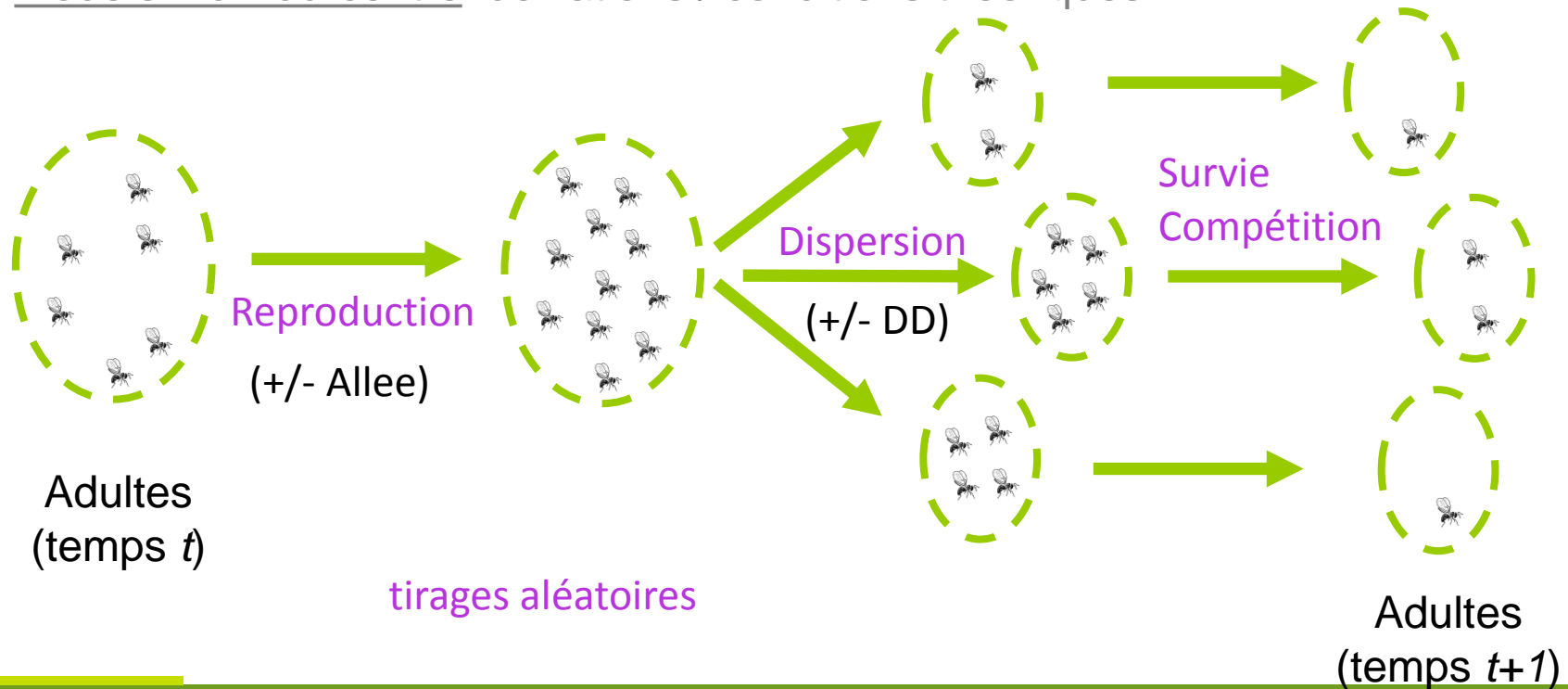
- 1. Quelles différences entre vagues poussées/tirées sur dynamique d'expansion?**
- 2. Quelles différences sur dynamique évolutive?**
 - ⇒ Différents mécanismes: un processus commun? (ou pas?)
 - ⇒ Réconcilier théorie et observations, utilité du concept pour comprendre les processus d'expansion en écologie?

Différentes approches complémentaires

Modèles de réaction-diffusion: la base théorique

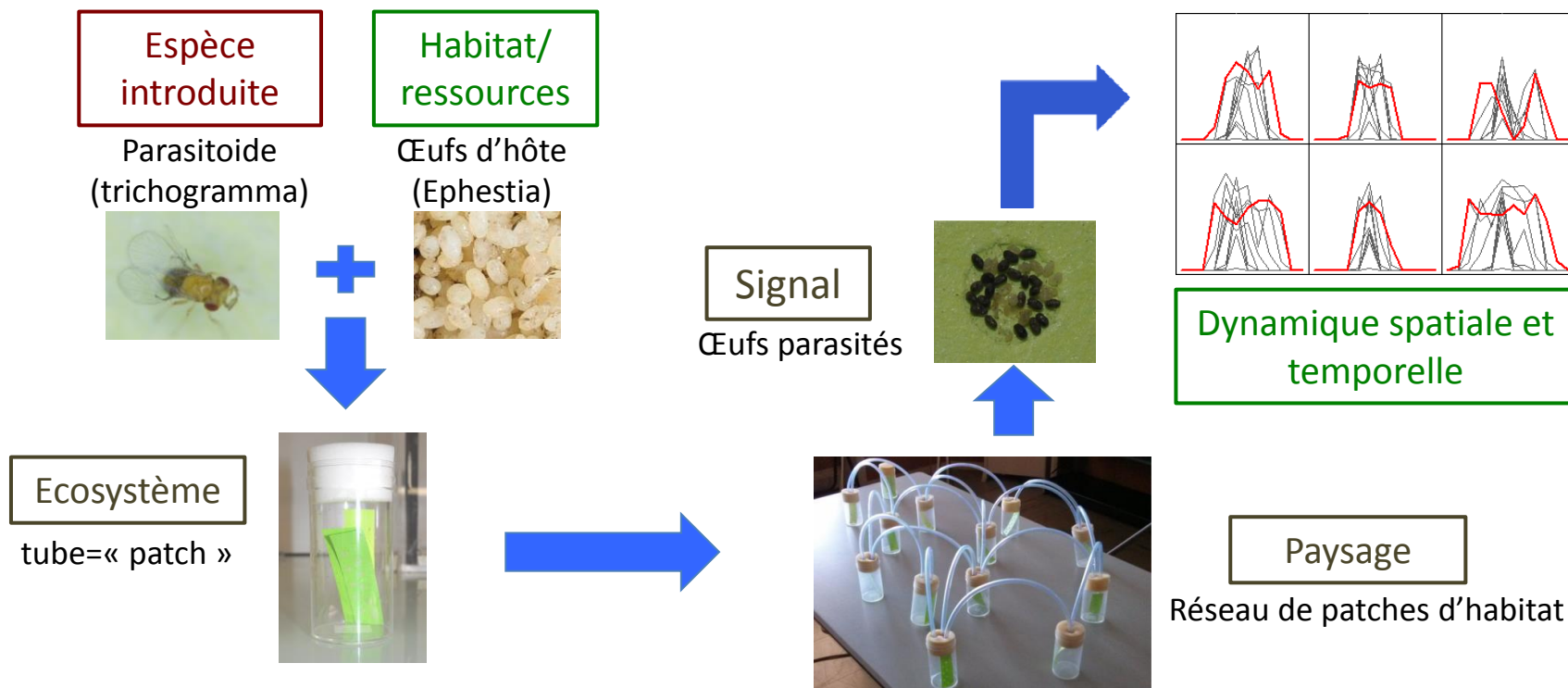
- analyse « mathématique »: linéarisation, calcul des vitesses, etc
- simulation des solutions: Comsol Multiphysics

Modèle individu-centré: déviations / conditions théoriques



Différentes approches complémentaires

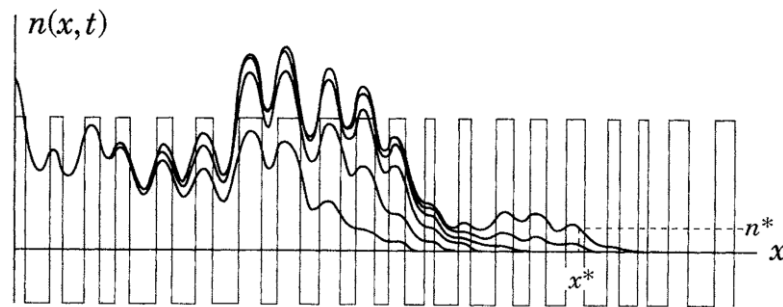
Système expérimental: ce que ça donne dans la « vraie vie »



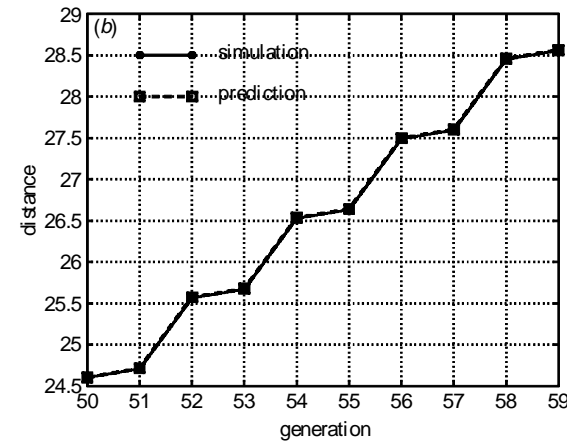
Centre de Ressources Biologiques: banque de populations de trichogrammes avec caractéristiques d'histoire de vie différentes

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

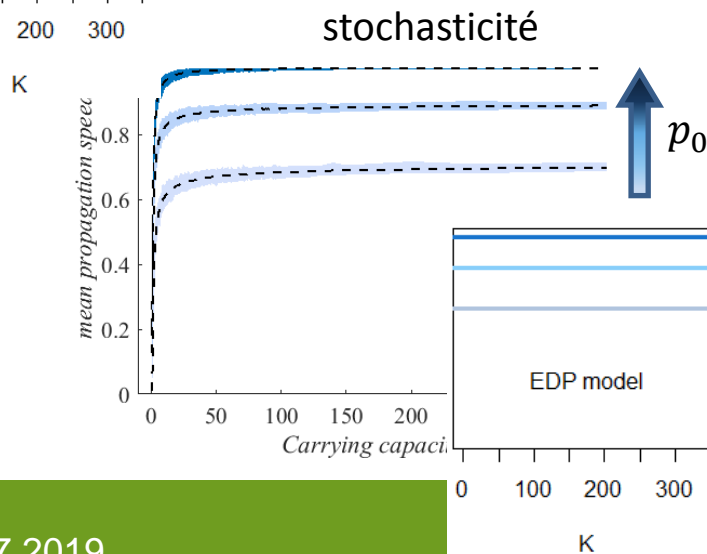
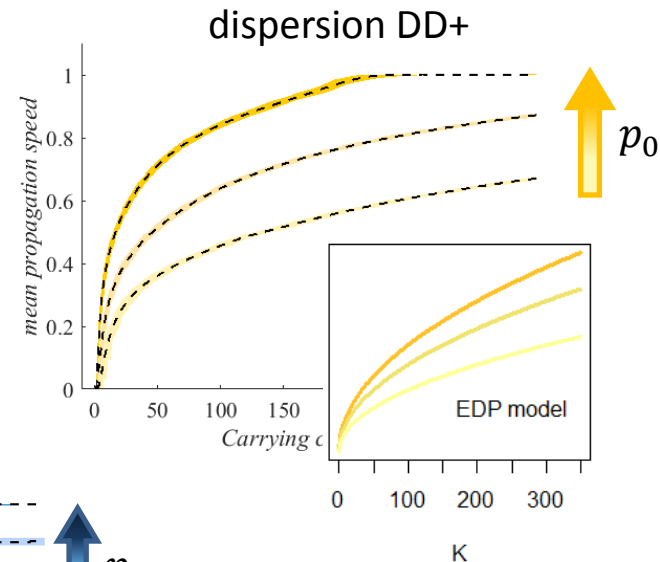
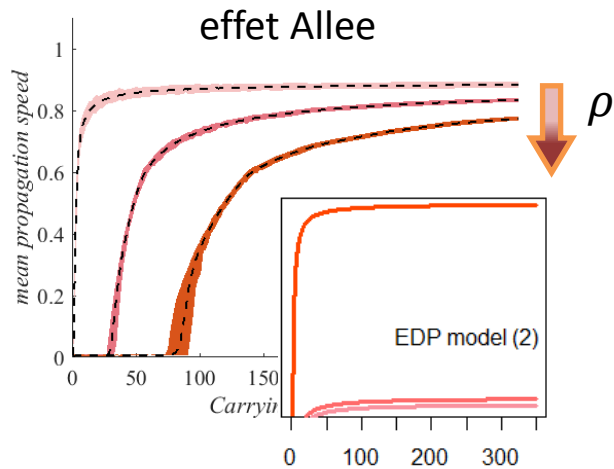
Impact de la qualité du milieu sur la vitesse

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

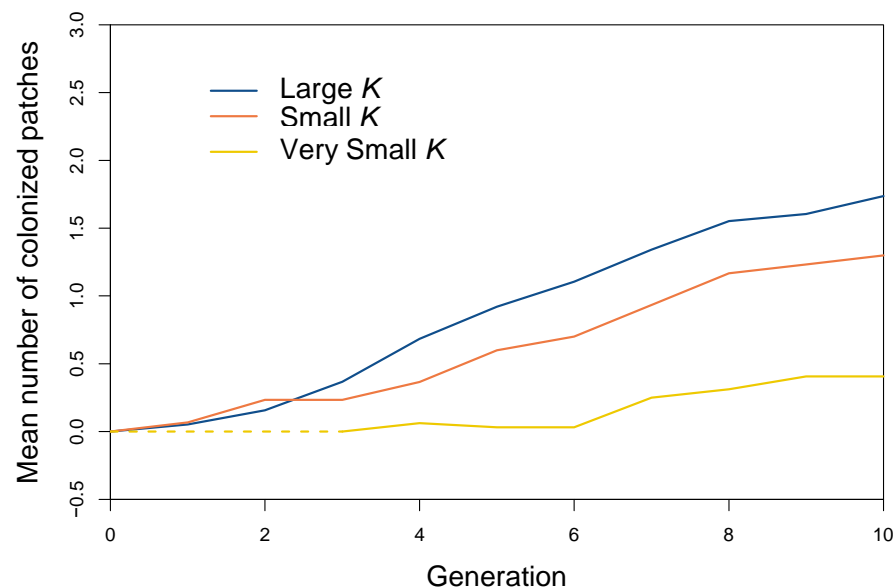
Expérience

Analyse du nombre de patches colonisés par génération:

Grand K (450): + 0.17 patch par génération

Petit K (200): + 0.13 patch par génération

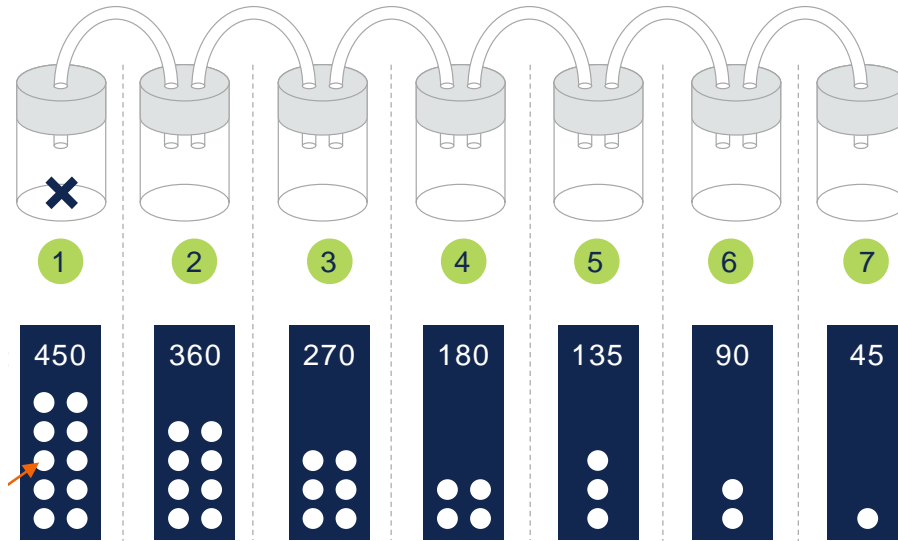
Tout petit K (90): +0.05 patch par génération



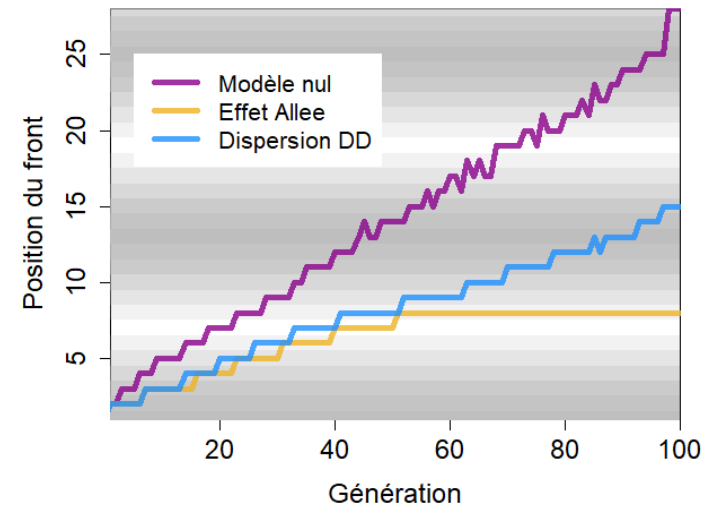
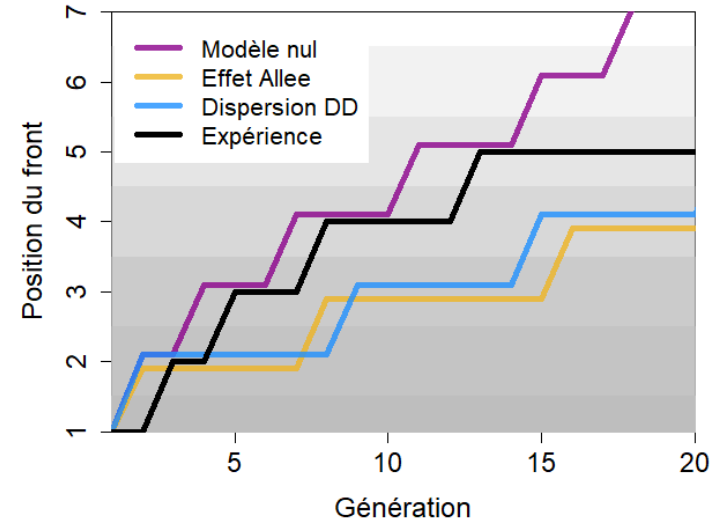
=> La relation K/vitesse de propagation est une propriété des vagues poussées

Haond et al. 2018

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



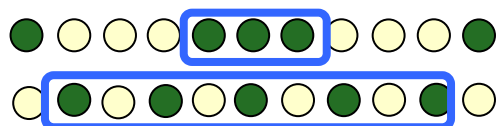
En paysage de type « gradient descendant » : ralentissement, puis arrêt éventuel alors qu'il reste de l'habitat disponible



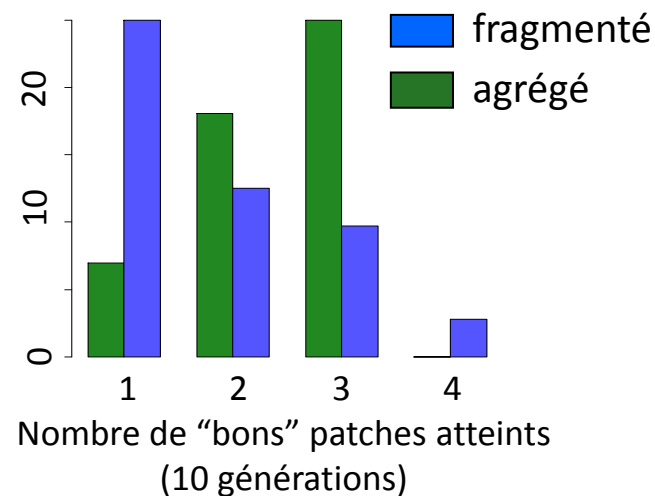
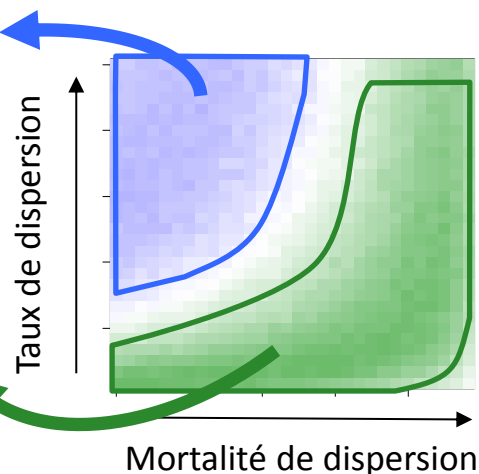
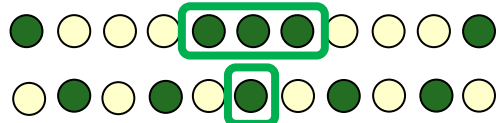
Haond et al. (in prep)

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

Fragmentation > Agrégation



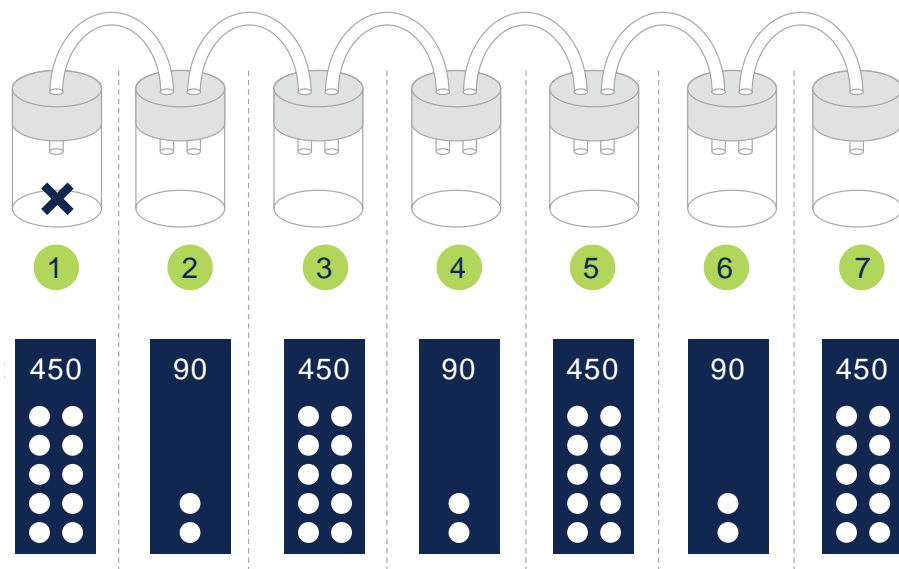
Agrégation > Fragmentation



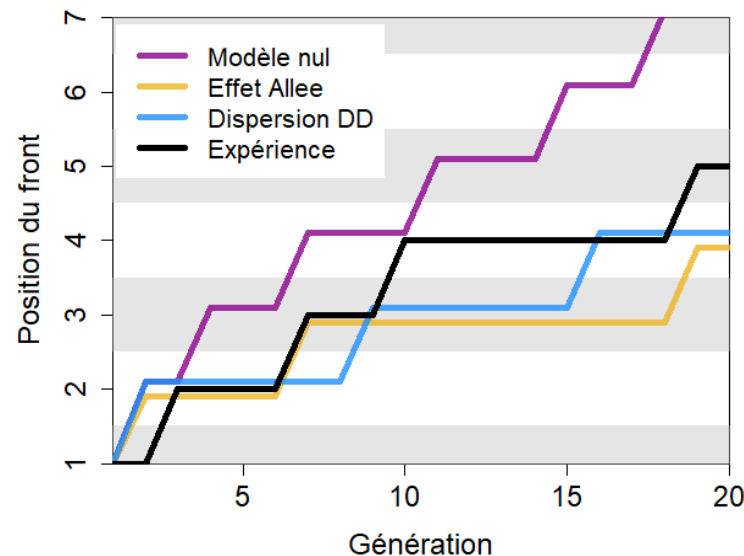
Morel-Journel et al. 2018

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



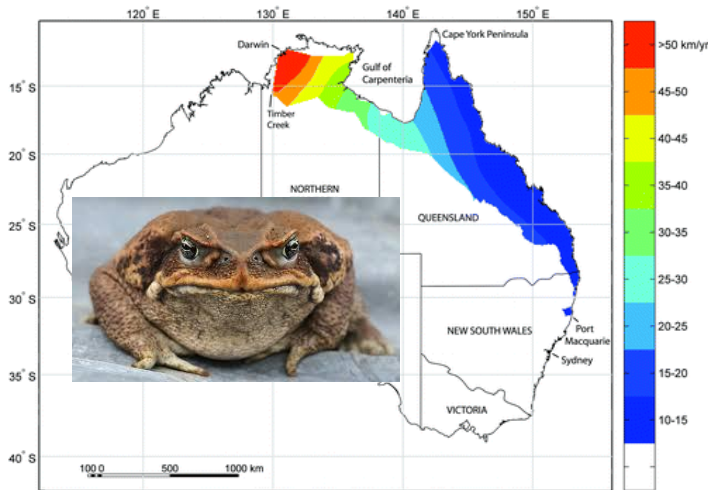
- La capacité de charge du milieu affecte la vitesse d'expansion des vagues poussées, mais pas tirées (cas particulier du « faiblement poussé »)
- La structure du paysage (distribution spatiale de la capacité de charge) affecte l'expansion de manière non additive
- Les différents mécanismes générant 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

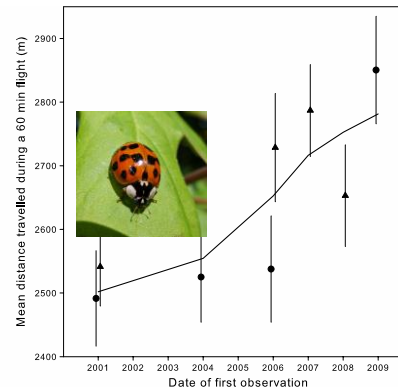
Travaux sur la sélection sur les fronts: jusqu'ici toujours en dynamique tirée

Evolution de la dispersion

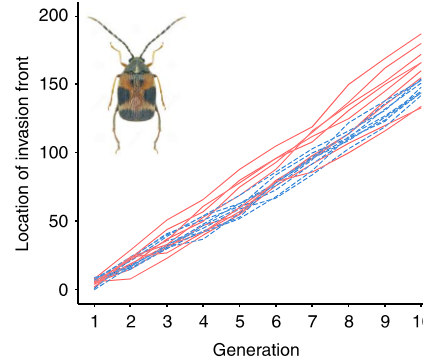
- spatial sorting
- kin competition



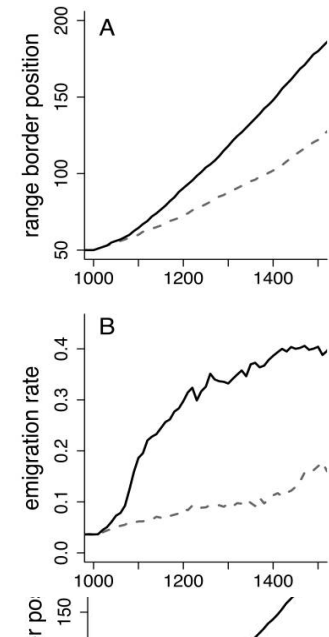
Urban et al. 2008



Lombaert et al. 2014



Ochoki et al. 2017

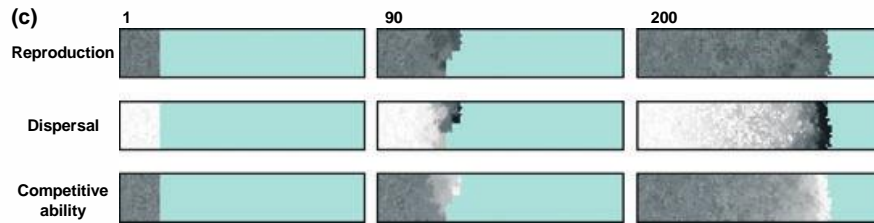


Kubisch et al. 2013

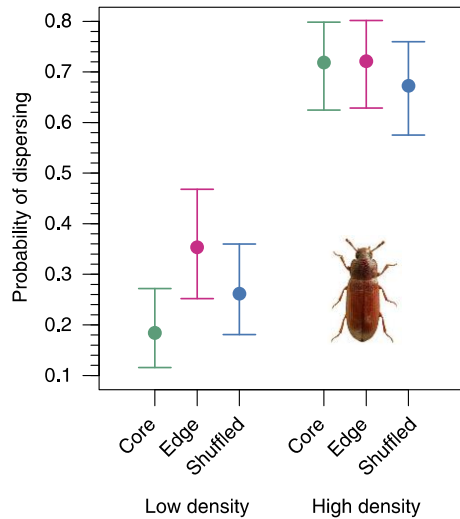
Sélection sur les fronts de propagation tirés

Autres traits

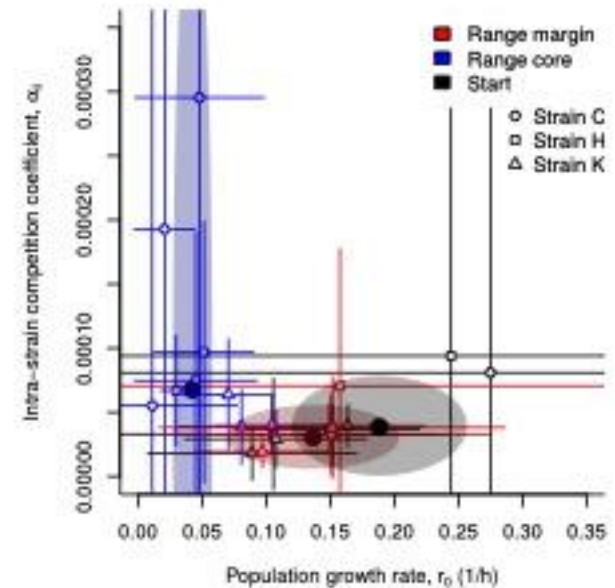
- r/K
- densité-dépendance



Burton et al. 2010



Weiss-Lehman et al. 2017

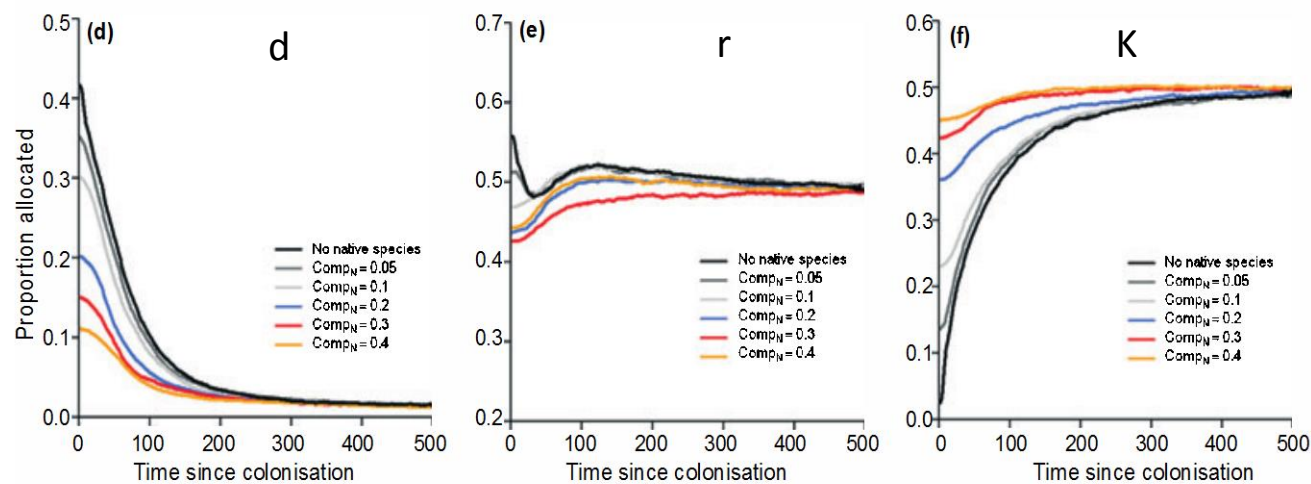


Fronhofer et al. 2017

Sélection sur les fronts de propagation poussés

En dynamique poussée, prédictions verbales:

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



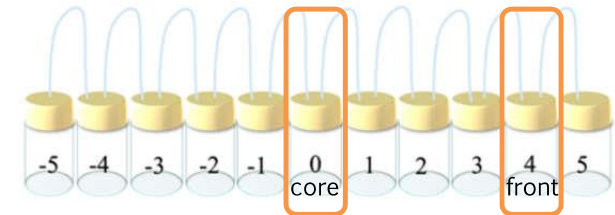
intensité de la
compétition
= poussitude

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**

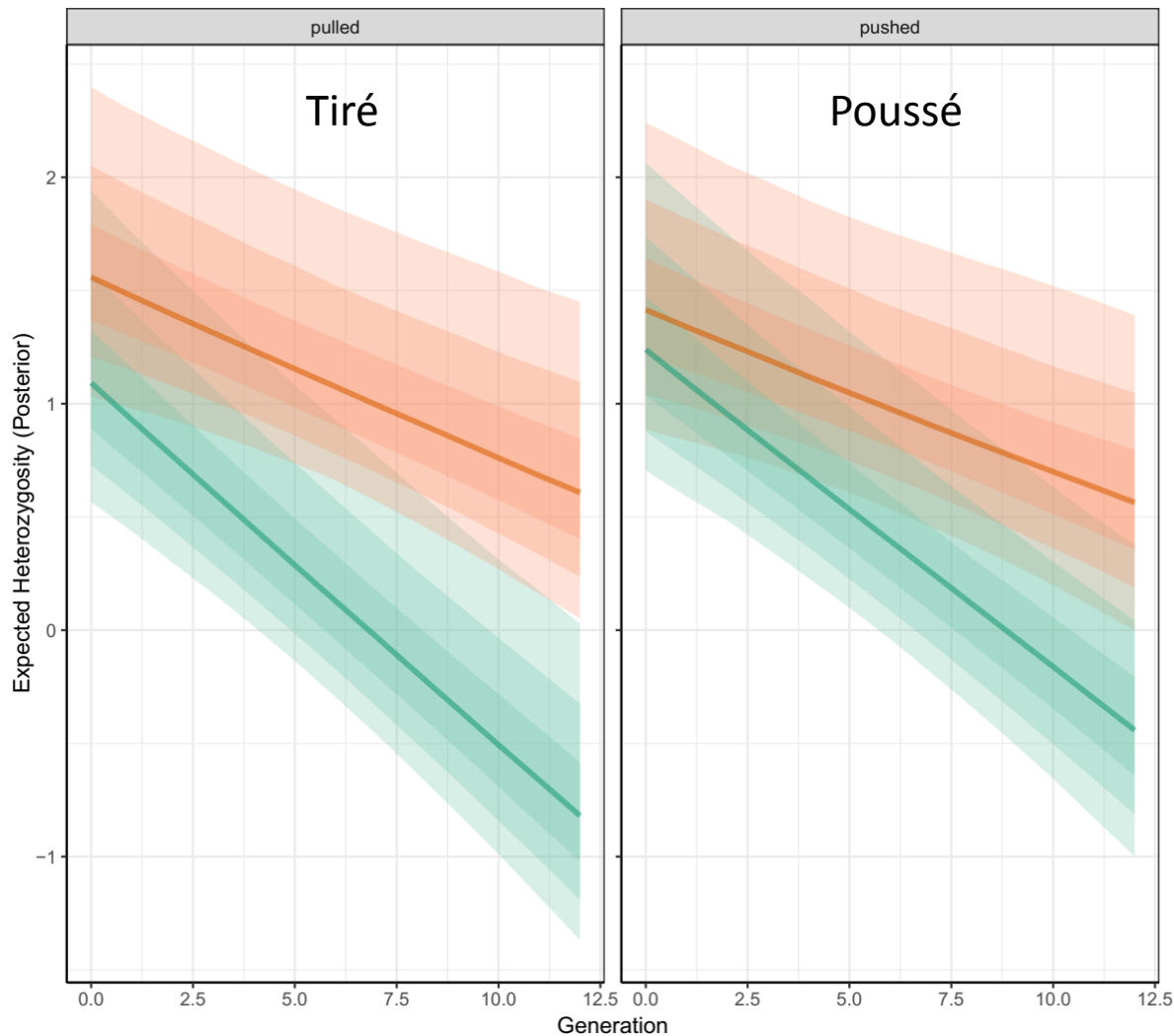
En G0 et en G12, test sur 2 conditions de densité (faible/forte) :

- Fécondité
- Dispersion
- Comportement exploratoire

Sur le **cœur**
et sur le
front

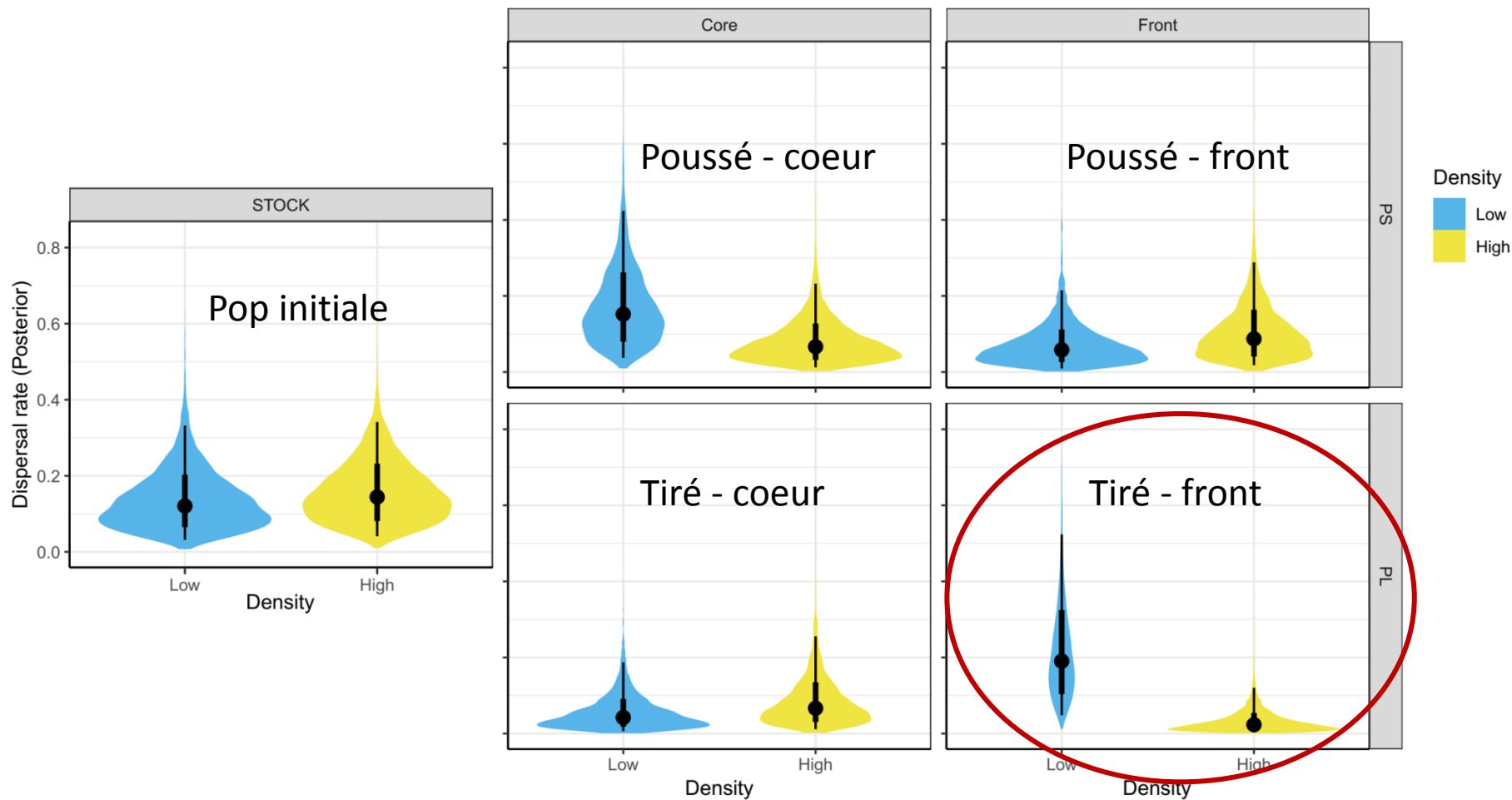


Résultats: diversité génétique neutre

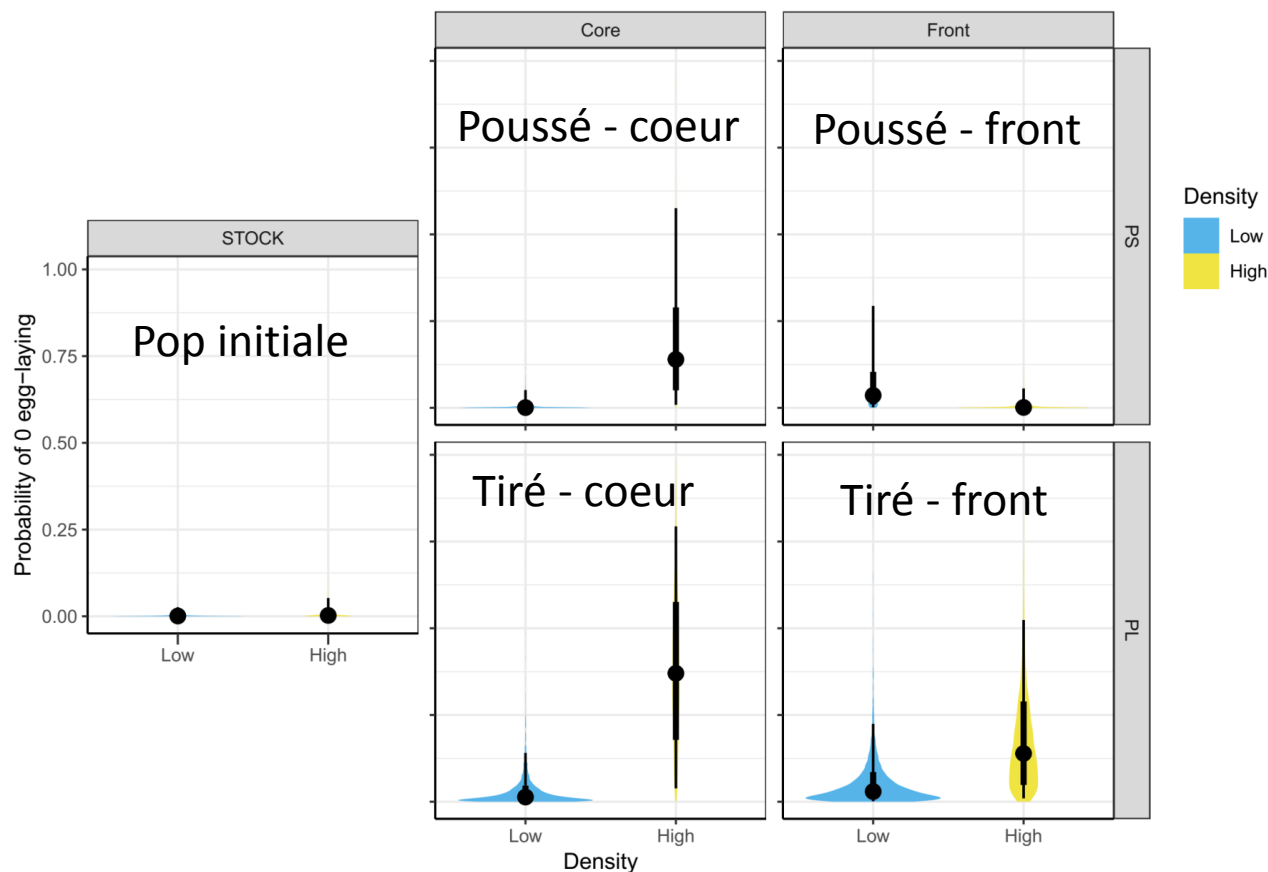


- Perte sur le front et sur le cœur, plus rapide au front
- Pas de différence détectable dans la dynamique de perte entre poussé et tiré

Résultats: dispersion



Résultats: Fécondité (i)

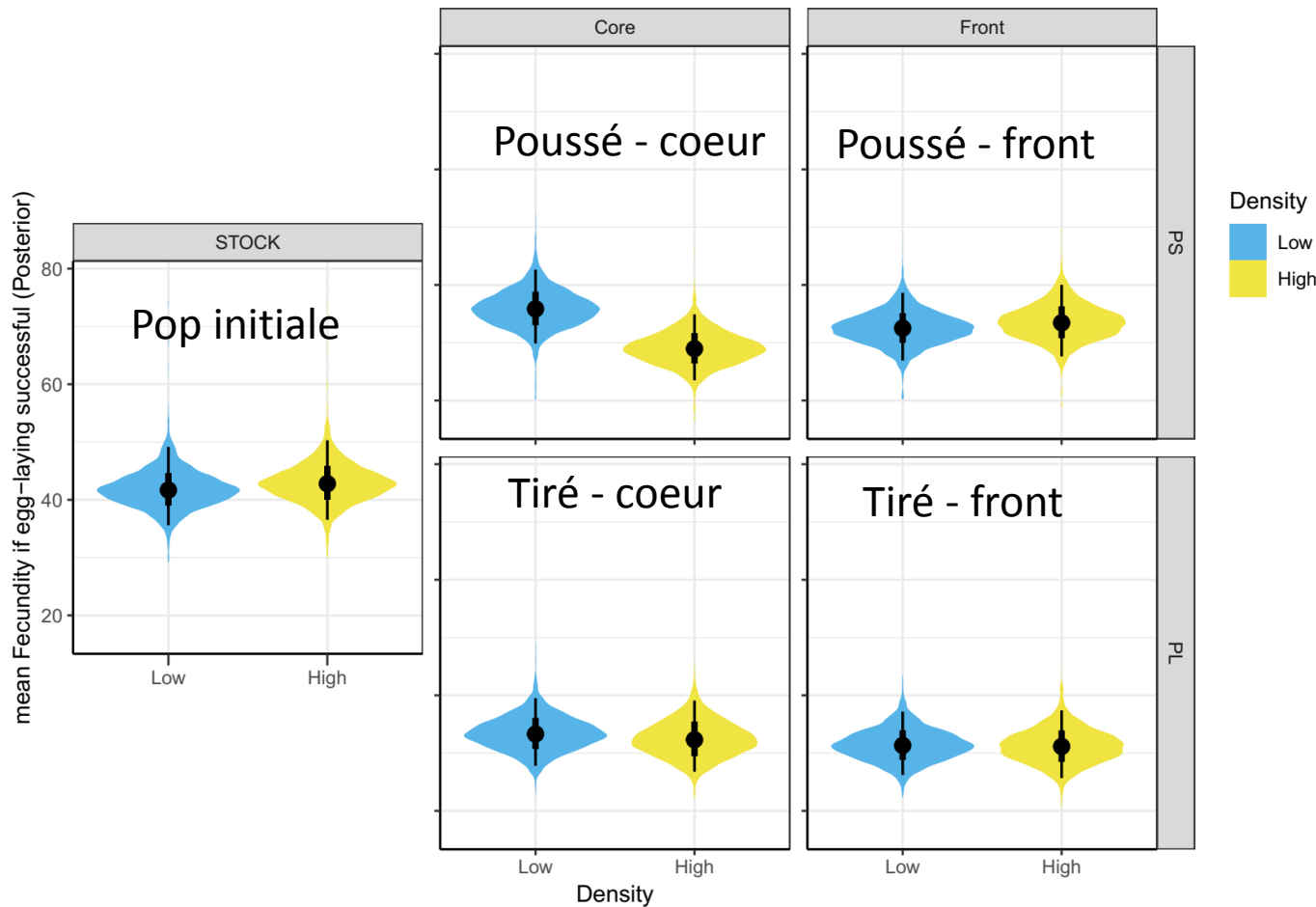


Probabilité de
« ne pas pondre »
pendant 24h

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

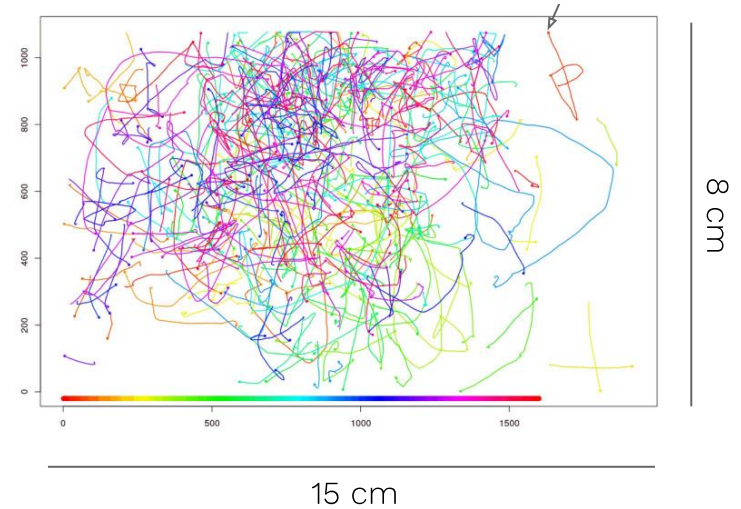
Résultats: mouvement



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)



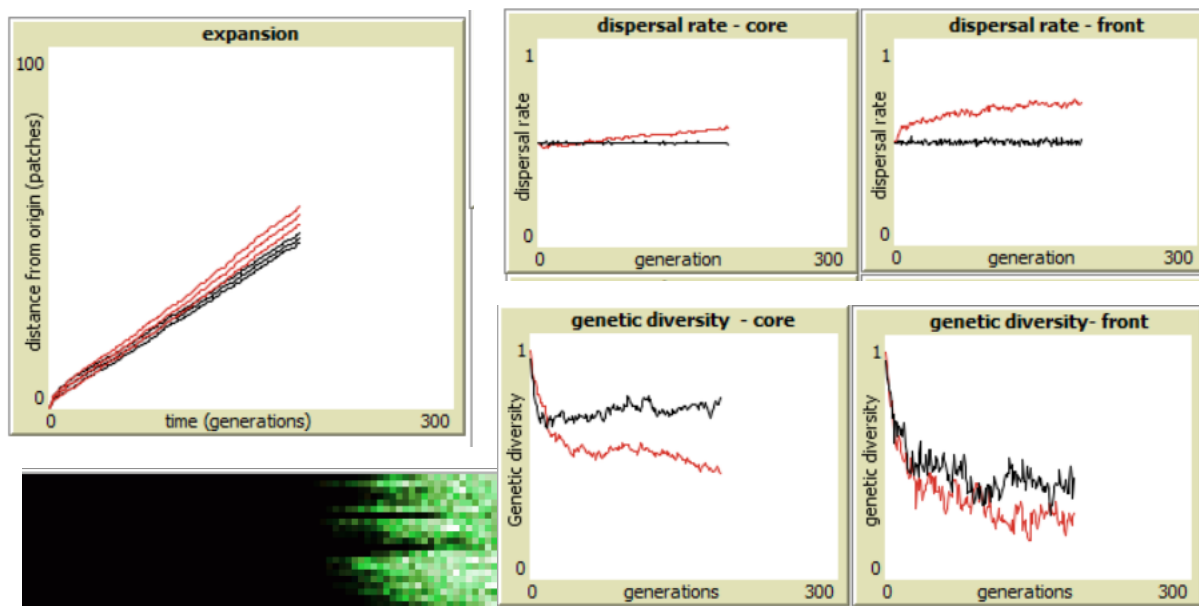
Aucune différence: G0 vs G12 ;
Cœur vs Front ; Poussé vs Tiré

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

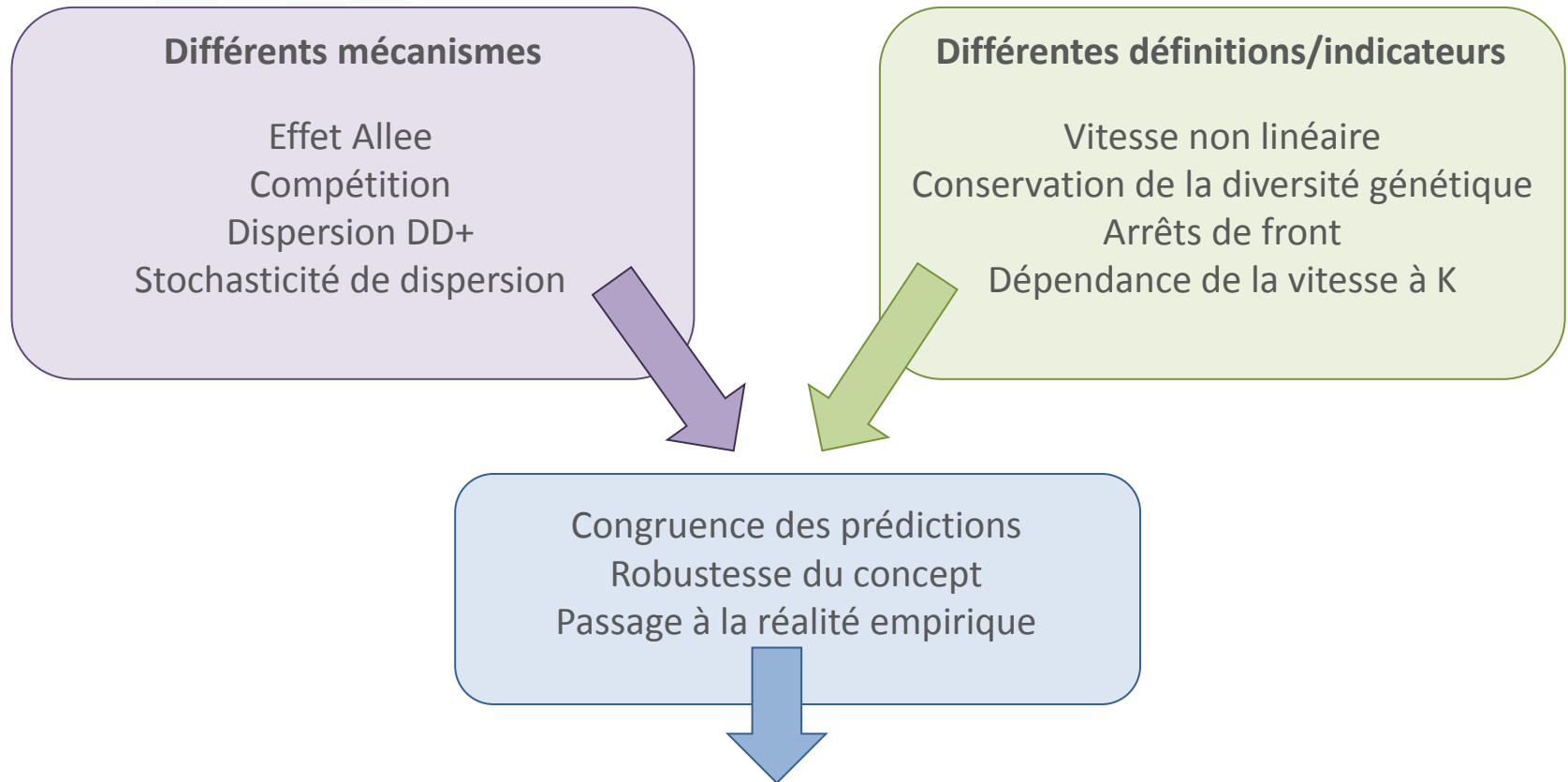


Suite du projet (dans les 3 ans)



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



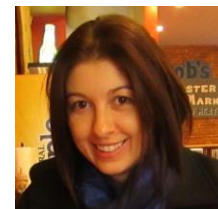
T. Morel-Journal
ENV Nantes



L. Lamy



E. Lombaert



A. Bertin



M. Haond

ISA
BPI



M. Dahirel



V. Calcagno



L. Mailleret

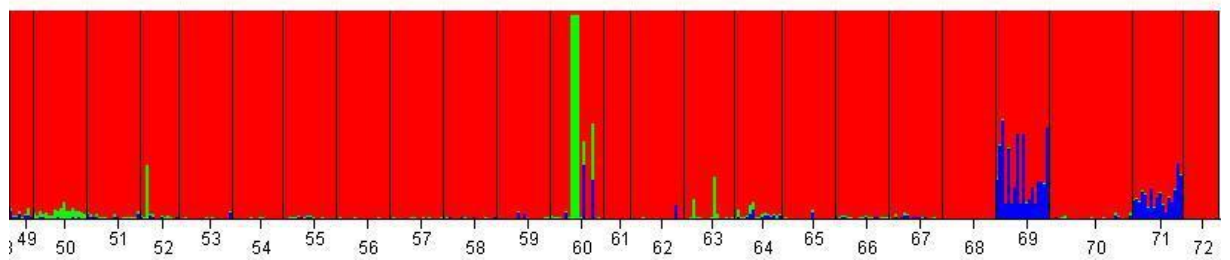
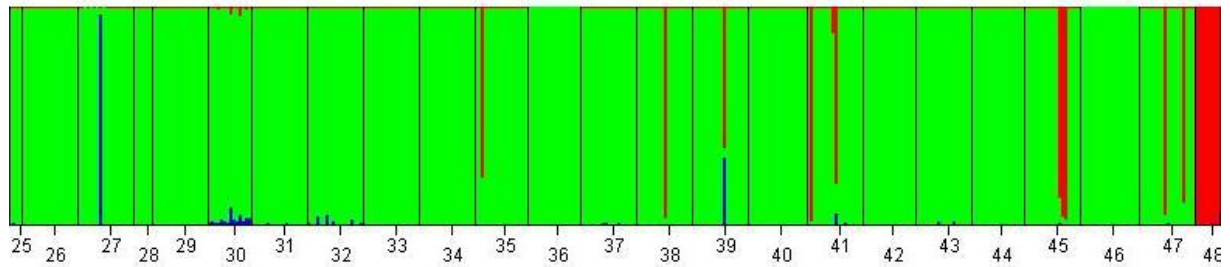
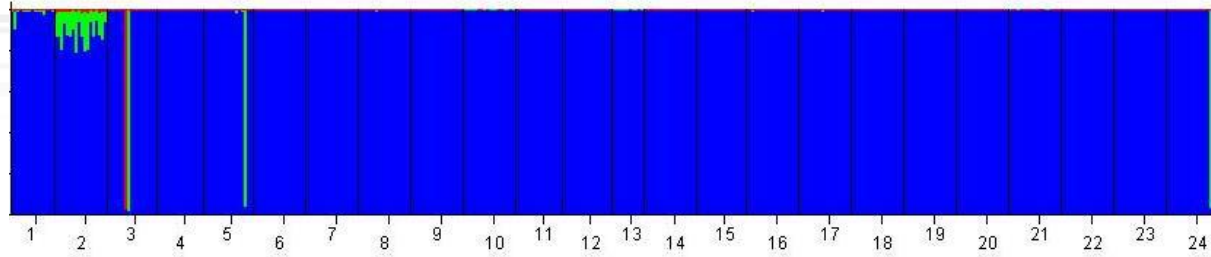
ISA
M2P2



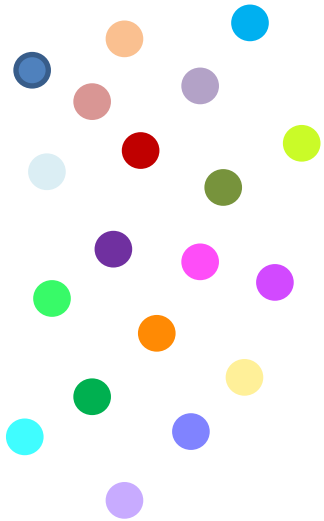
Région
PACA



L. Roques
INRA BioSP

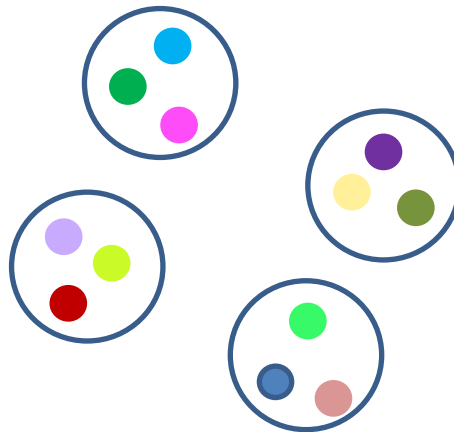


Creation of mixed populations



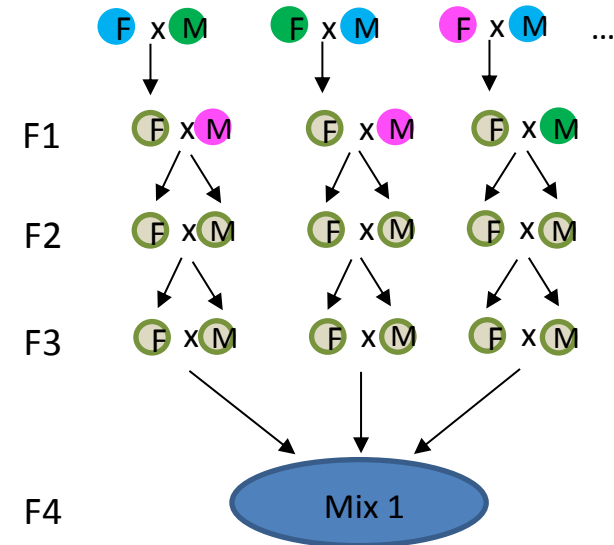
24 isolines from *T. brassicae*

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



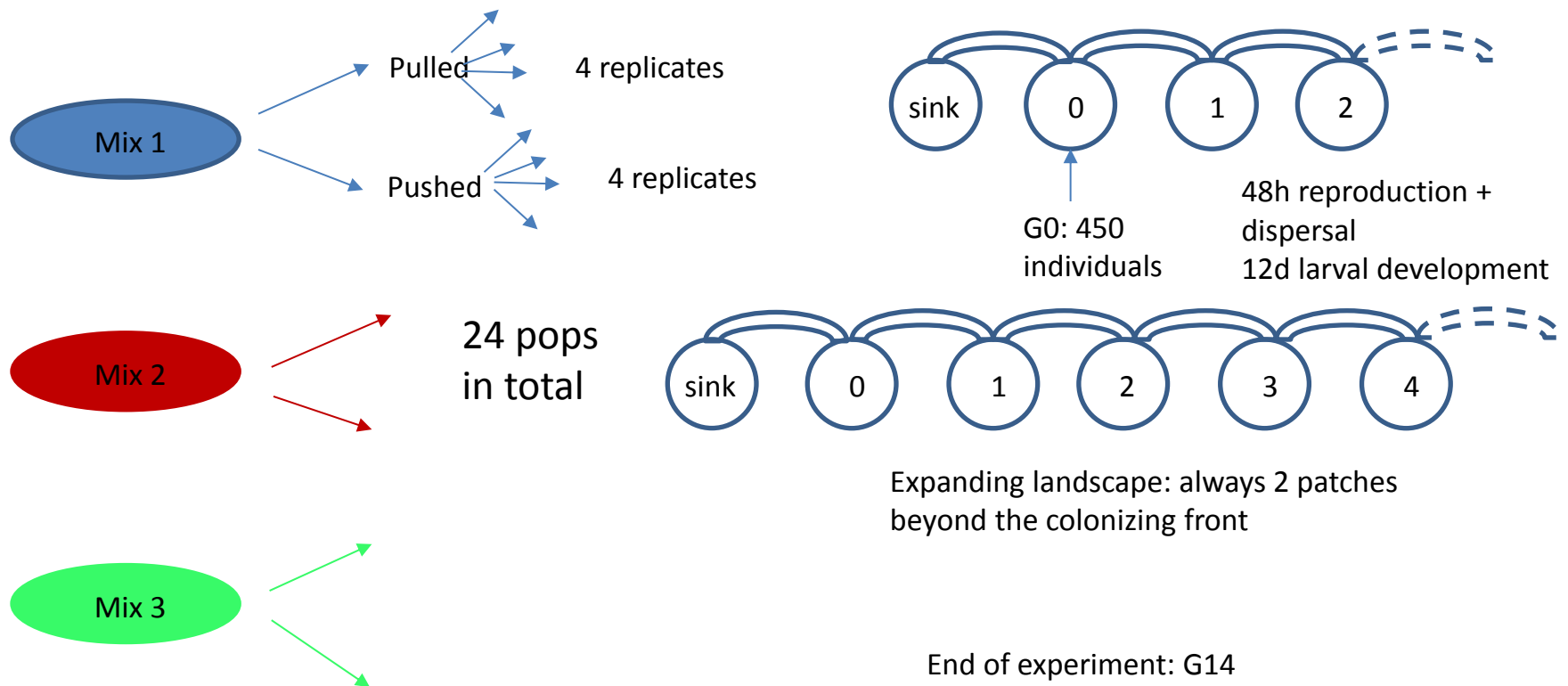
4 mixes of 3 isolines:

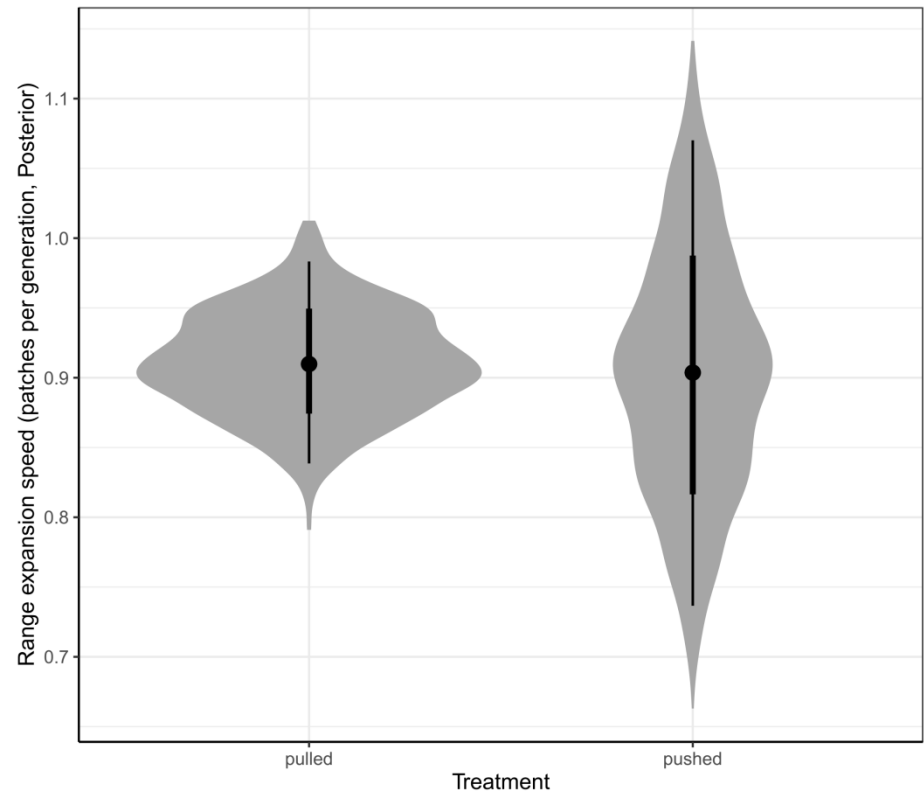
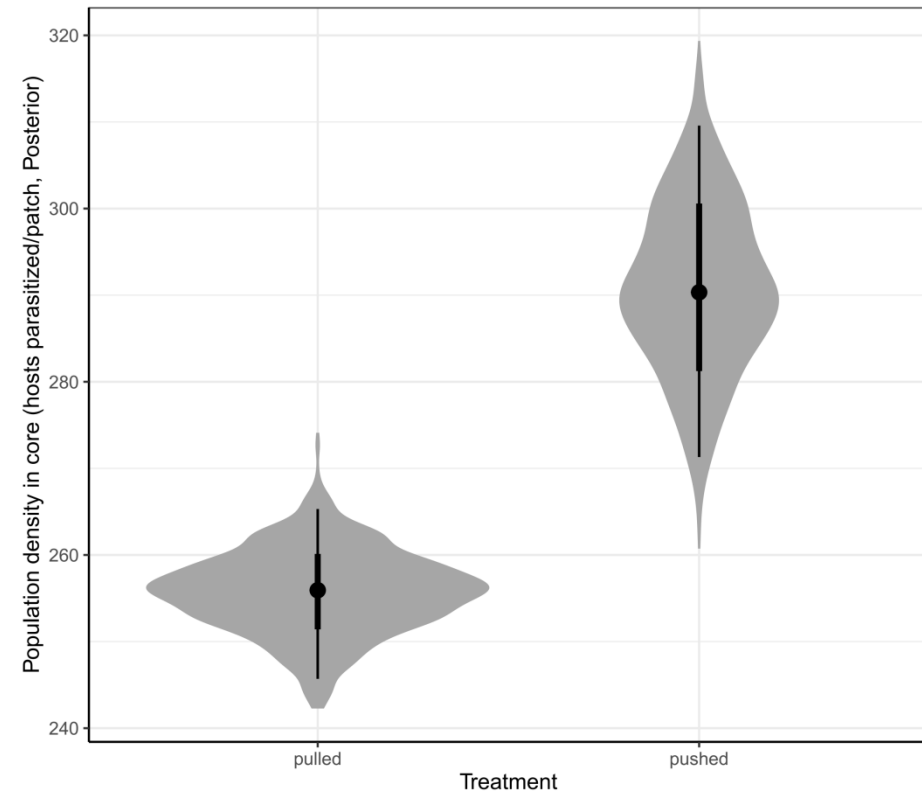
- Low/med/high disp
- Maximum diversity



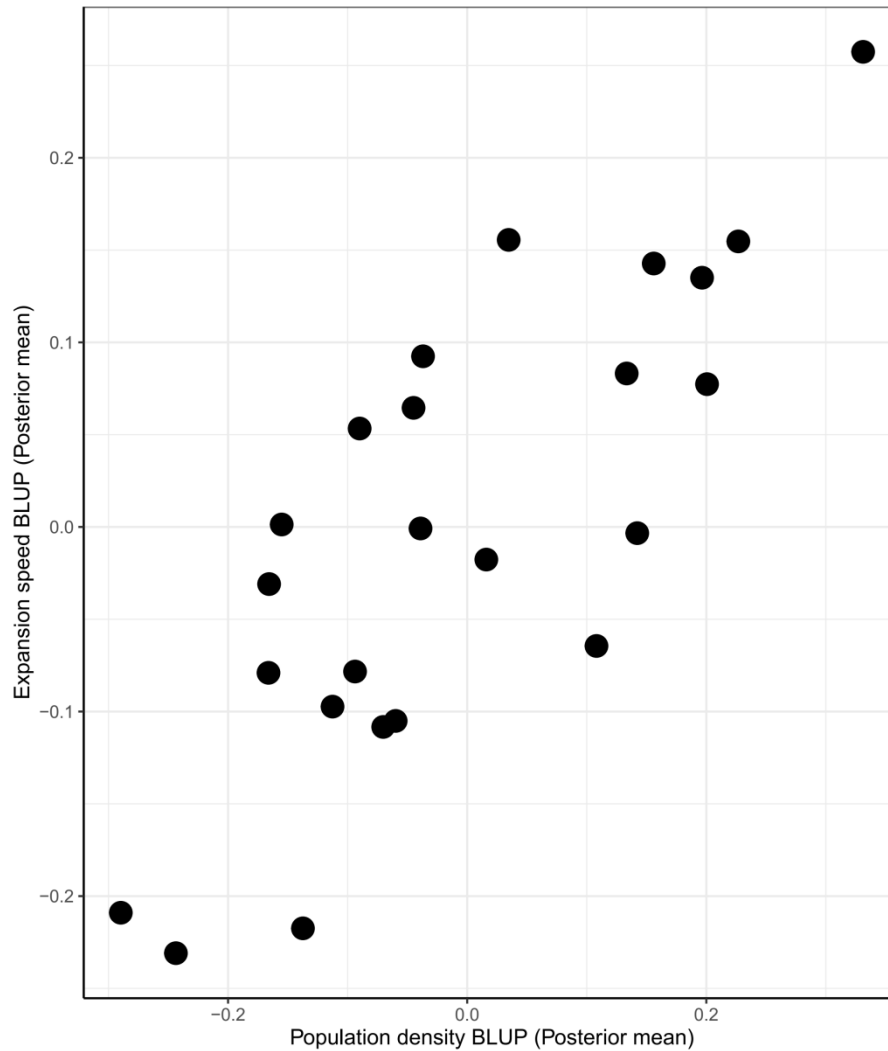
Creation of polymorphic populations
Loss of 1 mix
(incompatibility?)

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