Tu tires ou tu pousses?

Dynamiques de propagation dans un système expérimental hôte-parasitoïde

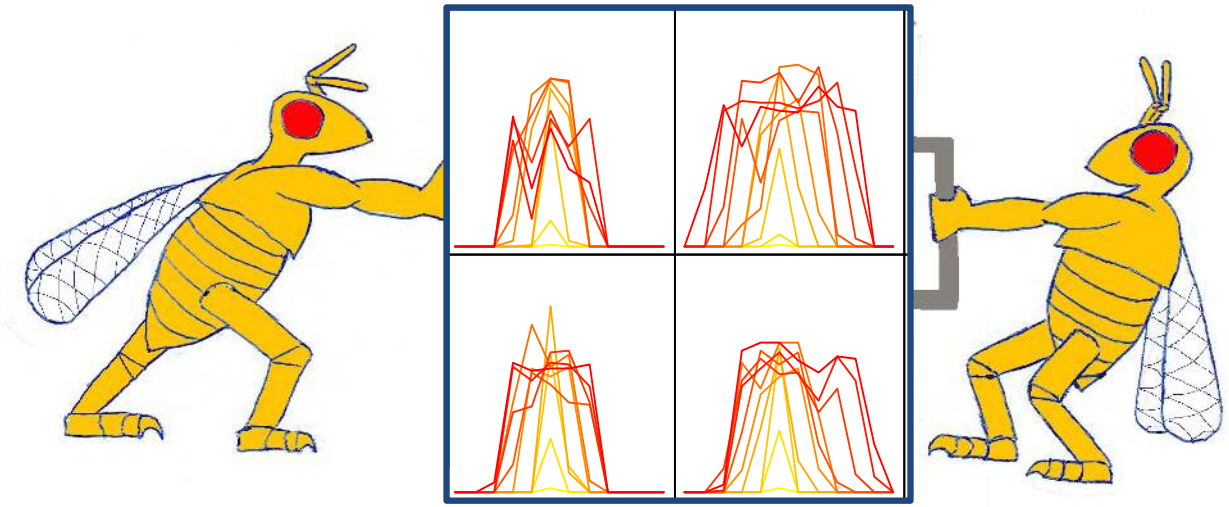


Illustration: L. Lamy

M. Haond[1], T. Morel-Journel[1], A. Bertin[1], S. Fellous[2], V. Calcagno[1], E. Lombaert[1], L. Mailleret[1], L. Roques[3], E. Vercken[1]

[1] ISA, Sophia Antipolis
[2] CBGP, Montpellier
[3] BioSP, Avignon

Journée Maths-Bio 2017, 4 décembre, Université Paris Dauphine

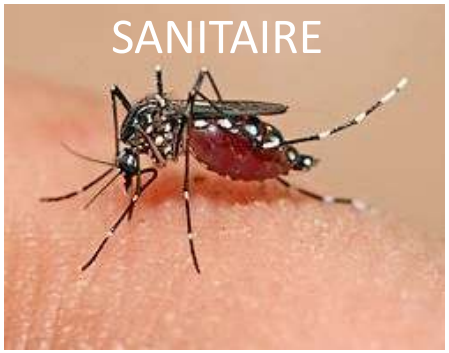
Invasions biologiques

=Introduction d'organismes dans une nouvelle aire géographique où ils prolifèrent et se répandent

(Mack et al. 2000, *Ecol. Appl.*)

ENJEUX

Caulerpa taxifolia



Aedes albopictus

Dryocosmus kuriphilus

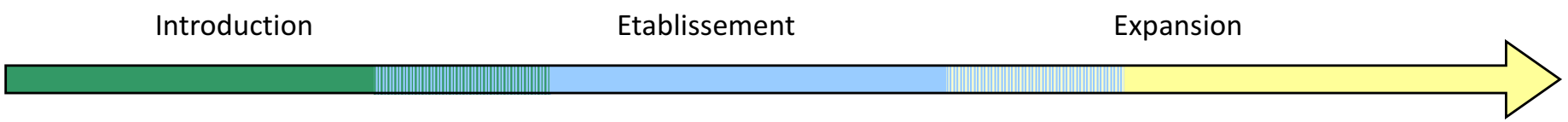
Torymus sinensis

La lutte biologique: une invasion planifiée

Biologie des populations introduites

Détermination des facteurs de succès/d'échec des invasions biologiques

Etapes d'une invasion



Nb individus
Diversité génétique
Purge allèles délétères
Sélection

Facteurs intrinsèques « pop »

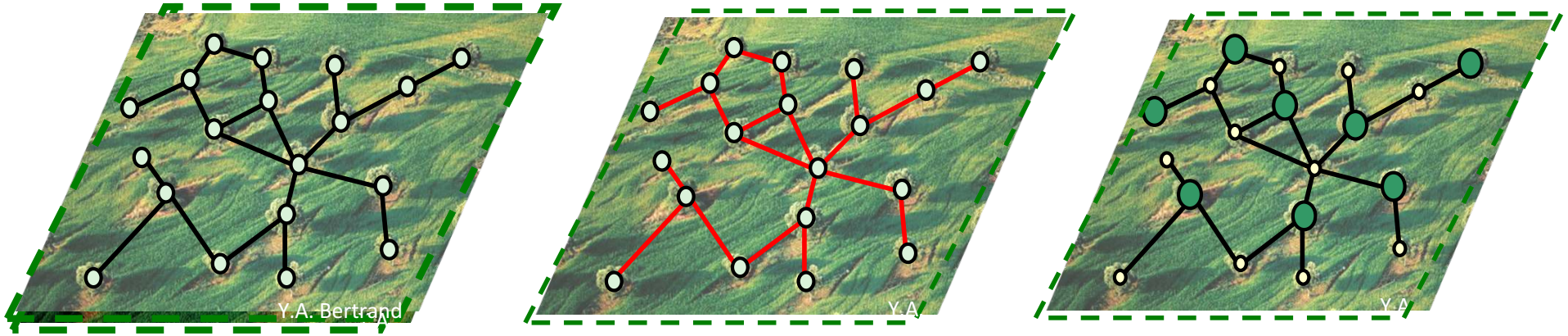
Habitat matching
Enemy release
Compétition
Structure spatiale???

Facteurs extrinsèques « milieu »

Impact de la structure spatiale de la zone d'introduction

Thèse de Thibaut Morel-Journel (2012-2015) co-encadré avec L. Mailleret

« stratégies d'introduction d'organismes dans un environnement spatialement structuré »



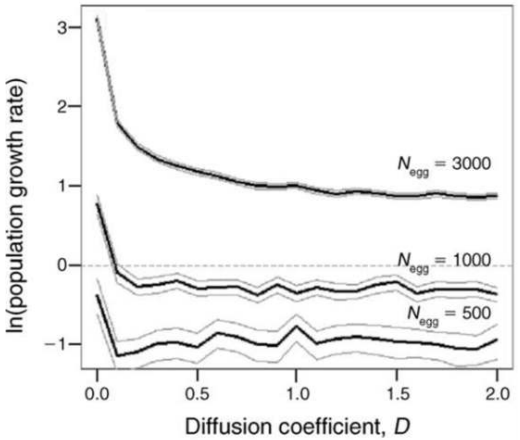
=> Approche centrée sur l'utilisation de microcosmes expérimentaux, couplés à des modèles par simulations

Biologie des populations introduites

Prédiction essentielle: rôle de l'émigration dans extinctions précoces de petites pops

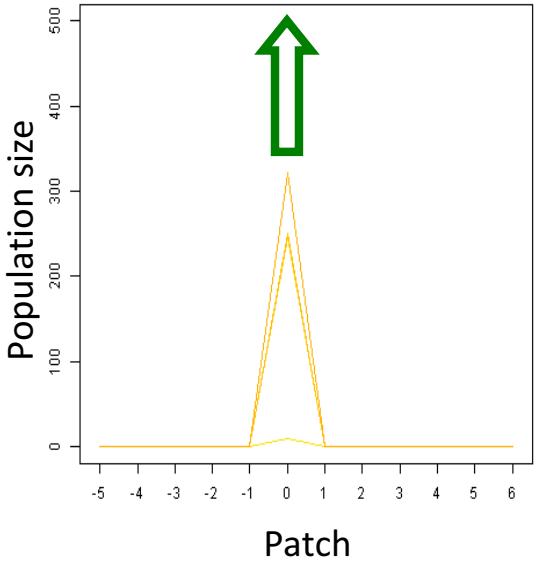
=> *Lewis & Kareiva 1993; Kean & Barlow 2000; Kanarek et al. 2013*

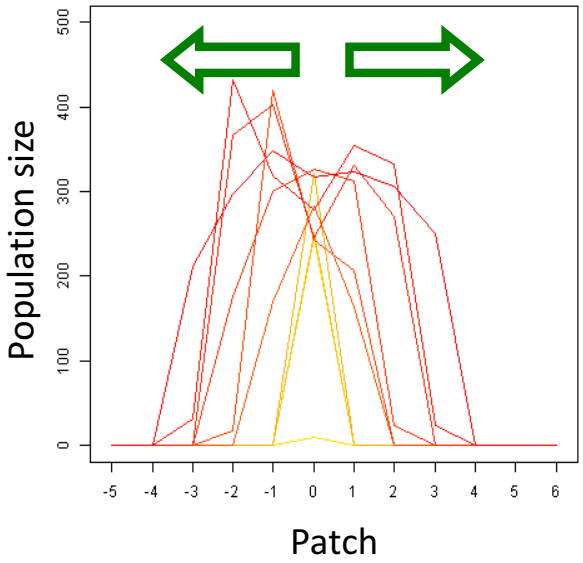
Problème: pas observé dans nos manips!

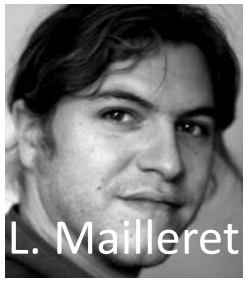


(Robinet and Liebhold 2009, *Ecol. Appl.*)

Pattern de colonisation







Front de colonisation poussé: mais qu'est-ce que c'est?!

Modèles de réaction-diffusion

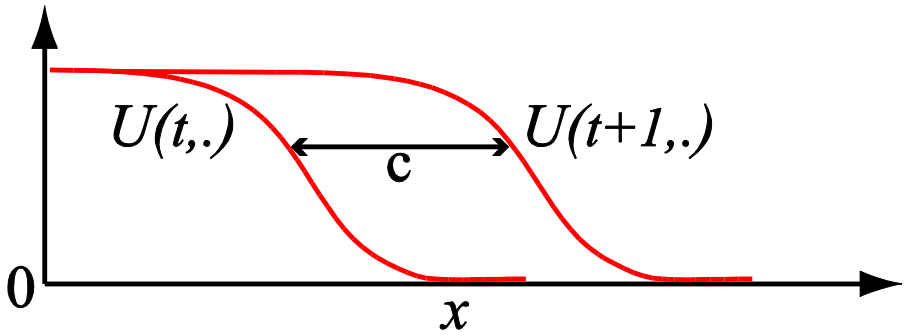
Classe de modèles la plus utilisée pour représenter les phénomènes de colonisation

Structure générale

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

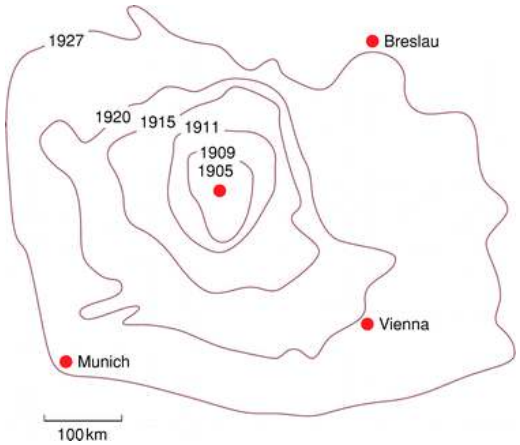
Solution particulières: **vagues de propagation**

- Vitesse constante *c*
- Profil constant *U* = **front**

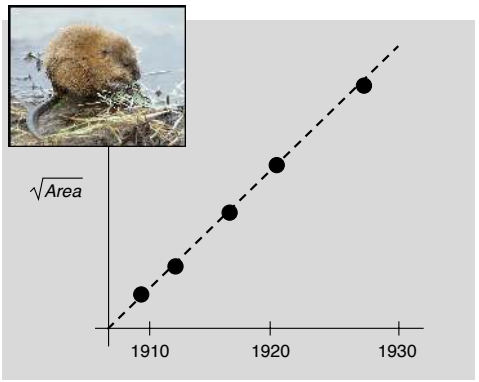


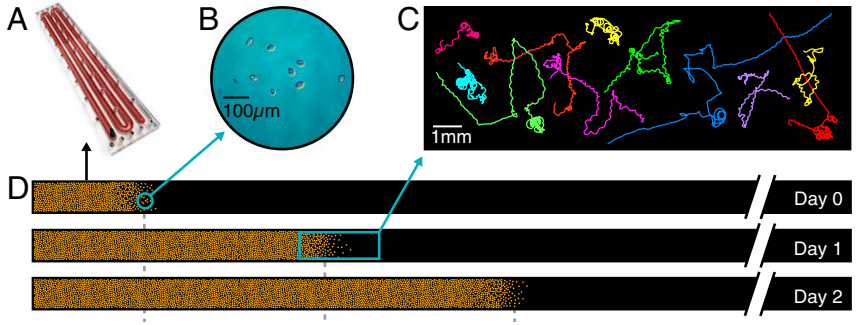
Vagues de propagation

Très utilisées pour étudier les phénomènes de propagation, car permettent de relier la vitesse de propagation *c* aux paramètres du modèle (*r, D*,…)

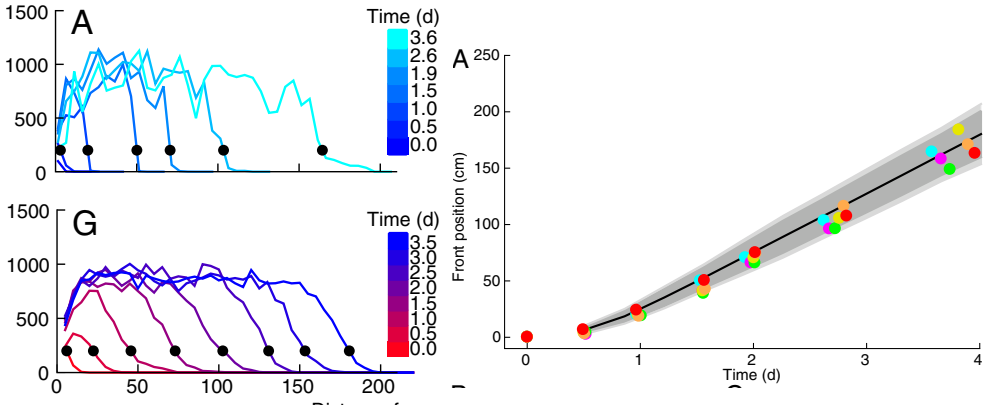


(d'après Skellam 1951 *Biometrika*)





(Giometto et al. 2014 *PNAS*)

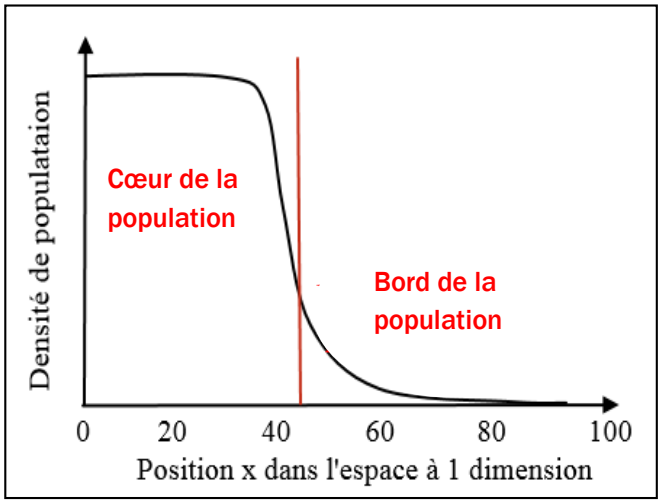


Vagues tirées et vagues poussées

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

- 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)**

- Autres cas: 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

Limites de la définition: certaines classes de modèles; stochasticité

=> Besoin de construire des indicateurs empiriques robustes

Mécanismes écologiques

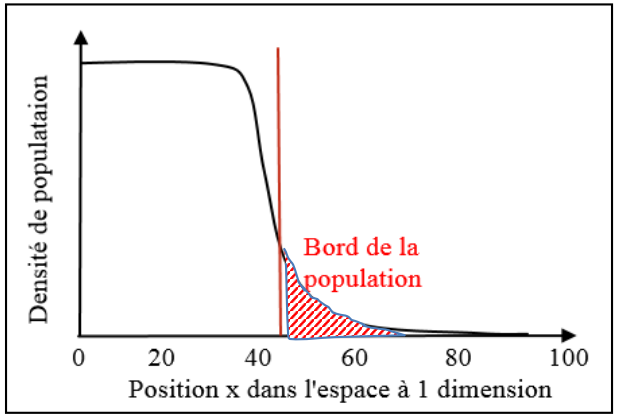
Avérés au sens de Stokes (vitesse non linéaire):

- Effet Allee fort (Stokes 1976)
- Compétition (Roques et al. 2015 *J Math Biol*)

Avérés selon un autre critère (diversité génétique):

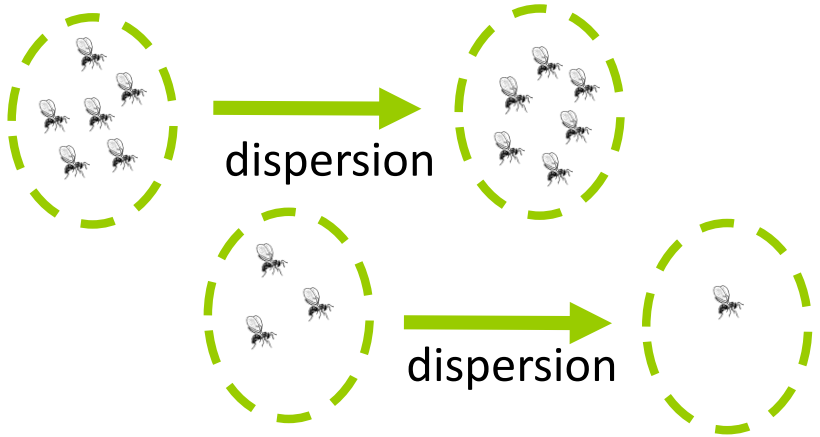
- Expansion en réponse à un changement climatique (Garnier & Lewis 2016 *Bull Math Biol*)

Point commun: **difficultés de colonisation à faible densité?**



Autres mécanismes (Haond et al. in prep):

- Dispersion densité-dépendante positive



Mécanismes écologiques

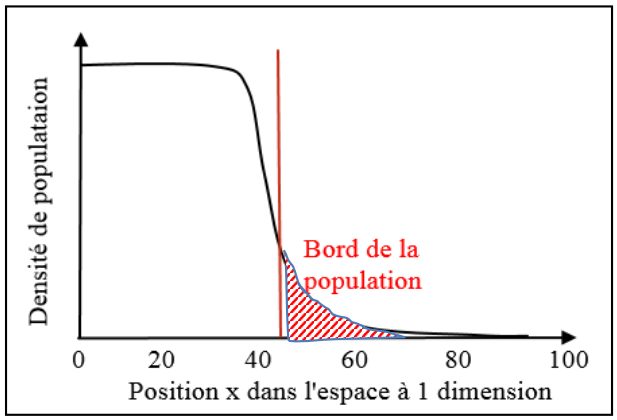
Avérés au sens de Stokes (vitesse non linéaire):

- Effet Allee fort (Stokes 1976)
- Compétition (Roques et al. 2015 *J Math Biol*)

Avérés selon un autre critère (diversité génétique):

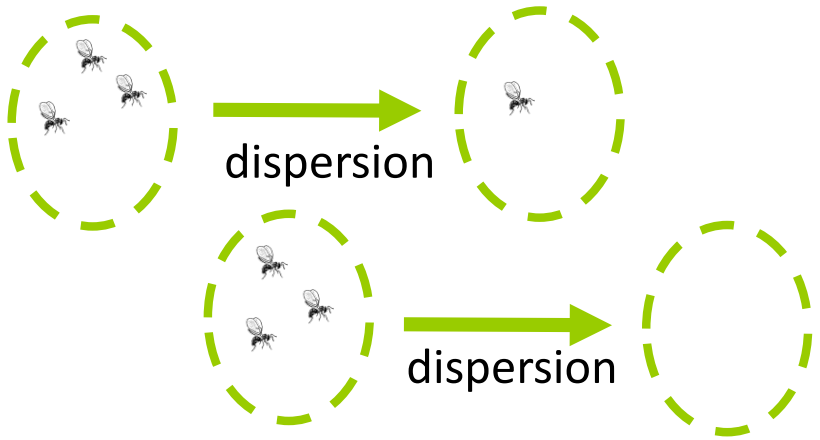
- Expansion en réponse à un changement climatique (Garnier & Lewis 2016 *Bull Math Biol*)

Point commun: **difficultés de colonisation à faible densité?**



Autres mécanismes (Haond et al. in prep):

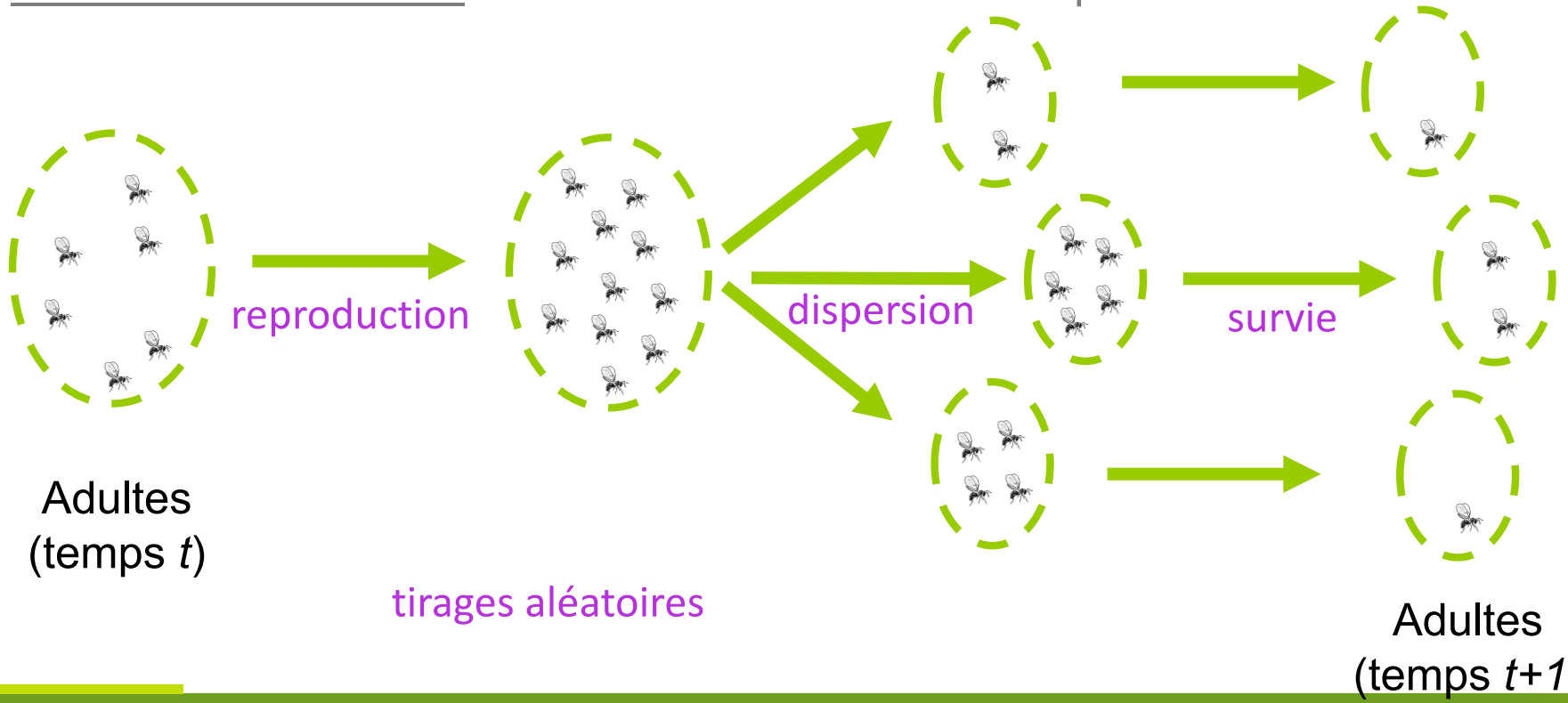
- Dispersion densité-dépendante positive
- Stochasticité de dispersion



Différentes approches complémentaires

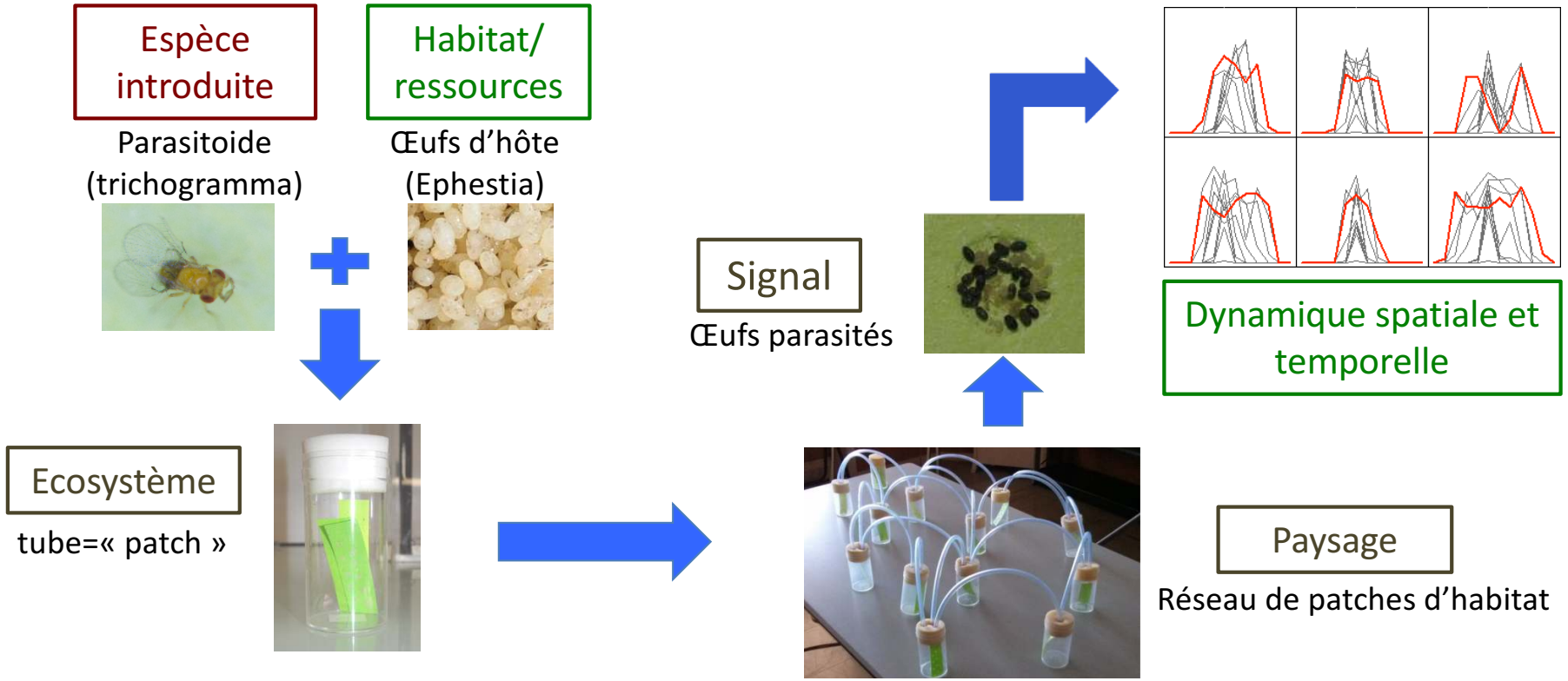
Modèles de réaction-diffusion: la base théorique
- analyse « mathématique »: linéarisation, calcul des vitesses, etc
- simulation des solutions: Comsol Multiphysics

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

Objectifs généraux du projet

1. **Valider mécanismes**
   Dispersion DD+?
   Stochasticité de dispersion?
   Dispersion à longue distance / stratifiée?

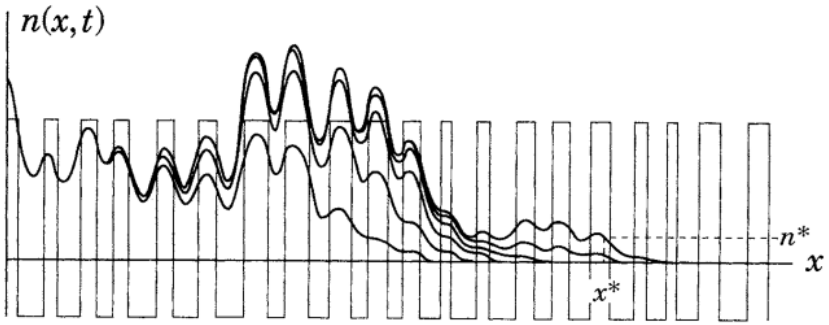
2. **Explorer conséquences**
   Patron de propagation: vitesse, sensibilité à l'hétérogénéité du milieu?
   Dynamique de la diversité génétique: neutre, sélectionnée?

3. **Définir indicateurs empiriques**
   Critères pour caractériser les dynamiques tirée vs poussée applicables en pratique
   Critère quantitatif: niveau de poussitude?

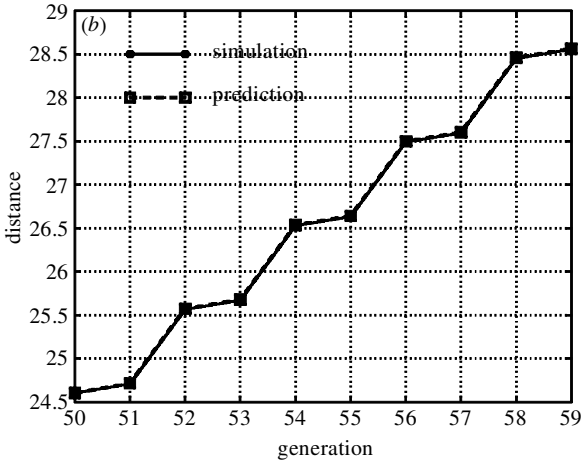
⇒ Unifier théorie et pratique: différentes définitions, différents mécanismes
⇒ Un processus commun? (ou pas?)

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 Proc B

A contrario, pas de résultat sur impact de K?

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

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

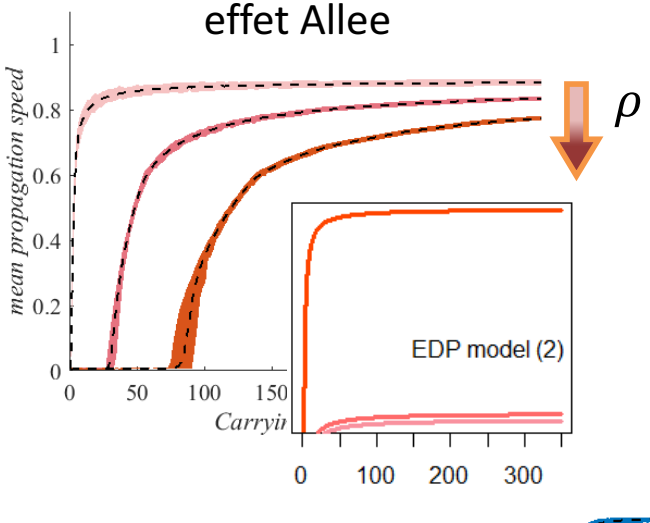
Impact de la qualité du milieu sur la vitesse

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

Impact de la qualité du milieu sur la vitesse

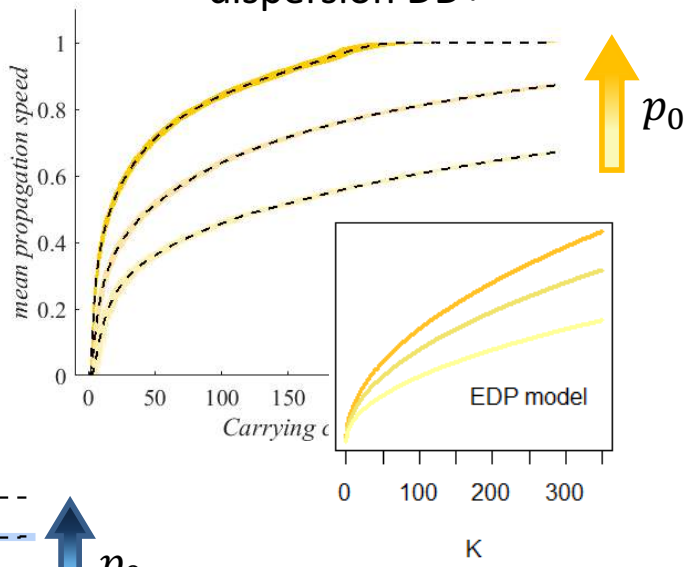
Modèle IBM

effet Allee



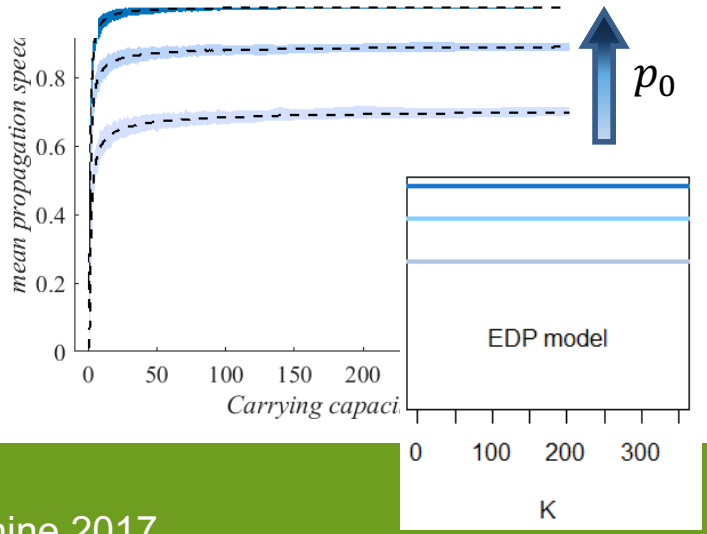
ρ

dispersion DD+



p_0

stochasticité



p_0

Impact de la qualité du milieu sur la vitesse

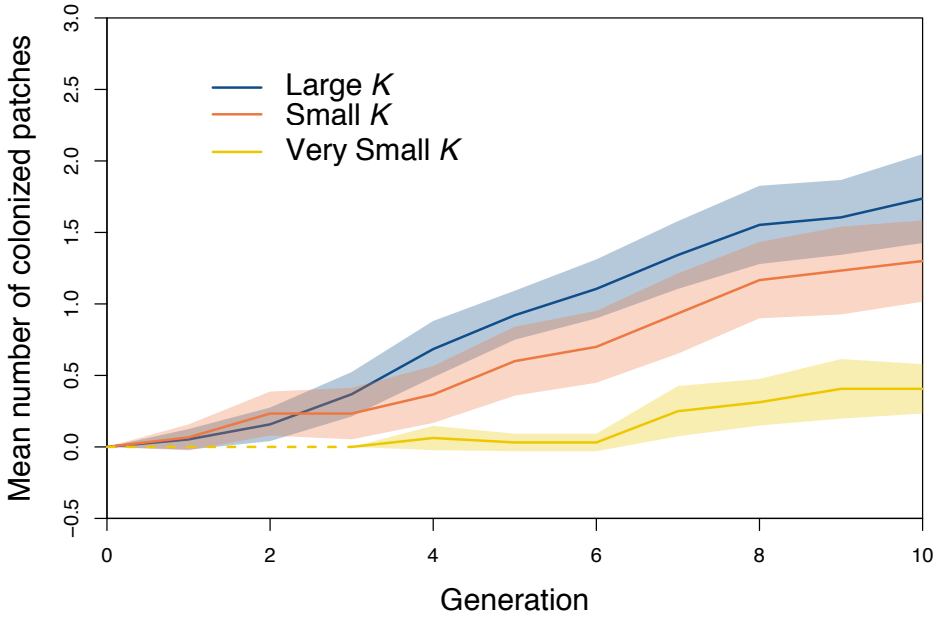
Expérience

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

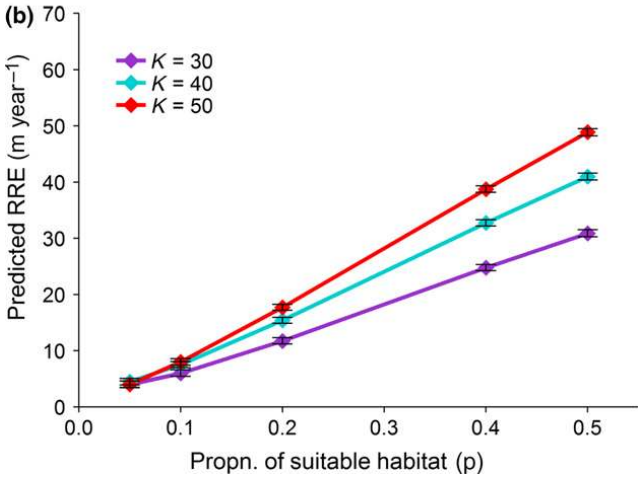


Impact de la qualité du milieu sur la vitesse

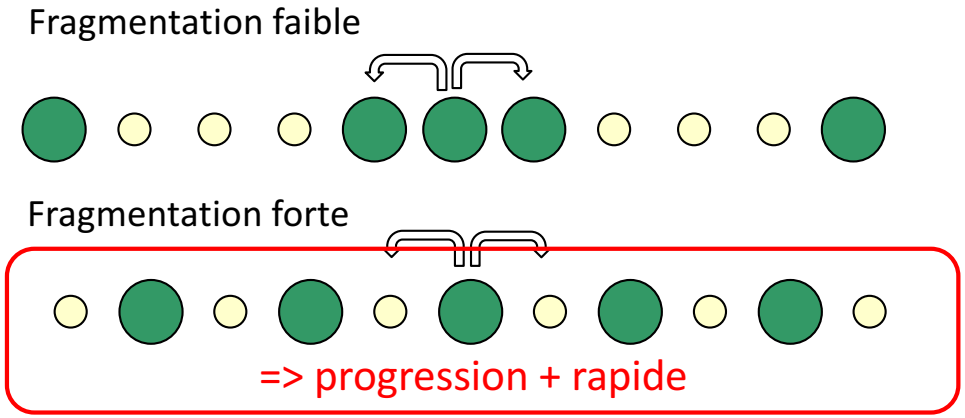
Conséquences sur la dynamique d'expansion:

1. Maintien des pops dans zone de risque démographique plus longtemps (faible K, et vitesse de propagation réduite) => augmente la probabilité d'extinction

2. Dans un habitat fragmenté, difficultés à franchir les zones moins favorables => renforce l'effet négatif de la fragmentation



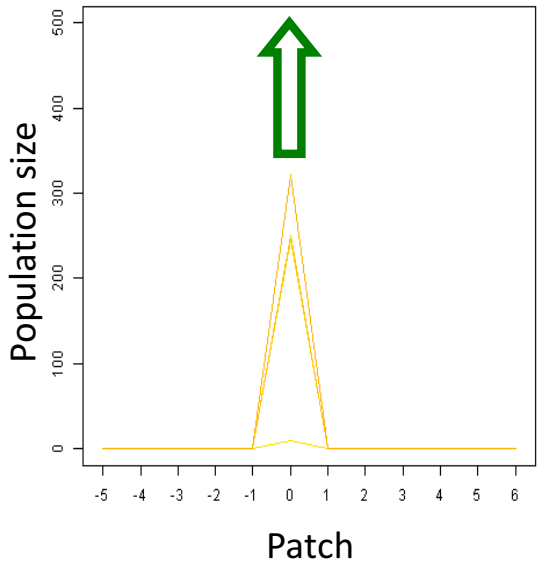
Barros et al. 2016 Div Distrib

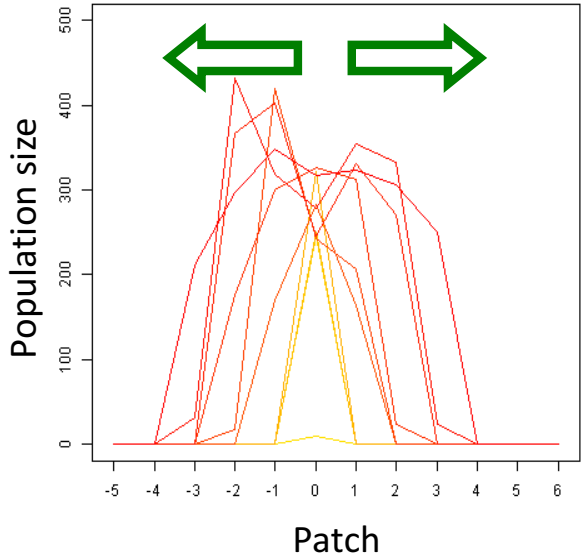


Morel-Journel et al. (Ecography, in press)

Arrêts de front

Principe des dynamiques poussées: les populations nouvellement colonisées doivent grossir avant de pouvoir poursuivre la colonisation





Conséquence: la propagation est interrompue, avec des phases de croissance entre les phases de colonisation spatiale

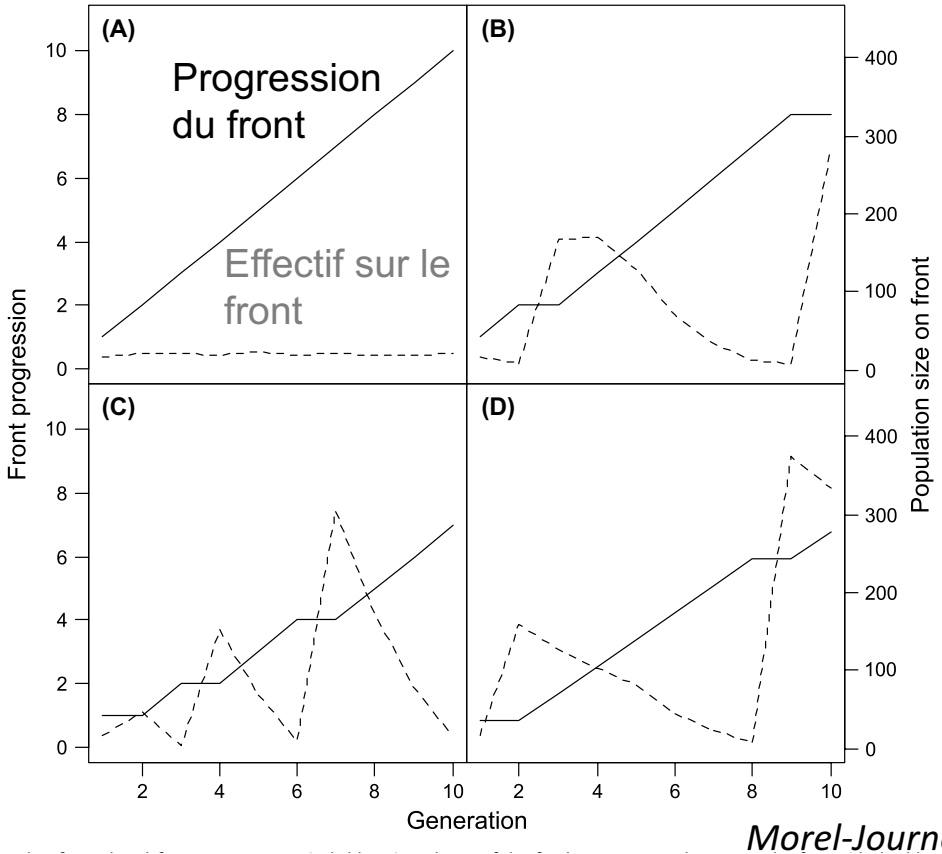
Prédiction: les propagations poussées présentent des arrêts de la progression du front plus fréquemment que les propagations tirées

Arrêts de front

Prédiction: les propagations poussées présentent des arrêts de la progression du front plus fréquemment que les propagations tirées

Simulations

Modèle nul « tiré »



Stochasticité de dispersion

Effet Allee

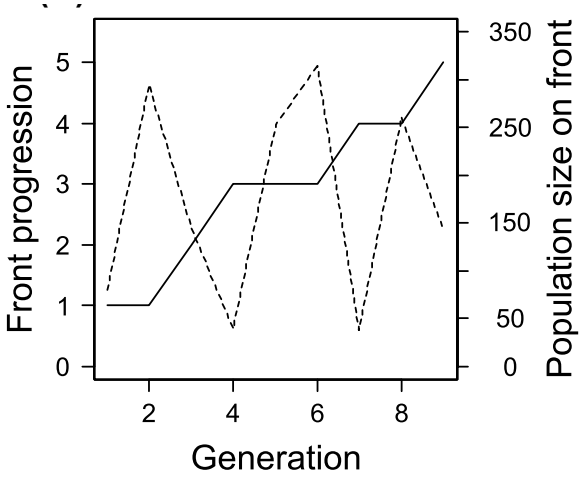
Dispersion DD +

Morel-Journel et al. 2015 Oikos

Arrêts de front

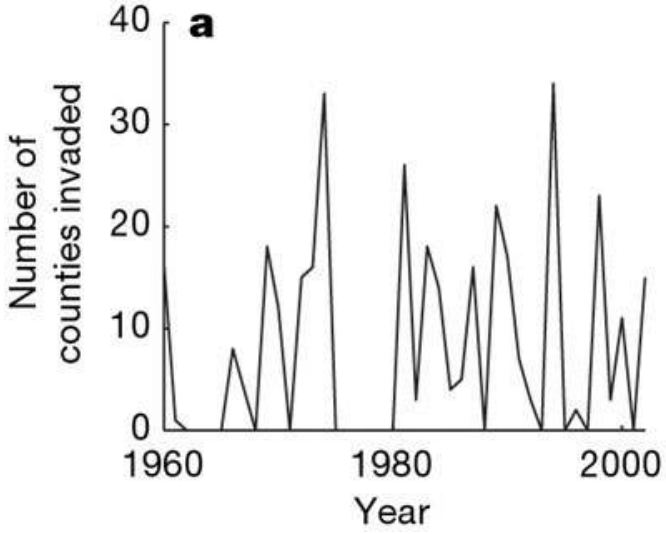
Prédiction: les propagations poussées présentent des arrêts de la progression du front plus fréquemment que les propagations tirées

Expérience



Morel-Journel et al. 2015

Données empiriques: invasion par le Bombyx disparate aux USA

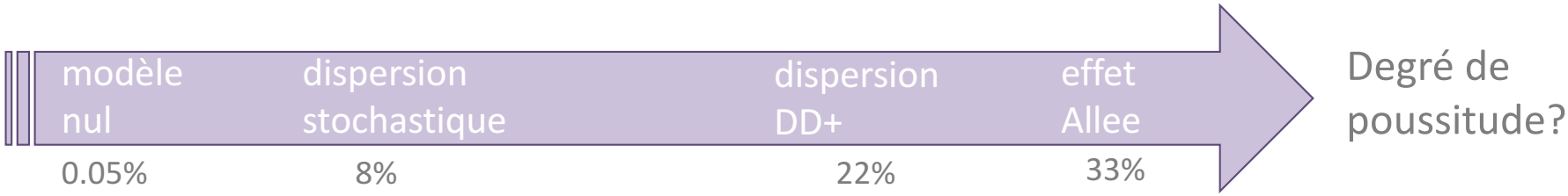


Johnson et al. 2006 Nature

Arrêts de front

Fréquence des arrêts: indicateur potentiel de la nature des dynamiques

Absence = tiré	**Présence = poussé**
Modèle nul (6% trajectoires)	Dispersion stochastique (93%) Dispersion DD+ (100%) Effet Allee (100%)



Critère dépendant du formalisme en espace discret

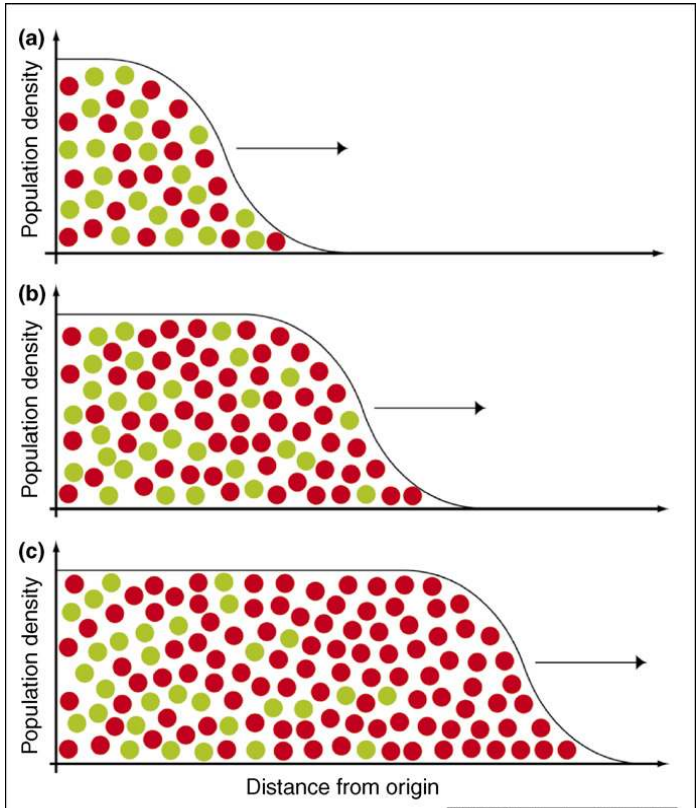
Probablement généralisable en pratique
-> plan d'échantillonnage/de suivi : le plus souvent discret

Dynamique de la diversité neutre

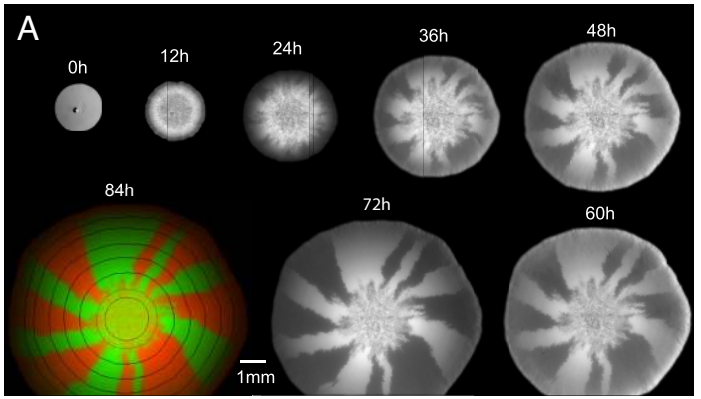
Sur un front tiré, on prédit une forte perte de diversité génétique, dûe aux phénomènes de dérive et d'effets de fondation répétés

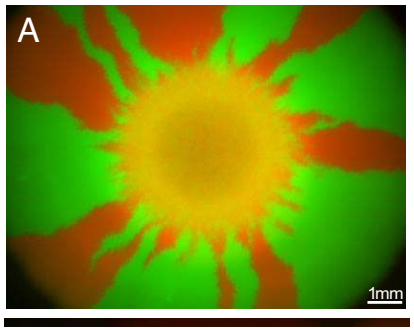
On peut observer des allèles minoritaires au niveau du cœur qui augmentent fortement en fréquence sur le front, parfois jusqu'à la fixation

=> phénomène de « gene surfing »



Excoffier et Ray 2008 TREE

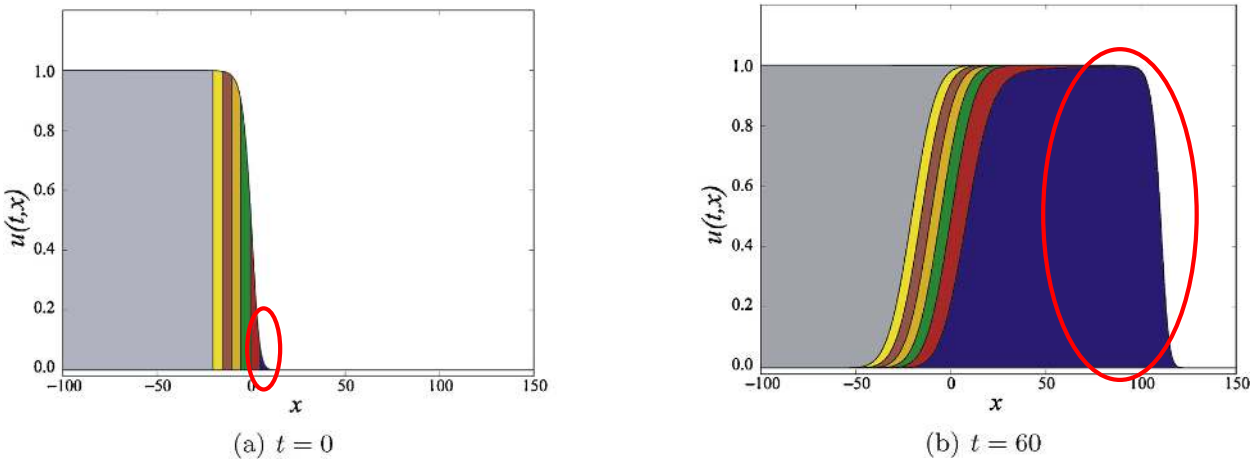




Hallatschek et al. 2007 PNAS

Dynamique de la diversité neutre

Avec modèles de réaction-diffusion



= vague tirée

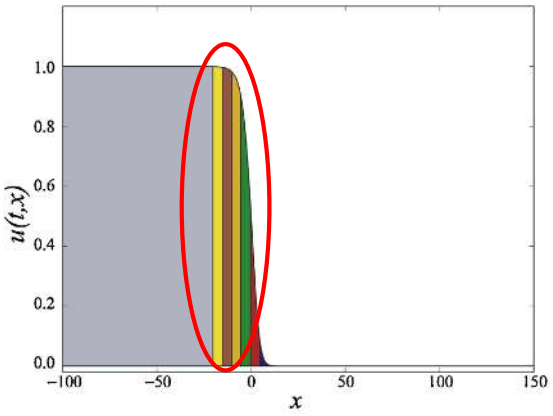
Bonnefon et al. 2014 Ecological Complexity

Mélange de « génotypes » à t0

Répartition des génotypes pendant l'expansion

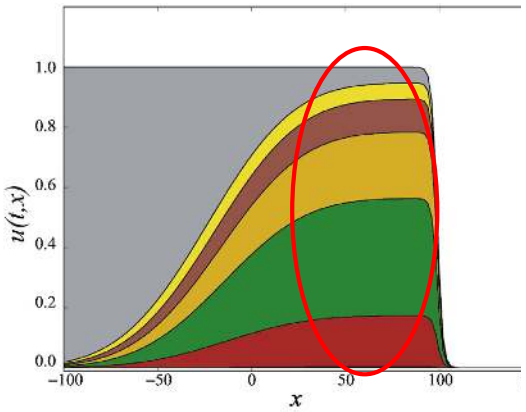
Dynamique de la diversité neutre

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



(a) $t = 0$

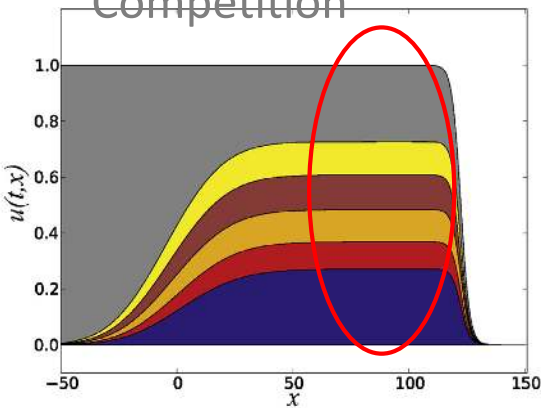
Effet Allee

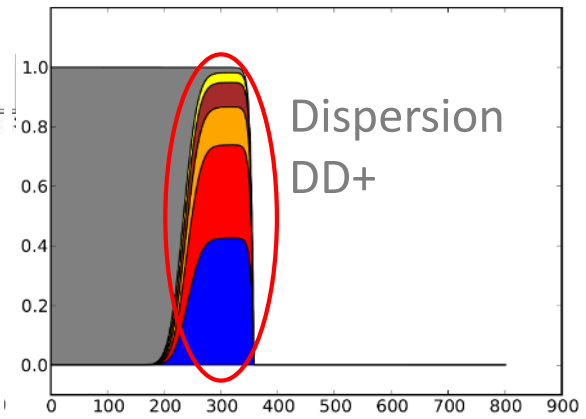


(b) $t = 700$

= vagues poussées

Compétition



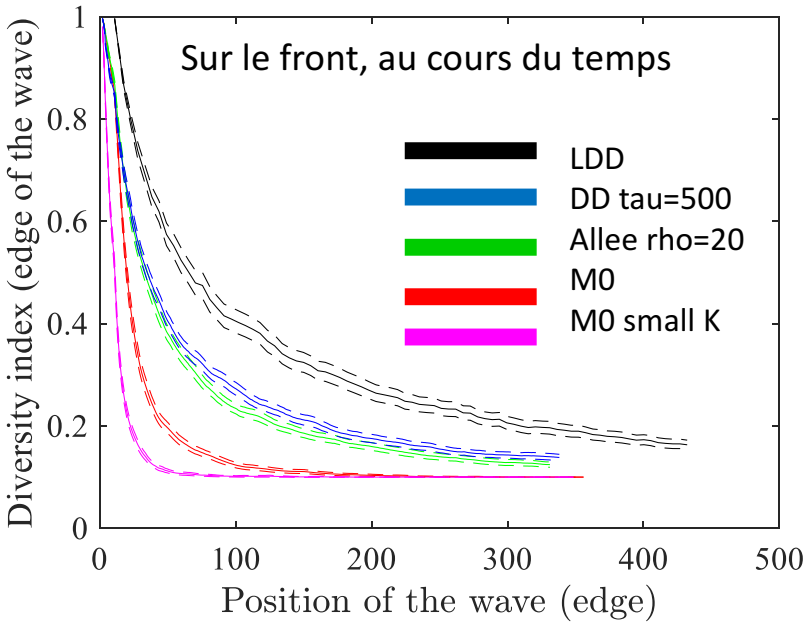


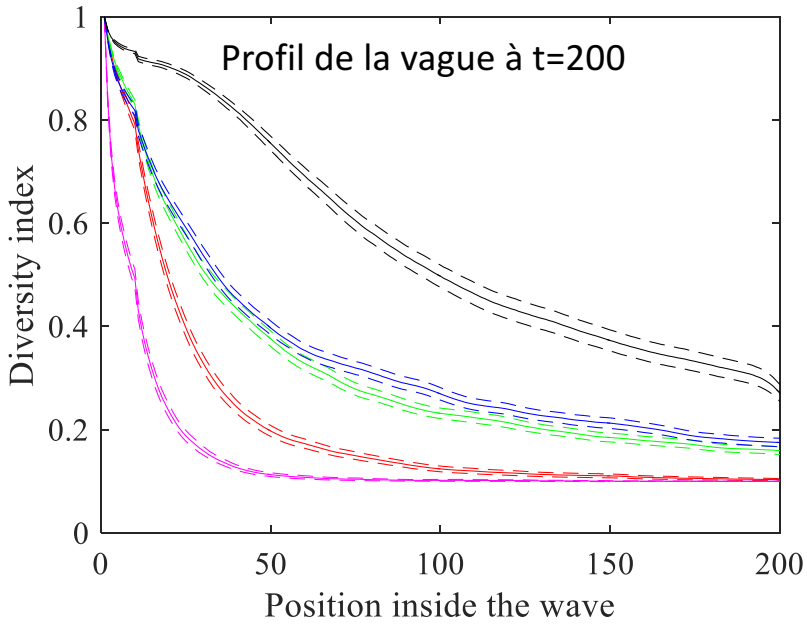
Bonnefon et al. 2014, Haond et al. (in prep)

x

Dynamique de la diversité neutre

Comment cela se passe-t-il en conditions stochastiques? (résultats de simulations)



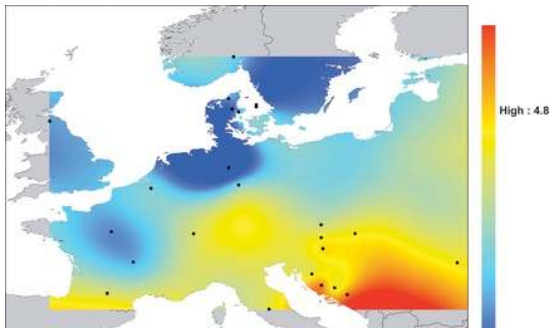


Haond et al. (in prep)

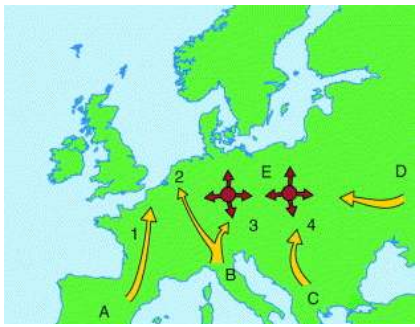
1. **Les fronts poussés conservent plus longtemps la diversité**
2. **Similarité des profils effet Allee – Dispersion densité-dépendante**
3. **Cas limite de la propagation en « tout petit K »**

Dynamique de la diversité neutre

- Conséquence 1: remise en perspective des méthodes d'analyse phylogéographique, basées sur la recherche de signatures d'expansion



Cornille et al. 2013 Molecular Ecology



Stewart et Lister 2001 TREE

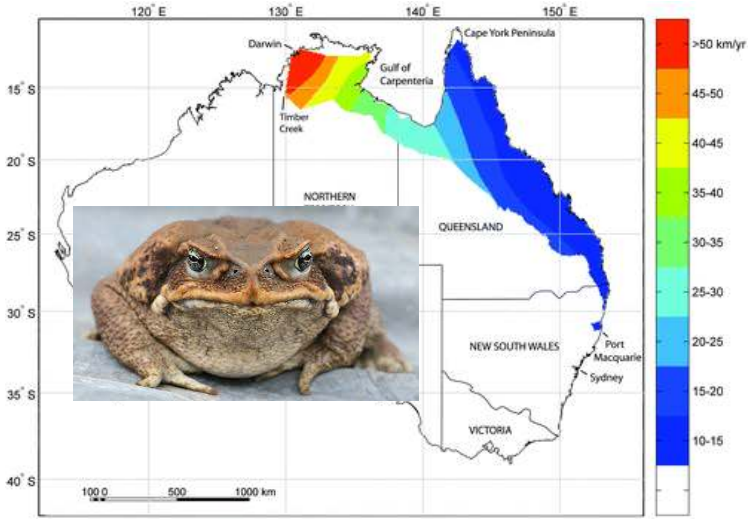
- Conséquence 2: réservoir adaptatif plus grand et consanguinité plus faible sur fronts poussés

=> une piste pour expliquer le « paradoxe de l'invasion »?

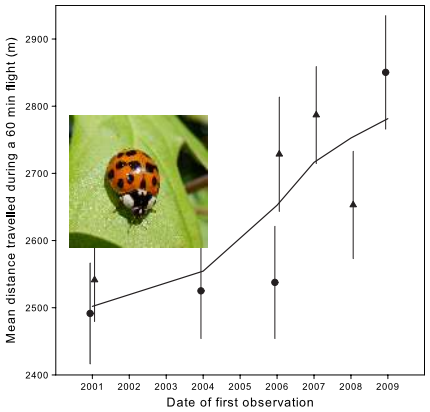
Sélection sur les fronts de propagation tirés

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

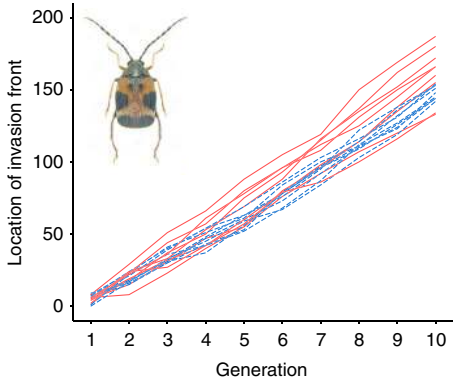
Evolution de la dispersion: spatial sorting



Urban et al. 2008 Am Nat



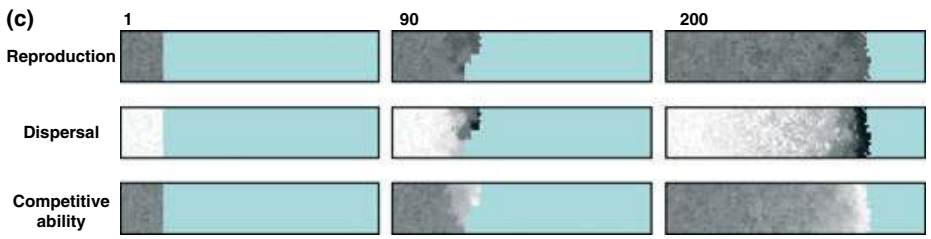
Lombaert et al. 2014 JEB



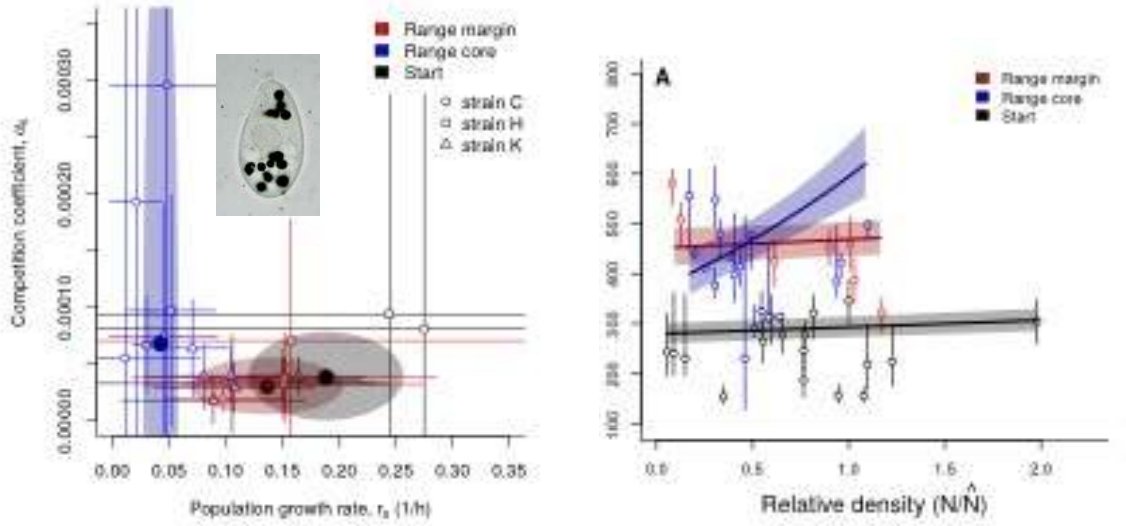
Ochoki et al. 2017 Nature Com

Sélection sur les fronts de propagation tirés

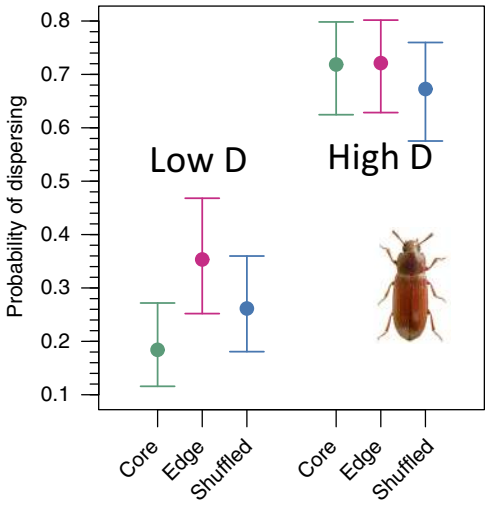
Autres traits
- r/K
- densité-dépendance



Burton et al. 2010 Ecol Lett



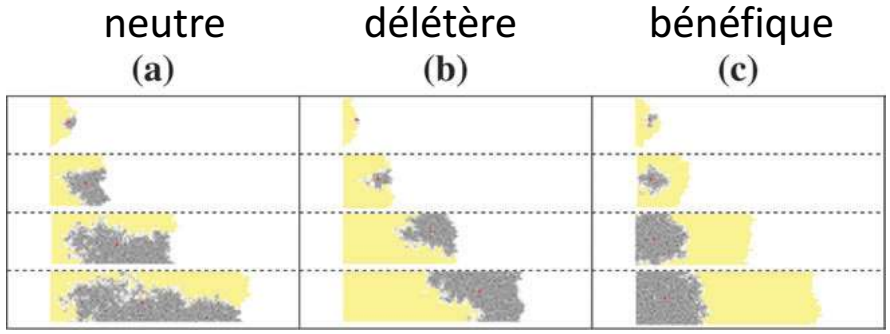
Fronhofer et al. 2017 JEB



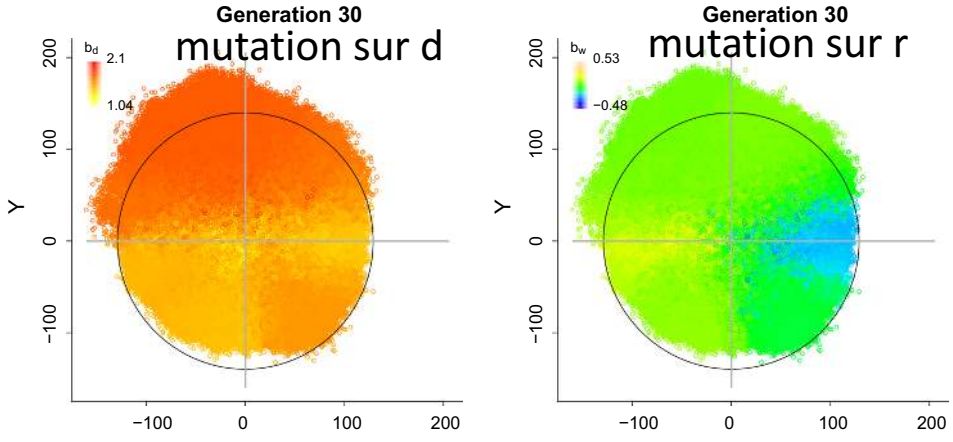
Weiss-Lehman et al. 2017 Nature Com

Sélection sur les fronts de propagation tirés

Phénomène de surfing: mutations non neutres peuvent également se retrouver en fréquence importante sur le front



Travis et al. 2007 Mol Biol Evol



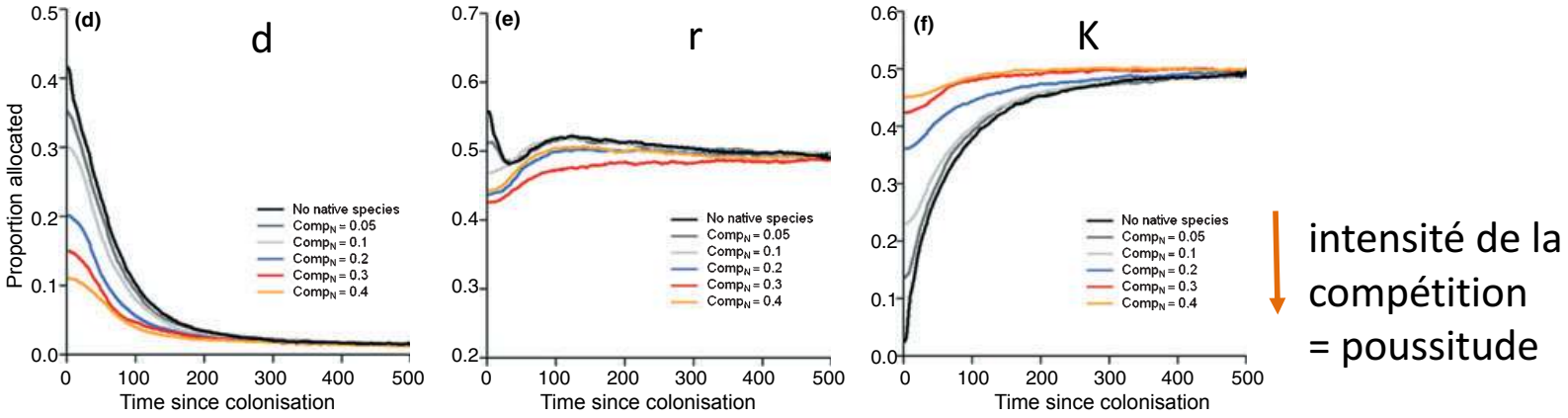
Phillips 2015 Biol Inv

=> Populations du front: potentiellement moins performantes

Sélection sur les fronts de propagation poussés

En dynamique poussée:

- pas de relaxation de la densité-dépendance
- pas d'effet sur d/r/K

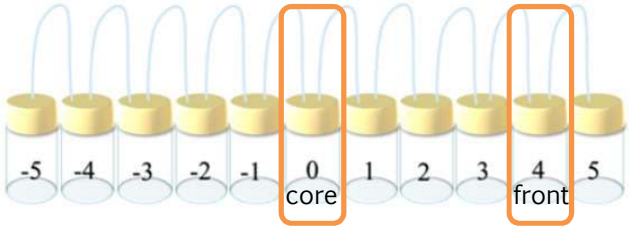


Front Coeur

Burton et al. 2010 Ecol Lett

Sélection sur les fronts de propagation poussés

Projet d'évolution expérimentale: 2017-2018



3 mixes génétiques
2 modalités: tiré/poussé (dispersion +/-)

Toutes les 4 générations (G0-4-8-12):

- Fécondité
- Dispersion
- Comportement exploratoire
- Morphologie
- Diversité neutre (19 microsats)

Sur le **cœur** et sur le **front**

Début/fin (G0-G12)

- Densité-dépendance (fécondité + dispersion)

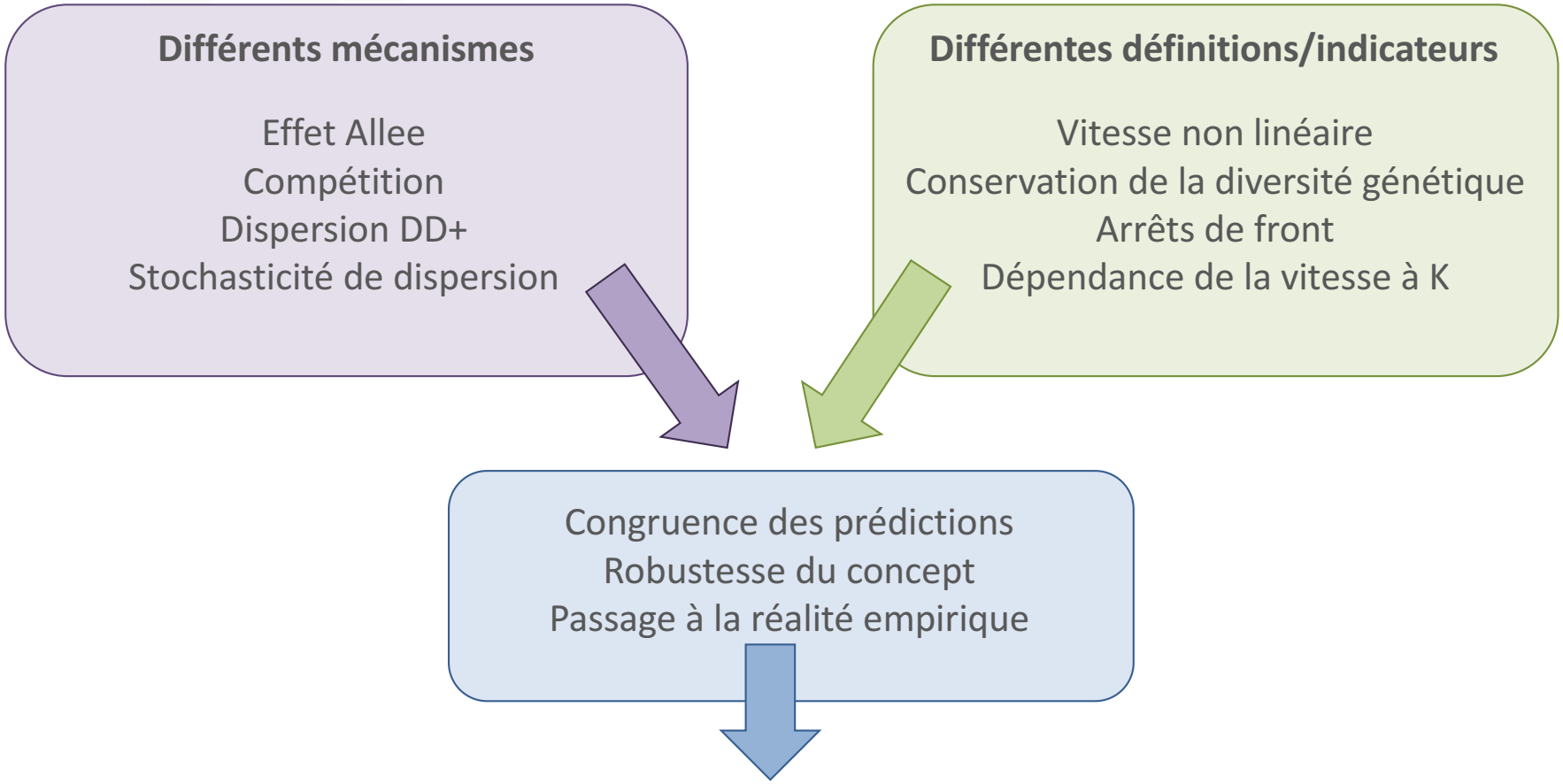
Sélection sur les fronts de propagation poussés

Projet d'évolution expérimentale: résultats préliminaires

- Diversité génétique neutre: diminution plus forte du Nombre d'allèles et de l'Hétérozygotie sur les fronts tirés par rapport au cœur
- Dynamique d'expansion: vitesse + élevée, fréquence des stops plus faibles pour les vagues tirées
- Fécondité plus faible pour les vagues tirées (pas de différence cœur/front)?
- Dispersion plus forte pour les vagues tirées (pas de différence cœur/front)?
- Densité-dépendance: vagues tirées moins performantes à forte densité (mais front>cœur?)

=> Résultats mitigés, à compléter!

Vers une unification des concepts



Appropriation par la communauté des écologistes

Du continu au discret: vers plus de réalisme

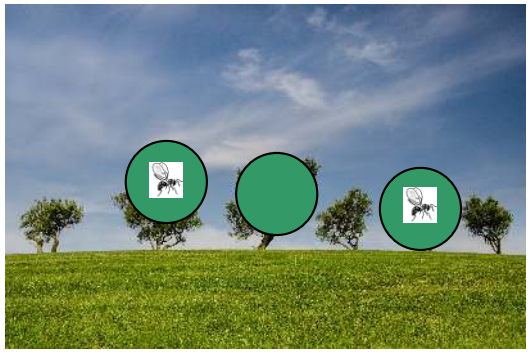
Importance de la stochasticité démographique:

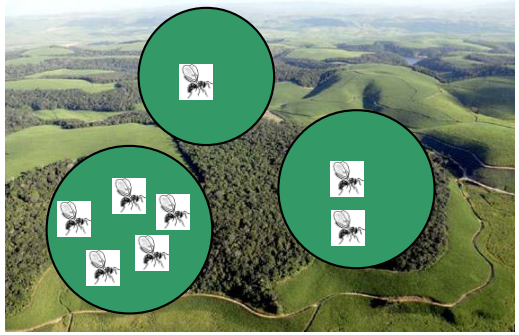
- EDP stochastiques (Panja 2004): vagues « weakly pushed »
- discrétisation des individus et de l'espace (IBM): apparition des arrêts de front, et de la dépendance de la vitesse à K

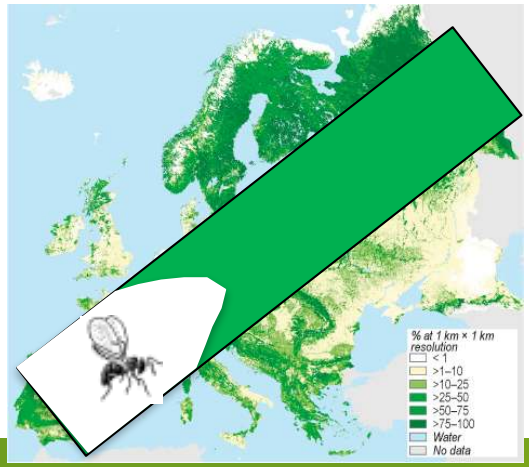
Les vagues tirées existent-elles?
=> Comportement asymptotique (nombre d'individus élevé, espace continu)

Du discret au continu: une question d'échelle?

Stades transitoires précoces vs dynamiques d'équilibre
Echelles temporelles et géographiques







Remerciements

S. Fellous

INRA CBGP

M. Haond L. Lamy E. Lombaert A. Bertin D. Muru

ISA

BPI

V. Calcagno L. Mailleret

ISA

M2P2

T. Morel-Journel

UC Louvain

L. Roques

INRA PACA

BioSP