



**HAL**  
open science

# Couplage entre interactions antagonistes et mutualistes et dynamiques éco-évolutives des communautés

Ewen Georgelin

► **To cite this version:**

Ewen Georgelin. Couplage entre interactions antagonistes et mutualistes et dynamiques éco-évolutives des communautés. Biodiversité et Ecologie. Université Pierre et Marie Curie - Paris VI, 2014. Français. NNT : 2014PA066356 . tel-01127354

**HAL Id: tel-01127354**

**<https://theses.hal.science/tel-01127354>**

Submitted on 7 Mar 2015

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

# Université Pierre et Marie Curie

École doctorale 227 – Sciences de la Vie et de l'Homme

*Institut d'Écologie et des Sciences de l'Environnement de Paris*

*Équipe Écologie et Évolution des Réseaux d'Interactions*

## **Couplage entre interactions antagonistes et mutualistes et dynamiques éco-évolutives des communautés**

Par Ewen Georgelin

Thèse de doctorat d'Écologie

Dirigée par Nicolas Loeuille

Présentée et soutenue publiquement le 14 octobre 2014

Devant un jury composé de :

**Vincent Jansen**, Rapporteur, Professeur, *Royal Holloway University of London*

**Denis Bourguet**, Rapporteur, Directeur de Recherche, *Institut National de la Recherche Agronomique*

**Martine Maïbeche**, Examinatrice, Professeur, *Université Pierre et Marie Curie*

**François Massol**, Examineur, Chargé de Recherche, *Centre Nationale de la Recherche Scientifique*

**Tanguy Daufresne**, Examineur, Chargé de Recherche, *Institut National de la Recherche Agronomique*

**Nicolas Loeuille**, Directeur de Thèse, Professeur, *Université Pierre et Marie Curie*

*Pour Lola, petite étoile filante...*

## Remerciements

Finalement, une thèse ressemble à un marathon. C'est une performance individuelle, mais sans la présence de différentes personnes pour encadrer, encourager, soutenir, ravitailler ou encore reconforter, il est presque impossible de la réaliser. Au cours de ma thèse, j'ai pu interagir avec beaucoup de personnes qui ont contribué à ce travail de différentes façons et à différents niveaux, mais toujours en bien (des interactions mutualistes donc). Je voudrais ici remercier toutes ces personnes, en espérant n'en oublier aucune.

Tout d'abord, merci à toi Nicolas. Merci de m'avoir fait confiance, il y a trois ans et des poussières, pour réaliser cette thèse. Nous ne nous connaissions pas et cela ressemblait un peu à un coup de poker pour toi. Merci de m'avoir accompagné au cours de ces trois années, de m'avoir encadrer, de m'avoir toujours remis dans la bonne direction. J'ai pu apprendre beaucoup sur la science, sur la façon de faire de la recherche, grâce à ta patience, à ta rigueur, à tes connaissances et à ta vision toujours positive des choses. J'espère travailler encore longtemps avec toi, du moins, si tu es d'accord.

Je veux aussi remercier les personnes de mon comité de thèse, qui m'ont accompagné tout au long de cette thèse. Merci à vous, Élisabeth, Isabelle et Franck. Les trois comités de thèse ont été de véritables checkpoints au cours de ces trois années, et m'ont permis de prendre du recul sur mon travail, d'en discuter et d'avoir des retours toujours constructifs.

Merci aussi aux membres de mon jury de thèse, Martine Maïbèche, Vincent Jansen, Denis Bourguet, François Massol et Tanguy Daufresne, pour avoir accepté d'évaluer mon travail, c'est un plaisir et un honneur pour moi.

Je souhaite également remercier tout les membres de l'UMR 7625, tout d'abord, puis de IEES-Paris, pour l'accueil scientifique, mais aussi humain, que j'ai pu recevoir au sein du laboratoire. En particulier, je remercie toutes les personnes qui passaient par la cafétéria du 7ème étage à Jussieu le midi. Les pauses agrémentées de blagues en tout genre (même si un genre de blague, en particulier, ressort fréquemment) ont été de bons moments et des bouffées d'oxygènes salutaires pour reprendre le boulot.

Au sein du laboratoire, je tiens en particulier à remercier tout les thésards, pour la bonne ambiance, pour les loups garous, pour les bières, pour les jeux, pour les bières, pour Roscoff (on dira rien Marie), pour les mots fléchés et pour les bières. Je commence par les anciens du bureau, qui sont déjà partis vers d'autres aventures : merci à David et à Céline. Ceux qui avaient déjà un doctorat et pouvaient nous guider dans les méandres de la thèse. Merci à Claudia, à Mélissa (T'inquiète, si tu déménages, je serai pas là), à Anaïs (ou Laure je ne sais plus...et bon vent en Angleterre). Merci aux copains de la même promo, à Florence, à Manon, merci à Sylvain, pour son calme et sa décontraction, qui m'ont permis de relativiser sur les arcanes administratifs. Merci à Marie pour l'indéfectible support dans le bureau. Par contre, pour la galette des rois, je ne te remercie pas... Merci à Thomas, pour les blagues débiles, pour les avis avisés sur le foot et on prend date pour le titre de Guingamp. Merci à Marion aka Bernie, on s'en remet une petite? Merci aussi à ceux arrivés plus récemment Marta, Clémentine, Floriane, Benoit et Alix (un jour, cette collaboration va aboutir, je le crois vraiment). Je vous remercie tous pour ces trois années, je crois qu'on a passé de bons

moments.

Merci à Grigoris, qui a travaillé avec Nicolas et moi sur les mêmes thématiques. Merci, pour nos échanges, nos discussions sur l'écologie théorique et la façon de faire des modèles. J'espère que l'on va continuer à travailler ensemble encore longtemps.

Merci aussi à Aurore, qui a fait un stage avec moi pendant cette thèse. Tu as fait un travail remarquable et tu m'as fait passer du statut d'encadré à encadrant, ce qui a été une riche expérience pour moi. Je te souhaite bonne chance pour la thèse que tu commences.

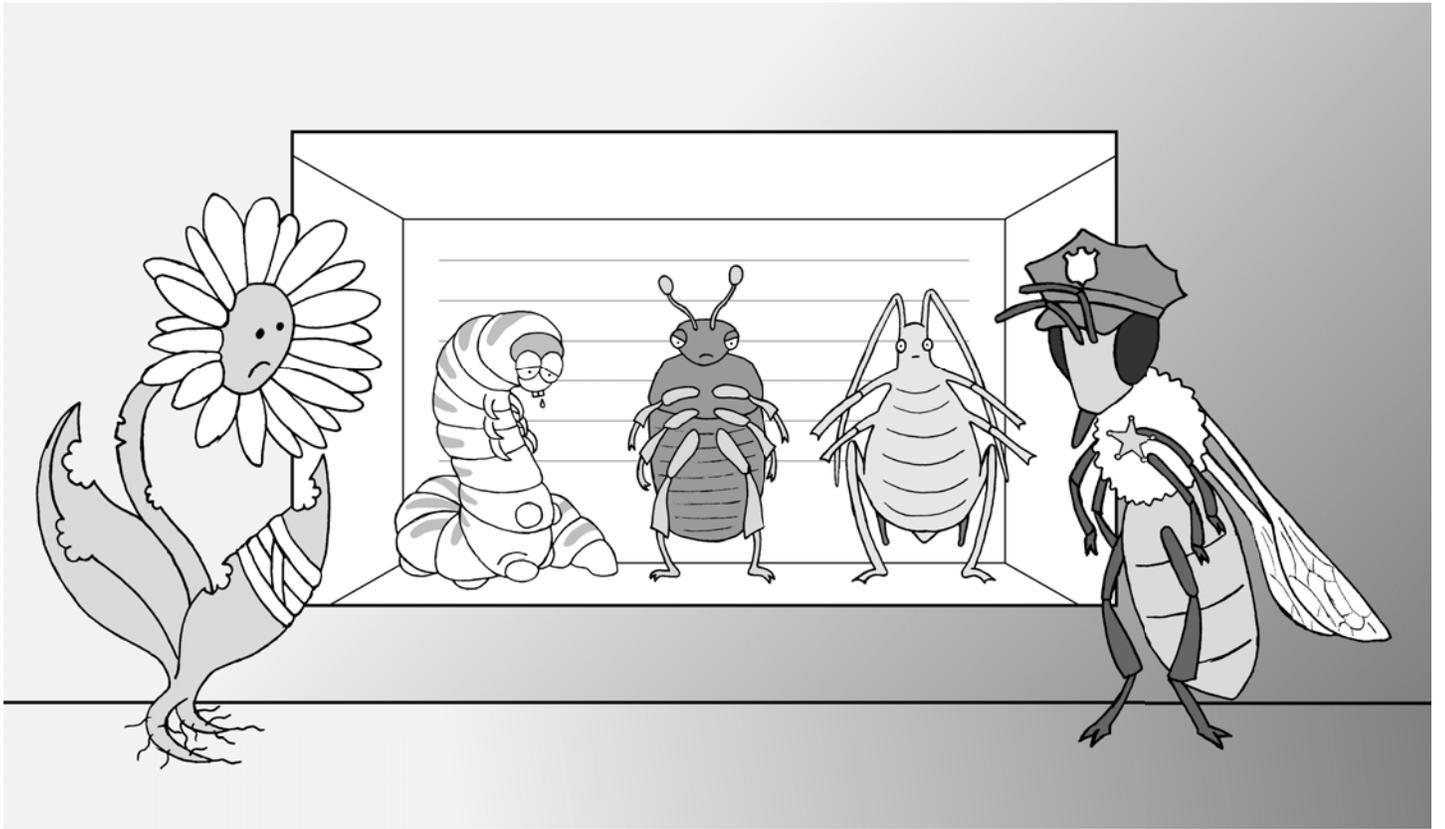
Je veux aussi remercier tous les potes qui étaient là avant la thèse et sont toujours là après. Tout d'abord merci aux anciens du CNER. On ne se voit pas assez souvent, mais les week-ends passés ensembles ont, à chaque fois, été de très bon moments. Merci à toi Birdy, et à Marine, pour votre gentillesse, votre bonne humeur. D'ailleurs, il faut qu'on discute p'tit loup. Merci à Antoine, à Clément, à Pierre. Enfin, un grand merci à vous Alex et Nico, pour tout ces moments passés au cours de ces trois années, pour les week-ends de sorties, pour les après-midis et soirées jeux et surtout, pour toujours avoir été là pour nous, à tous les moments, présents et bienveillants.

Un grand merci aux anciens aussi, pas besoin d'en dire plus : merci à Alan, Marie, François, Hélène, Benoît, Aurélie, et Karl. Merci aussi à Lénaïc, Thomas, Apo et Lucas. Et bienvenue aux petits nouveaux.

Je remercie Stan Lee, Jack Kirby et DJ Cool Herc, pour être à l'origine de nombreux moments de détente au cours de cette thèse.

Je remercie toute la famille qui m'entoure en Bretagne. Merci en particulier à Sandra et Ricou, toujours présents. Un grand merci à toute la belle-famille (mais les autres sont jolis aussi). Merci à Laurence, à Didier et à Gatien, pour la course, les crêpes, les meubles,... et pour être toujours là, à tout moment. Merci à Liza, Thomas et Emna. Merci Liza d'avoir été là au début de toute cette aventure à Rennes, pendant mes premières années de licence. Merci à Riwal et Sylvia. Merci Riwal pour les dessins, pour les comics et pour tout le reste. Enfin, merci à vous, Papa et Maman, pour m'avoir toujours soutenu dans tous mes choix, même si je ne savais pas trop où j'allais (et si je ne sais toujours pas vraiment), merci pour m'avoir encouragé et pour être toujours là, quand il le faut. Et même si une thèse en écologie théorique, c'est pas super sexy, ce travail vous est dédié, à vous aussi.

Enfin, merci à toi Géraldine, pour tout...



— Alors Eddy, c'est lequel de ces lascars qui t'as attaqué hier soir ?  
— Je ne sais pas Andy, je crois qu'ils étaient plusieurs. Tu es sûr qu'ils ne peuvent pas me voir ?

# Résumé

## **Couplage entre interactions antagonistes et mutualistes et dynamiques éco-évolutives des communautés**

Les communautés écologiques présentent une diversité importante d'organismes et d'interactions. Comprendre le fonctionnement et la dynamique de ces différents types d'interactions, qu'elles soient compétitives, mutualistes ou de prédation, constitue l'un des enjeux majeurs de l'écologie des communautés. Cependant, une large majorité des travaux s'intéressant à ces questions s'est focalisée sur les différents types d'interactions séparément. Si de telles études ont beaucoup apporté pour la compréhension des systèmes écologiques, les différents types d'interactions ne sont pas indépendants au sein des milieux naturels et devraient être considérés de manière conjointe.

Cette thèse cherche à comprendre comment le couplage entre différents types d'interactions affecte la dynamique des communautés naturelles. Au travers d'une approche théorique, des modèles simples de communautés comprenant deux types d'interactions sont construits. Ces communautés sont constituées de trois espèces : une espèce basale qui représente une plante interagissant avec un antagoniste, herbivore et un mutualiste, pollinisateur. Dans un premier temps, nous décrivons comment l'effet indirect entre interactions antagonistes et mutualistes affecte les dynamiques écologiques et évolutives des communautés face à une perturbation. Nous montrons que la relation entre pollinisateurs et herbivores a des conséquences importantes pour le maintien éco-évolutif de la communauté et pour sa stabilité. Si les pollinisateurs facilitent le maintien des herbivores dans la communauté face à une perturbation, au travers des dynamiques écologiques et évolutives, ces herbivores, au contraire, augmentent le risque d'extinction des pollinisateurs. La dynamique globale de la communauté face à une perturbation dépend fortement des sensibilités relatives des différents organismes aux perturbations extérieures, et du potentiel évolutif de chaque population. Dans un deuxième temps, nous étudions la dynamique évolutive de traits particuliers, qui sont impliqués dans chaque

type d'interactions. Certains traits attractifs ou de défense des plantes affectent à la fois les interactions avec les pollinisateurs et les herbivores. Nous montrons comment les pressions de sélection opposées dues à la pollinisation et à l'herbivorie modifient l'évolution de ces traits et peuvent amener à la diversification des plantes. À partir de cette diversification, l'émergence coévolutive de réseaux d'interactions complexes est étudiée.

Bien que les modèles utilisés au cours de cette thèse soient simples, les résultats sont discutés dans le cadre particulier du milieu agricole. En effet, les communautés plante-pollinisateur-herbivore constituent un exemple frappant de communautés antagoniste-mutualiste importantes pour la gestion des milieux agricoles et sont soumises à différents types de perturbations (utilisation de pesticides, enrichissement, ...). Les mécanismes et phénomènes décrits dans cette thèse apportent donc des réflexions nouvelles sur le fonctionnement de ces communautés particulières et sur la gestion simultanée des ravageurs de cultures et du service de pollinisation en milieu agricole.

**Mots clés :** communautés écologiques, antagonisme, mutualisme, attractivité des plantes, traits de défenses, perturbation, effets indirects, stabilité, dynamique éco-évolutive, diversification, pollinisation, lutte anti-ravageurs

# Abstract

## **Interplay between antagonistic and mutualistic interactions and ecoevolutionary dynamics of communities**

Ecological communities involve an amazing diversity of organisms and interactions. Understanding how this diversity of interaction types (competition, mutualism or predation) affects the ecological and evolutionary dynamics of natural systems is an important challenge of community ecology. However, a large majority of works in community ecology theory considers interaction types separately. While this approach has yielded great insights on the functioning of ecological systems, the different interaction types are not independent in natural communities and this diversity must be accounted for explicitly.

This thesis focus on the interplay between antagonism and mutualism. With a theoretical approach, small community models, including antagonistic and mutualistic interactions are built. These communities contain three species : one basal species (a plant) with an antagonist (herbivore) and a mutualistic species (pollinator). First, we study how the indirect effect between the two interaction types affects the ecological and evolutionary dynamics of communities in the currency of a disturbance. We show that, while the pollinators help the herbivores to sustain in the community, both through ecological and evolutionary dynamics, herbivores increase the extinction probability of pollinators. We highlight that the community dynamics are strongly dependent on the sensitivities of organisms to disturbances and on the evolutionary potentials of the populations. Second, we study the evolutionary dynamics of special traits, that are involved in each interaction type. Attractive traits or defensive traits of plants affect both interaction with pollinators and herbivores. We depict how the opposite selective pressures due to pollination and herbivory modify the evolution of these traits and show that they can lead to evolutionary diversification of plants. Following this diversification, the coevolutionary emergence of complex interaction networks is studied.

While the models used in this work are simple, we discuss the results in an agricultu-

ral perspective. Plant-pollinator-herbivore communities are a good example of antagonistic-mutualistic systems whose understanding is crucial for the management of agricultural landscapes. Such systems are frequently confronted to agricultural disturbances (pesticide use, nutrient enrichment, ...). Results shown through the thesis therefore bring a new perspective on the simultaneous management of herbivorous pests, pollination services and fertilization strategies in agricultural landscapes.

**Keywords** : ecological communities, antagonism, mutualism, plant attractiveness, plant defense, disturbance, indirect effect, stability, ecoevolutionary dynamics, diversification, pollination, pest control

# Table des matières

|   |           |
|---|-----------|
| Glossaire . . . . .   | 12        |
| <b>1 Introduction générale</b>  | <b>17</b> |
| 1.1 Les communautés naturelles : une diversité d'espèces et d'interactions . . . .                            | 18        |
| 1.2 Pourquoi étudier les interactions antagonistes et mutualistes simultanément ?                             | 21        |
| 1.2.1 Les interactions antagonistes et mutualistes coexistent-elles ? . . . . .                               | 22        |
| 1.2.2 Interactions antagonistes, interactions mutualistes et effets indirects<br>densité-dépendants . . . . . | 27        |
| 1.2.3 Interactions antagonistes, interactions mutualistes et évolution des traits                             | 35        |
| 1.2.4 Écologie, évolution : dynamiques éco-évolutives ? . . . . .   | 52        |
| 1.3 Agriculture, pollinisation et lutte anti-ravageurs . . . . .  | 60        |
| 1.3.1 Développement agricole, activités anthropiques et perturbations des<br>communautés naturelles . . . . . | 61        |
| 1.3.2 Perturbations agricoles et services écosystémiques . . . . .  | 66        |
| 1.3.3 Pesticides et évolution des ravageurs . . . . .   | 68        |
| 1.3.4 Des fonctions couplées ? . . . . .  | 69        |
| 1.4 Problématique et chapitres de la thèse . . . . .  | 70        |

|           |  |            |
|-----------|--|------------|
| <b>I</b>  | <b>Antagonisme, mutualisme et effets densité-dépendants</b>  | <b>73</b>  |
| 2         | Perturbations par les insecticides et effets indirects entre pollinisateurs et herbivores                                  | 74         |
| 3         | Coévolution des pollinisateurs et herbivores et maintien des communautés face à la perturbation par les insecticides       | 103        |
| 4         | Conséquences écologiques et évolutives des pesticides sur les communautés naturelles en milieu agricole                    | 150        |
| <br>      |  |            |
| <b>II</b> | <b>Traits d'interactions et structure des communautés antagoniste-mutualiste</b>   | <b>173</b> |
| 5         | Enrichissement et évolution des traits d'interaction des plantes   | 174        |
| 6         | Coévolution des traits d'interactions et de préférences : vers la diversification des communautés antagonistes-mutualistes | 211        |
| 7         | Conclusion générale  | 240        |
| 7.1       | Interactions antagonistes et mutualistes, des influences réciproques . . . . .   | 241        |
| 7.1.1     | Effets indirects asymétriques et dynamique écologique des communautés  | 241        |
| 7.1.2     | Antagonisme, mutualisme et évolution des communautés . . . . .   | 247        |
| 7.2       | Pollinisation et herbivorie en milieu agricole . . . . .   | 256        |
| 7.3       | Perspectives et réflexions . . . . .   | 262        |
| 7.3.1     | Vers l'échelle du réseau . . . . .   | 262        |
| 7.3.2     | Antagonisme, mutualisme et mosaïque coévolutive . . . . .  | 264        |
| 7.3.3     | Modèles simples, questions complexes ? . . . . .   | 266        |
| <br>      |  |            |
| <b>A</b>  | <b>Changement de rôle au cours du cycle de vie et maintien des communautés</b>   | <b>269</b> |

# Glossaire

*Certains concepts étant parfois flous en écologie et possédant plusieurs définitions, ce glossaire regroupe les idées et mécanismes clés discutés dans cette thèse et donne la définition qui est utilisée tout au long de ce travail. Les mots figurant dans ce glossaire sont mis en gras la première fois qu'ils apparaissent dans le texte.*

**Agroécologie** : Dans cette thèse, le terme d'agroécologie est utilisé pour se référer à la science portant ce nom. Dans ce cas, l'agroécologie est une discipline cherchant à comprendre et à décrire des concepts et techniques visant à développer des systèmes agricoles qui soient productifs, mais aussi durables. La science de l'agroécologie se base donc sur de nombreux concepts écologiques et sur le maintien et la gestion durable des services écosystémiques fournis par les milieux agricoles.

**Boucle de rétroaction éco-évolutive** : Les différentes pressions de sélections s'exerçant sur les traits d'un organisme sont dépendantes des espèces avec lesquelles cet organisme est en interaction. Ainsi, la modification de la densité de ces espèces affecte les pressions de sélections et la dynamique évolutive des traits. En retour, la modification évolutive de ces traits affecte les interactions entre organismes et la dynamique écologique des systèmes naturels. La dynamique évolutive affecte donc la dynamique écologique, qui elle-même affecte la dynamique évolutive, donnant naissance à des boucles de rétroactions « éco-évolutives ».

**Cascade trophique** : Effet indirect ayant lieu lorsqu'un prédateur réduit la densité de sa proie et que cet effet se répercute à l'ensemble de la communauté, en particulier en entraînant une augmentation indirecte de la ressource de cette proie (Hairston *et al.*, 1960; Oksanen *et al.*, 1981). La notion de cascade trophique implique un contrôle top-down des populations.

**Compromis allocatif** : Un compromis allocatif existe chez un organisme lorsque la quantité d'énergie est limitante et que l'utilisation de cette énergie pour une fonction (e.g. la mise en place de défenses chez une plante) se fait au détriment d'une autre fonction (e.g. la

croissance par exemple). Cette notion de compromis allocatif s'oppose à celle de compromis écologique, bien que les deux mécanismes puissent déterminer conjointement le régime de sélection agissant sur la dynamique évolutive des traits (ou des fonctions) considérés.

**Compromis écologique :** Un compromis écologique (Strauss *et al.*, 2002) existe chez un organisme lorsque l'investissement dans un trait affecte positivement la valeur sélective de cet organisme au travers d'une interaction (e.g. l'émission de composés de défenses contre l'herbivorie), et négativement au travers d'une autre interaction (e.g. répulsion des pollinisateurs par ces composés de défenses). Cette notion de compromis écologique s'oppose à celle de compromis allocatif, bien que les deux mécanismes puissent déterminer conjointement le régime de sélection agissant sur la dynamique évolutive des traits (ou des fonctions) considérés.

**Contrôle Bottom-up :** Une population est contrôlée de manière « bottom-up » lorsque sa densité est déterminée par la quantité de ressource présente dans un milieu.

**Contrôle biologique :** Le contrôle biologique des ravageurs de cultures est un service fourni par les organismes dits « auxiliaires de cultures » . Ces organismes sont des prédateurs des ravageurs de cultures et diminuent la densité de ces derniers, limitant ainsi les pertes de rendements associées des plantes cultivées. Le principe de contrôle biologique s'appuie sur un contrôle top-down des ravageurs de cultures et donc des phénomènes de cascades trophiques.

**Dynamique écologique :** Au cours de cette thèse, le terme de dynamique écologique correspond aux variations de densités des populations ou de leurs structures, dans l'espace et le temps.

**Dynamique évolutive :** Le terme de dynamique évolutive décrit les variations de la valeur moyenne ou de la distribution des traits des organismes, dans l'espace et le temps. Dans la majeure partie de ce travail, la notion de trait fait référence à un trait phénotypique et non à un trait génétique.

**Effet indirect :** Influence d'une espèce sur une autre qui est transmise par une ou plusieurs autres espèces (Strauss, 1991; Wootton, 1994).

**Exclusion compétitive :** Lorsque deux espèces sont en compétition pour les mêmes ressources, l'une des espèces peut amener l'autre à sa disparition si elle exploite ses ressources de manière plus efficace (Gause, 1934).

**Herbivorie :** Interaction impliquant une plante et un organisme consommateur de cette plante. Selon le type d'herbivorie, le consommateur peut consommer l'ensemble de la plante et la tuer (principalement dans le cas des grands herbivores), ou consommer simplement une partie de la plante (principalement dans le cas des herbivores insectes).

**Imbrication :** Caractéristique architecturale de certains réseaux d'interactions, au sein desquels chaque espèce interagit seulement avec un sous ensemble des espèces interagissant avec une espèce plus généraliste. Ce patron structurel est retrouvé fréquemment dans les réseaux mutualistes (Bascompte *et al.*, 2003).

**Module de communauté :** Modèle simple de communauté, composé d'un nombre limité d'espèces permettant de mettre en évidence le fonctionnement des effets indirects (Wootton, 1994; Holt, 2005). Parmi les modules les plus connus, on peut citer le module de compétition apparente (Holt, 1977), le module de cascade trophique (Oksanen *et al.*, 1981) et le module de prédation intragilde (Polis *et al.*, 1989).

**Perturbation écologique :** La définition de perturbation utilisée dans cette thèse est celle d'un facteur extérieur à la communauté (e.g. changements des conditions environnementales tel que le climat, la quantité de nutriments, l'utilisation de toxiques) et qui modifie le taux de croissance des organismes positivement ou négativement. Deux types de perturbations ont été définies par Bender *et al.* (1984) : les perturbations de type « pulse » qui sont épisodiques et les perturbations de type « press » qui sont constantes dans le temps. Les perturbations étudiées dans cette thèse appartiennent à la deuxième catégorie.

**Pollinisation :** Une interaction de pollinisation implique une plante et une espèce animale la visitant. La plante offre des ressources à l'espèce animale. En visitant différents individus de plantes pour avoir accès à ces ressources, l'organisme animal transporte du pollen de plante en plante, fournissant ainsi le service de pollinisation.

**Productivité :** La productivité d'un habitat est caractérisée par la quantité de ressource basale (nutriments) présente dans cet habitat. Les systèmes anthropisés font face à une augmentation de leur productivité, due à l'apport de nutriments exogènes (i.e. enrichissement) (Tilman, 1999).

**Réseau d'interaction :** Un réseau d'interaction est une représentation des communautés naturelles. Ces objets englobent la diversité des espèces, ou groupes fonctionnels d'espèces, et des relations existantes et les représentent graphiquement. Parmi les réseaux les plus étudiés, on trouve les réseaux trophiques (interactions de prédatations) et les réseaux de pollinisation. L'étude de ces réseaux a permis de mettre en évidence une architecture particulière des communautés naturelles.

**Service écosystémique :** Un service écosystémique est un bien fourni par un processus écologique aux activités humaines (Costanza *et al.*, 1997). Ces services écosystémiques sont fournis, non pas par une espèce en particulier, mais par la communauté écologique dans son ensemble. Par exemple, le service de pollinisation est fourni par les réseaux d'interactions de pollinisation. En milieu agricole, par exemple, le premier service fourni est la production de biomasse destinée à l'alimentation humaine. Les services de pollinisation et de contrôle biologique sont aussi très importants et à l'origine de nombreuses études en écologie.

**Stabilité :** Le concept de stabilité est un concept complexe en écologie, regroupant plusieurs phénomènes (McCann, 2000). De plus, ce terme peut être utilisé à différentes échelles, telle que l'échelle de la population, d'une interaction ou encore de la communauté. À l'échelle d'une population, la notion de stabilité se réfère principalement aux densités des organismes. Si ces densités varient, alors la population est considérée comme instable (e.g. dynamiques cycliques). Dans le cadre d'une interaction, la notion de stabilité se réfère plus à la durabilité de cette interaction au cours du temps. Enfin différents indices existent pour caractériser la stabilité d'une communauté. Une communauté dite stable localement revient toujours à l'équilibre, suite à une perturbation. La notion de résilience quantifie le temps de retour nécessaire pour revenir à cet équilibre. La notion de persistance mesure l'effet d'une

perturbation par la proportion d'espèces qui se maintiennent dans le système suite à cette perturbation. Dans la mesure du possible, lorsque le terme de stabilité est utilisé dans un sens précis, ce sens est explicité. Autrement, l'utilisation du terme de stabilité englobe l'ensemble de ces caractéristiques.

**Structure de communauté :** La structure d'une communauté naturelle englobe différentes caractéristiques : le nombre d'espèces présent, la densité de ces espèces et la nature et l'intensité des relations entre ces espèces.

**Tolérance :** La tolérance est une stratégie de défense au sens large existante chez les plantes. Face à la consommation par des herbivores, la plante n'utilise pas des composés toxiques pour repousser ces herbivores mais investit dans une croissance rapide suite à cette consommation pour reconstruire les tissus attaqués.

**Top-down :** Une population est contrôlée de manière « top-down » lorsque sa densité est déterminée par la pression de prédation.

**Valeur sélective :** Le terme de valeur sélective est ici utilisé comme la traduction du terme anglais « fitness ». Il existe de nombreuses définitions de la « fitness » dans la littérature. La définition utilisée au cours de cette thèse est celle de « invasive fitness » de Metz *et al.* (1992). Cette valeur sélective correspond donc au taux de croissance initial d'un mutant qui apparaît dans un environnement fixé.

# Chapitre 1

## Introduction générale

*There's a war going on outside [...] survival of the fit, only the strong survive*  
Mobb Deep, 1995. *The Infamous*

## 1.1 Les communautés naturelles : une diversité d'espèces et d'interactions

*It is interesting to contemplate an entangled bank, clothed with many plants of many kinds, with birds singing on the bushes, with various insects flitting about, and with worms crawling through the damp earth, and to reflect that these elaborately constructed forms, so different from each other, and dependent on each other in so complex a manner, have all been produced by laws acting around us (Darwin, 1859).*

C'est par ces termes que Darwin commence le dernier paragraphe de « L'origine des espèces », soulignant la diversité des organismes et des relations existantes entre ces organismes au sein des milieux naturels (Darwin, 1859). Ces relations, nommées « mutuelles » par Darwin, forment la **structure des communautés** et conditionnent leurs **dynamiques écologiques et évolutives** (Thompson, 1998; Begon *et al.*, 2006). Par ces mots, Darwin définit l'étude et la compréhension des interactions entre organismes comme l'un des domaines majeurs de l'écologie.

L'écologie des communautés s'est donc largement intéressée à l'étude du fonctionnement et de la dynamique des interactions (Begon *et al.*, 2006). Les trois grands types majeurs d'interactions ont ainsi été largement explorés : les interactions de compétition (Tilman, 1982; Chesson, 2000), les interactions de prédation (Lotka, 1925; Volterra, 1926; Rosenzweig & MacArthur, 1963; Paine, 1966; Rosenzweig, 1971), et les interactions mutualistes (Goh, 1979; Holland *et al.*, 2002; Bascompte *et al.*, 2003) (voir la box 1 pour une description de ces types d'interactions).

Différentes approches sont utilisées pour comprendre ces relations entre espèces. Dans un premier temps, les études se sont focalisées sur des systèmes simples composés de deux espèces (Lotka, 1925; Volterra, 1926; Goh, 1979; Holland *et al.*, 2002), ce qui a permis de

comprendre les implications de chaque type d'interaction pour la dynamique écologique des espèces (Tilman, 1982; Rosenzweig & MacArthur, 1963; Rosenzweig, 1971; Wright, 1989). Dans un deuxième temps, la mise en place de différents **modules** (Hairston *et al.*, 1960; Holt, 1977; Polis *et al.*, 1989; Holt, 2005) a permis de mettre en évidence l'importance des **effets indirects** pour la dynamique des communautés et la coexistence des espèces (Strauss, 1991; Wootton, 1994). Enfin, grâce au développement des capacités de calcul et à la mise en place de données de plus en plus détaillées, différents travaux ont pu intégrer la diversité d'organismes décrite par Darwin (Darwin, 1859) et se sont intéressés aux **réseaux d'interactions** (May, 1972; Cohen, 1977; Bascompte *et al.*, 2003; Krause *et al.*, 2003). L'écologie des communautés s'est principalement intéressée aux différents types d'interactions séparément. Ainsi, les interactions de compétition, de mutualisme et d'antagonisme ont été étudiées de manière disjointe. Ces études ont permis de mettre en évidence des mécanismes importants régissant le fonctionnement des interactions. Les interactions de compétition ont principalement été étudiées sous l'angle de la coexistence entre les espèces. Par exemple, le principe d'**exclusion compétitive** a été mis en évidence par Gause (1934). Un mécanisme à la base de cette exclusion compétitive a été proposé par Tilman (1982), au travers de la règle du  $R^*$ . Si deux espèces sont en compétition pour la même ressource, alors l'espèce qui peut survivre pour la quantité de ressource la plus faible (i.e. ayant le  $R^*$  le plus faible) exclura l'autre espèce. Une part majeure de l'écologie de la prédation s'est intéressée au contrôle exercé par les prédateurs sur les populations de proies et comment ce contrôle se répercute à l'échelle du réseau, donnant naissance à la notion de **cascade trophique** (Hairston *et al.*, 1960; Oksanen *et al.*, 1981). Enfin, l'étude des interactions mutualistes s'est beaucoup intéressée aux facteurs permettant de stabiliser durablement ces interactions, que ce soit au travers des dynamiques écologique ou évolutive, ainsi qu'à la structure des réseaux mutualistes (May, 1976; Bronstein, 2001). En particulier, l'existence d'**imbrication** dans les réseaux mutualistes et le lien entre cette caractéristique et la **stabilité** de ces réseaux sont fortement discutés (Bascompte *et al.*, 2003; Thébaud & Fontaine, 2010; Staniczenko *et al.*, 2013).

## **Box 1** : Les interactions, architecture de la biodiversité

Les interactions écologiques sont à la base du fonctionnement et de la dynamique des communautés (Begon 2006 ; Fontaine *et al.*, 2011). Les interactions peuvent être de différents types, qui se caractérisent par le signe de l'effet que chaque organisme exerce sur le taux de croissance de l'autre (Holland *et al.*, 2009). Le tableau suivant résume ces différents types d'interactions selon ces signes. Parmi ces interactions, la prédation, la compétition et le mutualisme ont été les plus étudiés en écologie des communautés.

| Sp B \ Sp A | +             | 0           | -           |
|-------------|---------------|-------------|-------------|
| +           | Mutualisme    |             |             |
| 0           | Commensalisme | Neutralisme |             |
| -           | Prédation     | Amensalisme | Compétition |

**La compétition** : Les interactions de compétition se caractérisent par un signe (-;-). Cette compétition peut se faire par exploitation des mêmes ressources ou interférence directe. Elles ont été largement étudiées pour comprendre la coexistence des espèces (Tilman, 1982 ; Chesson, 2000).



**La prédation** : Les interactions de prédation (+;-) peuvent être divisées en trois grandes catégories : prédation au sens strict, herbivorie et parasitisme. La différence entre les différents types de prédateurs est basée sur la durabilité de l'interaction et le fait que la proie meure ou non.



**Le mutualisme** : Le mutualisme se caractérise par une interaction de type (+;+). Chaque organisme apporte un service à l'autre (Thomson, 2003). La durabilité de ces interactions, face à l'existence de tricheurs, a été l'une des questions majeures de la biologie du mutualisme (Bronstein, 2001).



Récemment différents articles de synthèse ont questionné cette approche disjointe (Fontaine *et al.*, 2011; Kéfi *et al.*, 2012), en invoquant le fait que bien que l'étude séparée des interactions ait permis des avancées considérables en écologie des communautés, cette séparation reste artificielle. En effet, les différents types d'interactions coexistent et coévoluent au sein des systèmes naturels, influençant conjointement la dynamique des communautés (Fontaine *et al.*, 2011). Il serait donc indispensable, dans un but de compréhension complète des communautés naturelles, d'étudier les différents types d'interactions simultanément, afin de comprendre l'influence de ces interactions les unes sur les autres (Fontaine *et al.*, 2011; Kéfi *et al.*, 2012).

## 1.2 Pourquoi étudier les interactions antagonistes et mutualistes simultanément ?

L'étude des communautés naturelles s'est donc principalement construite autour de travaux étudiant séparément des interactions de prédation, mutualistes ou compétitrices. (Fontaine *et al.*, 2011). Cette séparation a amené à la description de mécanismes fins à l'origine de la coexistence au sein des communautés naturelles (e.g. la règle du  $R^*$ ) et une certaine compréhension de leur fonctionnement (e.g. la notion de cascades trophiques). Cependant, dans certaines conditions, les différents types d'interactions s'influencent mutuellement et la compréhension de ce couplage est donc nécessaire pour décrire la dynamique des communautés. Il est donc indispensable de comprendre dans quelles conditions il est nécessaire de considérer les différents types d'interactions et comment cela affecte la dynamique des communautés. Dans les paragraphes suivants, nous allons dresser un état des connaissances actuelles sur ce couplage. Le but de ce travail de thèse est d'améliorer ces connaissances en se focalisant sur la compréhension de l'impact de ce couplage pour la dynamique des communautés naturelles. Cette thèse s'intéressant plus particulièrement aux relations entre interactions de prédation et interactions mutualistes, nous nous concentrerons sur ces deux

types d'interactions dans les paragraphes suivants. Le terme d'interaction antagoniste est fréquemment utilisé au cours de cette thèse, par opposition au terme de mutualisme, et représente une relation prédateur-proie au sens large (dans la majorité des cas, une relation d'**herbivorie**). Dans un premier temps, nous verrons quelles sont les différentes situations qui amènent les interactions antagonistes et mutualistes à être couplées au sein des milieux naturels. Dans un deuxième temps, nous décrirons les conséquences de ce couplage pour la dynamique et le fonctionnement des communautés.

### 1.2.1 Les interactions antagonistes et mutualistes coexistent-elles ?

En premier lieu, il est important de décrire les conditions écologiques qui font que les interactions antagonistes et mutualistes ne sont pas indépendantes. Différentes situations à l'origine du couplage entre mutualisme et antagonisme ont été décrites. Celles-ci peuvent être regroupées en trois grandes catégories, que je vais détailler dans les paragraphes suivants.

#### Conditions environnementales et type d'interaction

Tout d'abord, les interactions entre organismes ne sont pas fixes, pouvant varier dans le temps et dans l'espace (Thompson, 1998; Chamberlain *et al.*, 2014). Cette variation peut se faire en intensité, une interaction pouvant être plus ou moins forte selon les conditions environnementales (Hochberg & van Baalen, 1998; Thrall *et al.*, 2007), mais peut aussi être qualitative, une interaction entre deux mêmes organismes pouvant être mutualiste et antagoniste dans des lieux et temps différents (Thompson, 1998; Chamberlain *et al.*, 2014).

Cette variabilité a été décrite chez *Lithophragma parviflorum*, une plante de la famille des Saxifragaceae. *L. parviflorum* est fortement visitée par le lépidoptère *Greya politella*. Ce papillon pond dans les ovaires de *L. parviflorum*, les larves se développant en consommant les tissus reproductifs de la plante. Cependant, parce qu'il visite différents individus de *L. parviflorum*, le papillon *G. politella* fournit par la même occasion un service de **pollinisation** pour

la plante, en transportant passivement du pollen d'une fleur à une autre. Ainsi, l'interaction entre *G. politella* et *L. parviflorum* comporte une part antagoniste (i.e. la consommation des tissus par les larves) et une part mutualiste (i.e. la pollinisation par les adultes). Thompson et Cunningham (2002), en étudiant l'interaction entre ces deux organismes dans différents habitats ont montré que la part de chaque type de relation dans l'interaction nette entre les deux organismes varie selon les conditions environnementales et que *G. politella* peut donc être un mutualiste ou un antagoniste de *L. parviflorum*. Un mécanisme permettant d'expliquer cette variation a été proposé par Gomulkiewicz *et al.* (2003). Dans un modèle représentant l'interaction entre la plante et son lépidoptère, mais prenant en compte un autre pollinisateur, les auteurs montrent que la présence de cette troisième espèce suffit à modifier le signe de l'interaction entre les deux premières. Ainsi, lorsque le co-pollinisateur est absent, la plante dépend uniquement du lépidoptère pour sa pollinisation et l'interaction entre les deux organismes est positive, malgré la partie parasite de cette interaction. Par contre, quand ce co-pollinisateur est présent, il fournit le service de pollinisation à la plante. Dans ce cas, la partie mutualiste de l'interaction avec le lépidoptère n'est plus nécessaire et l'interaction entre les deux organismes devient antagoniste (Gomulkiewicz *et al.*, 2003).

Le système composé par *G. politella* et *L. parviflorum* est un cas particulier d'un mécanisme plus général. Les espèces impliquées dans des interactions mutualistes fournissent un service à l'autre espèce. Ainsi, dans une interaction de pollinisation, le pollinisateur fournit un service de pollinisation à la plante, alors que la plante fournit des ressources au sens large au pollinisateur (nectar, lieu de ponte). Il suffit donc que l'une des deux espèces ne fournisse plus ce service pour que l'interaction devienne antagoniste. Cela peut survenir, comme dans le modèle de Gomulkiewicz *et al.* (2003), lorsque la présence d'un autre organisme suffit à fournir ce service. Mais cela peut aussi se produire quand le service est coûteux à fournir et qu'une pression de sélection existe pour la diminution de l'investissement dans ce service. Ce phénomène est à la base de l'émergence de « tricheurs » dans les interactions mutualistes

(Bronstein, 2001). Par exemple, dans les systèmes de pollinisation classique où la plante fournit du nectar au pollinisateur, il arrive fréquemment que le pollinisateur creuse un trou dans la corolle pour avoir accès au nectar, sans fournir le service de pollinisation (Maloof & Inouye, 2000). C'est le cas chez de nombreuses espèces de bourdons (Maloof & Inouye, 2000). Dans le même ordre d'idée, la production de nectar étant coûteuse pour une plante, de nombreuses espèces de fleurs, en particulier chez les orchidées, présentent une certaine proportion de phénotypes dits « déceptifs » qui ne produisent pas de nectar (Gigord *et al.*, 2001). L'apparition de ces « tricheurs » permet donc le passage d'une interaction mutualiste à une interaction antagoniste, de manière adaptative.

Il existe peu d'informations dans la littérature sur les facteurs environnementaux favorisant les interactions antagonistes ou mutualistes entre deux mêmes espèces. Les paragraphes précédents ont montré que la présence ou non d'une troisième espèce pouvait affecter le signe d'une interaction, de même que l'existence de contraintes énergétiques pour la production de récompense. Différents auteurs se sont intéressés à cette notion énergétique, et ont mis en avant l'importance de la **productivité** des habitats pour le maintien des interactions mutualistes (Hochberg *et al.*, 2000; Thrall *et al.*, 2007). En particulier, le modèle de Hochberg *et al.* (2000) représente une population hôte confrontée à deux souches d'un même symbiote, une souche non-virulente donc mutualiste et une souche virulente donc parasite. L'analyse de ce modèle montre que l'augmentation de la productivité de l'habitat favorise l'établissement de la souche parasite. Dans les habitats pauvres, l'hôte ne peut se maintenir sans son mutualiste et l'invasion de la souche virulente n'est pas viable écologiquement. Au contraire, dans les habitats productifs, l'hôte se maintient seul et peut supporter la présence d'un antagoniste (Hochberg *et al.*, 2000). L'idée, reprise et détaillée par Thrall *et al.* (2007), est donc que les interactions mutualistes seraient plus présentes dans les milieux pauvres tandis que les interactions antagonistes se retrouveraient dans des milieux riches. De Mazancourt et Schwartz (2010) ont développé ce lien entre productivité et type d'interaction dans le contexte de la

« Resource ratio theory » de Tilman (1982). En modélisant l'évolution d'un trait d'échanges des ressources chez deux espèces en compétition pour deux ressources, les auteurs montrent que l'évolution d'interaction mutualistes, avec un échange important de ressources est favorisé pour un environnement peu productif. L'interaction entre les deux espèces évolue par contre vers de l'antagonisme, allant jusqu'à un phénomène d'exclusion compétitive, lorsque la productivité de l'habitat augmente (de Mazancourt & Schwartz, 2010).

Le signe d'une interaction entre deux mêmes organismes peut ainsi changer selon les conditions environnementales. Ce phénomène est à la base de la théorie développée par Thompson, la théorie de la coévolution en mosaïque géographique (Thompson, 2005). Cette théorie met en avant que la dynamique coévolutive des interactions entre espèces présente une structuration spatiale. Ainsi, selon les conditions environnementales l'intensité et le signe de l'interaction entre deux mêmes espèces ne sont pas les mêmes à l'échelle du paysage. Ceci induit différentes zones que Thompson qualifie de « Hot-spots », où l'interaction entre les deux espèces considérées est forte et la dynamique coévolutive est importante, et des « Cold-spots », où cette interaction est faible et induit peu de sélection sur les traits des organismes. L'assemblage de ces différentes zones de coévolution à l'échelle du paysage forme une mosaïque de milieux où l'intensité des interactions varie. Dans ce type de système, les notions de flux de gènes, de dynamiques d'extinctions/colonisations et de dérive prennent une importance particulière, modifiant continuellement le paysage adaptatif (Gomulkiewicz *et al.*, 2000; Thompson, 2005).

### **Cycle de vie et changement de type d'interaction**

Le paragraphe précédent s'est focalisé sur le rôle des conditions environnementales pour le signe des interactions entre deux organismes. Cependant, il est intéressant de noter que certains organismes changent de type d'interaction, de manière obligatoire au cours de leurs cycles de vie (Yang & Rudolf, 2010). L'exemple le plus frappant est donné par le groupe des

lépidoptères. Chez les lépidoptères, la larve est antagoniste des plantes, en tant qu'herbivore, tandis que l'adulte est pollinisateur de ces plantes. Il y a donc, au cours du cycle de vie, un changement de type d'interaction obligatoire.

Les conséquences de ce type de dynamique pour le fonctionnement écologique et évolutif des communautés restent encore très peu décrites. Dans une méta-analyse se basant sur 995 espèces de lépidoptères européens, Altermatt et Pearse (2011) ont montré que les larves et les adultes d'une même espèce se nourrissent sur la même plante-hôte, plus fréquemment qu'attendu, de manière aléatoire. Différentes hypothèses sont proposées pour expliquer cette observation, telles que des contraintes digestives (les mêmes voies métaboliques de digestion se retrouvent chez la larve et l'adulte) ou spatiales (l'adulte pond près des lieux de consommation des larves). Cependant, le couplage entre ces deux types d'interactions au sein du même cycle de vie pose différentes questions pour la stabilité écologique de ce type de système et l'évolution des traits des organismes au sein de ces interactions particulières. (voir paragraphe 1.2.2).

### **Un organisme, de nombreuses interactions**

Enfin, le dernier mécanisme liant interactions antagonistes et mutualistes découle directement de la « Tangled Bank » de Darwin (Darwin, 1859). En effet, comme le dit Darwin, les organismes sont dépendants les uns des autres au travers de nombreuses relations. Ainsi, un même organisme est toujours impliqué dans un nombre important d'interactions, de types différents. Le cas le plus fréquent de couplage entre antagonisme et mutualisme correspond donc au fait qu'un organisme possède à la fois des antagonistes et des mutualistes. Ces différents interacteurs seront donc reliés au travers de l'écologie et de l'évolution de l'organisme en question (Fontaine *et al.*, 2011).

Pour reprendre l'exemple des plantes à fleurs, elles sont impliquées dans des interactions

mutualistes avec leurs pollinisateurs mais aussi dans des interactions antagonistes avec leurs herbivores. De nombreux auteurs ont mis en évidence que ces deux sous-parties au sein des communautés, ne fonctionnent pas indépendamment mais sont couplées, à la fois au travers de la dynamique écologique et de la dynamique évolutive (Herrera *et al.*, 2002; Strauss & Irwin, 2004; Adler *et al.*, 2012). Ainsi les réseaux d'interactions ne peuvent être complètement séparés en deux types de réseaux tels que les réseaux trophiques ou les réseaux mutualistes, mais constituent bien des sous-ensembles au sein des mêmes communautés (Fontaine *et al.*, 2011; Kéfi *et al.*, 2012; Sauve *et al.*, 2013).

### **Les interactions antagonistes et mutualistes ne sont pas indépendantes**

Au cours des derniers paragraphes, nous avons donc vu que les interactions antagonistes et mutualistes coexistent au sein des communautés naturelles, selon différents mécanismes. Dans les deux parties suivantes, nous verrons quelles sont les implications de ce couplage pour le fonctionnement et la dynamique des communautés, que ce soit à l'échelle des densités (partie 1.2.2), ou au niveau des traits phénotypiques des organismes (partie 1.2.3).

#### **1.2.2 Interactions antagonistes, interactions mutualistes et effets indirects densité-dépendants**

Comme nous l'avons vu, de nombreuses espèces sont impliquées dans différents types d'interactions. Dans de nombreux cas, les organismes antagonistes et mutualistes interagissent au travers d'une autre espèce, ce qui amène à l'émergence d'effets indirects au sein des réseaux. Ainsi, une plante consommée par un herbivore et visitée par un pollinisateur, lie de manière indirecte cet herbivore et ce pollinisateur au travers de sa densité. Ce couplage n'est pas sans conséquence pour la dynamique des communautés.

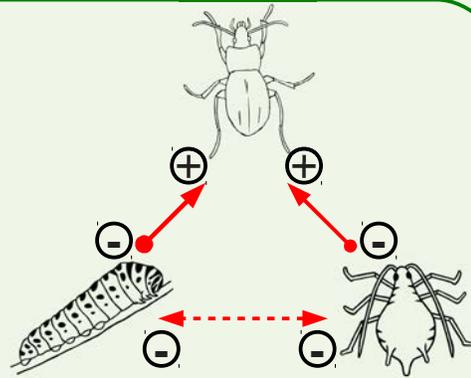
## Effets indirects et modules de communautés

L'étude des effets indirects au sein des communautés antagonistes s'est, dans un premier temps, faite par une approche de module (Hairston *et al.*, 1960; Holt, 1977; Polis *et al.*, 1989; Holt, 2005) (voir box 2). Ces modules ne prennent pas en compte la diversité spécifique des communautés naturelles, mais considèrent un nombre d'espèces restreint, afin de décrire le plus précisément possible la dynamique de ces effets indirects (Holt, 2005). Le module de compétition apparente est sûrement le module ayant été le plus étudié (Holt, 1977). Ce module comprend deux espèces de proies qui sont consommées par le même prédateur. Ainsi l'augmentation de la densité de prédateurs par une population de proie a un effet négatif sur la deuxième proie (Holt, 1977). La prise en compte de cette interaction indirecte peut modifier les conditions de coexistence au sein des communautés de proies. Dans un système où deux proies peuvent coexister en l'absence de prédateurs, une proie peut exclure l'autre quand le prédateur est présent, au travers de cet effet négatif indirect (Holt, 1977). Ce module de compétition apparente a été largement étudié de manière empirique (Holt & Lawton, 1994) et son importance dans la structure et le maintien des réseaux trophiques a été démontrée (Stouffer & Bascompte, 2010; Stouffer *et al.*, 2012). De même, les perspectives appliquées et associées à cet effet indirect ont été largement discutées, en particulier dans le cadre du **contrôle biologique** (Holt & Hochberg, 2001).

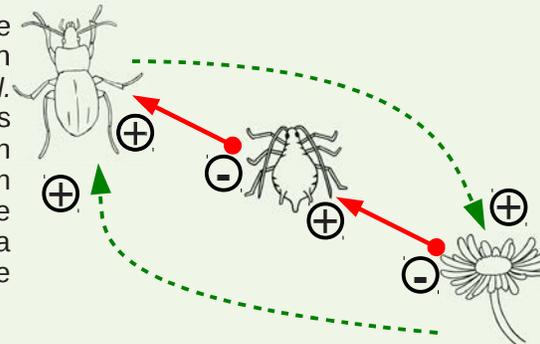
## Box 2 : Interactions indirectes

Une interaction indirecte correspond à un effet d'un organisme sur un autre, transmis par un troisième organisme, cet effet pouvant être négatif ou positif (Strauss, 1991 ; Wootton, 1994). L'étude de modules de communautés (système comprenant un nombre restreint d'espèces) a permis la mise en évidence et la description du rôle des interactions indirectes au sein des communautés écologiques (Holt, 2005). Parmi ces interactions indirectes, les notions de compétition apparente (Holt, 1977) et de cascade trophique (Hairston *et al.*, 1960 ; Oksanen *et al.*, 1981) sont les plus étudiées. En particulier, l'influence de ces interactions pour la gestion des communautés a été fortement discutée (Holt et Lawton, 1994 ; Holt et Hochberg, 2001 ; Oksanen *et al.*, 1981).

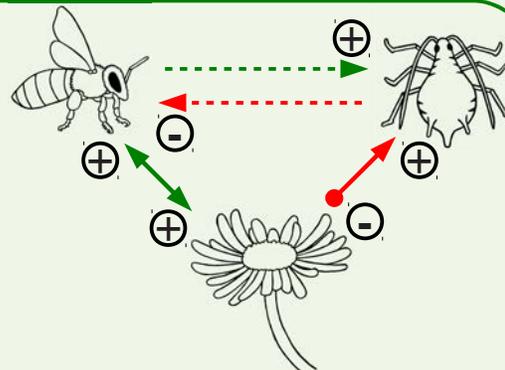
**La compétition apparente :** La compétition apparente a été décrite par Holt (1977). Deux espèces partagent le même prédateur, chaque proie a un effet négatif sur l'autre en augmentant la densité du prédateur. Selon ce module, une proie peut en amener une autre à son extinction, même si elles n'interagissent pas directement. Les flèches pleines représentent des effets directs, les flèches pointillées des effets indirects. Les signes représentent l'impact des interactions sur les populations.



**Cascade trophique :** L'idée de cascade trophique a été décrite verbalement par Hairston *et al.* (1960) et formalisée par Oksanen *et al.* (1981). Le module de base comprend trois espèces, une ressource consommée par un consommateur lui-même consommé par un prédateur. La notion de cascade trophique correspond au fait que la modification de la densité du prédateur se répercute à l'ensemble de la chaîne trophique.



**Le module antagoniste-mutualiste :** La première étude théorique d'un module comprenant deux types d'interactions a été faite par Jang (2002). Holland *et al.* (2013) ont décrit mécaniquement l'effet indirect entre les deux types d'interactions, mettant en valeur l'asymétrie existante entre mutualistes et antagonistes.



Le module de cascade trophique a été verbalement proposé par Hairston *et al.* (1960), à partir d'une affirmation faite par les auteurs : « le monde est vert ». Selon ces auteurs, le monde est vert car les herbivores ne consomment pas totalement les plantes, puisqu'ils sont eux mêmes contrôlés par leurs prédateurs. Cette idée a ensuite été formalisée par un modèle mathématique (Oksanen *et al.*, 1981). Ce modèle implique un contrôle « **top-down** » des communautés. Une modification de la densité de prédateurs se répercutera donc aux niveaux trophiques inférieurs, donnant naissance au concept de cascade trophique (Hairston *et al.*, 1960; Oksanen *et al.*, 1981). L'existence réelle de cascades trophiques a été de nombreuses fois mise en évidence (Estes *et al.*, 2011). Par exemple, Estes et Duggins (1995) ont montré que la présence de loutres de mer favorise la mise en place d'un couvert d'algues important au sein de communautés marines en Alaska. Les loutres consomment les oursins, qui eux mêmes consomment les algues. La réduction de la densité d'oursins par les loutres a un effet indirect positif sur la densité des algues (Estes & Duggins, 1995). L'existence de ces cascades trophiques devient particulièrement importante dans un contexte de disparition des prédateurs supérieurs, dû aux changements globaux (Estes *et al.*, 2011). Le modèle verbal de Hairston *et al.* a cependant été fortement contesté, la prédominance des effets « top-downs » étant remise en cause par l'existence de nombreuses études montrant un **contrôle** « **bottom-up** » des populations (White, 1978; Hunter & Price, 1992; Power, 1992). Une issue possible à ce débat est que les deux mécanismes agissent de manière conjointe (rien n'est donc tout noir ou tout blanc), et qu'il est donc important de connaître les facteurs à l'origine de la prédominance de l'un ou de l'autre des mécanismes. Cependant, la notion de cascade trophique a pu être étendue à l'échelle du réseau, montrant l'importance des effets indirects au sein des réseaux trophiques (Polis & Strong, 1996).

À la différence des interactions antagonistes, très peu de modules comprenant des interactions mutualistes ont été étudiés dans un but de description des effets indirects. La majorité des modèles théoriques simples en écologie des interactions mutualistes représente

deux espèces en interaction. Le but principal de ces modèles a été de comprendre quels facteurs peuvent stabiliser les densités des espèces impliquées dans une interaction mutualiste (Dean, 1983; Wolin & Lawlor, 1984; Wright, 1989). En effet, May (1976) dans un modèle simple de mutualisme a décrit le phénomène d'« orgie de mutualisme ». Les deux espèces ayant un effet bénéfique l'une sur l'autre, leurs densités augmentent de manière infinie, au travers d'une boucle de rétroaction positive. De nombreux modèles ont donc été construits pour comprendre si des facteurs tels que la densité-dépendance ou la saturation des réponses fonctionnelles peuvent stabiliser la dynamique de ces interactions mutualistes (Dean, 1983; Wolin & Lawlor, 1984; Wright, 1989).

### **Le module antagoniste-mutualiste**

De nombreux effets indirects existant au sein des réseaux trophiques ont pu être décrits par l'utilisation de modules simples de communauté tandis que peu de modèles simples de mutualisme ont pris en compte un nombre d'espèces supérieur à deux.

En conséquence de ce faible développement des modèles simples de mutualisme comparé aux modèles antagonistes, très peu de modules théoriques comprenant les deux types d'interactions ont été étudiés (Heithaus *et al.*, 1980; Ringel *et al.*, 1996; Jang, 2002; Wang *et al.*, 2012; Holland *et al.*, 2013). Malgré ce faible nombre, ces études ont permis de mettre en évidence l'importance du couplage antagoniste-mutualiste et les effets des interactions mutualistes sur la dynamique des relations antagonistes, et vice-versa.

Heithaus *et al.* (1980) ont considéré l'influence d'une interaction prédateur-proie sur la dynamique de deux espèces impliquées dans un mutualisme. Ainsi, ces auteurs ont construit un modèle représentant une interaction mutualiste entre une plante herbacée et une fourmi. Ces plantes produisent des élaïosomes (excroissances présentes sur les graines et riches en éléments nutritifs) qui sont consommés par de nombreuses fourmis. La consommation de

ces élaïosomes favorise, par la même occasion, la dispersion des graines. À cette interaction mutualiste, les auteurs ajoutent une troisième espèce, antagoniste de la plante qui consomme les graines de la plante, sans les disperser (Heithaus *et al.*, 1980). Ce modèle met en évidence l'effet stabilisateur de l'interaction antagoniste sur la dynamique des densités de deux mutualistes. Ainsi, la prise en compte de ce consommateur de graines diminue les zones où le phénomène d'« orgie de mutualisme » intervient, par un effet négatif sur la densité de la plante (Heithaus *et al.*, 1980).

Ringel *et al.* (1996) étudient un module relativement plus complexe de communauté comprenant les deux types d'interactions. Dans ce modèle, un pollinisateur est impliqué dans une interaction de pollinisation avec une plante mais est simultanément un antagoniste d'une autre plante (en consommant le nectar de cette plante sans offrir de service de pollinisation). De plus ce pollinisateur est lui même consommé par un prédateur. Ce module met en avant un effet bénéfique des interactions mutualistes sur la stabilité des densités des différents organismes et sur le maintien de la communauté. Bien que très différent des premiers modèles de mutualisme (Dean, 1983; Wolin & Lawlor, 1984; Wright, 1989), ce modèle contredit l'idée selon laquelle l'instabilité dynamique inhérente aux interactions mutualistes se répercute à l'échelle de la communauté (Ringel *et al.*, 1996).

La question de la stabilité des densités et de l'effet stabilisant ou non de chaque type d'interaction sur l'autre est donc une question importante au sein des communautés antagonistes-mutualistes. Dans deux études récentes, la notion d'effets indirects entre interactions antagonistes et mutualistes a été explorée (Wang *et al.*, 2012; Holland *et al.*, 2013). Ces deux études se basent sur un modèle simple représentant une communauté composée par une plante, un pollinisateur et un parasite de cette plante, consommant le nectar sans fournir de service de pollinisation (Wang *et al.*, 2012; Holland *et al.*, 2013). Ces deux études ont permis de mettre en évidence une interaction indirecte asymétrique entre pollinisateur et parasite.

Ainsi, le pollinisateur par un effet densité-dépendant positif sur la plante, a un effet indirect positif sur le parasite. Au contraire, le parasite, toujours par un effet densité-dépendant, a un effet négatif sur le pollinisateur. Ainsi, la prise en compte d'interactions mutualistes et antagonistes permet de mettre en évidence une interaction indirecte différente de celles connues dans la littérature, qui se caractérise par une asymétrie de signe (+; -) (Holland *et al.*, 2013) (voir box 2). Ces effets négatifs et positifs ont des conséquences importantes pour la stabilité et la persistance de ce type de module. En particulier, il est montré que la présence d'une pollinisation forte favorise le maintien de ce type de communauté, remettant en question encore une fois les notions d'instabilité liées aux interactions mutualistes (Holland *et al.*, 2013).

### **Effets asymétriques et perturbations**

Différents modèles simples comprenant simultanément des interactions mutualistes et antagonistes ont ainsi été étudiés. Les notions de stabilité des densités, liées à la présence de chaque type d'interaction, ont été discutées et un possible rôle stabilisateur des interactions mutualistes a ainsi pu être mis en évidence. Deuxièmement, la considération de modules antagonistes-mutualistes a permis de mettre en évidence un nouveau type d'effet indirect au sein des communautés, qui se caractérise par une asymétrie d'effet.

Cependant, malgré l'apport de ces modèles pour la compréhension des communautés naturelles, notre connaissance des conséquences du couplage des interactions antagonistes-mutualistes reste fragmentaire. En particulier, comprendre le rôle de l'interaction asymétrique décrite par Holland *et al.* (2013) sur la dynamique des communautés est très important dans un contexte de changements globaux et d'augmentation des **perturbations**. Les organismes étant soumis à de nombreuses perturbations qui augmentent leur taux de mortalité, il est important de décrire l'influence de cette interaction indirecte (+; -) pour les variations de densité des espèces. En effet, si dans un modèle tel que celui d'Holland

*et al.* (2013), le pollinisateur et le parasite sont soumis à une même perturbation, la façon dont cette perturbation affecte chaque organisme peut avoir des conséquences totalement opposées. Si le pollinisateur est plus affecté que le parasite, alors l'effet indirect positif du pollinisateur disparaîtra. Au contraire si le parasite est plus affecté, c'est l'effet indirect négatif qui diminuera. Les variations de densités suite à une perturbation sont donc dépendantes de la balance entre ces effets indirects positifs et négatifs et de la façon dont chaque organisme est affecté par la perturbation.

Ces questions d'asymétrie entre interactions antagonistes et mutualistes et d'effets des perturbations sur la dynamique écologique des communautés sont à l'origine du premier chapitre de cette thèse (chapitre 2). Un module simple de communauté est construit, comprenant une plante, un pollinisateur et un herbivore. Le pollinisateur et l'herbivore sont affectés par la même perturbation (i.e. des insecticides, voir partie 1.3), mais avec une intensité différente. Les conséquences de cette perturbation pour le maintien, les densités et la stabilité de ce module sont explorées.

## **Le cas du papillon**

Cet effet indirect asymétrique devient particulièrement intéressant lorsque l'on revient au cas particulier des lépidoptères. Dans ce type de système, le pollinisateur et l'herbivore correspondent à la même espèce, mais à différents stades. Ainsi, les effets indirects positifs et négatifs au travers des plantes agissent sur la même population. Si plusieurs plantes sont considérées, différentes prédictions émergent selon que le stade mutualiste ou antagoniste est considéré. Un recouvrement de niche important (i.e. les deux stades consomment les mêmes types de plantes) a un effet négatif sur le stade mutualiste et une pression de sélection favorisant une séparation des plantes hôtes entre les deux stades apparaît. Au contraire, le recouvrement de niche étant bénéfique au stade antagoniste, une deuxième pression de sélection apparaît au sein de la même espèce, mais favorisant cette fois-ci ce recouvrement de

niche. La prise en compte de cette structure en stades implique donc des prédictions opposées vis-à-vis du spectre d'hôtes des organismes. Ces questions et l'étude de la dynamique de ce type de système ont fait l'objet d'un stage que j'ai coencadré au cours de ma thèse. Les résultats sont détaillés et discutés dans l'annexe A.

### **1.2.3 Interactions antagonistes, interactions mutualistes et évolution des traits**

#### **Des effets densités dépendants mais aussi traits-dépendants**

Les précédents paragraphes se sont focalisés sur des effets densités-dépendants au sein des communautés. Cependant, les interactions entre organismes, qu'elles soient directes ou indirectes, ne sont pas uniquement gouvernées par des effets de densités, mais sont aussi modulées par les traits des différents organismes (Ohgushi, 2005; Ohgushi *et al.*, 2012). L'étude des traits phénotypiques des organismes et de la façon dont ces traits affectent les interactions est un vaste champ d'étude de l'écologie des communautés, que ce soit pour les interactions antagonistes ou mutualistes. Dans les paragraphes suivants, nous allons voir comment les traits des organismes modulent les interactions antagonistes et mutualistes. Cette thèse se focalisant sur des interactions plantes-herbivores et plantes-pollinisateurs, nous nous intéresserons principalement à ces deux relations particulières. Nous verrons ensuite comment la considération du couplage entre les deux types d'interactions peut affecter l'évolution de ces traits. La figure 1.1 représente schématiquement les différents éléments discutés dans les paragraphes qui suivent.

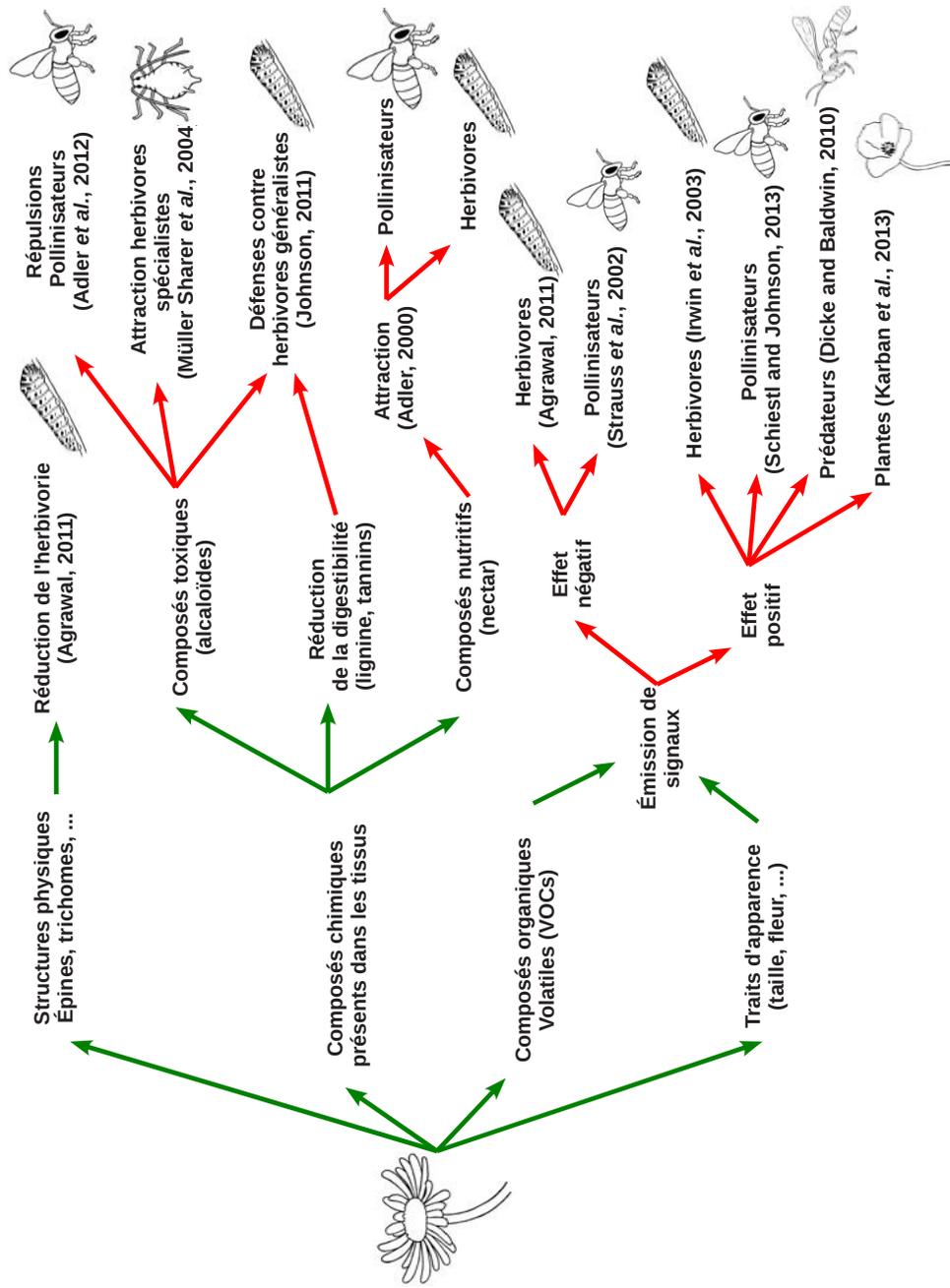


FIGURE 1.1 – Figure récapitulative des différentes relations discutées dans la partie 1.2.3. La part des interactions qui est contrôlée par les traits de la plante est représentée par des flèches vertes. La part contrôlée par les traits des organismes présents dans la communauté est présentée en rouge. Seul le compartiment épigé est ici représenté, le même type de schéma pouvant être fait pour le compartiment endogé.

## Les interactions plantes-herbivores : une course aux armements ?

Le premier fossile témoignant d'une interaction plante-herbivore date du début du Dévonien (Labandeira, 2007). Durant les 410 millions d'années pendant lesquelles les plantes ont été consommées par des herbivores, une diversité étonnante de mécanismes défensifs et de contre-défenses est apparue chez les plantes et les herbivores (Després *et al.*, 2007; Johnson, 2011).

Du côté des plantes, il existe deux grands types de défenses : des défenses directes (la plante produit directement des composés ou structures qui ont un effet négatif sur les herbivores) et des défenses indirectes (la plante produit des composés qui sont utilisés par des prédateurs comme le signal de la présence d'herbivores qu'ils consomment).

Les défenses directes peuvent être physiques ou chimiques (Johnson, 2011). Les défenses physiques constituent en général des barrières à la consommation de tissus par les herbivores, telles que l'existence de trichomes ou d'épines (Agrawal, 2011). Mais cette notion de défense physique peut aussi être mise en relation avec la notion d'apparence développée par Feeny (1976). Selon cette hypothèse, les plantes les plus apparentes dans le milieu subissent une pression d'herbivorie plus forte. Le fait qu'une plante soit apparente est dû à un ensemble de traits phénotypiques, certains étant liés à la structure physique de la plante, tel que la taille de l'organisme ou la présence de structures florales particulièrement repérables. Cette théorie prédit que la pression exercée par les herbivores sélectionne donc les individus les moins visibles dans l'environnement, par exemple par une diminution de la taille ou une réduction des parties florales.

Les défenses d'ordre chimique sont celles qui ont reçu le plus d'attention. Ce type de défense se fait principalement par l'émission de composés secondaires toxiques pour les herbivores (Agrawal, 2011; Johnson, 2011). Ces composés peuvent être volatiles (Composés Organiques Volatiles) et avoir une fonction repoussante, avant la consommation par les herbivores ou peuvent être stockés dans les tissus et ingérés par les herbivores au cours de la

consommation (tannins par exemple) (Després *et al.*, 2007; Johnson, 2011). Ces métabolites secondaires peuvent être constitutifs (émis en permanence par la plante) ou induits par l'herbivorie (Després *et al.*, 2007; Agrawal, 2011).

Du côté des herbivores, il existe aussi différents types de contre-défenses associées à ces traits défensifs des plantes (Després *et al.*, 2007). Ainsi, un premier mécanisme opposé aux défenses des plantes est un mécanisme d'évitement (Després *et al.*, 2007). L'herbivore sélectionne alors les plantes selon leurs traits de défense et consomme préférentiellement les plantes les moins défendues. Si cette contre-défense comportementale est peu coûteuse à mettre en place, elle présente, par contre, des implications en terme de quantité de ressources disponibles. En effet, un herbivore présentant ce type de comportement ne peut consommer qu'une faible proportion des plantes présentes dans l'environnement. Un deuxième mécanisme de défense comportementale existe. Ainsi, certains herbivores arrivent à restreindre la zone d'émission de composés de défenses par la plante, et consomment les tissus de la plante dans d'autres zones (Dussourd & Eisner, 1987). Enfin, de nombreux herbivores présentent des voies de détoxification des métabolites secondaires produits par les plantes (Després *et al.*, 2007). Si ce mécanisme de contre-défense est coûteux dans sa mise en place, il présente un intérêt en terme de ressources. En effet, des insectes possédant ces voies de détoxification peuvent ainsi consommer des plantes très défendues et donc peu consommées. C'est le cas, par exemple, de la larve du lépidoptère *Papilio polyxenes* qui se nourrit exclusivement sur des plantes produisant des furanocoumarines (Li *et al.*, 2003). Dans certains cas, les composés de défenses consommés par les herbivores sont mêmes réutilisés par ces herbivores pour leur propre défense contre les prédateurs (Ode, 2006; Després *et al.*, 2007). La mise en place de ce type de mécanisme influence directement le degré de spécialisation de ces herbivores. Un herbivore réutilisant des composés de défense pour sa propre défense aura alors tendance à se spécialiser sur la plante fabriquant ces molécules. Dans certains cas, l'émission de ces molécules toxiques par les plantes peut même servir de signal pour ces herbivores spécialistes (Müller-Schärer *et al.*, 2004). Il est donc possible que herbivores spécialistes et généralistes

induisent des pressions de sélections opposées sur l'émission de ces composés toxiques par les plantes (Müller-Schärer *et al.*, 2004).

L'émission de molécules anti-herbivores par les plantes peut aussi servir de mécanismes de défenses indirectes. Ces molécules peuvent être utilisées par les prédateurs des herbivores comme un signal de la présence de nourriture (De Moraes *et al.*, 1998; Amo *et al.*, 2013). L'utilisation de ces composés peut être utilisé par ces prédateurs de manière très spécifique. Deux espèces d'herbivores, *Heliothis virescens* et *Helicoverpa zea* entraînent l'émission de composés différents chez la même espèce de plante. Le parasitoïde spécialiste de *H. virescens* peut discriminer les deux types de bouquets d'odeurs et reconnaît celui associé à son hôte (De Moraes *et al.*, 1998). Cependant, les conséquences de l'utilisation de ces signaux par les prédateurs en terme de **valeur sélective** pour la plante sont peu connues (Dicke & Baldwin, 2010). Ainsi, l'existence de ces interactions indirectes entre plantes et prédateurs des herbivores de ces plantes est bien établie, mais les conséquences pour les dynamiques écologiques et évolutives des communautés restent, à ce jour, largement inconnues.

Cette diversité des mécanismes de défense et de contre-défense présents chez les plantes et leurs herbivores a soulevé de nombreuses questions sur la dynamique évolutive de ce type de système (Agrawal, 2011; Johnson, 2011).

Une première question provient directement de cette diversité. Il est souvent supposé que la mise en place de ces défenses est coûteuse pour la plante, en terme d'énergie, bien que ce coût ne semble pas toujours exister ou soit difficile à mettre en évidence (Strauss *et al.*, 2002; Koricheva *et al.*, 2004). Ainsi, la mise en place de défenses chez une plante serait impliquée dans deux types de **compromis allocatifs**. Tout d'abord, il existe un compromis allocatif entre reproduction et expression de traits de défenses (Coley *et al.*, 1985; Herms & Mattson, 1992). L'énergie utilisée pour la défense contre les herbivores ne peut être allouée à la reproduction de la plante (Herms & Mattson, 1992). La production de différents types de défense est aussi soumise à un compromis allocatif (Agrawal, 2011; Johnson, 2011). Par

exemple, une plante ne peut produire l'ensemble des composés métaboliques de défenses existants et ne peut se défendre efficacement contre l'ensemble des herbivores. L'existence de ce type de compromis a pu être montré chez *Solanum carolinense*, qui est confrontée à de nombreux herbivores différents (Wise & Rausher, 2013). Cependant, une méta-analyse a mis en évidence que ces compromis entre différents types de défenses sont peu vérifiés quand on considère différents types de métabolites mais sont, par contre, beaucoup plus présents lorsque des grands types de défenses sont considérés (induits vs constitutifs par exemple) (Koricheva *et al.*, 2004). Ces résultats ont amené certains auteurs à proposer la notion de syndrome de défense : certains traits défensifs se retrouvent fréquemment ensemble et c'est l'association particulière de ces traits qui caractérise la défense d'une plante (syndrome induit vs constitutifs par exemple) (Agrawal & Fishbein, 2006).

Parallèlement à cette notion de compromis chez les plantes, se pose la question de la spécialisation du côté herbivore. En effet, il est coûteux pour un herbivore de mettre en place un trait permettant de contourner une défense, et la contre-défense des herbivores est donc, elle aussi, soumise à différents compromis (Krieger *et al.*, 1971; Després *et al.*, 2007; Ali & Agrawal, 2012). La consommation efficace d'une plante-hôte induit une pression de sélection chez l'herbivore pour la mise en place de contre-défenses spécifiques à cette plante-hôte. Si cette contre-défense est coûteuse à mettre en place, alors une prédiction possible est que les herbivores présentant des systèmes de contre-défenses efficaces vont aussi présenter un fort degré de spécialisation. Ainsi, ces herbivores peuvent, par exemple, détoxifier efficacement certains composés émis par certaines plantes, mais ne pourront consommer d'autres plantes qui fabriquent d'autres types de composés. C'est ce type de mécanisme qui est retrouvé chez *Papilio polyxenes* (Li *et al.*, 2003). Au contraire, la prédiction pour les herbivores généralistes est qu'ils ne peuvent présenter des mécanismes de contre-défenses efficaces et spécifiques contre toutes leurs plantes-hôtes, mais plutôt des contre-défenses dites « universelles » (Ali & Agrawal, 2012).

Différentes hypothèses peuvent être proposées pour prédire la dynamique coévolutive de

ce type de système. L'hypothèse de la Reine Rouge (Van Valen, 1973) prédit une course aux armements (Dawkins & Krebs, 1979). Ainsi, si une plante est consommée par un herbivore spécialiste présentant une contre-défense efficace, alors une pression de sélection existe pour la mise en place d'un nouveau mécanisme de défense. Dans ce cas, l'herbivore spécialiste est alors sélectionné pour présenter un nouveau mécanisme de contre-défense. Cette suite d'évènements induit une coévolution sans fin entre plantes et herbivores, avec une augmentation du niveau de défense et de contre-défense au cours de l'histoire évolutive de l'interaction. Cependant, cette escalade n'est pas toujours retrouvée (Agrawal & Fishbein, 2008). En effet, au sein du genre *Asclepias*, une étude phylogénétique a montré un déclin dans l'émission de défenses métaboliques, au cours de l'histoire coévolutive, au profit d'une croissance plus importante des plantes et d'une capacité de **tolérance** (Agrawal & Fishbein, 2008). Cette observation a amené les auteurs à émettre une hypothèse différente de la course aux armements : une plante attaquée par un spécialiste peut subir une pression de sélection amenant à la disparition de ces défenses, puisqu'elles sont inefficaces, et à la mise en place de mécanismes de tolérance (Ali & Agrawal, 2012). Au contraire, une plante subissant des dommages provoqués par des herbivores généralistes, sera sélectionnée pour un niveau de défense important, tant qualitativement que quantitativement (Ali & Agrawal, 2012). Ces idées ont été retrouvées chez *Brassica nigra*, où un fort niveau de sinigrine (un métabolite secondaire défensif) entraîne une augmentation de la valeur sélective en présence d'herbivores généralistes, une baisse en présence de spécialistes et a finalement peu d'effet quand les deux types sont présents (Lankau, 2007).

La coévolution entre plantes et herbivores pose donc de nombreuses questions sur la diversification de ces communautés. Le modèle de la course aux armements prédit une coévolution fine entre espèces, la diversification se faisant au même rythme que ce soit pour les plantes et pour les herbivores, en fonction de l'apparition de nouveaux mécanismes de défenses et de contre-défenses. Ceci a été questionné par Erlich et Raven (1964), qui ont

émis l'hypothèse d'une évolution séquentielle des traits, associée à de la radiation adaptative. Un nouveau mécanisme de défense apparaît chez une plante, permettant de supprimer la pression d'herbivorie et entraînant une radiation adaptative des plantes suite à l'ouverture de nouvelles niches (Ehrlich & Raven, 1964; Agrawal, 2011). Dans un deuxième temps, une contre-défense apparaît chez les herbivores qui se diversifient alors, en se spécialisant sur l'ensemble des plantes. Selon ce modèle, la diversification plante-herbivore se fait par radiations adaptatives séquentielles, quand de nouvelles défenses et contre-défenses apparaissent (Ehrlich & Raven, 1964; Agrawal, 2011). Cette idée a été confirmée par certaines études (Armbruster, 1997; Becerra, 1997). Enfin, le fait que l'expression de défenses puisse être labile au cours de l'évolution des plantes (Agrawal & Fishbein, 2008) remet en cause ces hypothèses prédisant une diversification et une spécialisation toujours plus importante, au profit d'une histoire évolutive plus complexe des traits de défenses, en fonction de la présence d'herbivores spécialistes et généralistes (Ali & Agrawal, 2012), mais aussi de la présence d'autres types d'organismes telles que des mutualistes par exemple (Adler *et al.*, 2012).

### **Les interactions plantes-pollinisateurs : une coévolution fine ?**

Les relations plantes-pollinisateurs ont été, elles aussi, le centre d'attention de nombreuses études en écologie des communautés (Harder & Barrett, 2006). Les travaux pionniers de Darwin sur les orchidées sont considérés comme fondateurs de l'écologie évolutive des interactions plantes-pollinisateurs, et sont à l'origine de nombreuses questions sur les mécanismes à la base de ces interactions (Darwin, 1862; Harder & Johnson, 2009). De manière intéressante, les questions posées dans le cadre de la biologie de la pollinisation sont très similaires à celles étudiées dans le cadre des relations plantes-herbivores.

Une première question posée par différents auteurs a été de savoir s'il y a réellement adaptation de certains traits, chez les plantes, pour favoriser les interactions de pollinisation

(Schaefer *et al.*, 2004; Harder & Johnson, 2009; Wright & Schiestl, 2009; Schiestl & Johnson, 2013). Du point de vue des plantes, cela implique l'existence de traits favorisant l'attraction des pollinisateurs, que ce soit des traits augmentant la détection des fleurs dans le paysage ou des traits augmentant l'attractivité des plantes (odeurs florales). Du point de vue des pollinisateurs, cela implique l'existence de traits permettant une meilleure détection des plantes (Riffell *et al.*, 2014), ainsi que la présence de structures morphologiques favorisant la consommation de nectar ou pollen (Willmer, 2011).

L'implication de nombreux traits dans l'attractivité des pollinisateurs a été aujourd'hui démontrée, en particulier le rôle des couleurs florales (Bradshaw & Schemke, 2003; Rausher, 2008; Hopkins & Rausher, 2012), de la taille et de la forme des corolles (Schemske & Bradshaw, 1999; Gómez *et al.*, 2009), de la fabrication de nectar (Schiestl & Johnson, 2013) et de l'émission de composés volatiles (Raguso, 2008). Il existe donc une diversité importante de structures et de traits associés à l'attractivité des pollinisateurs. Il est intéressant de noter que ces traits ne sont pas « universels » mais que différents traits, voire valeurs de ces traits, vont attirer préférentiellement certains pollinisateurs, au détriment d'autres. Par exemple, au sein du genre *Mimulus*, l'espèce, *Mimulus lewisii* présente des fleurs de couleur rose et attire préférentiellement des pollinisateurs insectes, alors que *Mimulus cardinalis* présente des fleurs de couleur rouge et est pollinisée par des colibris (Schemske & Bradshaw, 1999). Une modification de la couleur d'une fleur, par manipulation génétique induit un changement important de type de pollinisateur (Bradshaw & Schemke, 2003).

Du côté des pollinisateurs, deux types de mécanismes permettent d'expliquer leur capacité de détection (Wright & Schiestl, 2009; Schiestl & Johnson, 2013; Riffell *et al.*, 2014). Les capacités d'apprentissage des pollinisateurs permettent ainsi à ceux-ci de discriminer les plantes, selon la quantité et la qualité des ressources fournies (Wright & Schiestl, 2009). L'existence de certaines préférences antérieures à l'interaction de pollinisation, a aussi été mise en évidence (Schiestl & Johnson, 2013). Ainsi, un certain nombre d'espèces de scarabées est attiré par les composés de scatol émis par leurs plantes hôtes *Araceae* (Schiestl &

Dötterl, 2012). Les auteurs montrent que cette attirance pour ces composés est antérieure à la mise en place de la relation de pollinisation. En effet, ces composés sont aussi émis par les matières fécales, qui constituent les sites de ponte de ces scarabées. La mise en place de ce trait chez les *Araceae* se serait donc faite sur l'exploitation d'un biais de perception préexistant chez ces coléoptères (Schiestl & Dötterl, 2012; Schiestl & Johnson, 2013).

Différents auteurs ont proposé différents modèles permettant d'expliquer la coévolution des traits entre plantes et pollinisateurs. Dans son travail sur les orchidées, Darwin (Darwin, 1862) met en avant la coévolution fine qui existe entre structures florales et structures morphologiques des pollinisateurs. Cette idée se trouve à son paroxysme chez *Angraecum sesquipedale*, qui est nommée vernaculairement l'« orchidée de Darwin ». Cette plante présente un tube floral, contenant du nectar, long d'une trentaine de centimètres. Un lépidoptère, *Xanthopan morgani praedicta*, possède en réponse une trompe d'une trentaine de centimètres permettant d'aller consommer ce nectar. Cette remarque de Darwin, sur la coévolution fine entre pollinisateurs et structures florales, sera à la base du premier modèle permettant de prédire l'évolution des traits floraux et des traits des pollinisateurs (Stebbins, 1970). Ce modèle dit du « most effective pollinator » prédit une spécialisation de la plante qui facilite la relation de pollinisation avec le pollinisateur le plus efficace (Stebbins, 1970). Ce modèle prédit ainsi une spécialisation très forte des interactions au sein des réseaux de pollinisation. Cette première prédiction reprend les idées de courses aux armements (Dawkins & Krebs, 1979). Même s'il est difficile de parler d'armements, l'évolution des interactions de pollinisation se fait selon une « pairwise coevolution » (Janzen, 1980), c'est à dire une coévolution fine entre une plante hôte et son pollinisateur. Une pression de sélection existe chez la plante hôte pour la mise en place de traits de plus en plus attractifs (une augmentation de la fabrication de scatol chez les *Araceae* par exemple). La pression de sélection chez le pollinisateur l'oriente vers une détection de plus en plus fine de ces traits attractifs. Ce type de coévolution, crée un emballement positif mutuel qui amène à une spécialisation extrême des deux interacteurs,

d'où le terme de « pairwise ». Le terme de course aux armements peut même être vérifié. En effet, chez l'orchidée de Darwin, l'augmentation du tube floral oblige le pollinisateur à entrer dans la fleur et favorise donc la pollinisation en augmentant le contact avec le pollen. L'augmentation de la trompe permet quant à elle au pollinisateur de ne pas entrer dans la fleur, limitant ainsi le coût du transport de pollen. Si les effets de l'interaction entre les deux espèces sont positifs pour les taux de croissance de chaque organisme, la coévolution est par contre antagoniste, chaque partenaire étant sélectionné pour minimiser le coût de la pollinisation.

Le modèle de Stebbins et la notion de spécialisation extrême dans les réseaux de pollinisation ont été largement remis en cause. Tout d'abord, les nombreux réseaux empiriques décrits dans la littérature présentent un certain degré de généralisme (Johnson & Steiner, 2000; Bascompte *et al.*, 2003; Fontaine *et al.*, 2009). Il existe une variabilité importante chez les pollinisateurs, certains étant effectivement des spécialistes, d'autres étant fortement généralistes (Bascompte *et al.*, 2003). De plus, différentes études phylogénétiques ont montré que la spécialisation n'est pas une caractéristique universelle des interactions de pollinisation et que la spécialisation des pollinisateurs semble être un trait labile évolutivement (Thompson, 1998; Waser & Ollerton, 2006). Enfin, par un modèle graphique simple, Aigner montre que la spécialisation sur le pollinisateur le plus efficace, prédite par Stebbins, n'est pas forcément sélectionnée, le compromis existant dans l'attraction des différents pollinisateurs entrant également en considération (Aigner, 2001; Waser & Ollerton, 2006). Ainsi, une plante peut présenter un phénotype généraliste, si le coût de l'attraction d'un nouveau pollinisateur au détriment du pollinisateur le plus efficace est limité (Aigner, 2001).

L'évolution des traits d'interactions, que ce soit du côté du pollinisateur ou du côté de la plante, amène donc directement à faire des prédictions sur les patrons de spécialisation et de généralisation au sein des réseaux de pollinisation. Récemment, une étude a évoqué le fait que si l'existence de « pairwise coevolution » n'est pas universelle au sein de ces réseaux de

pollinisation, lorsque les interactions entre deux espèces sont considérées, cette idée peut être reprise à l'échelle du groupe fonctionnel (Fenster *et al.*, 2004). En effet, Fenster *et al.* (2004) mettent en avant l'idée que certaines plantes se spécialisent dans l'attraction de guildes de pollinisateurs. Ainsi, certains traits floraux se retrouvent de manière préférentielle au sein des mêmes fleurs, conduisant au concept de « syndrome de pollinisation ». Ces syndromes se définissent par un ensemble de traits coévoluants, et favorisent l'attraction d'un groupe fonctionnel de pollinisateurs (Fenster *et al.*, 2004; Willmer, 2011). Si l'exemple des *Mimulus* est repris, *Mimulus lewisii* présente des fleurs roses, une corolle ouverte et une forme de pétales favorisant l'atterrissage des insectes, tandis que *Mimulus cardinalis* possède des fleurs rouges, une corolle fermée et des anthères dont la forme favorise le contact du pollen avec des oiseaux pollinisateurs (Schemske & Bradshaw, 1999).

Enfin, un dernier point largement discuté dans les études s'intéressant à la biologie de la pollinisation est la notion de diversification des angiospermes (Harder & Barrett, 2006). À partir de son modèle, Stebbins (1970) fait la prédiction que les interactions plantes-pollinisateurs sont à l'origine de la diversité existante des angiospermes et propose une vision de la radiation adaptative des angiospermes se basant sur les mécanismes de coévolution fins entre plantes et pollinisateurs et une forte spécialisation des interactions de pollinisation (Kay & Sargent, 2009). L'étude de Gigord *et al.* (2001) décrit un système où des orchidées ne proposant pas de nectar sont pollinisés par des bourdons. Deux morphes de couleurs se maintiennent au sein des populations de *Dactylorhiza sambucina*. Cette diversité de morphe est maintenue par une sélection fréquence-dépendance exercée par les pollinisateurs. Ainsi les bourdons apprennent à discriminer un morphe de couleur quand sa fréquence devient trop forte et ne visitent plus les fleurs présentant cette couleur (car l'orchidée n'offre pas de nectar). Ce type de sélection maintient ainsi le polymorphisme de couleur (Gigord *et al.*, 2001). Cette étude ne permet par contre pas d'assurer que la pression de sélection exercée par les bourdons est bien à l'origine de la diversification de ces deux morphes. Une étude réalisée

chez les orchidées pollinisées par la tribu des abeilles *Euglossini*, montre l'importance de ces pollinisateurs dans la diversification des angiospermes (Ramírez *et al.*, 2011). Les mâles euglossines offrent des récompenses à la femelle, récompenses qu'ils peuvent récolter sur les fleurs des orchidées. L'approvisionnement en récompense par les orchidées est un trait qui est apparu secondairement, les mâles euglossines pouvant récolter les récompenses sur d'autres plantes. La mise en place de ce trait chez les orchidées a entraîné une diversification de ces dernières, qui se spécialisent sur les différentes espèces d'euglossines existantes. Ces études montrent que les pollinisateurs peuvent donc être à l'origine de la diversification des plantes à fleurs et peuvent maintenir la diversité des traits floraux impliqués dans l'attraction des pollinisateurs. Cependant, le modèle de Stebbins induit une diversification simultanée des plantes et pollinisateurs tandis que l'exemple des *Euglossini* semble suggérer une diversification plus tardive des plantes, sur les différentes espèces de pollinisateurs existants. Il existe donc encore de nombreuses incertitudes quant à la prépondérance de ces différents mécanismes et les conditions favorisant la diversification des plantes et des pollinisateurs (Kay & Sargent, 2009).

### **Traits des plantes et autres types d'interactions**

Nous avons détaillé dans les paragraphes précédants comment certains traits des plantes et des pollinisateurs et herbivores sont impliqués dans les interactions de pollinisation et d'herbivorie. Seulement, les traits de plantes impliqués dans ces interactions constituent des signaux présents dans l'environnement et peuvent être captés par d'autres types d'organismes.

Différentes espèces de plantes coexistent au sein des communautés et sont aussi en interactions. Les interactions directes entre plantes sont bien décrites que ce soit des interactions de compétition ou au contraire des interactions de facilitation (Tilman, 1982; Brooker *et al.*, 2008; Craine & Dybzinski, 2013). Cependant, ces plantes partagent aussi des interactions avec les mêmes organismes, que ce soit des antagonistes ou des mutualistes, ce qui induit

des effets indirects entre celles-ci. Certaines études ont montré que les traits d'une plante, impliquée dans des interactions antagonistes, peuvent avoir un effet sur les plantes voisines. Ainsi, la production de composés volatiles suite à l'herbivorie chez une plante peut entraîner une augmentation de la production de défenses chez les plantes voisines, bien qu'elles ne soient pas directement attaquées (Karban *et al.*, 2013).

Enfin, il est nécessaire de noter que les plantes n'interagissent pas seulement avec des organismes au-dessus du sol, mais aussi dans le sol (van der Putten *et al.*, 2001; Wardle *et al.*, 2004). Ces interactions peuvent aussi être antagonistes, en impliquant des herbivores endogés ou des microorganismes parasites, mais peuvent aussi être mutualistes en impliquant des microorganismes cette fois symbiotiques. En particulier, il est établi que les plantes connectent les compartiments endogé et épigé, encore une fois que ce soit au travers d'effets densité-dépendants et trait-dépendants. Par exemple, la consommation des racines par des herbivores endogés peut induire la production de défenses chez la plante, augmentant ainsi la concentration de ces composés dans les parties aériennes de la plante et modifiant les interactions avec les pollinisateurs et les herbivores (Bezemer & van Dam, 2005). L'inverse peut aussi être vraie, les herbivores consommant les parties aériennes de la plante modifiant les interactions avec les microorganismes symbiotiques (Barber *et al.*, 2012).

### **Une coévolution antagoniste-mutualiste**

Nous avons vu que l'étude de l'évolution des interactions plantes-herbivores et plantes-pollinisateurs correspond à de vastes champs d'étude. Ces études se sont concentrées sur le rôle des différents traits des plantes, des pollinisateurs et des herbivores dans le fonctionnement coévolutif de ces interactions. Finalement, il est intéressant de remarquer que les questions posées sont relativement similaires, en abordant les thèmes de la spécialisation, de la diversification et en essayant de décrire des modèles simples expliquant la coévolution entre plantes et pollinisateurs et plantes et herbivores.

Cependant, comme il a été montré dans la partie 1.2.1, les interactions d’herbivorie et de pollinisation ont lieu au sein des mêmes communautés. Si cette coexistence a des implications directes pour la transmission des effets indirects densités-dépendants au sein des communautés naturelles, certains traits peuvent aussi être à l’origine du couplage entre les différents types d’interactions (Strauss & Irwin, 2004). Herrera (1996) et Strauss (1997) ont émis l’idée que les traits floraux, qu’ils soient de défense ou d’attraction sont soumis à une pression sélective des pollinisateurs et des herbivores simultanément (Strauss & Irwin, 2004; Strauss & Whittall, 2006). Cette idée a été testée par Herrera *et al.* (2002), qui ont montré que les effets des pollinisateurs et des herbivores sur la fitness de la plante *Helleborus fetidus* ne sont pas additifs mais interactifs (figure 1.2a). Ce résultat a été confirmé par différentes études par la suite (Gómez, 2005; Gómez *et al.*, 2009). Différents mécanismes peuvent expliquer qu’il existe une relation entre attraction des mutualistes et répulsion des antagonistes.

Le mécanisme permettant de coupler les interactions antagonistes et mutualistes au travers des traits des plantes implique un **compromis écologique** (Strauss *et al.*, 2002). L’investissement de la plante dans l’interaction de pollinisation affecte aussi son investissement dans l’interaction d’herbivorie. Les plantes se trouvent donc confrontées à un compromis entre pollinisation et herbivorie.

Ainsi, les traits d’attraction peuvent aussi attirer les herbivores (Strauss & Irwin, 2004; Strauss & Whittall, 2006). Une étude de Adler et Bronstein (2004) montre, par exemple, que la présence d’un nectar de bonne qualité augmente la probabilité d’oviposition de l’herbivore *Manduca sexta* sur le tabac. L’hypothèse faite est que le nectar constitue un signal honnête de la qualité de la plante pour l’herbivore (Adler & Bronstein, 2004). Dans le même ordre d’idée, la présence de nectar attire à la fois les pollinisateurs et les insectes consommant le nectar sans offrir de service de pollinisation (Irwin *et al.*, 2004). De même, les bouquets d’odeurs émis par les plantes et perçus par les pollinisateurs, peuvent aussi être utilisés par les herbivores comme indices de la présence de plantes hôtes (Theis, 2006; Theis *et al.*,

2007). Enfin, la couleur des fleurs est aussi utilisée comme signal par les herbivores. Irwin *et al.* (2003) ont montré qu'il existe un polymorphisme de couleurs chez *Raphanus sativus*. L'un des morphes est beaucoup plus visité par les pollinisateurs mais subit aussi une charge d'herbivorie importante (figure 1.2b). Les pressions de sélection opposées sur la couleur de la corolle pourraient être à l'origine du maintien du polymorphisme (Irwin *et al.*, 2003).

Certains traits de défenses peuvent aussi entraîner une répulsion des pollinisateurs. Les composés toxiques pour les herbivores peuvent aussi être toxiques pour les pollinisateurs (Strauss & Irwin, 2004; Strauss & Whittall, 2006). En particulier, de nombreux composés toxiques se retrouvent dans le nectar de certaines plantes (Adler, 2000). Une explication possible est que ces composés sont transportés entre les différents tissus de la plante et se retrouvent dans le nectar, entraînant un effet négatif sur les pollinisateurs (Adler, 2000). D'autres hypothèses existent, adaptatives cette fois-ci, comme le fait qu'un nectar toxique constitue une défense contre les « voleurs de nectar », ou que ces toxines ont un rôle antimicrobien. Dans une étude récente, Adler *et al.* (2012), montre que la dépendance aux pollinisateurs est corrélée négativement à la dose de nicotine (un composé de défense contre les herbivores) chez les espèces de plante du genre *Nicotiana*. Ainsi, une espèce dont la reproduction se fait principalement par les pollinisateurs présentera un taux de nicotine faible (figure 1.2c). Les alcaloïdes présents dans les fleurs pour la défense se retrouvent aussi dans le nectar, par transport passif dans les tissus de la plante. Dans le même ordre d'idée, Kessler *et al.* (2011) ont montré que l'émission de composés volatiles suite à l'herbivorie diminue l'attractivité de la plante pour un pollinisateur. L'hypothèse faite est que le pollinisateur utilise ces composés comme le signal d'une détérioration de l'état de la plante (Kessler *et al.*, 2011).

Il est important de noter que ce compromis entre attraction des pollinisateurs et répulsion des herbivores n'existe pas pour certains traits. Chez *Hypericum calycinum*, un pigment contrôlant la couleur de la fleur dans l'ultraviolet (et attirant ainsi les pollinisateurs) est aussi un composé de défense anti-herbivorie dans les anthères et carpelles de la plante (Gronquist

*et al.*, 2001). Ainsi le même composé peut, dans certain cas, être utile pour l'attraction et la répulsion des insectes. Kessler *et al.* (2013) ont montré que les plantes du genre *Petunia* possèdent un bouquet floral complexe, comprenant de nombreux composés. Certains composés sont attractifs envers les pollinisateurs tandis que d'autres sont répulsifs envers les herbivores.

L'idée qui ressort de ces différentes études et qui a été énoncée dans différents articles est qu'il est nécessaire de prendre en compte les interactions antagonistes et mutualistes pour comprendre l'évolution des traits d'attraction et de défense (Herrera, 1996; Strauss, 1997; Herrera *et al.*, 2002; Strauss & Irwin, 2004; Strauss & Whittall, 2006; Fontaine *et al.*, 2011). Les pressions sélectives opposées des pollinisateurs et des herbivores ont un effet interactif sur la plante qu'il est nécessaire de considérer (Herrera *et al.*, 2002). En particulier, cet effet interactif pourrait expliquer la labilité des traits d'attractions et de défenses au cours de l'histoire évolutive des plantes (Agrawal & Fishbein, 2008), et l'existence d'un polymorphisme de ces traits (Irwin *et al.*, 2003; Strauss & Irwin, 2004; Strauss & Whittall, 2006). De la même façon, il est possible que ce compromis écologique entre herbivorie et mutualisme soit à l'origine de la diversification des plantes à fleurs. Différentes études expérimentales et empiriques se sont donc intéressées à ces questions et ont montré l'importance du couplage antagoniste-mutualiste (Strauss, 1997; Irwin *et al.*, 2003; Strauss & Irwin, 2004; Strauss & Whittall, 2006; Theis *et al.*, 2007; Adler *et al.*, 2012). Cependant, aucune étude théorique n'a exploré ce type de système de manière mécanistique et vérifié la possibilité de diversification des plantes selon ce compromis écologique. Ces questions sont à l'origine de deux chapitres présentés dans cette thèse. Dans le chapitre 5, nous nous intéresserons à l'évolution d'un trait d'interaction d'une plante soumise à des pressions de pollinisation et d'herbivorie. Nous verrons comment la modification des paramètres environnementaux affecte la structure et l'évolution des communautés plantes-pollinisateurs-herbivores. Dans le chapitre 6, nous nous intéresserons directement à cette notion de diversification. Si les pollinisateurs et herbivores sont à l'origine de la diversification des plantes à fleurs, comment cette diversification se

déroule-t-elle et quelle est la structure des communautés qui en émergent ?

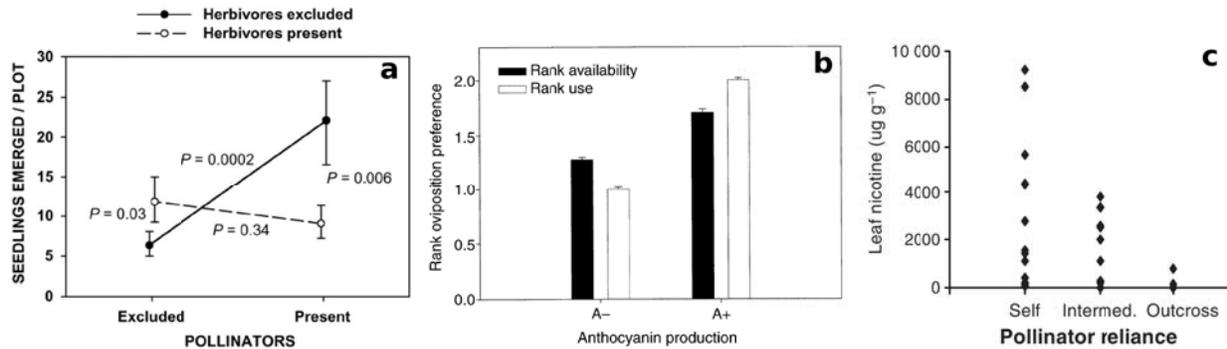


FIGURE 1.2 – Expériences montrant l’importance du couplage entre interactions antagonistes et mutualistes pour la dynamique évolutive des traits d’interactions des plantes. (a) Ce graphe montre la quantité de graines qui émergent (utilisée comme un indice de la fitness) chez *Helleborus fetidus* en fonction de la présence de pollinisateurs et d’herbivores. Les résultats montrent un effet interactif de la présence d’herbivores et de pollinisateurs sur la quantité de graines qui émergent. Tiré de Herrera *et al.*, 2002. (b) Graphe montrant la préférence d’oviposition de *Pieris rapae* sur la plante *Raphanus sativus* en fonction du morphe de couleur de cette plante. A- est le morphe préférentiellement visité par les pollinisateurs. Plus le rang d’utilisation est faible, plus le morphe est préféré par l’herbivore. Les résultats montrent que *P. rapae* utilise de manière préférentielle le morphe A-. Tiré de Irwin *et al.*, 2003. (c) Graphe montrant la quantité de nicotine, un composé de défense, dans les feuilles de différentes espèces de *Nicotiana*, en fonction de la dépendance aux pollinisateurs. Plus l’espèce est dépendante, moins elle produit de nicotine. Tiré de Adler *et al.*, 2012.

## 1.2.4 Écologie, évolution : dynamiques éco-évolutives ?

Nous avons vu que les interactions antagonistes et mutualistes peuvent être couplées au travers de deux grands types de mécanismes : des effets indirects densités-dépendants et au travers de traits impliqués dans des compromis écologiques. Ces deux mécanismes ne sont bien sûr pas exclusifs, comme c’est le cas chez les plantes à fleurs. Chacun de ces mécanismes a des conséquences pour le fonctionnement des communautés que ce soit au travers de la dynamique écologique ou de la dynamique évolutive. Ainsi, la pression de sélection sur un trait d’interaction d’une plante dépendra fortement de la densité relative de pollinisateurs et d’herbivores, de leurs taux d’interactions et de leurs efficacités respectives. Tout facteur

extérieur modifiant ces caractéristiques des populations de pollinisateurs et d’herbivores (e.g. une perturbation) modifiera la pression de sélection exercée sur le trait et donc la valeur de ce trait. En retour, une modification de ce trait affectera les interactions de pollinisation et d’herbivorie et changera les densités de pollinisateurs et d’herbivores. Ce type de phénomène où la dynamique écologique affecte la dynamique évolutive et inversement amène directement à la notion de **boucles de rétroactions éco-évolutives**. Si l’asymétrie de l’effet indirect entre interactions mutualistes et interactions antagonistes est considérée, les prédictions sur la dynamique globale (i.e. éco-évolutive) des communautés deviennent particulièrement complexes et nous avons, à l’heure actuelle, très peu d’informations sur ce sujet.

### **L’écologie et l’évolution sont concomitantes**

Différents auteurs ont récemment remis en cause l’idée selon laquelle les échelles de temps des dynamiques écologique et évolutive sont totalement dissociées (Hairston *et al.*, 2005; Pelletier *et al.*, 2009; Post & Palkovacs, 2009). L’évolution de certains traits peut être très rapide, quand les pressions de sélection associées sont fortes, ou quand la variabilité génétique associée à ces traits est grande (Hairston *et al.*, 2005). Coltman *et al.* (2003) ont étudié la taille des cornes chez une population de mouflons soumise à la chasse. Cette chasse se fait dans un but de récolte de trophées et les chasseurs sélectionnent donc les individus portant les cornes de plus longues tailles. Les auteurs ont montré que, au cours de la période de 35 ans pendant laquelle l’étude a été réalisée, la taille moyenne des cornes de mouflons dans la population a baissé de 30% environ (Coltman *et al.*, 2003). Ce résultat montre la rapidité à laquelle la valeur moyenne d’un trait peut changer au cours du temps. De plus, associé à cette diminution de la taille des cornes, les auteurs montrent aussi une diminution de la valeur reproductive des individus, ce qui peut être néfaste pour la population (Coltman *et al.*, 2003).

De la même façon, Olsen *et al.* (2004) ont étudié la taille corporelle des individus de

*Gadus morhua*, soumis à une pression de pêche importante. Ils montrent une diminution de la taille à maturité des organismes au cours des 30 années étudiées. Cette diminution de la taille à maturité s'explique par une maturation plus précoce des poissons, permettant de se reproduire le plus tôt possible et évitant ainsi la surmortalité due à la pêche. La taille à maturité des poissons est fortement corrélée à leur taux de reproduction. Les auteurs prédisent donc une diminution de ce taux de reproduction associée à la pression évolutive générée par la pêche, pouvant avoir des conséquences désastreuses pour le maintien des stocks de *Gadus morhua*.

Ces deux exemples empiriques montrent la possibilité de réponses évolutives très rapides au sein des populations naturelles et l'importance de ces réponses pour le taux de croissance des organismes. Ces dynamiques évolutives peuvent ainsi se répercuter à l'échelle des densités de populations et avoir des conséquences pour la structure des communautés (Fussmann *et al.*, 2007; Kinnison & Hairston, 2007). Ainsi, Yoshida *et al.* (2003) ont expérimentalement étudié l'évolution des algues *Chlorella vulgaris* et ont regardé l'impact de cette évolution sur la dynamique de ces microorganismes et de leurs prédateurs rotifères *Brachionus caliciflorus*. Les auteurs montrent que les cycles de densités présentés par les proies et leurs prédateurs sont différents selon que l'évolution des clones de *C. vulgaris* est possible ou non.

### **Conséquences pour la structure des communautés**

Ainsi, l'évolution des traits des organismes peut être rapide et avoir des conséquences importantes pour les dynamiques écologiques de ces derniers et des espèces avec lesquelles ils sont en interaction. Ces boucles de rétroactions éco-évolutives peuvent au final affecter la coexistence des espèces au sein des communautés (Dieckmann & Ferrière, 2004; Kinnison & Hairston, 2007; Fussmann *et al.*, 2007). Il existe peu d'études empiriques et expérimentales traitant de ces questions (i.e. comment la dynamique évolutive des organismes affecte la structure des communautés?), dû, en grande partie, à la complexité inhérente à la prise en compte simultanée des dynamiques écologiques et évolutives à l'échelle des communautés.

D'un point de vue théorique, le cadre fourni par la théorie de la dynamique adaptative, développée dans les années 90, fournit des outils efficaces et intéressants pour étudier ces dynamiques éco-évolutives (Metz *et al.*, 1992; Dieckmann & Law, 1996; Geritz *et al.*, 1998) (voir box 3). En faisant directement et explicitement le lien entre dynamique écologique et valeur adaptative des traits, la dynamique adaptative permet de décrire un ensemble de dynamiques éco-évolutives pouvant avoir lieu au sein des communautés naturelles.

Grâce à ce cadre théorique, les dynamiques éco-évolutives des interactions antagonistes et mutualistes ont pu être étudiées, mais encore une fois de manière séparée dans la majorité des cas.

L'un des premiers apports de la dynamique adaptative, qui incorpore par défaut le fait que la valeur sélective des organismes est densité-dépendante et fréquence-dépendante à la fois, a été de montrer que l'évolution n'est pas toujours optimisante. Les modèles évolutifs utilisés avant la théorie des jeux et la dynamique adaptative font l'hypothèse que la sélection est optimisante. Ainsi la valeur sélective d'un organisme est définie comme absolue et ne varie pas (i.e. le concept de paysage adaptatif définie par Fisher (1930)). Dans ce cas la sélection amène toujours vers des optimums locaux de cette valeur sélective, associés à des optimums de densité pour la population. La dynamique adaptative, en considérant que la valeur sélective est dépendante de l'environnement montre que ces optimums changent au cours de la dynamique évolutive et que la sélection ne permet pas toujours de les atteindre.

### ■ **Box 3** : La dynamique adaptative

L'évolution d'un organisme affecte ses traits et modifie la densité des autres organismes en interaction avec lui, influençant ainsi la dynamique écologique des communautés naturelles. En retour, cette modification de l'environnement affecte la dynamique évolutive, donnant naissance à des boucles de rétroactions éco-évolutives (Metz *et al.*, 1992 ; Dieckmann and Law, 1996 ; Dieckmann and Ferrière, 2004 ; Post and Palkovacs, 2009). Ainsi, la dynamique complète des organismes et communautés ne peut être totalement comprise sans prendre en compte ces influences réciproques entre écologie et évolution. La dynamique adaptative constitue un ensemble de concepts et outils permettant d'étudier ces dynamiques éco-évolutives.

**La fitness d'invasion** : La notion de fitness d'invasion a été décrite par Metz *et al.* (1992). Les échelles de temps écologique et évolutive sont supposées séparées. Ainsi, un mutant sur le trait étudié apparaît dans une population dite résidente, se trouvant à un équilibre écologique. Sa fitness est alors déterminée à partir de l'état écologique du système. La fitness d'invasion correspond au taux de croissance du mutant, qui apparaît à une densité négligeable dans l'environnement fixé par le résident, c'est-à-dire prenant en compte les densités des différentes populations résidentes à l'équilibre écologique. Une fitness positive indique que le mutant envahit la population résidente et devient le nouveau résident. Une fitness négative indique que le mutant ne peut envahir et disparaît.

**L'équation canonique** : En répétant le processus précédant (apparition d'un mutant puis invasion ou disparition), la dynamique adaptative du trait considérée prend place. Ce modèle individu-centré a été dérivé analytiquement par Dieckmann et Law (1996), au moyen d'une équation déterministe représentant la dynamique évolutive de ce trait : l'équation canonique de la dynamique adaptative.

$$\frac{ds}{dt} = C \mu \sigma^2 N^0(s) \left. \frac{\partial \omega_{N_{mut}}(s_{mut}, s)}{\partial s_{mut}} \right|_{s_{mut} \rightarrow s}$$

Cette équation représente la dynamique adaptative d'un trait phénotypique  $s$ , et peut être divisée en deux parties. Dans un premier temps, l'expression  $\mu \sigma^2 N^0(s)$  représente le potentiel évolutif de la population, c'est à dire la variabilité phénotypique totale apportée par le régime de mutation.  $\mu$  correspond au taux de mutation par individu,  $\sigma^2$  représente la variance phénotypique associée à ces mutations et  $N^0(s)$  correspond à la densité de la population résidente. La deuxième partie de l'équation correspond au gradient de fitness associé au trait  $s$ .  $\omega$  est la fitness d'invasion d'un mutant  $s_{mut}$  dans la population résidente de trait  $s$ . Le signe du gradient de fitness définit la direction de l'évolution du trait  $s$ . Un gradient de fitness positif indique que la valeur du trait va augmenter au cours de la dynamique évolutive. Un gradient négatif indique que la valeur du trait va diminuer.

**Stratégies singulières et stabilité** : À partir du gradient de fitness, il est possible d'étudier la dynamique évolutive du trait  $s$ . En effet, les équilibres évolutifs de  $s$  (appelés stratégies singulières  $s^*$ ) correspondent aux valeurs qui annulent ce gradient de fitness. En différenciant une seconde fois l'équation de la fitness, il est possible d'étudier le comportement de ces stratégies singulières. Deux critères existent en dynamique adaptative pour décrire ce comportement. Le critère d'invasibilité indique si la stratégie singulière peut être envahie ou non par un mutant ayant une valeur de trait proche. Le critère de convergence indique si le trait  $s$  va converger vers la stratégie singulière au cours de la dynamique évolutive ou au contraire s'en éloigner. À partir de ces deux critères quatre types de stratégies singulières sont possibles.

### Box 3 : suite

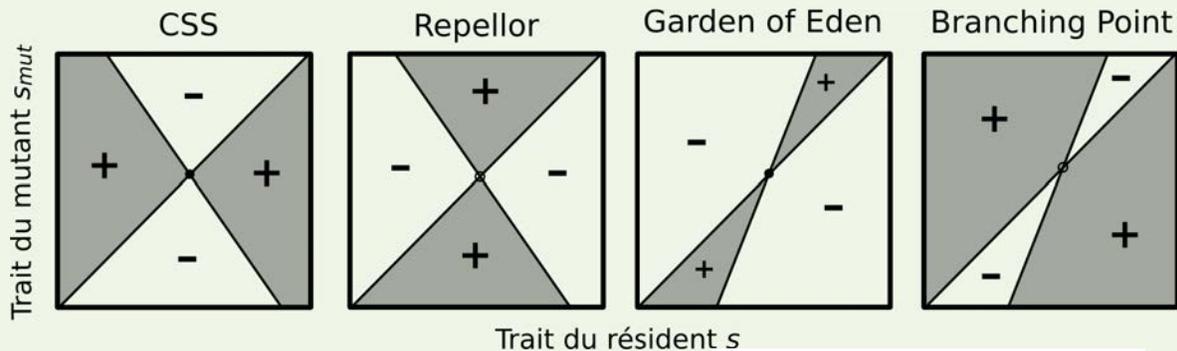
- Une Continuously Stable Strategy (CSS) est une stratégie convergente et non-invasible. Ce type de stratégies singulières correspond à un équilibre évolutif stable, où la dynamique évolutive s'arrête.

- Un repellor correspond à une stratégie invasible et non-convergente. Ces stratégies singulières sont des points instables, la valeur du trait s'éloignant de la stratégie singulière au cours de la dynamique. Dans ce cas, l'issue de la dynamique adaptative est fortement dépendante des conditions initiales, selon que le trait de l'organisme se situe d'un côté ou de l'autre du repellor.

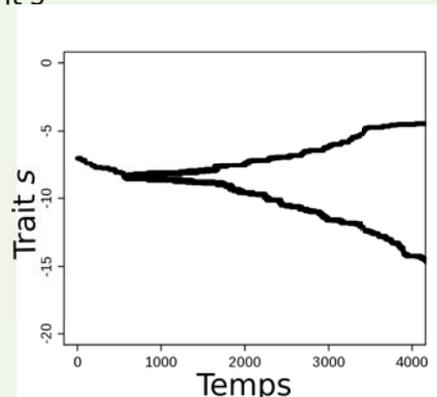
- Un Garden of Eden est une stratégie non-invasible mais qui est aussi non-convergente. Cette stratégie ne peut donc être envahie mais ne peut être atteinte au cours de la dynamique évolutive. La dépendance importante aux conditions initiales est retrouvée avec ce types de stratégies singulières

- Les Branching Points sont des stratégies singulières convergentes mais aussi invasibles. Ces points particuliers correspondent à des zones de fitness disruptives, amenant à de la diversification.

**Les Pairwise Invasibility Plots :** Les Pairwise Invasibility Plots (PIP) constituent un moyen pratique de représenter la dynamique évolutive de traits dans le cadre de la dynamique adaptative (Geritz *et al.*, 1998). Ces graphes se placent dans le plan trait du résident/trait du mutant. À chaque point, le signe de la fitness d'un mutant apparaissant dans la communauté fixé par le trait du résident est représenté. Si cette fitness est positive, le mutant envahit et devient le nouveau résident, si cette fitness est négative, le mutant n'envahit pas et le système ne change pas d'état. La diagonale correspond à une isocline nulle de la fitness : le mutant présente le même trait que le résident et possède une fitness relative nulle. Une deuxième isocline nulle de la fitness est définie par les zones de fitness positives et négatives. Le croisement de ces isoclines donne la valeur de la stratégie singulière. La disposition relative de ces isoclines donne la dynamique de la stratégie. Les graphes suivants montrent les PIP associés aux quatre types de stratégies singulières. Les zones blanches représentent des zones de fitness négatives, les zones grises des zones de fitness positives.



**Branching Point :** Un apport majeur de la dynamique adaptative a été de montrer que la prise en compte de la boucle de rétroaction éco-évolutive permet de créer les conditions nécessaires amenant à de la sélection disruptive et de générer de la diversification phénotypique (Dieckmann and Doebeli, 1999). Le graphique suivant présente une simulation de dynamique adaptative amenant à de la diversification.



Ainsi une trajectoire évolutive suivie par une population peut amener la propre densité de cette population à diminuer dans certains cas (Matsuda & Abrams, 1994; Dieckmann & Ferrière, 2004). Dans un modèle représentant deux populations en interactions, Matsuda et Abrams montrent que la prise en compte de la dynamique évolutive de la taille peut entraîner une diminution de la densité de population au cours de l'évolution (Matsuda & Abrams, 1994). Ce phénomène dit de « détérioration évolutive » est retrouvé dans le travail de Olsen *et al.* sur le poisson *Gadus morhua* où l'évolution de la vitesse de maturation des organismes entraîne une diminution de la densité de population (Olsen *et al.*, 2004). Dans certains cas, la trajectoire prise par la population peut même amener celle-ci directement à son extinction, un phénomène connu sous le nom de « suicide évolutif » (Gyllenberg & Parvinen, 2001; Dercole *et al.*, 2002). L'évolution peut donc amener une population à sa propre extinction (Webb, 2003). Cette idée montre que le paradigme selon lequel les dynamiques évolutives sauvent les populations des extinctions n'est pas toujours vérifié (Gomulkiewicz & Holt, 1995). La prise en compte de la boucle de rétroaction éco-évolutive s'ajoute donc à la théorie de l'« evolutionary rescue » en montrant que les conséquences de l'évolution peuvent être diverses sur une population (Ferrière & Legendre, 2013). Nous avons pu voir, au travers des exemples des mouflons de Coltman *et al.* (2003) et des morues de Olsen *et al.* (2004), les effets potentiellement dangereux de ces réponses évolutives pour le maintien des populations naturelles. Ainsi, l'existence de ces « extinctions darwiniennes » (Webb, 2003) indique qu'il est nécessaire de prendre en compte la dynamique évolutive des organismes lorsque des thématiques de conservation des populations naturelles sont abordées (Dieckmann & Ferrière, 2004).

L'utilisation de la dynamique adaptative a aussi montré que l'évolution, en plus d'amener une population à sa propre extinction, peut entraîner l'extinction d'autres espèces dans la communauté (Dieckmann & Ferrière, 2004). Ce phénomène a été décrit dans des modèles prédateur-proie, où l'adaptation de la proie amène le prédateur à son extinction (Dieckmann *et al.*, 1995). Ce type de dynamique se retrouve aussi dans des systèmes mutualistes

(Bronstein *et al.*, 2004). Dans un modèle étudiant la dynamique évolutive du changement de partenaire au sein d'un système mutualiste, Bronstein montre que l'évolution au sein d'interactions mutualistes peut amener à ce phénomène de « meurtre évolutif ».

Enfin pour tempérer ces résultats, la dynamique adaptative peut aussi prédire des effets positifs de l'évolution sur les communautés. Ainsi, au sein de systèmes prédateur-proie, la prise en compte de l'évolution de la proie ou du prédateur peut amener la densité de chaque compartiment à augmenter (Abrams, 2000).

Ainsi la prise en compte des dynamiques éco-évolutives peut être d'une importance capitale pour la compréhension de la dynamique globale des communautés et leur conservation (Dieckmann & Ferrière, 2004; Kinnison & Hairston, 2007). Un point particulièrement important à noter est que la prise en compte de ce type de dynamiques peut modifier l'effet des différents types d'interactions. Si les interactions antagonistes ont un effet écologique négatif sur le taux de croissance de leurs proies, elles peuvent dans certains cas avoir un effet positif sur le taux de croissance de ces proies, au travers de la dynamique évolutive (Abrams, 2000). Inversement si les interactions mutualistes ont un effet positif à court terme, elles peuvent amener à l'extinction de certaines espèces lorsque la dynamique adaptative des organismes est considérée (Bronstein *et al.*, 2004). Ces derniers résultats posent directement la question de l'importance du couplage entre interactions antagonistes et mutualistes. Si l'effet indirect écologique entre interactions mutualistes et antagonistes est asymétrique (Holland *et al.*, 2013), comment la prise en compte de la boucle de rétroaction éco-évolutive affecte-t-elle cette interaction indirecte et quelles sont les conséquences pour la structure des communautés ? Ces questions ont été abordées au travers de quelques modèles étudiant l'effet d'organismes « tricheurs » au sein de communautés mutualistes (Ferrière *et al.*, 2007; Jones *et al.*, 2009). Une diversité étonnante de phénomènes existe dans ces deux modèles. Dans certains cas, l'évolution du taux de natalité des mutualistes et des exploiters amène soit vers une « purge évolutive » des exploiters par les mutualistes ou un « suicide évolutif » des

pollinisateurs, entraînant la disparition de la communauté. De manière étonnante, lorsque l'évolution de l'investissement dans l'interaction mutualiste est considérée, la présence d'un exploitateur peut sauver les deux partenaires mutualistes d'un suicide évolutif (Ferrière *et al.*, 2007).

Il existe donc une diversité importante de dynamiques lorsque la boucle de rétroaction éco-évolutive est considérée, avec des conséquences totalement différentes pour le maintien et la conservation des communautés. Cette affirmation semble être encore plus prononcée lorsque les interactions antagonistes et mutualistes sont considérées simultanément. Cependant, les études théoriques s'intéressant à ces questions restent trop peu nombreuses et sont de plus focalisées sur un système particulier : le cas des exploitateurs dans les interactions mutualistes. Il est donc important de développer ces approches, afin de décrire les différentes dynamiques possibles et de déterminer comment ces dynamiques peuvent affecter les communautés. Ces questions seront au centre d'une majeure partie de cette thèse. Un premier chapitre permettra d'étudier l'asymétrie de l'effet indirect entre pollinisateurs et herbivores et leurs conséquences pour la dynamique écologique des communautés. L'ensemble des autres chapitres se basera sur ce premier modèle et intégrera des approches de dynamique adaptative, afin de comprendre l'impact de l'évolution au sein de ce type de communautés particulières.

### **1.3 Agriculture, pollinisation et lutte anti-ravageurs**

Les modèles utilisés au cours de cette thèse pour étudier la dynamique éco-évolutive des communautés antagonistes-mutualistes sont simples, afin d'obtenir des résultats analytiques et de pouvoir décrire de manière fine les mécanismes existant au sein de ce type de communautés. Ainsi, ces modèles sont construits afin de représenter tout type de système possédant deux types d'interactions, une interaction mutualiste et une interaction antago-

niste. Cependant, nous pensons que ces modèles sont particulièrement intéressants, replacés dans le cadre des communautés plantes-pollinisateurs-herbivores en milieu agricole. Au sein des milieux agricoles, ces communautés sont confrontées à différents types de perturbations. Différentes fonctions écosystémiques particulièrement importantes pour la production agricole (i.e. lutte anti-ravageurs et service de pollinisation) sont associées à ces communautés. La discussion des résultats de cette thèse dans un cadre agricole peut donc offrir des éléments de réflexion intéressants pour la gestion durable des milieux agricoles. Pour conclure cette introduction générale, nous allons donc replacer les thématiques théoriques précédentes au sein des problématiques liées au monde agricole.

### **1.3.1 Développement agricole, activités anthropiques et perturbations des communautés naturelles**

Depuis la fin de la seconde guerre mondiale, l'agriculture a connu une expansion importante, que ce soit en terme de surfaces utilisées pour la production agricole mais aussi en terme de productivité de ces surfaces (Tilman, 1999; Tilman *et al.*, 2002; Foley *et al.*, 2011). Cette révolution agricole a été nommée « révolution verte », et a permis une augmentation importante de la quantité de nourriture produite pour la population humaine (Tilman, 1999; Tilman *et al.*, 2002). Ainsi, la production agricole de nourriture a doublé au cours de la période 1965-2000 (Tilman, 1999). Les surfaces cultivées représentent 1,53 milliards d'hectares, tandis que les prairies utilisées dans un but agricole représentent 3,38 milliards d'hectares. Ces deux milieux couvrent aujourd'hui environ 38% des terres émergées (Foley *et al.*, 2011). Cette révolution a pu se faire grâce au développement de nouveaux outils technologiques permettant des pratiques plus efficaces, à la production de molécules facilitant la croissance et le maintien des plantes cultivées (i.e. fertilisateurs et pesticides) ainsi que par le développement de nouvelles variétés, plus efficaces en terme de productivité (Robinson & Sutherland, 2002; Evenson & Gollin, 2003). Il est important de remarquer que les milieux agricoles présentent une diversité importante à l'échelle mondiale. En effet, il existe une variété de types

de cultures et d'élevages allant des milieux agricoles dits « intensifs », où l'intervention de l'homme est poussée à son paroxysme à des milieux beaucoup plus proches des milieux naturels où l'homme n'intervient que très peu (Malézieux, 2012). La révolution verte ne s'est pas faite à la même vitesse et de la même façon entre ces différents types de systèmes agricoles.

Bien que profitable à la croissance des populations humaines, cette révolution verte a eu des conséquences importantes pour les écosystèmes et communautés naturelles, en particuliers au sein des systèmes intensifs (Matson, 1997; Tilman, 1999; Tilman *et al.*, 2001, 2002; Evenson & Gollin, 2003). Les perturbations associées à cet accroissement de la productivité agricole peuvent être classées selon trois catégories.

### **Modification de la diversité végétale**

La production agricole s'est focalisée sur les plantes les plus profitables pour les populations humaines. À l'heure actuelle, les trois principales plantes cultivées (riz, maïs et blé) représentent 45% de la production agricole mondiale (Loeuille *et al.*, 2013). De la même façon, la diversité génétique de ces cultures a largement diminué au cours de l'expansion de l'agriculture. Les processus de sélection artificielle ont amené à l'utilisation d'un nombre extrêmement restreint de variétés en agriculture intensive (Matson, 1997). Cette diminution de la diversité spécifique et génétique végétale conduit à une modification drastique des dynamiques évolutives ayant lieu au sein des communautés naturelles en milieu agricole (Matson, 1997; Denison *et al.*, 2003; Thrall *et al.*, 2011; Loeuille *et al.*, 2013).

### **Pratiques agricoles et détérioration des habitats**

L'augmentation de la productivité agricole est aussi en partie due à l'utilisation d'outils agricoles plus performants, mais aussi à la modification des paysages (Robinson & Sutherland, 2002). Ainsi, la taille des parcelles cultivées a été multipliée par 2,5 au sein de certaines régions agricoles (Robinson & Sutherland, 2002). L'utilisation d'outils technologiques plus performants a des implications fortes pour la structure des sols au sein des parcelles, en

modifiant profondément les communautés écologiques présentes dans ces sols (Robinson & Sutherland, 2002). Dans un deuxième temps, la modification de la taille et de la structure des parcelles modifient les milieux agricoles à une échelle plus large, selon deux mécanismes : la fragmentation et la destruction des habitats naturels (Tscharntke *et al.*, 2005; Fahrig *et al.*, 2011). Cette diminution du nombre d'habitats et de la distance séparant les milieux naturels à des conséquences néfastes pour le maintien des populations naturelles, telles que les populations d'oiseaux (Krebs *et al.*, 1999). De plus, cette modification du paysage affecte directement certains services écosystémiques fournis par les écosystèmes naturels et nécessaires au maintien d'une production agricole haute, tels que le service de pollinisation et le service de contrôle biologique (Bianchi *et al.*, 2006; Ricketts *et al.*, 2008). Enfin, l'aspect spatial étant particulièrement important pour la dynamique évolutive des organismes (i.e. pour le flux de gènes), ces modifications du paysage peuvent avoir des conséquences diverses sur les dynamiques éco-évolutives des communautés (Loeuille *et al.*, 2013).

### **Fertilisants, pesticides et perturbation des densités**

Les deux grands types de perturbations associées au milieu agricole qui ont été expliquées dans les paragraphes précédents ne sont pas traités au sein de ce travail de thèse. Au cours des différentes études réalisées, nous nous focaliserons sur le rôle des intrants, que ce soit l'utilisation des pesticides dans un cadre de lutte contre les ravageurs (chapitres 2, 3, 4) ou l'apport de fertilisants entraînant un enrichissement des milieux agricoles (chapitres 5) .

Au cours de la période 1965-2000, les fertilisations en azote et en phosphore ont été multipliées par 6,87 et 3,48 respectivement. La quantité de nutriments étant limitante pour de nombreux organismes, l'apport de ces ressources au sein des milieux agricoles modifie fortement les densités des différentes populations et les interactions entre organismes. De plus, la présence de ces nutriments ne se cantonne pas aux parcelles cultivées, ceux-ci se déplaçant au sein de l'environnement et se retrouvant dans des milieux dits « semi-naturels » (prai-

ries, haies, milieux aquatiques)(Kaiser, 2001). Au delà des conséquences environnementales et sanitaires créées par l'ajout de ces molécules (Kaiser, 2001; Tilman *et al.*, 2001), ces nutriments modifient profondément les flux d'énergies au sein des communautés écologiques. La prise en compte de cette perturbation se fait dans le cadre du débat autour de l'importance des effets « top-down » et « bottom-up » (Hunter & Price, 1992; Power, 1992). Selon la prépondérance de l'un ou l'autre des mécanismes et la longueur des chaînes trophiques, les conséquences pour la densité des différentes populations et pour la productivité des plantes cultivées ne sont pas du tout les mêmes. De la même façon, la modification de ces densités entraîne un changement conséquent des forces d'interaction entre organismes et par la même occasion des pressions de sélection s'exerçant sur les traits de ces organismes (Loeuille *et al.*, 2013). Dans un modèle représentant l'évolution des défenses chez une plante et des contre-défenses chez son herbivore, Loeuille et Loreau (2004) montrent que l'ajout de nutriments peut renforcer la sélection antagoniste. Ce résultat est retrouvé au sein d'autres études théoriques (Hochberg & van Baalen, 1998). Ainsi, la modification de la quantité de ressources a des conséquences importantes pour les dynamiques écologiques et évolutives des communautés naturelles et peut affecter la productivité des milieux agricoles. Les résultats précédents, centrés sur le débat « top-down » et « bottom-up », ont tous été développés dans un cadre purement trophique, les modèles et expérimentations ne prenant en compte que des interactions antagonistes. D'un point de vue agricole, l'ajout de nutriments modifie le taux de croissance des plantes et peut donc affecter le compartiment trophique (i.e. herbivorie et prédateurs de ces herbivores) mais aussi le compartiment mutualiste (i.e. les pollinisateurs). L'ajout de nutriments peut relâcher les contraintes allocatives associées à la mise en place de traits attractifs et sélectionner des plantes beaucoup plus attractives. Cependant, si ces traits attractifs influencent aussi les interactions avec les herbivores, alors il est important de déterminer comment cet ajout de nutriments peut affecter la dynamique éco-évolutive du système entier. Il est donc nécessaire de considérer cette enrichissement dans un cadre mutualiste-antagoniste et d'étudier l'influence du couplage entre les deux types d'interac-

tions pour les dynamiques éco-évolutives des communautés en milieu agricole. Ces questions sont développées au cours du chapitre 5.

Différents organismes naturels se développent au sein des milieux agricoles, aux dépens de la productivité des plantes cultivées (Gould, 1991). Tout d'abord certaines plantes, dites adventices, colonisent les cultures et entrent en compétition avec les plantes cultivées, réduisant ainsi la ressource disponible pour ces dernières (Powles & Yu, 2010). Mais différents organismes peuvent aussi consommer directement les plantes cultivées, diminuant ainsi la densité de ces plantes. C'est le cas par exemple des herbivores ravageurs (van Emden & Harrington, 2007) et des parasites des plantes cultivées (Gould, 1991). Ces observations montrent que la sélection artificielle des variétés cultivées, en se focalisant sur les traits de croissance des plantes, s'est faite au détriment des capacités compétitives et de défenses des plantes (Denison *et al.*, 2003; Loeuille *et al.*, 2013).

Face à ces ravageurs de culture au sens large, de nombreux produits ont été développés pour limiter les dégâts causés par ces organismes indésirables. L'utilisation de ces pesticides permet un gain considérable en terme de biomasse produite mais présente aussi des effets collatéraux non négligeables, pouvant nuire à la durabilité des systèmes agricoles. En effet, ces pesticides se déplacent au sein du paysage, de la même manière que les fertilisants, et peuvent donc se retrouver dans des milieux naturels (Arias-Estévez *et al.*, 2008). Ces composés peuvent aussi avoir des conséquences néfastes pour la santé humaine (van der Werf, 1996), et affectent également les dynamiques écologiques des communautés naturelles (Desneux *et al.*, 2007; Geiger *et al.*, 2010; Goulson, 2013). L'un des premiers travaux à avoir mis en avant la dangerosité des pesticides est le « printemps silencieux » de Rachel Carson (1962). Dans ce livre, Rachel Carson met en avant la nocivité des pesticides utilisés, en particulier le DDT (dichlorodiphényltrichloroéthane), pour les oiseaux insectivores. Ainsi, les insectes consommant des plantes contaminés par ces pesticides, intoxiquent leurs prédateurs oiseaux. Ceci peut entraîner une baisse de la densité de ces oiseaux et une diminution du **service éco-**

**systemique** de contrôle biologique. Depuis ce travail fondateur, de nombreuses recherches ont été effectuées sur les effets collatéraux des pesticides sur les populations naturelles que ce soit pour les pollinisateurs (Kearns *et al.*, 1998; Goulson, 2013) ou les arthropodes prédateurs (Bianchi *et al.*, 2006).

L'intensification de l'agriculture au cours du 20<sup>ème</sup> siècle a donc permis un développement important de la productivité agricole. Cependant, cette augmentation de bénéfice s'est faite en parallèle d'une augmentation des coûts écologiques et sanitaires, due aux modifications importantes des écosystèmes naturels engendrées par l'agriculture. Il existe donc actuellement un compromis en milieu agricole, entre les bénéfices actuels liés à cette intensification et la durabilité de ces milieux face aux perturbations engendrées. Cette notion est à la base du développement de **l'agroécologie** (Malézieux, 2012). Nous allons voir dans les paragraphes suivants comment ces perturbations peuvent affecter les dynamiques plantes-herbivores et plantes-pollinisateurs en milieu agricole.

### 1.3.2 Perturbations agricoles et services écosystémiques

Les communautés naturelles offrent de nombreux services écosystémiques en milieu agricole (Costanza *et al.*, 1997). Parmi ces services écosystémiques, les services de pollinisation et de contrôle biologique des ravageurs sont fortement affectés par les perturbations d'origine agricole (Kearns *et al.*, 1998; Bianchi *et al.*, 2006).

Les pollinisateurs ont un effet bénéfique sur la productivité des plantes cultivés. Ainsi, une analyse détaillée a montré que 75% des plantes les plus cultivées étaient dépendantes, à un certain degré de la pollinisation, pour leur production (Klein *et al.*, 2007). 37% de ces cultures sont très largement dépendantes de la présence d'organismes pollinisateurs, 10% ne pouvant pas être produites sans ces organismes (Klein *et al.*, 2007). À titre d'exemple, la valeur économique globale associée à la pollinisation a été évaluée à 153 milliards d'euros

pour l'année 2005 (Gallai *et al.*, 2009; Potts *et al.*, 2010). Certaines études ont montré l'importance de maintenir une densité importante de pollinisateurs mais également une diversité spécifique forte (Garibaldi *et al.*, 2013). Cependant, un nombre important de travaux ont mis en évidence l'impact négatif des perturbations d'origine agricole pour le maintien de ce service de pollinisation (Kearns *et al.*, 1998; Potts *et al.*, 2010; González-Varo *et al.*, 2013).

L'utilisation d'insecticides pour lutter contre les ravageurs de cultures, a un effet négatif sur les populations de pollinisateurs (Henry *et al.*, 2012; Goulson, 2013). L'expérience de Henry *et al.* (2012) a montré que même si ces insecticides ne sont pas directement létaux pour les pollinisateurs, ils peuvent modifier les capacités cognitives de ces derniers et limiter ainsi leur survie (Henry *et al.*, 2012). Il est à noter que, si les conséquences écologiques de l'utilisation d'insecticides pour les populations de pollinisateurs sont maintenant bien décrites, les potentiels impacts évolutifs restent peu explorés.

Dans un deuxième temps, la modification des habitats et l'augmentation de leur fragmentation par l'agriculture intensive peuvent aussi avoir un effet néfaste pour les pollinisateurs (Potts *et al.*, 2010; González-Varo *et al.*, 2013). Deux mécanismes sont à l'origine de cet effet négatif. Tout d'abord, la destruction des habitats naturels en milieu agricole entraîne une diminution importante des ressources florales pour les pollinisateurs (Potts *et al.*, 2010). Dans le même temps, la quantité d'habitats permettant aux abeilles sauvages de nicher diminue fortement. D'autre part, la fragmentation des habitats, en augmentant les distances entre les milieux contenant les ressources et les milieux contenant les lieux de nidification fragilise les populations de pollinisateurs (González-Varo *et al.*, 2013).

Le service de pollinisation constitue donc un service écosystémique indispensable à la durabilité des milieux agricoles. Cependant, les différentes perturbations générées par les pratiques agricoles intensives entraînent une fragilisation importante des populations de pollinisateurs, pouvant mettre en danger la fourniture de ce service.

Cette thèse se focalise principalement sur le service de pollinisation. Cependant, les per-

turbations néfastes pour le service de pollinisation le sont souvent de la même façon pour le contrôle biologique. Les pesticides, et en particulier les insecticides, ont un effet néfaste sur les prédateurs de cultures ou « auxiliaires de culture » (Crowder *et al.*, 2010). Ainsi, l'utilisation de ces toxiques réduit effectivement la densité de ravageurs mais aussi la densité de leurs prédateurs. Lequel de ces deux effets est le plus fort est une question qui reste incertaine actuellement. De même que pour les pollinisateurs, la réponse évolutive des auxiliaires de cultures aux pesticides est très peu connue. Ces questions seront développées dans le chapitre 4, un modèle simple de chaîne trophique soumise à l'utilisation de pesticides étant développée.

D'autre part, de la même façon que pour les pollinisateurs, la destruction des habitats diminue la quantité de milieux disponibles pour les auxiliaires de cultures tandis que la fragmentation augmente les distances de déplacement nécessaires, que ce soit des déplacements de dispersion ou de recherche alimentaire (Bianchi *et al.*, 2006).

Ainsi, les perturbations associées à l'agriculture mettent en danger la durabilité des services de pollinisation et de contrôle biologique fournis par les milieux agricoles. Si les conséquences écologiques de ces perturbations ont maintenant fait l'objet d'un nombre important d'étude, nous n'avons que très peu d'informations sur l'aspect évolutif de ces questions (Denison *et al.*, 2003; Thrall *et al.*, 2011; Loeuille *et al.*, 2013).

### 1.3.3 Pesticides et évolution des ravageurs

Les herbivores ravageurs de cultures entraînent des pertes de rendement considérables (Oerke, 2005). Pour limiter ces dégâts, la réponse principale est l'utilisation d'insecticides. Au delà des effets néfastes de ceux-ci pour d'autres organismes, leur utilisation pose différents problèmes d'ordre évolutif. Ainsi, la mise en place de résistance chez de nombreux insectes ravageurs de cultures a été observée (Georghiou, 1986; Mallet, 1989; Gould, 1991; REX Consortium, 2013). Celles-ci apparaissent en général très rapidement, après l'utilisa-

tion des nouveaux types d'insecticides, parfois en quelques générations seulement (Hare, 1990; Carrière *et al.*, 2010; REX Consortium, 2013). Face à l'émergence de ces résistances, différentes études ont cherché à comprendre comment empêcher leur mise en place et limiter leur propagation au sein des populations de ravageurs (REX Consortium, 2013). Plusieurs stratégies ont pu ainsi être proposées. L'utilisation de refuges, en particulier, a été largement discutée. La résistance aux pesticides entraînant un coût en terme de valeur sélective pour les ravageurs (Carrière *et al.*, 1994; Bourguet *et al.*, 2004; Gassmann *et al.*, 2009; Carrière *et al.*, 2010), la présence de milieux non soumis à l'utilisation d'insecticides, permet aux insectes non-résistants de se développer, et retarde donc la mise en place de résistance à l'échelle de la méta-population (Carrière *et al.*, 2010; REX Consortium, 2013).

Bien que très intéressantes, d'un point de vue lutte anti-ravageurs, ces études ne résolvent pas les problèmes liés aux insecticides, comme la fragilisation des populations de pollinisateurs. De plus, la mise en place de résistances affecte la valeur sélective des organismes (Carrière *et al.*, 1994) et donc le taux de croissance des populations de ravageurs, et peut donc avoir des effets éco-évolutifs à l'échelle de la communauté. À ce jour, les aspects communauté et dynamique éco-évolutive dans le cadre de l'utilisation des insecticides ont été très peu étudiés (Loeuille *et al.*, 2013).

### 1.3.4 Des fonctions couplées ?

La lutte anti-ravageurs et le service de pollinisation constituent donc deux processus importants en milieu agricole, pour le maintien d'une productivité suffisante des plantes cultivées. Si le service de pollinisation a principalement été étudié d'un point de vue communauté, en considérant seulement des dynamiques écologiques, les questions liées à la lutte anti-ravageurs se sont principalement placées à une échelle populationnelle. Comme nous l'avons vu au cours des précédents paragraphes, nous pouvons nous attendre à un couplage entre ces deux processus. Les herbivores et les pollinisateurs interagissant avec les mêmes plantes, il est possible de prédire un impact de chaque groupe sur l'autre, que ce soit par

des effets densités-dépendants, ou au travers des traits de la plante (Fontaine *et al.*, 2011). Récemment, Lundin *et al.* (2013) ont étudié l'effet simultané du contrôle des ravageurs et du service de pollinisation pour la quantité de graines produites par la plante *Trifolium pratense*. En manipulant la quantité de pollinisateurs et d'herbivores présents sur les plantes, ils ont montré qu'un contrôle efficace des ravageurs et le maintien d'un niveau important de pollinisation a un effet interactif positif sur la quantité de graines produites. Ces deux mesures agissent donc de manière non additive sur la productivité de plantes (Lundin *et al.*, 2013). Un des mécanismes invoqué pour expliquer ce résultat correspond au fait que la présence de dommages dus aux herbivores, diminue l'attractivité des plantes vis-à-vis des pollinisateurs (Strauss, 1997; Strauss & Irwin, 2004).

Ces premiers résultats sur le couplage entre différentes fonctions au sein des écosystèmes agricoles montrent l'importance de la prise en compte simultanée des différents types d'interactions pour la compréhension et la gestion des milieux agricoles.

## 1.4 Problématique et chapitres de la thèse

Nous avons vu, au cours de cette introduction, que les interactions antagonistes et mutualistes ne sont pas indépendantes au sein des communautés naturelles. En effet, que ce soit par des mécanismes densité-dépendants ou trait-dépendants, les deux types d'interactions ont lieu au sein des mêmes communautés et ont une influence réciproque. Ce couplage peut avoir des conséquences, tant au niveau de la dynamique écologique des communautés que de leur dynamique évolutive. Peu d'études se sont intéressées à cette caractéristique des communautés naturelles et il est nécessaire de comprendre la relation entre les deux types d'interactions dans un but de conservation et de gestion des systèmes naturels.

Bien que cette thématique soit générale en écologie des communautés, elle a une importance particulière dans le cadre du milieu agricole. En effet, un exemple particulièrement fréquent des systèmes antagonistes-mutualistes correspond aux communautés plantes-

pollinisateurs-herbivores. Ces communautés étant à la base du service de pollinisation et de la lutte anti-ravageurs, la compréhension et la description de la relation entre interactions antagonistes et mutualistes sont primordiales dans une optique de gestion des milieux agricoles et de développement de l'agroécologie.

Cette thèse s'intéresse à ces différentes thématiques : comprendre les conséquences du couplage entre interactions antagonistes et mutualistes pour les dynamiques écologiques et évolutives des communautés et discuter des implications de ce couplage au sein d'une perspective agricole. La suite de ce travail de thèse est composée de cinq chapitres, permettant de répondre selon différentes approches à cette problématique.

Dans une première partie, comprenant les trois premiers chapitres, nous nous intéressons au couplage entre les deux types d'interactions en mettant en avant le rôle des effets densité-dépendants. Nous décrirons comment la relation entre différent types d'interactions affecte les dynamiques écologique et évolutive des communautés naturelles. Le premier chapitre permet de mettre en évidence comment une perturbation affecte la dynamique écologique d'une communauté, au travers de l'effet asymétrique (+; -) entre interactions antagonistes et mutualistes. Le deuxième chapitre ajoute une dimension évolutive à ces questions, en prenant en compte l'adaptation des pollinisateurs et herbivores à la perturbation. Les résultats de ces deux chapitres seront discutés dans une optique agricole, la perturbation extrinsèque pouvant être considérée comme l'utilisation d'insecticides. Le troisième chapitre de cette partie est un travail de revue, qui intègre les résultats précédents au sein d'une thématique plus large : quelles sont les conséquences de l'utilisation de pesticides pour la dynamique éco-évolutive des communautés en milieu agricole ?

La deuxième partie de cette thèse est composée de deux chapitres. Au sein de ces travaux, nous nous intéressons à la relation entre interactions antagonistes et mutualistes quand des traits phénotypiques lient les deux types d'interactions. Encore une fois, une communauté plante-pollinisateur-herbivore est considérée. Au cours du premier chapitre, nous fixons un

trait phénotypique de la plante qui influence à la fois les interactions avec les herbivores et les interactions avec les pollinisateurs. La dynamique évolutive de ce trait en fonction de la structure de la communauté est analysée. Ce chapitre montrant que la prise en compte du compromis entre pollinisation et herbivorie permet d'aboutir à une diversification phénotypique des plantes à fleurs, le dernier chapitre s'intéresse aux conditions d'émergence évolutive de réseaux d'interactions basés sur ce trait phénotypique des plantes et les traits d'interactions des pollinisateurs et herbivores.

# Première partie

## Antagonisme, mutualisme et effets densité-dépendants

## Chapitre 2

# Perturbations par les insecticides et effets indirects entre pollinisateurs et herbivores

*Hail, Hydra! Cut off a limb, and two more shall take its place!*

Stan Lee and Jack Kirby, 1965. *Marvel's Strange Tales* 135

# Introduction

Ce premier chapitre sert de point de départ pour l'ensemble des questions explorées au cours de ce travail de thèse. Le but est de construire et d'étudier un modèle simple de communauté, prenant en compte le couplage entre interactions antagonistes et mutualistes, et d'analyser l'effet d'une perturbation extrinsèque sur les relations entre les différents types d'interactions. Un module simple, comprenant une espèce de plantes, une espèce de pollinisateurs et une espèce d'herbivores, est étudié. Les deux interacteurs de la plante sont confrontés à une perturbation extrinsèque qui augmente leur taux de mortalité. Ici, nous nous intéressons au rôle de cette perturbation pour la dynamique écologique de ce module. Les sensibilités relatives des deux interacteurs à cette perturbation sont modifiées et les conséquences en terme de densité des trois populations, de composition de la communauté et de stabilité de cette communauté sont analysées. Nous montrons que la présence du pollinisateur, lorsqu'il est peu affecté par la perturbation, permet le maintien de l'herbivore sur une plus large gamme de perturbation. De plus, nos résultats mettent en évidence un effet stabilisateur de l'interaction mutualiste sur les dynamiques cycliques de la plante et de l'herbivore. Ce premier modèle sert de base pour les différents chapitres de la thèse et l'analyse mécanistique de ce module est nécessaire pour la compréhension des chapitres suivants.

Bien que le modèle soit construit de manière simple, dans un but analytique, les résultats sont discutés dans une perspective agricole. En effet, cette perturbation extrinsèque peut représenter l'utilisation d'insecticides au sein des cultures, qui affecte à la fois les pollinisateurs et les herbivores des plantes. Ainsi, ces résultats peuvent ouvrir des perspectives de réflexions nouvelles sur la gestion du service de pollinisation en milieu agricole et la lutte contre les ravageurs.

Ce premier chapitre a fait l'objet d'une publication, parue dans *Journal of Theoretical Biology* en 2014.



# Dynamics of coupled mutualistic and antagonistic interactions, and their implications for ecosystem management

E. Georgelin\*, N. Loeuille

Laboratoire EcoEvo, UMR 7625 (UPMC-CNRS), 7 quai St Bernard, 75005 Paris, France

## HIGHLIGHTS

- Antagonistic and mutualistic interactions coexist in natural communities.
- We study their interplay in face of a press perturbation.
- Indirect effects lead to a variety of density responses to perturbation.
- Mutualistic interactions increase the maintenance of the community.
- The results can help to manage pest control and pollination service.

## ARTICLE INFO

### Article history:

Received 1 October 2013  
 Received in revised form  
 4 December 2013  
 Accepted 12 December 2013  
 Available online 22 December 2013

### Keywords:

Press perturbation  
 Indirect effects  
 Resilience  
 Cyclic dynamics  
 Ecosystem services

## ABSTRACT

Understanding the interplay of antagonistic and mutualistic interactions is an important challenge for predicting the fate of ecological communities. So far, studies of propagation of disturbances have focused on a single interaction type (antagonistic or mutualistic), leaving out part of the natural diversity. We develop a model that describes the dynamics of a plant species interacting with one antagonistic (e.g. an herbivore) and one mutualistic (e.g. a pollinator) species confronted to a perturbation to assess how each interaction type will affect the other. We analyze the effect of additional mortality as a press perturbation acting on the plant's partners. We study how the intensity of the disturbance and the relative sensitivities of partner species determine community structure, as well as extinction orders. We show that due to indirect effects between the two types of interactions, additional mortality on both pollinators and herbivores can either decrease or increase their densities. The presence of pollinators can stabilize the antagonistic interaction by preventing cyclic dynamics in the plant–herbivore system. We propose explanatory mechanisms based on indirect effects and discuss the implications of our results for the conservation of interactions and communities. Our results suggest that, in agricultural landscapes, direct effects of insecticides on herbivore densities can be fully offset by indirect effects mediated through pollinators. The loss of pollinators, due to insecticide use, can also destabilize the dynamics of insect herbivores.

© 2013 Elsevier Ltd. All rights reserved.

## 1. Introduction

In nature, many types of interactions shape communities (Begon et al., 2006), producing complex systems that Darwin called “Entangled Banks” (Darwin, 1859). These interactions partly regulate the abundance and dynamics of species, affecting network structure, community dynamics and ecosystem functioning (Hooper et al., 2005; Ings et al., 2009). Most conceptual and theoretical studies have been based on a single interaction type, most usually predation or competition (Fontaine et al., 2011). Such a simplification has allowed the investigation of important determinants of predator–prey dynamics and food web structure (McCann et al., 1998; Loeuille

and Loreau, 2005; Thébault and Fontaine, 2010). Works on mutualistic interactions in isolation have also been undertaken, though this development is more recent (Holland et al., 2002; Bascompte and Jordano, 2007).

Considering interaction types in isolation is adequate, as long as it is possible to simply add their effects. However, several observations indicate that these effects are strongly interactive and so, simple addition is not appropriate. First, some species with complex life cycles will move from one interaction type to one another. The two interaction types are then linked via phenology (e.g. lepidopterans). Second, a given interaction between the same two species can be antagonistic or mutualistic depending on the ecological and evolutionary conditions (Thompson, 1998; Thompson and Cunningham, 2002). Last, most, if not all species are involved in mutualistic and antagonistic interactions simultaneously. In plant–pollinator–herbivore communities, for example, the mutualistic (e.g. pollinators) and antagonistic (e.g. herbivore) compartments are

\* Corresponding author. Tel.: +33 1 44 27 58 61.

E-mail addresses: [ewen.georgelin@snv.jussieu.fr](mailto:ewen.georgelin@snv.jussieu.fr) (E. Georgelin), [nicolas.loeuille@snv.jussieu.fr](mailto:nicolas.loeuille@snv.jussieu.fr) (N. Loeuille).

coupled through plants, whose densities affect both functional groups (Herrera et al., 2002).

Consequences of indirect effects for species densities and community persistence have already been analyzed, but, until recently, only in a trophic perspective (Yodzis, 1988; Stouffer and Bascompte, 2010; Stouffer et al., 2012). The accumulation of these indirect effects in food webs can lead to a lack of prediction on the community response to perturbation (Yodzis, 1988). Furthermore, these indirect effects also cause unexpected density variations in predator–prey dynamics (Abrams and Matsuda, 2005). While some models describe the dynamics of mutualistic–antagonistic communities (Ringel et al., 1996; Jang, 2002; Bronstein et al., 2003; Melián et al., 2009; Loeuille, 2010; Mougi and Kondoh, 2012; Wang et al., 2012; Holland et al., 2013), none focus on the propagation of disturbances within such systems. Here, we explicitly study this aspect. We believe that the investigation of disturbance effects requires the joint consideration of mutualistic and antagonistic interactions for three reasons: (i) strong asymmetries exist between the structures of mutualistic and antagonistic networks, which affect the propagation of indirect effects within the complete community (Fontaine et al., 2011). (ii) the nature (positive or negative) of indirect effects is largely modified when accounting for multiple interaction types (Holland et al., 2013). (iii) such systems combine positive (mutualism) and negative (antagonism) feedbacks, which critically affect resilience analysis. We focus here on the last two aspects.

Understanding such an interplay is particularly important for managing communities under environmental changes (Fontaine et al., 2011). The same perturbation may simultaneously affect antagonistic and mutualistic species (Rohr et al., 2006). For example, plant–pollinator–herbivore communities are confronted to insecticides in agricultural landscapes (Kearns et al., 1998). Exact dynamical consequences depend both on the quantity of product involved and on the relative sensitivities of the different species. Complex indirect effects can occur and outweigh the direct response of species to such perturbations (Yodzis, 1988; Wootton, 1994; Fontaine et al., 2011).

To understand the implications of merging two types of interactions, we build a simple plant–pollinator–herbivore community model, in which pollinators and herbivores are confronted to a change in mortality rates. This change is due to a sustained modification of environmental conditions, which leads the system to a new state. Hence, our perturbation is best-viewed as a press perturbation (Bender et al., 1984). For the sake of simplicity, we will thereafter use “perturbation” to refer to this press perturbation.

We choose this system because the plant-mediated link between herbivores and pollinators is empirically grounded (Herrera et al., 2002; Strauss and Irwin, 2004), but the dynamical consequences of such a coupling under perturbation remain poorly understood. Because pollinators have a positive direct effect on plant density and a positive indirect effect on herbivore density (Holland et al., 2013), our working hypothesis is that the presence of pollinators will help herbivores in the context of an increase in mortality, for instance due to insecticides.

The perturbation is described by varying two components: the intensity of the perturbation that exerts extra mortality on both pollinators and herbivores, and the sensitivity of pollinators to perturbation relative to the sensitivity of herbivores. We tackle the three following issues:

- (1) When increasing insecticide use, how does the extinction order (mutualist or antagonist first) depend on relative sensitivities?
- (2) How do the densities of plants, pollinators and herbivores vary along the two gradients (perturbation intensity and sensitivity of pollinators)?

- (3) How resilient is the community (equilibrium resilience sensu McCann, 2000) under this kind of press perturbation?

We discuss our results in the context of insecticide use in agricultural landscapes. Our main results suggest that the presence of pollinators can buffer the effects of insecticide use on herbivores. The interplay between the two interaction types can even lead to an increase in densities with additional mortality. However, a low sensitivity of pollinators to insecticides is critical for the maintenance of the community. When pollinators disappear, the system can lose its stability (i.e. apparition of cyclic dynamics). Hence, the presence of pollinators in agricultural landscapes, in addition to the well-studied pollination service, can help to stabilize the dynamics of communities, including a stabilization of pest populations.

## 2. Model and methods

### 2.1. Model and hypotheses

We build a model based on previous approaches of plant–herbivore and plant–pollinator interactions (Holland et al., 2002; Thébaud and Fontaine, 2010). We assume that mutualism is facultative for plants, whose positive intrinsic growth rate is  $r_p$  in the absence of pollination. Therefore, our animal-pollinated plant species is not entirely dependent on the modeled pollinator for reproduction, but could be pollinated by wind, by pollinator species other than the one we model, or reproduce asexually (Klein et al., 2007). Similarly, we assume that mutualism is facultative for pollinators. They have a positive intrinsic growth rate  $r_m$  independent of plant density. Conversely, we assume that herbivores are dependent on the presence of plants. Their density declines at a constant rate  $d_h$  in the absence of plants. This asymmetry between mutualists and antagonists is justified by several observations. Pollinators are often more generalist than herbivores (Fontaine et al., 2009), hence we assume that the pollinators can find other resources (other species of plants, for example) if the modeled plant species is absent. Insect herbivores, on the other hand, are often fairly specialized (Futuyma and Agrawal, 2009), especially agricultural pests (Bernays and Graham, 1988). Plant and pollinator densities are limited by a carrying capacity ( $K_p$  and  $K_m$  respectively) in the absence of the mutualistic partner. We describe interspecific direct interactions using Holling type II functional responses (Holling, 1959). Perturbation is described using two parameters. A first parameter  $l$  is directly linked to the intensity of the perturbation that entails extra mortality on pollinators and on herbivores. A second parameter  $s$  depicts the sensitivity of pollinators relative to the mortality experienced by herbivores. The model accounting for all these hypotheses is described by the following set of equations:

$$\begin{aligned} \frac{1}{P} \frac{dP}{dt} &= r_p \left(1 - \frac{P}{K_p}\right) + k_p \left(\frac{a_m M}{1 + a_m h_m P}\right) - \left(\frac{a_h H}{1 + a_h h_h P}\right) \\ \frac{1}{H} \frac{dH}{dt} &= k_h \left(\frac{a_n P}{1 + a_h h_h P}\right) - d_h - l \\ \frac{1}{M} \frac{dM}{dt} &= r_m \left(1 - \frac{M}{K_m}\right) + k_m \left(\frac{a_m P}{1 + a_m h_m P}\right) - l s \end{aligned} \quad (1)$$

Descriptions and dimensions of variables and parameters are given in Table 1.

When pollinators are extinct, the remaining plant–herbivore model corresponds to the Rosenzweig–MacArthur model (Rosenzweig and MacArthur, 1963; Rosenzweig, 1971). This model was selected for its analytical solutions and dynamics are well-known (see Appendix A). The plant–herbivore subpart of the model has a coexistence equilibrium that is stable below a threshold carrying capacity of plants, or equivalently, when herbivore

**Table 1**  
Definitions and dimensions of variables and parameters.

| Variable/parameter | Description (dimension)   |
|--------------------|---|
| $P$                | Plant density (ind m <sup>-2</sup> )  |
| $M$                | Pollinator density (ind m <sup>-2</sup> )                                       |
| $H$                | Herbivore density (ind m <sup>-2</sup> )  |
| $r_p$              | Plant intrinsic growth rate (t <sup>-1</sup> )                                  |
| $r_m$              | Pollinator intrinsic growth rate (t <sup>-1</sup> )                             |
| $K_p$              | Plant carrying capacity (ind m <sup>-2</sup> )                                  |
| $K_m$              | Pollinator carrying capacity (ind m <sup>-2</sup> )                             |
| $a_m$              | Pollination rate (ind <sup>-1</sup> m <sup>2</sup> t <sup>-1</sup> )            |
| $a_h$              | Plant–herbivore attack rate (ind <sup>-1</sup> m <sup>2</sup> t <sup>-1</sup> ) |
| $h_m$              | Pollinator handling time (t)  |
| $h_h$              | Herbivore handling time (t)   |
| $k_m$              | Conversion efficiency of energy by pollinators (dimensionless)                  |
| $k_h$              | Conversion efficiency of energy by herbivores (dimensionless)                   |
| $k_p$              | Conversion efficiency of pollination by plants (dimensionless)                  |
| $d_h$              | Herbivore intrinsic death rate (t <sup>-1</sup> )                               |
| $l$                | Mortality due to perturbation (t <sup>-1</sup> )                                |
| $s$                | Pollinator sensitivity to perturbation relative to herbivore (dimensionless)    |

mortality is high (Rip and McCann, 2011). Otherwise, plant and herbivore densities display cyclic dynamics.

## 2.2. Analytical investigations

Analytical solutions of the complete model are first checked to ensure that a positive equilibrium of coexistence exists. The extinction limits of pollinators and of herbivores with respect to perturbation intensity  $l$  and pollinator sensitivity  $s$  are computed analytically. Similarly, the variations of the equilibrium densities regarding changes in the press perturbation parameters,  $l$  and  $s$ , are computed analytically. This analytical work is illustrated by simulations run in C++ using the gsl library. For numerical integration, we use a Runge–Kutta method of order 4, during 10,000 time steps, with an adaptive step size that maintains numerical errors inferior to  $1 \times 10^{-6}$ .

When the system reaches a stable state (i.e. no cyclic dynamics), we assess its resilience out of the Jacobian matrix. The resilience is measured by

$$\tau \sim \frac{1}{-Re(\lambda_1)} \quad (2)$$

where  $\lambda_1$  corresponds to the dominant eigenvalue of the community matrix and the opposite of its real part represents the return rate to equilibrium after a small disturbance in densities (Pimm and Lawton, 1977). Return time is then proportional to the inverse of the return rate. Higher values of  $\tau$  depict a longer return time to equilibrium, hence a lower resilience of the system (Loeuille, 2010).

## 2.3. Numerical investigations

Because the model is simple, many results can be obtained analytically. This allows a complete understanding of the model behavior without requiring any a priori assignment of parameter values, thereby giving a full appreciation of the possible outcomes of the model. However, stability conditions are not tractable analytically when all species coexist. Similarly, when species densities exhibit cyclic behaviors, qualitative analysis of equilibrium sensitivity is no longer sufficient to uncover the impact of disturbances. In such instances, we undertake extensive numerical simulations to understand the model behavior. In addition to Figs. 1–3, we performed 200,000 community simulations with varying parameters  $K_p$ ,  $K_m$ ,  $r_p$ ,  $r_m$  and  $d_h$ . We choose 4 different values for each of these parameters, the ones chosen in the Fig. 1(A) and 3 values arbitrarily chosen around

these first values. We run simulations for a large range of perturbation intensity and sensitivity of pollinators (10,000 combinations for each of the four values of the 5 parameters). Values for  $K_p$  and  $K_m$  are 25, 50, 75 and 100. Values for  $r_p$  and  $r_m$  are 0.5, 1, 2, 3. Values for  $d_h$  are 1.5, 2.5, 3.5, 4.5. This sensitivity analysis confirms that our qualitative results are robust. All qualitative outcomes discussed in the paper are robust to such changes in parameter sets. This robustness analysis and related figures are detailed in Appendix B.

## 3. Results

The plant–pollinator–herbivore community model has 8 equilibrium points, detailed in the Appendix A (see Supplemental Information). When one of the two insects cannot survive, our community reduces to plant–herbivore or plant–pollinator subsystems.

### 3.1. The plant–herbivore community

When pollinators are extinct, the remaining plant–herbivore subsystem is modelled by the well-known Rozensweig–MacArthur model. The plant–herbivore system exists as long as  $l < -d_h + a_h k_h K_p / (1 + a_h k_h K_p)$ . Above this value, the perturbation is too high for herbivores to persist. When  $l$  is low (i.e. below  $-d_h + k_p(a_h h_h K_p - 1) / h_h(a_h h_h K_p + 1)$ ), plant and herbivore densities display cyclic dynamics. Between these two values, stable plant–herbivore coexistence is possible (see Appendix A for more details and graphics).

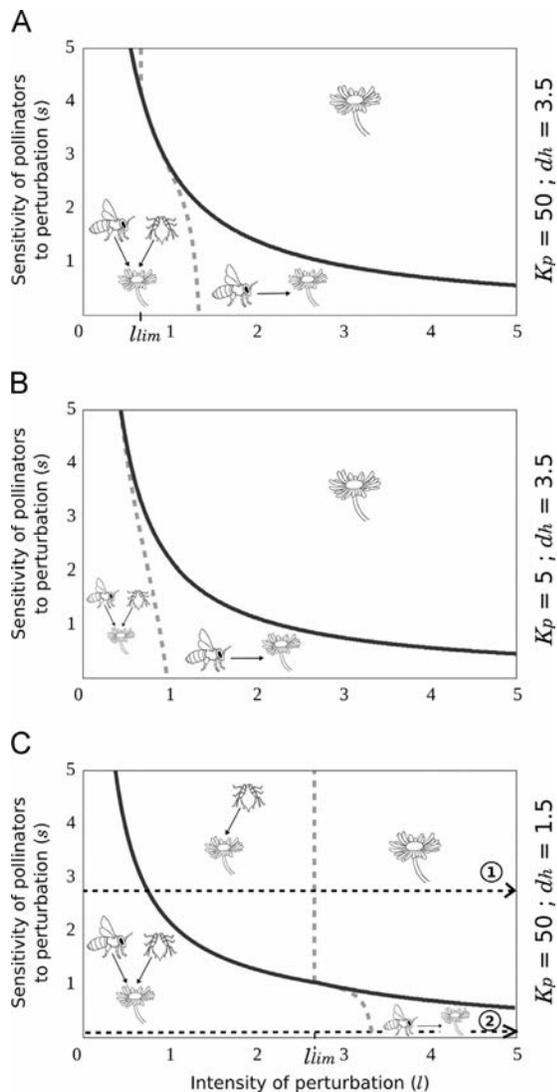
### 3.2. The plant–pollinator community

When herbivores are extinct, the system consists of plants and their mutualists. The analytical study of this system is complex, but analytical approximations and numerical resolutions suggest that plant and pollinator densities decrease when perturbation intensity increases, until a limit value in  $l$ , where pollinators disappear (see Appendix A for details and graphics).

### 3.3. The plant–pollinator–herbivore community

When the three species coexist, the equilibrium can be written as

$$P^* = \frac{d_h + l}{a_h(k_h - h_h(d_h + l))}$$



**Fig. 1.** Extinction limits for pollinators (continuous lines) and herbivores (dashed lines) with respect to intensity of perturbation  $l$  and sensitivity of pollinator  $s$ .  $l_{lim}$  values at which extinction order is reversed are indicated in the x-axis. In each of the three panels, the community composition is shown. Plant carrying capacity ( $K_p$ ) and herbivore mortality ( $d_h$ ) are different in each graph. (A)  $K_p=50$  and  $d_h=3.5$ . (B) Carrying capacity of plant is reduced,  $K_p=5$  and  $d_h=3.5$ . (C) Herbivore mortality is lowered,  $K_p=50$  and  $d_h=1.5$ . In this panel, arrow (1) illustrates a case where pollinators are the first to go extinct with increasing  $l$ , whereas arrow (2) shows where herbivores disappear first. Parameters values are  $r_p=0.5$ ,  $r_m=0.5$ ,  $K_m=50$ ,  $a_m=1$ ,  $a_h=1$ ,  $h_m=0.2$ ,  $h_h=0.1$ ,  $k_m=0.5$ ,  $k_h=0.5$ ,  $k_p=0.5$ .

$$M^* = \frac{K_m(r_m - ls + a_m P^*(k_m + h_m(r_m - ls)))}{r_m + a_m h_m P^* r_m}$$

$$H^* = \frac{(1 + a_h h_h P^*)((K_p - P^*)(1 + a_m h_m P^*)r_m + a_m K_p M^* k_p)}{a_h K_p (1 + a_m h_m P^*)} \quad (3)$$

In the next section we study when this coexistence equilibrium becomes infeasible (i.e. when one of the three density equations becomes negative). At least one species then disappears. Note however that, while positive densities are necessary conditions for coexistence, they may not be sufficient. The system can for instance exhibit bistability, or the equilibrium may be locally, but not globally stable. Furthermore, the conditions of local stability we computed based on Routh–Hurwitz criteria are not tractable. Conditions of global stability can be analyzed using

permanence criteria (Hofbauer et al., 2008), but their full determination is a work in itself that goes beyond the scope of the present article. Also, we note that in all simulations we made, we never observed bistable situations or unbounded changes in densities. We however observed situations under which the coexistence equilibrium has positive densities, but is unstable, so that trajectories converge toward a limit cycle. Such cyclic dynamics increase the vulnerability of the system, when low populations are reached, vulnerable to demographic stochasticity. Existence of cycles is always checked numerically for any of the situations described below.

### 3.3.1. Order of extinction

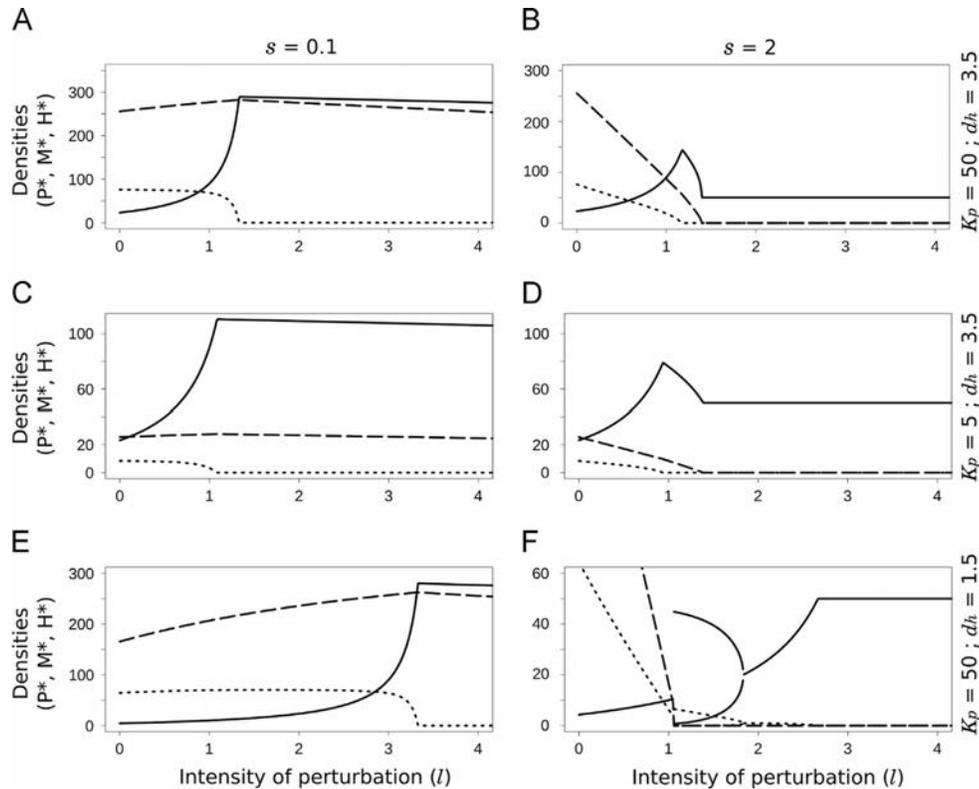
By solving pollinator and herbivore equilibrium equations (Eq. (3)) to zero, limits of extinction with respect to  $l$  and  $s$  can be found (see Appendix A for full expressions). There is a limit value  $l_{lim}$  of perturbation intensity at which the extinction order (pollinators or herbivores first) changes. This value can be computed using the difference between pollinator and herbivore limits of extinction, and its expression is  $l_{lim} = -d_h + a_h k_h K_p / (1 + a_h k_h K_p)$ . Corresponding to  $l_{lim}$ , there is a  $s_{lim}$  that cannot be computed analytically but that can be found graphically. Fig. 1 displays these limits and the behavior of the system depending on how the press perturbation is implemented, for three different sets of parameters. Depending on  $s$ , the first species to go extinct with increasing  $l$  varies. In Fig. 1(C), for instance, the two arrows show two distinct extinction orders. When  $s$  is relatively high (superior to  $s_{lim}$ ), pollinators are the first to go extinct when  $l$  increases. When  $s$  is relatively low (inferior to  $s_{lim}$ ), herbivores are the first to go extinct when  $l$  increases. The equilibrium moves to another steady-state where only plants and pollinators persist. We note that the limit we uncover is only dependent on the plant carrying capacity and on the herbivore dynamical parameters, so that the extinction order in the system is purely determined from the trophic subpart of the system.

### 3.3.2. Density responses to changes in $s$ and $l$

When the coexistence equilibrium is stable, we further analyze the implications of perturbation by computing variations in population sizes of the three species. Density responses to changes in  $s$  and  $l$  at the coexistence equilibrium (Eq. (3)) are computed by differentiating equilibrium equations (3) with respect to  $s$  and  $l$  for plants, pollinators and herbivores. The signs of derivatives are obtained analytically (see Table 2 and Appendix A). The analytical solution for the change in herbivore density with perturbation intensity  $l$  does not allow a tractable condition regarding the sign of the derivative. However, numerical simulations suggest that herbivore density can either increase or decrease when  $l$  increases.

We find different responses to changes in  $s$  and  $l$  for each species. An increase in sensitivity  $s$  of pollinators has a negative impact on both pollinator and herbivore populations (Appendix A, Table A1). When  $s$  increases, pollinators are facing a higher mortality. The efficiency of pollination is reduced, leading to a decrease in plant growth and herbivore density. Plant equilibrium density is not affected by an increase in pollinator sensitivity, as it is only constrained by herbivore parameters at the coexistence equilibrium (Eq. (3)). For the same reason, when intensity of perturbation  $l$  increases, it generates a positive effect on plant density, due to a drop in herbivory intensity.

The responses of pollinator and herbivore densities to an increase in perturbation intensity  $l$  involve an interplay between direct and indirect effects whose superposition may lead to overall positive or negative effects (Appendix A, Table A1). To illustrate this, we generate bifurcation diagrams with respect to  $l$ , for two values of pollinator sensitivity  $s$  (Fig. 2). Parameter sets mirror



**Fig. 2.** Bifurcation diagrams showing plant (continuous lines), pollinator (long-dashed lines) and herbivore (dashed lines) densities depending on  $l$ , for each of the three previous sets of parameters (Fig. 1) and for two levels of pollinator sensitivity  $s$ . Panels (A), (C) and (E) represent density variations when pollinator sensitivity is low while panels (B), (D) and (F) illustrate high sensitivity scenarios. In panel (F), when pollinators become extinct, plants and herbivores show cyclic dynamics. Maxima and minima of the densities are then plotted to display the amplitude of oscillations. For each panel, constant parameters are the following:  $r_p = 0.5$ ,  $r_m = 0.5$ ,  $K_m = 50$ ,  $a_m = 1$ ,  $a_h = 1$ ,  $h_m = 0.2$ ,  $h_h = 0.1$ ,  $k_m = 0.5$ ,  $k_h = 0.5$ ,  $k_p = 0.5$ .

the ones used in Fig. 1. When  $l$  increases, plants are released from herbivory pressure. Plant density increases and pollinators can benefit from this higher density of resource. Such a benefit to the pollinator population requires that it is not too sensitive to perturbation (Fig. 2 (A), (C) and (E)). When pollinators are too sensitive, the direct detrimental effect of perturbation is too strong to be balanced by the indirect positive effect of a lower herbivory pressure (Fig. 2 (B), (D) and (F)) so that pollinator density decreases.

It is very striking that, when pollinator sensitivity is low, direct and indirect effects of the perturbation on herbivores are almost exactly balanced, so that herbivore density hardly varies on a large range of  $l$  values (Fig. 2 (A), (C) and (E)). This can be explained by the occurrence of a second indirect effect. When plants and pollinators present higher densities with higher perturbation  $l$  (Fig. 2 (A), (C) and (E)), due to herbivore release, the increase in plant density favours higher pollinator densities. This creates an indirect positive effect on herbivores. As a result, herbivore density remains approximately constant while the perturbation increases. This remains true up to a limit value of  $l$ , where herbivores disappear abruptly. Therefore, indirect effects associated with the mutualistic–antagonistic dynamics seem to produce threshold behaviors in our simple system.

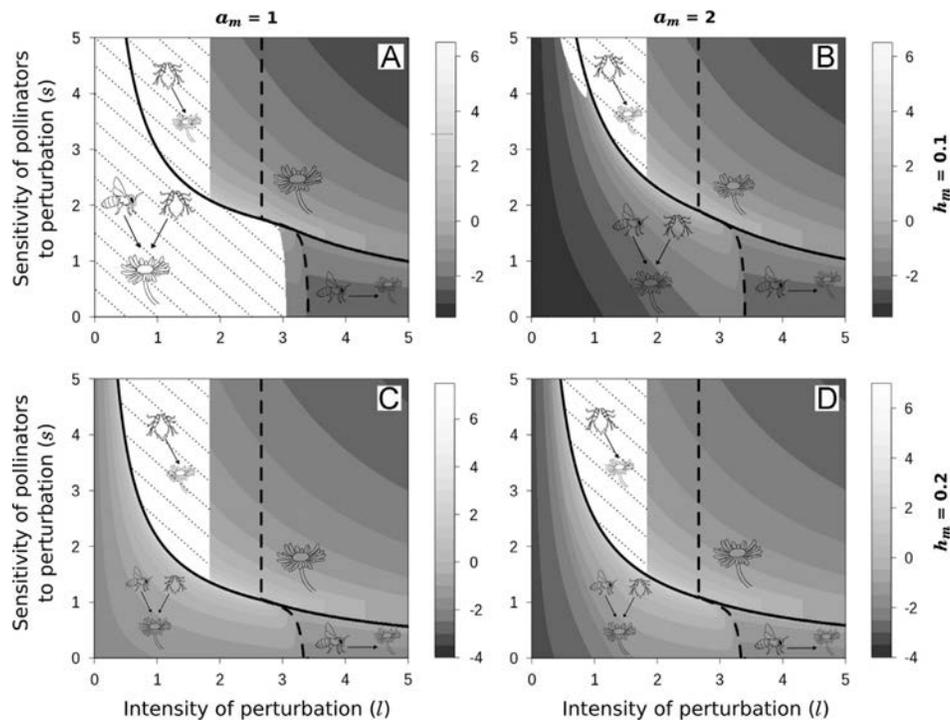
### 3.3.3. Stability of the community

When pollinators are the first to go extinct, the remaining system may exhibit cyclic dynamics (Fig. 2 (F)). This indicates that the mutualistic interaction (plant–pollinator) can play a critical

role in the overall stability of the system and that the system can become more vulnerable once pollinators are extinct.

This stabilization of cyclic dynamics by pollinators does not systematically occur. For some other sets of parameters, the plant–herbivore interaction is not stabilized by plant–pollinator interactions and all three species display cyclic dynamics. As shown in Fig. 3, the stabilizing effect of the mutualistic interaction critically depends on the saturation parameters of pollinator and herbivore functional responses (i.e. the products  $a_m h_m$  and  $a_h h_h$ ). Let us start with  $a_m h_m > a_h h_h$  (Fig. 3 (D)) and decrease the product  $a_m h_m$ , by reducing either  $a_m$  (Fig. 3 (A) and (C)) or  $h_m$  (Fig. 2 (A) and (B)). When  $a_m h_m$  decreases relative to  $a_h h_h$ , the range of perturbation intensity  $l$  and pollinator sensitivity  $s$  for which the plant–pollinator interaction is stabilizing becomes smaller (Fig. 3). When  $a_m h_m = a_h h_h$  (Fig. 3(A)), the plant–pollinator interaction does not stabilize the system for a large range of disturbance scenarios. A possible explanation is that fast saturation of the mutualistic relationship (i.e. when  $a_m h_m$  is high enough) allows for more constant, less density-dependent benefits for the two partners, which increases the overall stability of the system. This hypothesis is further supported by Routh–Hurwitz criteria. Although general conditions of stability are not tractable for the complete system, at the limit of existence of pollinator population, it is possible to simplify these conditions. When pollinator density is close to 0 (as when pollinators invade), the conditions of stability clearly underline that the relative shapes of functional responses are critical for the stability of the coexistence equilibrium (see Appendix A).

When the system is stable, we compute the resilience of the system following equation (2). Return time increases when the community is close to pollinator extinction, for all sets of



**Fig. 3.** Equilibrium resilience of the community depending on the perturbation scenario.  $a_h$  and  $h_h$  ( $a_h=1$  and  $h_h=0.1$ ) are held constant and  $a_m$  and  $h_m$  vary in order to compare the effects of pollinator saturation parameters ( $a_m h_m$ ) relative to herbivore ones. Continuous lines represent pollinator existence limits while dashed lines represent herbivore existence limits. Grey shadings indicate return-time  $\tau$  on a log-scale and cross-hatched parts depict cyclic dynamics. Constant parameters are the following:  $r_p=0.5$ ,  $r_m=0.5$ ,  $K_p=50$ ,  $K_m=50$ ,  $k_m=0.5$ ,  $k_h=0.5$ ,  $k_p=0.5$ ,  $d_h=1.5$ , corresponding to Fig. 1(C) with varying  $h_m$  and  $a_m$ .

**Table 2**

Changes in densities at the coexistence equilibrium with  $l$  and  $s$ .

| Partial derivative          | Sign  | Equation   |
|-----------------------------|-------|--|
| $\partial P^* / \partial l$ | +     | $\frac{k_h}{a_h(k_h - h_h(d_h + l))^2}$  |
| $\partial P^* / \partial s$ | 0     | 0  |
| $\partial M^* / \partial l$ | $\pm$ | $\frac{K_m}{r_h} \left( \frac{a_m a_m k_m k_h}{(a_m h_m (d_h + l) + a_h (k_h - h_h (d_h + l)))^2} - s \right)$ |
| $\partial M^* / \partial s$ | -     | $-\frac{K_m l}{r_m}$   |
| $\partial H^* / \partial s$ | $\pm$ | $-\frac{a_m k_h K_h l k_p}{(a_h h_m (d_h + l) + a_h (k_h - h_h (d_h + l))) r_m}$                               |

saturation parameters (Fig. 3), again suggesting that the presence of pollinators strongly improves the stability of the system. Also, note that in most cases, the return time is larger when the three species coexist. This result can be explained by the larger dimensionality of the system under such conditions. The path used to return to the equilibrium may be longer, due to the higher number of dimensions (May, 1972, 1973).

#### 4. Discussion

Our results suggest several indirect pathways through which adding a mutualistic interaction to antagonistic models affects their dynamics. We find that the interplay between direct effects of perturbation and indirect effects combining several types of interactions is critical for the response of the community to perturbation.

The observation that an increase in mortality may result in higher densities has previously been noted in antagonistic systems and named hydra effect (Abrams and Matsuda, 2005). Several mechanisms have been described to explain this phenomenon,

such as cyclic dynamics, stage-structured populations or cascade effects in trophic structure (Abrams and Vos, 2003; Abrams and Matsuda, 2005; Abrams, 2009). Here, we find that the combination of mutualistic and antagonistic interactions, a situation likely ubiquitous in natural communities, can also lead to such “hydra effects”. A necessary ingredient is for the mutualistic species to be little sensitive to the perturbation compared to the antagonistic one.

While interesting from a theoretical point of view, such effects also have important implications for the management of ecosystem services. For instance, even when no hydra effects occur, we often find that herbivore density can be fairly constant over a large range of perturbation intensity, then crashes. When considering the management of agricultural pest, this would mean that pesticide use can appear inefficient so that increased intensity of application seems necessary to the detriment of pollinators. At a given threshold, herbivore population will crash. This switching behavior implies that the observed density of herbivores does not yield a good proxy for the efficiency of the treatment. Conversely, if the goal is to conserve a species of herbivores in phase of a disturbance that directly impacts its mortality, this result would mean that a stable population density is not necessarily a good indicator for the future maintenance of the species.

Density responses to perturbation are largely dependent on the degree of sensitivity of pollinators. Insecticides are designed for pests (herbivores or pathogens). Except for honey bees, their toxicity for pollinators is usually not assessed (Thompson and Hunt, 1999). Our results suggest that this lack of knowledge could have dramatic consequences not only for pollinators but also for the management of the perturbation as a whole. Even when pollinators are not the first to disappear, the outcome of insecticide application largely depends on pollinator sensitivity. When the sensitivity of pollinators is low, it helps herbivores to survive even at high insecticide use. This may have important consequences for other environmental and health issues associated with such high levels of toxic compounds. On the

other hand, when pollinator sensitivity is high, they often disappear first with insecticide application, with catastrophic consequences for pollination services and a possible deterioration of ecosystem stability. In both scenarios, insecticide application leads to detrimental effects on ecosystems services, but the resulting ecosystem functioning ends up being very different when the two cases are compared.

We also find that mutualistic interactions can stabilize antagonistic ones. Ringel et al. (1996), in a different model mixing antagonistic and mutualistic communities, found that mutualistic interactions can enlarge the conditions of existence (but not of stability) of antagonistic interactions. Wang et al. (2012) and Holland et al. (2013), in a different model of an antagonistic–mutualistic community, found that the three species densities can display cyclic dynamics. Using a different type of functional response, they also found that the three species can coexist at stable densities, but they do not report the destabilization phenomenon we find when the pollinator disappears. Because interaction stability is supposed to be tightly linked to the long term sustainability of communities (Rosenzweig and MacArthur, 1963; Rosenzweig, 1971), any stabilising ingredient can play a crucial role in maintaining communities. Unstable systems are considered more vulnerable, as population densities can go to low values rendering them susceptible to extinction caused by other perturbations or simply demographic stochasticity. Our results suggest that the widespread co-occurrence of antagonistic and mutualistic interactions plays a critical role in stability maintenance.

In this sense, the stabilizing role of the mutualistic interaction may be viewed as an ecosystem service provided by the pollinator community, benefiting the reliability and persistence of the system. This “stabilization” service adds to the already largely acknowledged pollination service.

The role of pollinators in stability of antagonistic–mutualistic communities has already been investigated in an empirical network, but for an other kind of stability. Pockock et al. (2012) suggested that systems containing pollinators are less robust to extinctions (robustness is related to the number of secondary extinction following primary extinctions). These results show that we need to account for the different facets of stability when studying the role of mutualistic interactions in food-webs. So this topic needs further investigations.

Because we know little about the propagation of disturbances in systems made of different interaction types, we chose to start with a simple model. We use this simplicity to point out specific density dependent mechanisms between mutualists and antagonists. These results then can be considered in an agricultural context, but also for other perturbation scenarios (pollution, habitat change, etc.) that exert extra-mortality for many different species, antagonists and mutualists, simultaneously. In agricultural landscapes, we anticipate that the model is more readily applicable to plants of natural ecosystems submitted to disturbances coming from surrounding fields. These can be meadows, crop edges, hedgerows, where insecticides diffuse (Arias-Estévez et al., 2008; Goulson, 2013). Whether our way of modeling the plant dynamics applies to agricultural plants is more questionable. There, the density of agricultural plants is partly controlled by humans and the impact of insects on plant density is less direct. However, the degree of human control on cultivated plant density varies widely among agricultural systems, from weak in some traditional cultivated systems to strong in the more intensive (Malézieux, 2012). Traditional cultivated systems are closer to natural systems, where plant density is less controlled by humans and more by the local environment (Malézieux, 2012). We think that our model can still remain a useful approximation in such instances. In intensive agriculture, on the other hand, plant density is largely fixed by humans. Our model applies less easily to such situations, though a particular set of parameters – large plant growth rate, large carrying capacity, large intensity of insecticide use – would produce a situation in which the plant density would be

maintained around  $K_p$ , independent of insects, as we would envision in extremely intensive agricultural fields. Note that, we should choose such extreme parameters sets, the indirect effects we describe would be still in actions but arguably less impressive compared to more balanced scenarios.

## Acknowledgements

We thank Nicolas Chazot, Colin Fontaine, Grigoris Kylafis and Éliisa Thébault for discussions and for helpful comments on a first draft of this paper, as well as Riwal Georgelin for drawings. We also thank two anonymous reviewers for their insightful comments on the paper. We also acknowledge the support of the university Pierre and Marie Curie.

## Appendix A. Supplementary material

Supplementary data associated with this paper can be found in the online version at <http://dx.doi.org/10.1016/j.jtbi.2013.12.012>.

## References

- Abrams, P.A., 2009. When does greater mortality increase population size? The long history and diverse mechanisms underlying the hydra effect. *Ecol. Lett.* 12, 462–474.
- Abrams, P.A., Matsuda, H., 2005. The effect of adaptive change in the prey on the dynamics of an exploited predator population. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 62, 758–767.
- Abrams, P.A., Vos, M., 2003. Adaptation, density dependence and the responses of trophic level abundances to mortality. *Evol. Ecol. Res.* 5, 1113–1132.
- Arias-Estévez, M., López-Periago, E., Martínez-Carballo, E., Simal-Gándara, J., Mejuto, J.C., García-Río, L., 2008. The mobility and degradation of pesticides in soils and the pollution of groundwater resources. *Agric. Ecosyst. Environ.* 123, 247–260.
- Bascompte, J., Jordano, P., 2007. Plant–animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 38, 567–593.
- Begon, M., Townsend, C.R., Harper, J.L., 2006. *Ecology: From Individuals to Ecosystems*, 4th ed. Blackwell Publishing, Malden.
- Bender, E.A., Case, T.J., Gilpin, M.E., 1984. Perturbation experiments in community ecology: theory and practice. *Ecology* 65, 1–13.
- Bernays, E., Graham, M., 1988. On the evolution of host specificity in phytophagous arthropods. *Ecology* 69, 886–892.
- Bronstein, J.L., Wilson, W.G., Morris, W.F., 2003. Ecological dynamics of mutualist/antagonist communities. *Am. Nat.* 162, S24–S39.
- Darwin, C., 1859. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*, 1st ed. John Murray, London, UK.
- Fontaine, C., Thébault, E., Dajoz, I., 2009. Are insect pollinators more generalist than insect herbivores? *Proc. R. Soc. B: Biol. Sci.* 276, 3027–3033.
- Fontaine, C., Guimarães, P.R., Kéfi, S., Loeuille, N., Memmott, J., van der Putten, W.H., van Veen, F.J.F., Thébault, E., 2011. The ecological and evolutionary implications of merging different types of networks. *Ecol. Lett.* 14, 1170–1181.
- Futuyma, D.J., Agrawal, A.A., 2009. Macroevolution and the biological diversity of plants and herbivores. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 106, 18054–18061.
- Goulson, D., 2013. An overview of the environmental risks posed by neonicotinoid insecticides. *J. Appl. Ecol.* 50, 977–987.
- Herrera, C.M., Medrano, M., Rey, P.J., Sanchez-Lafuente, A.M., Garcia, M.B., Guitian, J., Manzaneda, A.J., 2002. Interaction of pollinators and herbivores on plant fitness suggests a pathway for correlated evolution of mutualism- and antagonism-related traits. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 99, 16823–16828.
- Hofbauer, J., Kon, R., Saito, Y., 2008. Qualitative permanence of Lotka–Volterra equations. *J. Math. Biol.* 57, 863–881.
- Holland, J.N., DeAngelis, D.L., Bronstein, J.L., 2002. Population dynamics and mutualism: functional responses of benefits and costs. *Am. Nat.* 159, 231–244.
- Holland, J.N., Wang, Y., Sun, C., DeAngelis, D.L., 2013. Consumer–resource dynamics of indirect interactions in a mutualism–parasitism food web module. *Theoretical Ecology*, 6, 475–493. <http://dx.doi.org/10.1007/s12080-013-0181-9>.
- Holling, C.S., 1959. Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *Can. Entomol.* 91, 385–398.
- Hooper, D.U., Chapin, F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J.H., Lodge, D.M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A.J., Vandermeer, J., Wardle, D.A., 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecol. Monogr.* 75, 3–35.
- Ings, T.C., Montoya, J.M., Bascompte, J., Blüthgen, N., Brown, L., Dormann, C.F., Edwards, F., Figueroa, D., Jacob, U., Jones, J.L., Lauridsen, R.B., Ledger, M.E., Lewis, H.M., Olesen, J.M., van Veen, F.J.F., Warren, P.H., Woodward, G., 2009. Ecological networks–beyond food webs. *J. Anim. Ecol.* 78, 253–269.

- Jang, S.R.J., 2002. Dynamics of herbivore–plant–pollinator models. *J. Math. Biol.* 149, 129–149.
- Kearns, C.A., Inouye, D.W., Waser, N.M., 1998. Endangered mutualisms: the conservation of plant–pollinator interactions. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 29, 83–112.
- Klein, A.M., Vaissière, B.E., Cane, J.H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S.A., Kremen, C., Tscharntke, T., 2007. Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proc. R. Soc. B: Biol. Sci.* 274, 303–313.
- Loeuille, N., 2010. Influence of evolution on the stability of ecological communities. *Ecol. Lett.* 13, 1536–1545.
- Loeuille, N., Loreau, M., 2005. Evolutionary emergence of size-structured food webs. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 102, 5761–5766.
- Malézieux, E., 2012. Designing cropping systems from nature. *Agron. Sustain. Dev.* 32, 15–29.
- May, R.M., 1972. Will a large complex system be stable. *Nature* 238, 413–414.
- May, R.M., 1973. *Stability and complexity in model ecosystems*, 1st ed. Princeton University Press, Princeton.
- McCann, K.S., 2000. The diversity–stability debate. *Nature* 405, 228–233.
- McCann, K., Hastings, A., Huxel, G.R., 1998. Weak trophic interactions and the balance of nature. *Nature* 395, 794–798.
- Melián, C.J., Bascompte, J., Jordano, P., Krivan, V., 2009. Diversity in a complex ecological network with two interaction types. *Oikos* 118, 122–130.
- Mougi, A., Kondoh, M., 2012. Diversity of interaction types and ecological community stability. *Science* 337, 349–351.
- Pimm, S.L., Lawton, J.H., 1977. Number of trophic levels in ecological communities. *Nature* 268, 329–331.
- Pocock, M.J.O., Evans, D.M., Memmott, J., 2012. The robustness and restoration of a network of ecological networks. *Science* 335, 973–977.
- Ringel, M.S., Hu, H.H., Anderson, G., 1996. The stability and persistence of mutualisms embedded in community interactions. *Theor. Pop. Biol.* 50, 281–297.
- Rip, J.M.K., McCann, K.S., 2011. Cross-ecosystem differences in stability and the principle of energy flux. *Ecol. Lett.* 14, 733–740.
- Rohr, J.R., Kerby, J.L., Sih, A., 2006. Community ecology as a framework for predicting contaminant effects. *Trends Ecol. Evol.* 21, 606–613.
- Rosenzweig, M.L., 1971. Paradox of enrichment: destabilization of exploitation ecosystems in ecological time. *Science* 171, 385–387.
- Rosenzweig, M.L., MacArthur, R.H., 1963. Graphical representation and stability conditions of predator–prey interactions. *Am. Nat.* 97, 209–223.
- Stouffer, D.B., Bascompte, J., 2010. Understanding food-web persistence from local to global scales. *Ecol. Lett.* 13, 154–161.
- Stouffer, D.B., Sales-Pardo, M., Sirer, M.I., Bascompte, J., 2012. Evolutionary conservation of species' roles in food webs. *Science* 335, 1489–1492.
- Strauss, S.Y., Irwin, R.E., 2004. Ecological and evolutionary consequences of multi-species plant–animal interactions. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 35, 435–466.
- Thébault, E., Fontaine, C., 2010. Stability of ecological communities and the architecture of mutualistic and trophic networks. *Science* 329, 853–856.
- Thompson, J.N., 1998. *The Coevolutionary Process*. The University of Chicago Press, Chicago, USA.
- Thompson, J.N., Cunningham, B.M., 2002. Geographic structure and dynamics of coevolutionary selection. *Nature* 417, 735–738.
- Thompson, H.M., Hunt, L.V., 1999. Extrapolating from honeybees to bumblebees in pesticide risk assessment. *Ecotoxicology* 8, 147–166.
- Wang, Y., DeAngelis, D.L., Holland, J.N., 2012. Uni-directional interaction and plant–pollinator–robber coexistence. *Bul. Math. Biol.* 74, 2142–2164.
- Wootton, J.T., 1994. The nature and consequences of indirect effects in ecological communities. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 25, 443–466.
- Yodzis, P., 1988. The indeterminacy of ecological interactions as perceived through perturbations experiments. *Ecology* 69, 508–515.

## A Appendix: Analytical analysis of the model

### A.1 Existence and stability of the equilibrium points

The plant-pollinator-herbivore model, as specified in the main text, has eight equilibrium points fully determined by setting time derivatives of the model to zero.

Since it is necessary to have  $P^* \geq 0$ ,  $M^* \geq 0$  and  $H^* \geq 0$  at these equilibrium points, we can compute their conditions of existence.

We also compute the stability conditions of these points, by looking at the eigenvalues of the jacobian matrix at these equilibriums. When all the eigenvalues have negative real parts, we have a stable equilibrium, whereas when at least one of the eigenvalues has a positive real part, the equilibrium is unstable.

#### A.1.1 Trivial equilibrium point

The trivial equilibrium point  $S_1 = (P^* = 0; M^* = 0; H^* = 0)$  always exists but is unstable given our hypothesis of facultative plant-mutualist mutualism. The plant is always able to invade the system.

#### A.1.2 Plant equilibrium point

The plant equilibrium point  $S_2 = (P^* = K_p; M^* = 0; H^* = 0)$  always exists and it is stable as long as the perturbation is strong enough to eliminate the pollinator and the herbivore.

This happens when the two following conditions are met:

$$l > -d_h + \frac{a_h k_h K_p}{1 + a_h h_h K_p} \quad (1)$$

$$ls > r_m + \frac{a_m k_m K_p}{1 + a_m h_m K_p} \quad (2)$$

The first condition ensures that the perturbation is too severe for the herbivore to invade and the second condition is similar but for the pollinator.

### A.1.3 Pollinator equilibrium point

The pollinator equilibrium point  $S_3 = (P^* = 0; M^* = K_m(r_m - ls)/r_m; H^* = 0)$  exists if  $r_m > ls$ , but it is an unstable node because the plant will invade the system for any set of parameter values.

### A.1.4 Plant-herbivore equilibrium point

Equilibrium point  $S_4$  allows existence of the plant and the herbivore, with the following density equations:

$$P^* = \frac{d_h + l}{a_h(k_h - h_h(d_h + l))} \quad (3)$$

$$H^* = \frac{k_h(-d_h - a_h d_h h_h K_p + a_h K_p k_h - l - a_h h_h K_p l)r_p}{a_h^2 K_p (-d_h h_h + k_h - h_h l)^2} \quad (4)$$

It corresponds to the equilibrium of the well-known Rosenzweig-MacArthur model [1, 2].

## Existence condition

This equilibrium point exists if the following condition is met:

$$l < -d_h + \frac{(a_h k_h K_p)}{(1 + a_h k_h K_p)} \quad (5)$$

The condition ensures that both the plant and the herbivore have positive densities.

## Stability conditions

This plant-herbivore equilibrium has two stability conditions:

$$ls > \left( \frac{a_m k_m (d_h + l)}{a_m h_m (d_h + l) + a_h (k_h - h_h (d_h + l))} + r_m \right) \quad (6)$$

$$l > -d_h + \frac{k_h}{h_h} \left( \frac{a_h h_h K_p - 1}{a_h h_h K_p + 1} \right) \quad (7)$$

The first condition (equation 6), ensures that the perturbation is too severe for the pollinator to invade. The second condition (equation 7), ensures that the plant and the herbivore density does not display continuous cyclic dynamics. Then, between the first and the second condition, the two species have unstable densities, that display cyclic dynamics. These dynamics are shown in figure A1.

### A.1.5 Plant-pollinator equilibrium points

The plant-pollinator subsystem is defined by this two-equation system:

$$\frac{1}{P} \frac{dP}{dt} = r_p \left( 1 - \frac{P}{K_p} \right) + k_p g(P) M \quad (8)$$

$$\frac{1}{M} \frac{dM}{dt} = r_m \left( 1 - \frac{M}{K_m} \right) + k_m g(P) P - ls \quad (9)$$

with  $g(P) = a_m/(1 + a_m h_m P)$ .

This system has three equilibrium points. Expressions of the coexistence points are very complex, but in all the numerical simulations we made, only the first of these three points can have positive densities, the other two being always negative.

### A.1.6 Plant-pollinator-herbivore equilibrium point

The three species coexist at only one equilibrium point, where species densities are:

$$P^* = \frac{d_h + l}{a_h(k_h - h_h(d_h + l))} \quad (10)$$

$$M^* = \frac{K_m(r_m - ls + a_m P^*(k_m + h_m(r_m - ls)))}{r_m + a_m h_m P^* r_m} \quad (11)$$

$$H^* = \frac{(1 + a_h h_h P^*)((K_p - P^*)(1 + a_m h_m P^*)r_m + a_m K_p M^* k_p)}{a_h K_p (1 + a_m h_m P^*)} \quad (12)$$

### Existence condition

By solving coexistence equations of herbivore and pollinator to zero ( $H^* = 0$  and  $M^* = 0$ ), according to  $l$  and  $s$ , we can find the extinction limits for the pollinator ( $s_{lim_M}$ ) and the herbivore ( $s_{lim_H}$ ):

$$s_{lim_M} = \frac{1}{l} \left( \frac{a_m k_m (d_h + l)}{a_m h_m (d_h + l) + a_h (k_h - h_h (d_h + l))} + r_m \right) \quad (13)$$

$$s_{lim_H} = \frac{a_h (k_h - h_h (d_h + l)) r_m + a_m (d_h + l) (k_m + h_m r_m)}{l (a_m h_m (d_h + l) + a_h (k_h - h_h (d_h + l)))} \\ - \frac{\frac{d_h + a_h d_h h_h K_p + l + a_h K_p (-k_h + h_h l) (a_h h_h (d_h + l) + a_h (k_h - h_h (d_h + l)))^2 r_p r_m}{a_m a_h^2 K_p K_m (k_h - h_h (d_h + l))^2 k_p}}{l (a_m h_m (d_h + l) + a_h (k_h - h_h (d_h + l)))} \quad (14)$$

As long as  $s$  is below the value  $s_{lim_M}$ , the pollinator is present in our community. When  $s$

increases beyond this limit value, the pollinator becomes too sensitive to sustain the perturbation. Similarly, when pollinator sensitivity  $s$  is below  $s_{lim_H}$ , the herbivore is present and when  $s$  exceeds this value, the herbivore disappears.

### Stability conditions

Lastly, the stability conditions for the full coexistence equilibrium point, whose analytical expression is shown in the main text, are not analytically tractable. Overall behavior of this coexistence equilibrium are discussed in the main text.

However, the conditions for the stability of the coexistence equilibrium can be approached in a extreme case where the pollinator density is close to 0. By simplifying the jacobian matrix, the three Routh-Hurwitz criteria for the stability of the three-species equilibrium point are [3]:

$$crit_1 = -\frac{a_h^2 H^* h_h P^*}{(1 + a_h h_h P^*)^2} + \frac{a_m^2 h_m k_p M^* P^*}{(1 + a_m h_m P^*)^2} + \frac{M^* r_m}{K_m} + \frac{P^* r_p}{K_p} \quad (15)$$

$$crit_2 = \frac{a_h^2 H^* k_h M^* P^* r_m}{K_m (1 + a_h h_h P^*)^3} \quad (16)$$

$$\begin{aligned} crit_3 &= -crit_2 \\ &+ crit_1 \left( \frac{a_h^2 H^* k_h P^*}{(1 + a_h h_h P^*)^3} - \frac{a_m^2 k_m k_p M^* P^*}{(1 + a_m h_m P^*)^3} - \frac{a_h^2 H^* h_h M^* P^* r_m}{K_m (1 + a_h h_h P^*)^2} \right. \\ &+ \left. \frac{a_m^2 h_m k_p M^{*2} P^* r_m}{K_m (1 + a_m h_m P^*)^2} + \frac{M^* P^* r_m r_p}{K_m K_p} \right) \quad (17) \end{aligned}$$

For local stability, the three criteria of Routh-Hurwitz must be positive. Looking at how the invasion of mutualists change the sign of these criteria gives some information on the stability of the system. First the second criterion is always positive, mutualists being

present or not. In the first criterion, the members in which  $M^*$  appears are positive. Hence when the mutualists invade, these terms appear and increase the probability of the first criterion to be positive.

The analysis of the third criterion is less intuitive. When the mutualists invade, they are involved in both positive and negative members in  $crit_3$ . However, it is possible to think at this criterion in term of a polynomial in  $M^*$  ( $\lambda_3 M^{*3} + \lambda_2 M^{*2} + \lambda_1 M^* + \lambda_0$ ). Since we consider  $M^*$  as close to zero, the third and second order terms in this polynomial can be ignored. Hence, only the constant term (which is independant of  $M^*$ ) and the first order term are important for the sign of this criterion and, so, the stability. Since the constant term of this polynomial is not dependent on  $M$ , the invasion of mutualists does not have any influence on it. The second term can be expressed:

$$\lambda_1 = P^{*2} \left( \frac{a_h^4 H^{*2} h_h^2 r_m}{K_m (1 + a_h h_h P^*)^4} + \frac{r_p}{K_p^2} \left( -\frac{a_m^2 k_m k_p K_p}{(1 + a_m h_m P^*)^3} + \frac{r_m r_p}{K_m} \right) \right) + \frac{a_h^2 H^*}{(1 + a_h h_h P^*)^3} \left( \frac{a m^2 k_p (h_m k_h + a_m h_m^2 k_h P^* + h_h k_m (1 + a_h h_h P^*))}{(1 + a_m h_m P^*)^3} - \frac{2 h_h (1 + a_h h_h P^*) r_m r_p}{K_m K_p} \right)$$

It is feasible to work on this term, regarding the respective values of  $a_h h_h$  and  $a_m h_m$ . When  $a_h h_h$  is very small compared to  $a_m h_m$ , we can ignore the terms for which denominators contain  $a_m h_m$ . In this case, two terms remain in  $\lambda_1$ . It is easy, by replacing  $P^*$  with its density equation to see that the remaining expression is always positive. However, if  $a_h h_h$  is bigger than  $a_m h_m$ , only the central term remains in the equation. It is difficult to have information on the sign of  $\lambda_1$  because it is highly dependent on other parameters.

The message that emerges from this analysis is that when the pollinators invade the system, the stabilizing/destabilizing effect we find is highly dependent on the relative shapes of the functional responses. When  $a_m h_m$  is higher than  $a_h h_h$ ,  $\lambda_1$  seems to be positive and so it increases the probability of stability (i.e. the probability that the three Routh-Hurwitz criteria are positive is higher). Hence the invasion of pollinators seems to stabilize the system. However, if  $a_m h_m$  is lower or equal to  $a_h h_h$ , it is difficult to have information on the signs of the criteria. Hence, the invasion of pollinators may be stabilizing or destabilizing, depending on the values of the other parameters. This finding supports our simulations and the explanation we give in the main text.

## A.2 Order of extinction

At the plant-pollinator-herbivore coexistence equilibrium, the limits of existence of pollinator and herbivore are respectively equations (13) and (14). Which one of these two conditions is the most restrictive determines the order of extinction. It is possible to show that the two conditions are equal for  $l_{lim} = -d_h + (a_h k_h K_p)/(1 + a_h k_h K_p)$ . When  $l$  is smaller than this value, the first condition is more restrictive and the pollinator will always go extinct first when  $s$  increases. When  $l$  is larger than this value, the second condition is the more restrictive and the herbivore is the first to go extinct.

## A.3 Density responses to $l$ and $s$

For each of the equilibrium points, we compute the variations of species densities with an increase in  $l$  or  $s$ , by setting the first partial derivatives of equilibrium equations, with

respect to  $l$  and  $s$ .

### A.3.1 Plant-herbivore equilibrium point

When the plant-herbivore equilibrium is stable, we can compute the variations of these densities with an increase in  $l$ . The variations of plant and herbivore densities with respect to  $l$  are:

$$\frac{\partial P^*}{\partial l} = \frac{k_h}{a_h(k_h - h_h(d_h + l))^2} \quad (18)$$

$$\frac{\partial H^*}{\partial l} = \frac{k_h r_p (k_h + h_h(d_h + a_h K_p (d_h h_h - k_h) + l(1 + a_h K_p h_h)))}{a_h^2 K_p (-k_h + h_h(d_h + l))^3} \quad (19)$$

The plant derivative at this equilibrium point, with respect to  $l$  is always positive. Given condition (5), the denominator of (19) is negative. The numerator is an increasing linear function in  $l$ , and it is null for  $l = -d_h + k_h(a_h h_h K_p - 1)/h_h(a_h h_h K_p + 1)$ , that is also the limit of disappearance of cycles. Hence, when the equilibrium is stable, herbivore density decreases with  $l$ . To sum up, when this equilibrium is stable, plant density increases with  $l$ , while herbivore density decreases, until the herbivore go extinct. When the system displays cyclic dynamics, the equilibrium values of plant and herbivore densities increase with  $l$ .

Equilibrium densities when there is cyclic dynamics are of little interest. However, changes in mean density of consumers when cycles occur have already been investigated for the Rozensweig-MacArthur model [4, 5]. An increase in mortality enhances the mean density of consumers, until the mortality rate becomes sufficiently high to stabilize the system [4, 5].

### A.3.2 Plant-pollinator equilibrium point

Even if equilibrium equations of the plant-pollinator point are complex, it is still possible to use analytical tools to get indications regarding the variations of plant and pollinator densities with respect to perturbation parameters. At the equilibrium ( $P^*$  and  $M^*$ ), equations (8) and (9) are equal to zero. Therefore:

$$-\frac{r_p}{K_p} \frac{\partial P^*}{\partial l} + k_p g'(P^*) \frac{\partial P^*}{\partial l} M^* + k_p g(P^*) \frac{\partial M^*}{\partial l} = 0 \quad (20)$$

$$\frac{\partial P^*}{\partial l} \left( k_m g'(P^*) P^* + k_m g(P^*) - \frac{r_m \frac{r_p}{K_p} - k_p g'(P^*) M^*}{k_p g(P^*)} \right) = s \quad (21)$$

From equation (20), we find that:

$$\frac{\partial M^*}{\partial l} = \frac{1}{K_p g(P^*)} \left( \frac{r_p}{K_p} - k_p g'(P^*) M^* \right) \frac{\partial P^*}{\partial l} \quad (22)$$

Since  $g(P^*)$  is a decreasing function of  $P^*$ ,  $g'(P^*)$  is negative and the term in brackets in equation (22) is positive. Then,  $\partial M^*/\partial l$  has the same sign than  $\partial P^*/\partial l$  and  $M^*$  vary in the same way as  $P^*$  with an increase in  $l$ .

Analysis of equation (21) is harder. However, note that in the plant-pollinator system,  $P^*$  is always superior to  $K_p$ . Since  $K_p$  is the carrying capacity of plants, his value is usually superior than the values of the other parameters. At  $K_p$ , the first term of the bracket is of order  $-K_p^{-1}$  and the second term of order  $K_p^{-1}$ . The sum of the two terms is therefore very small and it can be shown that it decreases asymptotically toward  $0^+$  when  $P^*$  increases. Therefore, the third term of the bracket becomes dominant, and it is negative. Then, we expect that for biologically plausible parameter values, the derivatives of  $P^*$  and  $M^*$  with

respect to  $l$  will be negative. Differentiating with regard to  $s$  is strictly symmetrical and yields the same analytical results. In conclusion, we expect plant and pollinator densities to decrease when  $s$  or  $l$  increase. This is confirmed by all the numerical simulations made. Examples are shown in figure A1 (b).

### A.3.3 Plant-pollinator-herbivore equilibrium point

The first partial derivatives of equations for the coexistence equilibrium, with respect to  $s$  and  $l$  are:

$$\frac{\partial P^*}{\partial s} = 0 \quad (23)$$

$$\frac{\partial P^*}{\partial l} = \frac{k_h}{a_h(k_h - h_h(d_h + l))^2} \quad (24)$$

$$\frac{\partial M^*}{\partial s} = -\frac{K_m l}{r_m} \quad (25)$$

$$\frac{\partial M^*}{\partial l} = K_m \frac{\frac{a_m a_h k_m k_h}{(a_m h_m (d_h + l) + a_h (k_h - h_h (d_h + l)))^2} - s}{r_h} \quad (26)$$

$$\frac{\partial H^*}{\partial s} = -\frac{a_m k_h K_h l k_p}{(a_m h_m (d_h + l) + a_h (k_h - h_h (d_h + l))) r_m} \quad (27)$$

For the herbivore the derivative with respect to  $l$  cannot be resolved analytically, but numerical simulations show that this derivative could be either positive or negative, depending on  $s$ .

From the equations (24) to (27), we show that when  $s$  increases, the densities of pollinator

but also of herbivore at equilibrium decrease (considering that all parameters are positive and that  $k_h - h_h(d_h + l)$  must be positive to ensure a positive plant density). The density of plant is not affected by  $s$  at the coexistence equilibrium.

When  $l$  increases, plant density is always increasing at the coexistence equilibrium. The pollinator density can increase or decrease when perturbation intensity  $l$  increases,

depending on its sensitivity  $s$ . When  $s$  is higher than  $\frac{a_m a_h k_m k_h}{(a_m h_m (d_h + l) + a_h (k_h - h_h (d_h + l)))^2}$ ,  $M^*$

decreases, and when  $s$  is lower,  $M^*$  increases. These results are summarized in table A.1.

|                | $\partial l$ | $\partial s$ |
|----------------|--------------|--------------|
| $\partial P^*$ | +            | 0            |
| $\partial M^*$ | +/-          | -            |
| $\partial H^*$ | +/-          | -            |

Table A.1: Signs of derivatives of plant, pollinator and herbivore densities at the coexistence equilibrium according to  $s$  and  $l$ . A plus sign means that the density of the species increases with an increase in the perturbation parameter  $s$  or  $l$ . A minus means a decrease in species density with an increase in the perturbation parameter. A zero means that species density is not affected by variations in the corresponding parameter.

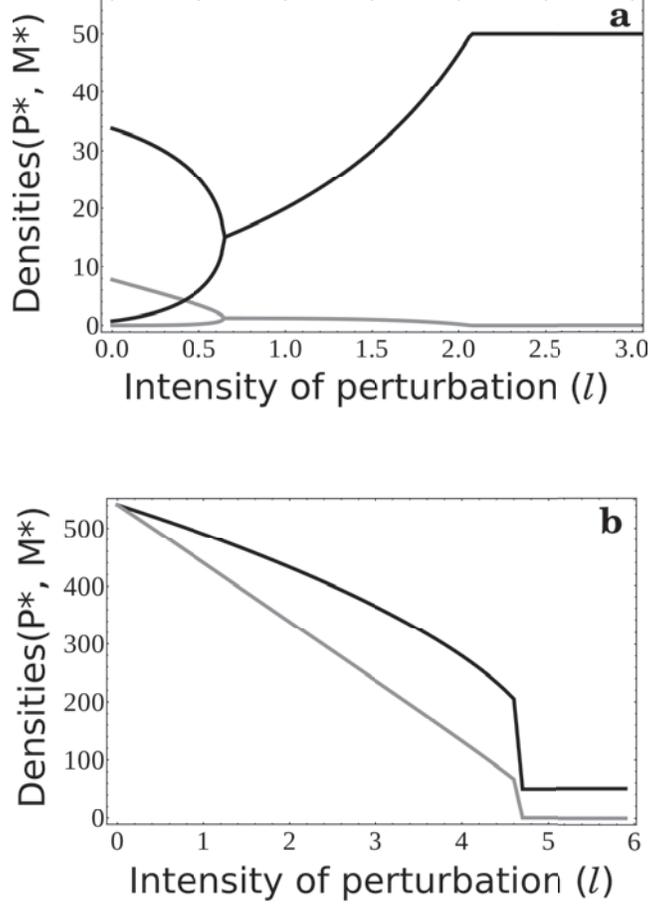


Figure A1: Dynamics of the plant-herbivore (a) and plant-pollinator (b) subsystems for an increasing intensity of perturbation. (a) Densities of plant (black lines) and herbivore (gray lines) for an increase in  $l$ , when only the plant-herbivore subsystem exists. When there is cyclic densities, minimum and maximum values are drawn for each species. Parameter values :  $r_p = 0.5$ ;  $K_p = 50$ ;  $k_h = 0.5$ ;  $a_h = 0.5$ ;  $h_h = 0.1$ ;  $d_h = 1.5$ . (b) Densities of plant (black lines) and pollinator (gray lines) for an increase in  $l$ , when only the plant-pollinator subsystem exists. Parameter values :  $r_p = 0.5$ ;  $K_p = 50$ ;  $r_m = 0.5$ ;  $K_m = 50$ ;  $k_p = 0.5$ ;  $k_m = 1$ ;  $a_m = 1$ ;  $h_m = 0.1$ ;  $s = 1$ .

## B Appendix: Robustness analysis

Most of our results are analytical. However, for the few that are not as well as for the model behavior when dynamics are unstable, we undertake extensive simulation analyses.

In the main text, we show the effects of parameters affecting the plant-pollinator and

plant-herbivore interactions. For the others parameters ( $K_p$ ,  $K_m$ ,  $r_p$ ,  $r_m$  and  $d_h$ ), we ran simulations using four different values for each parameter.  $s$  and  $l$  are systematically varied between 0 and 10, by steps of 0.1. In total, we therefore studied 160000 parameter sets. Results are presented in figure B1 to B5, for  $s$  and  $l$  between 0 and 6, to focus on the coexistence part. We find no qualitative changes in our main conclusions, compared to the ones detailed in the main text. When  $K_p$  is high, the plant density is higher and for some perturbation scenarios, the pollinator cannot stabilize the plant-herbivore system (figure B2). Then all the three species display cyclic dynamics.

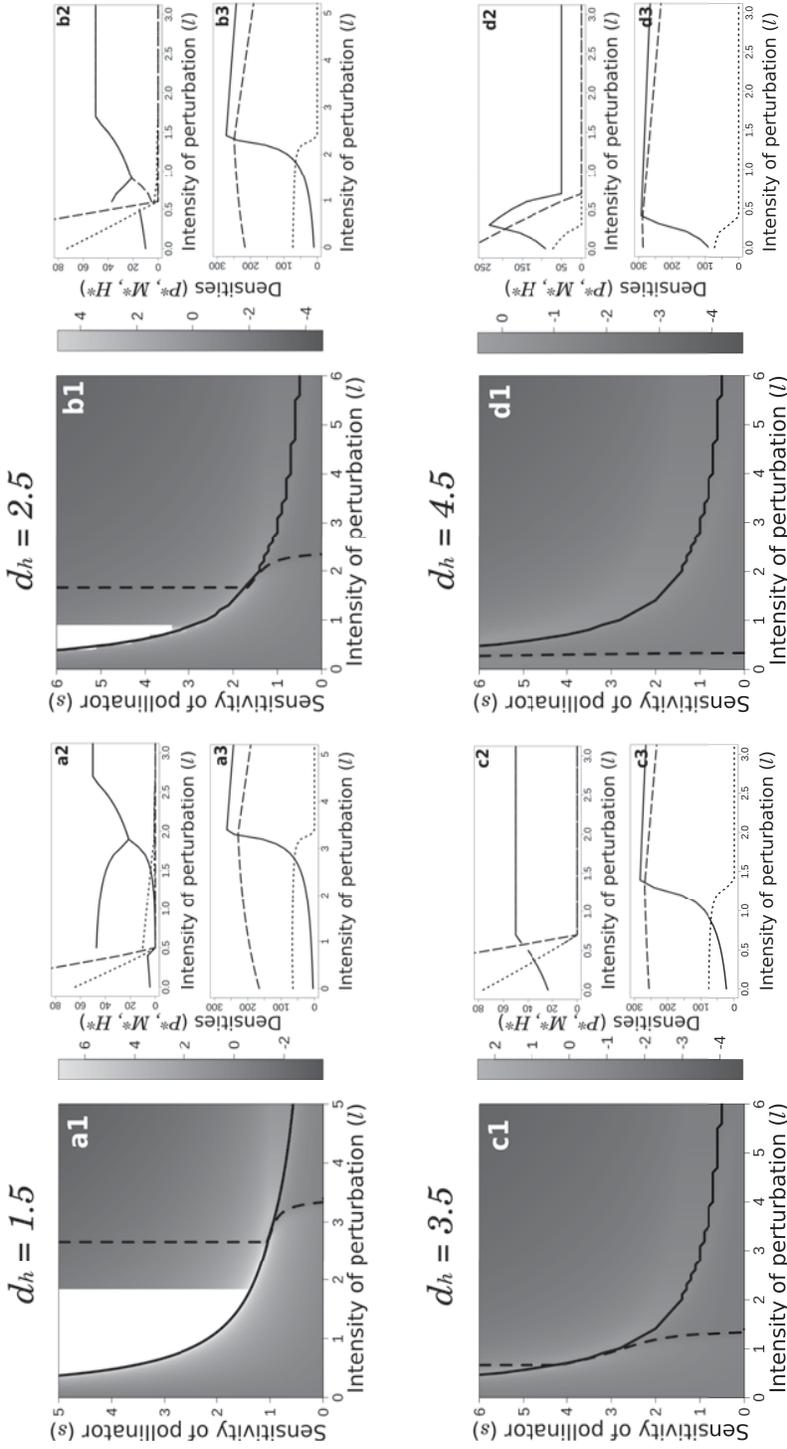


Figure B1: Effects of  $d_h$  on the dynamics and functioning of the plant-pollinator-herbivore community. For four different values of  $d_h$  (shown on the figure), we compute the extinction limits of pollinator (continuous lines) and herbivore (dashed lines) and the resilience of the system for a range of perturbation intensity and different sensitivities of the pollinator (a1, b1, c1 and d1). White parts depict cyclic dynamics in the densities of the species. As in the main text, resilience is approached by the return time to equilibrium of the system for small changes in densities of species. This return time is on a log-scale. Bifurcation diagrams according to  $l$  for a high sensitivity of pollinator ( $s = 4.5$ ; a2, b2, c2, d2) and a low sensitivity ( $s = 0.2$ ; a3, b3, c3, d3) are shown. Densities of plant (continuous lines), pollinator (dashed lines) and herbivore (dotted lines) are depicted and when the system displays cyclic dynamics, maximal and minimal values are shown. Constant parameters:  $a_m = 1$ ;  $h_m = 0.2$ ;  $h_h = 0.1$ ;  $k_m = 0.5$ ;  $k_h = 0.5$ ;  $k_p = 0.5$ ;  $r_p = 0.5$ ;  $r_m = 0.5$ ;  $K_p = 50$ ;  $K_m = 50$ .

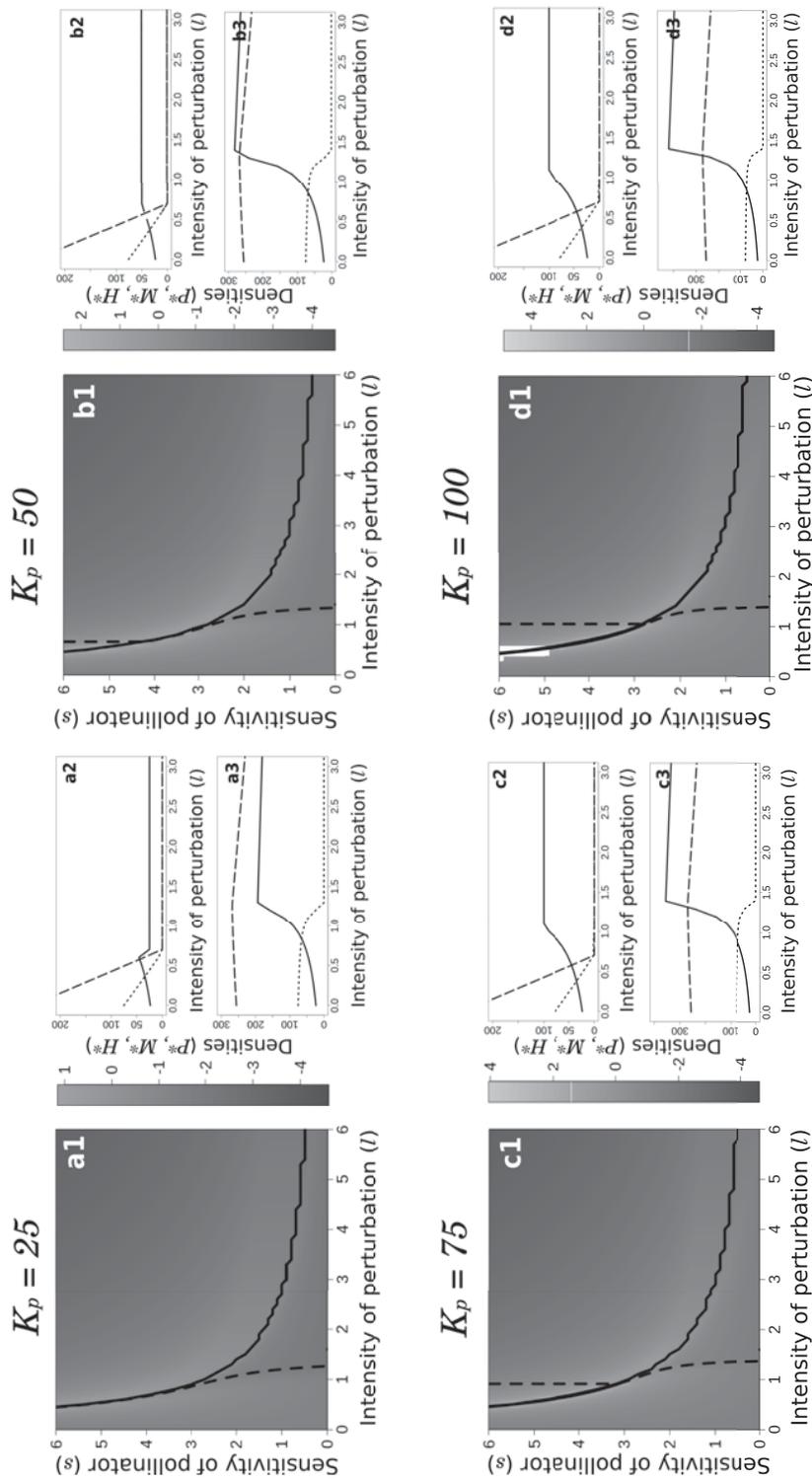


Figure B2: Same figure, but for the parameter  $K_p$ . Constant parameters:  $a_m = 1$ ;  $h_m = 0.2$ ;  $h_h = 0.1$ ;  $k_m = 0.5$ ;  $k_h = 0.5$ ;  $k_p = 0.5$ ;  $r_p = 0.5$ ;  $r_m = 0.5$ ;  $d_h = 0.5$ ;  $d_m = 3.5$ ;  $K_m = 50$ .

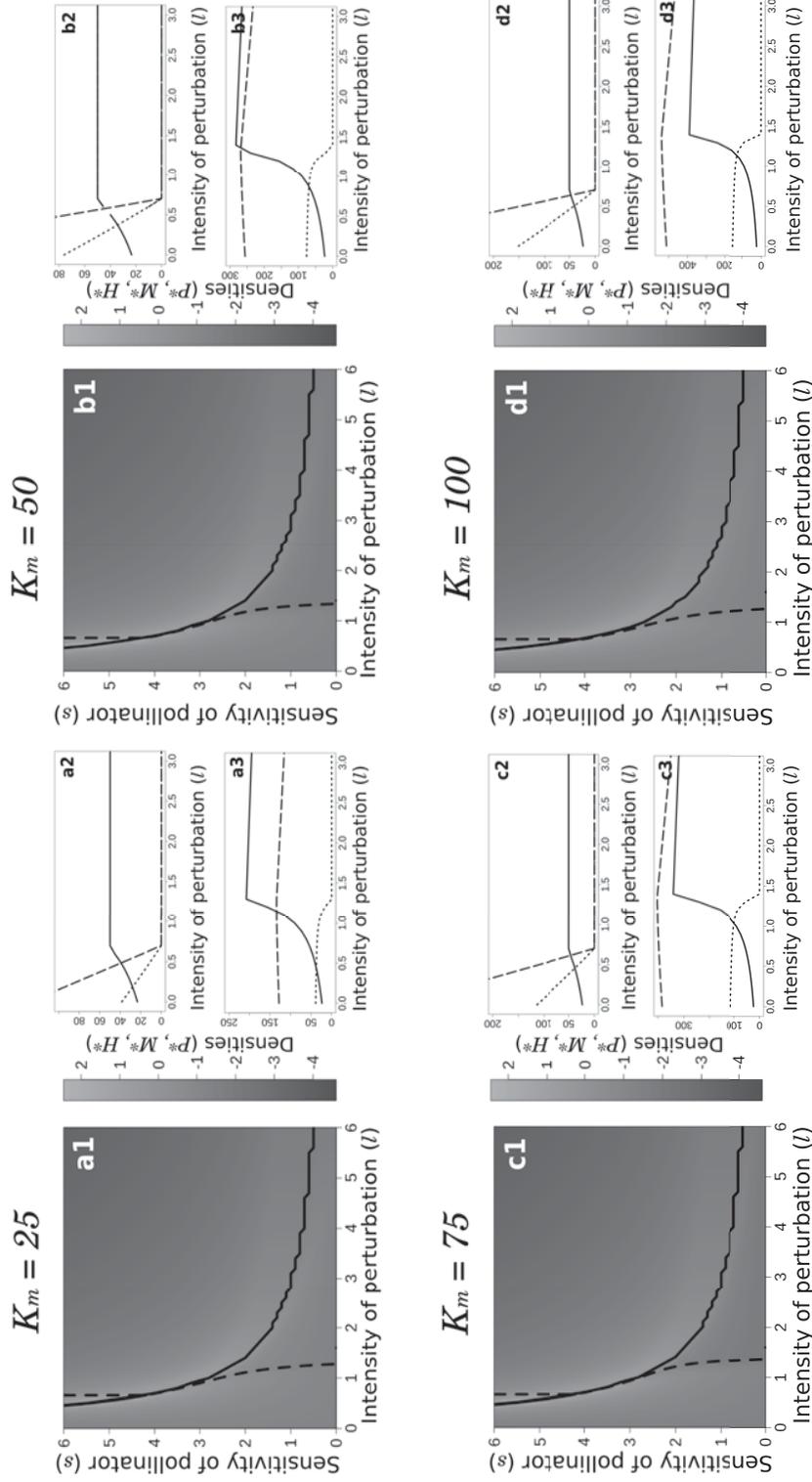


Figure B3: Same figure, but for the parameter  $K_m$ . Constant parameters:  $a_m = 1$ ;  $h_m = 0.2$ ;  $h_h = 0.1$ ;  $k_m = 0.5$ ;  $k_h = 0.5$ ;  $k_p = 0.5$ ;  $r_p = 0.5$ ;  $r_m = 0.5$ ;  $K_p = 50$ ;  $d_h = 3.5$ .

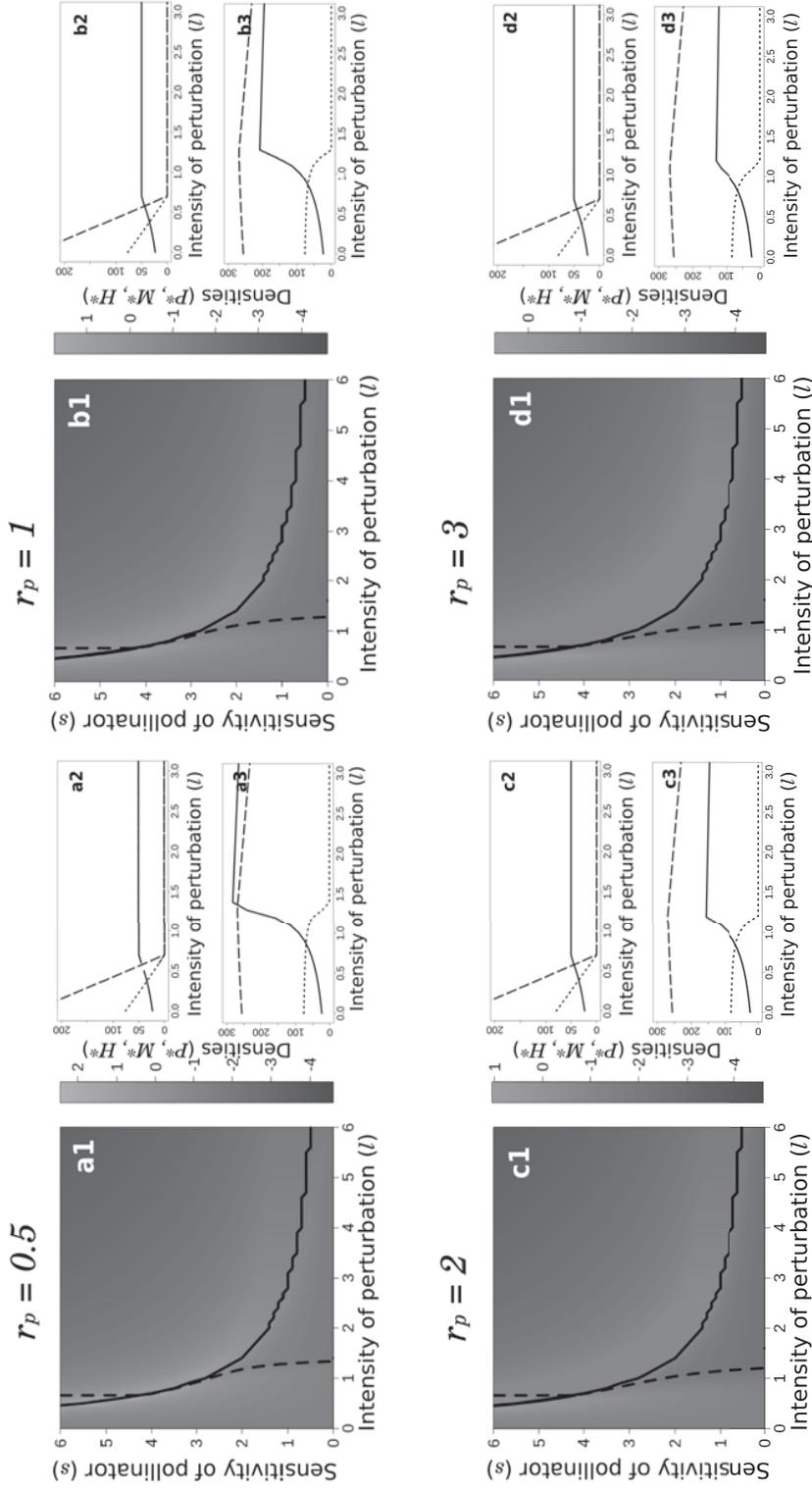


Figure B4: Same figure, but for the parameter  $r_p$ . Constant parameters:  $a_m = 1$ ;  $a_h = 1$ ;  $h_m = 0.2$ ;  $h_h = 0.1$ ;  $k_m = 0.5$ ;  $k_h = 0.5$ ;  $k_p = 0.5$ ;  $d_h = 3.5$ ;  $r_m = 0.5$ ;  $K_p = 50$ ;  $K_m = 50$ .

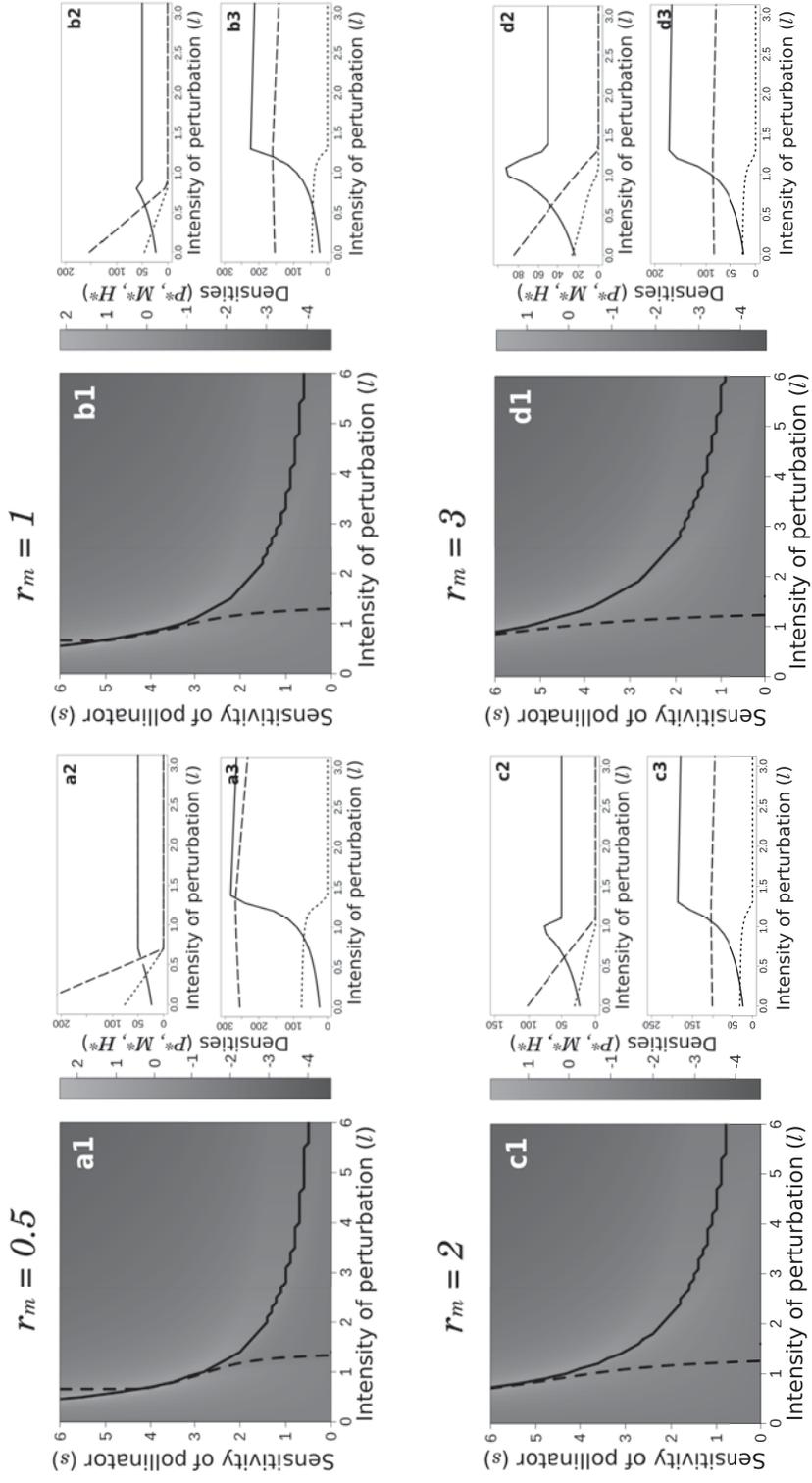


Figure B5: Same figure, but for the parameter  $r_m$ . Constant parameters:  $a_m = 1$ ;  $h_m = 0.2$ ;  $h_h = 0.1$ ;  $k_m = 0.5$ ;  $k_h = 0.5$ ;  $k_p = 0.5$ ;  $r_p = 0.5$ ;  $d_h = 0.5$ ;  $K_p = 3.5$ ;  $K_m = 50$ ;  $K_p = 50$ .

## References

- [1] M.L. Rosenzweig and R.H. MacArthur. Graphical representation and stability conditions of predator-prey interactions. *The American naturalist*, 97:209–223, 1963.
- [2] M.L. Rosenzweig. Paradox of Enrichment: Destabilization of Exploitation Ecosystems in Ecological Time. *Science*, 171:385–387, 1971.
- [3] J.D. Murray. *Mathematical Biology*. Springer, New York, USA, 2st edition, 1993.
- [4] P.A. Abrams. Will small population sizes warn us of impending extinction. *The American naturalist*, 160:293–305, 2002.
- [5] P.A. Abrams. When does greater mortality increase population size? The long history and diverse mechanisms underlying the hydra effect. *Ecology Letters*, 12:462–474, 2009.

## Chapitre 3

# Coévolution des pollinisateurs et herbivores et maintien des communautés face à la perturbation par les insecticides

*You know who's back up in this \*\*\*!*

Dr. Dre, 2001. 2001, *The Chronic*

## Introduction

Ce deuxième chapitre est une suite directe aux résultats précédents. Nous avons vu comment la relation entre interactions antagonistes et mutualistes affecte la réponse écologique des communautés aux perturbations. Ces dynamiques ne peuvent être comprises en étudiant les différents types d'interactions séparément.

Cependant, les perturbations d'origine anthropique engendrent des pressions de sélections sur ces organismes (Palumbi, 2001). Il existe de nombreux exemples de réponses évolutives dans la littérature (Coltman *et al.*, 2003; Olsen *et al.*, 2004) et ces réponses modifient les taux de croissance des organismes. Dans notre cas, si ces réponses évolutives modifient les taux de croissance des pollinisateurs et des herbivores, alors elles vont se répercuter à l'échelle de la communauté au travers des effets indirects décrits précédemment. Le but de ce chapitre est d'ajouter cette dimension évolutive au modèle précédent, à l'aide des outils de la dynamique adaptative, et d'étudier les conséquences des dynamiques évolutives sur la structure de la communauté. Nous montrons que l'évolution du trait de sensibilité de l'herbivore, face à la perturbation, a un effet négatif sur la communauté en terme de densités et de coexistence des espèces. L'adaptation de l'herbivore peut amener le pollinisateur à son extinction. Au contraire, l'adaptation du pollinisateur a un effet positif sur la communauté. Cette adaptation peut même faciliter le retour de l'herbivore dans la communauté, suite à sa disparition. Lorsque l'herbivore et le pollinisateur coévoluent, nous montrons comment les valeurs relatives des potentiels évolutifs de l'herbivore et du pollinisateur peuvent modifier les trajectoires évolutives attendues et amener, dans certains cas, une maladaptation des organismes et la communauté à sa disparition. Encore une fois, le modèle utilisé est simple mais les résultats peuvent être discutés dans un contexte agricole. Ainsi, ce chapitre ajoute une dimension évolutive aux problématiques agricoles, dimension qui reste très peu explorée.

Ce chapitre est écrit sous la forme d'un article qui est proposé comme contribution à un numéro spécial de *Advances in Ecological Research*, intitulé « Scaling up individual trait variation to community dynamics » et édité par Samraat Pawar et Guy Woodward.

1 **Eco-evolutionary dynamics of plant-insect communities facing disturbances: implications for**  
2 **community maintenance and agricultural management**

3 **Authors:** Ewen Georgelin, Grigoris Kylafis and Nicolas Loeuille

4 **Address:** Institute of Ecology and Environmental Sciences - Paris

5 (UPMC-CNRS-IRD-INRA-UPEC-Paris Diderot)

6 Université Pierre et Marie Curie, UMR 7618

7 7 quai St Bernard, 75005 Paris, FRANCE

8 **Email:** ewen.georgelin@snv.jussieu.fr; grigoris.kylafis@snv.jussieu.fr; nicolas.loeuille@upmc.fr

9 **Running title:** Coevolution of antagonism and mutualism

10 **Keywords:** Coevolution; Indirect density-dependent effects; Pollination; Pest control; Agricultural  
11 management

12 **Type of Article:** Research Article

13 **Corresponding Author:** Ewen Georgelin

14 Institute of Ecology and Environmental Sciences - Paris

15 Université Pierre et Marie Curie, UMR 7618

16 7 quai St Bernard, 75005 Paris, FRANCE

17 Tel: +33 (0)1 44 27 58 61

18 E-mail: ewen.georgelin@snv.jussieu.fr

19

20

21

22

23

24

25

26

27 **Abstract**

28 Current global changes generate multiple disturbances on natural communities. The ecological and  
29 evolutionary responses of organisms to disturbances may have profound effects on community  
30 structures. While such effects are widely recognized, few theoretical studies consider  
31 simultaneously antagonistic and mutualistic interactions in this context. If ecological dynamics of  
32 this kind of system under disturbance are now described, their evolutionary dynamics are largely  
33 unknown. To study the eco-evolutionary interplay between the two interaction types, we build an  
34 evolutionary model of a plant-pollinator-herbivore community confronted to a disturbance, the use  
35 of pesticides in agricultural landscapes. Both pollinators and herbivores suffer extra-mortality from  
36 pesticides and their sensitivities are allowed to evolve. We find that herbivore evolution decreases  
37 the densities of the two other species and may drive pollinators to their extinction. Conversely,  
38 pollinator evolution enhances densities and the maintenance of the community. Coevolution of the  
39 two sensitivities allows for more diverse outcomes that cannot be accounted for by the mere  
40 addition of the evolution scenarios. We propose explanatory mechanisms based on density-  
41 dependent effects and standing phenotypic variabilities. These results give insights on the interplay  
42 between interaction types in natural communities and have important implications for the eco-  
43 evolutionary management of pest control and pollination service.

#### 44 **Introduction**

45 Human activities generate disturbances that affect both the ecological and evolutionary dynamics of  
46 communities and ecosystems (Vitousek, 1997; Palumbi, 2001). Several examples of trait evolution  
47 in response to anthropogenic disturbances have been reported, as well as their consequences for the  
48 maintenance of populations and ecosystem services (Dieckmann and Ferrière, 2004). Fisheries, for  
49 example, lead to maturation of fishes at earlier age and smaller size (Olsen *et al.*, 2004). These  
50 changes in phenotypic traits affect the growth rate of populations and compromise fish stocks  
51 (Olsen *et al.*, 2004). In agricultural landscapes, evolution of resistances to pesticides has been  
52 reported repeatedly (Rex Consortium, 2013). The emergence of these resistances reduces the  
53 efficacy of pest control measures and side effects of pesticides on natural populations undermine the  
54 durability of agricultural systems (Potts *et al.*, 2010). These changes in life history traits can affect  
55 population growth rates (Coltman *et al.*, 2003; Olsen *et al.*, 2004) with positive (“Evolutionary  
56 Rescue”; Gomulkiewicz and Holt, 1995) or negative effects (“Evolutionary Deterioration” and  
57 “Evolutionary Suicide”; Matsuda and Abrams, 1994; Gyllenberg and Parvinen, 2001; Dieckmann  
58 and Ferrière, 2004) for population survival. Drops in fish densities associated with evolution of  
59 earlier maturation (i.e. a case of “Evolutionary Deterioration”) for instance compromise the  
60 durability of fisheries (Olsen *et al.*, 2004). These evolutionary-driven changes in densities may then  
61 propagate to the community level through indirect effects (Wootton, 1994), leading to diffuse  
62 coevolution and changes in community processes (Janzen, 1980; Walsh, 2013).

63

64 Unfortunately, models studying eco-evolutionary dynamics and species extinction in the face of  
65 disturbances usually account for just one species (eg Gomulkiewicz and Holt, 1995) or one  
66 interaction type (eg, antagonistic interactions; Matsuda and Abrams, 1994). Recently, several  
67 studies have emphasized the specificity of indirect effects involving antagonistic and mutualistic  
68 interactions in natural communities (Fontaine *et al.*, 2011; Georgelin and Loeuille, 2014). In  
69 particular, ecological responses of antagonistic-mutualistic communities to disturbances are

70 constrained by the interplay between the two interaction types that produce density-dependent  
71 effects of different signs (Georgelin and Loeuille, 2014). From the point of view of ecological  
72 dynamics, mutualistic interactions increase the densities of partner species while antagonistic  
73 interactions have in general negative effects on resource densities. When the interplay between the  
74 two interaction types is accounted for, the signs of indirect effects is highly constrained by the traits  
75 and abundances of organisms (Georgelin and Loeuille, 2014). However, evolutionary dynamics of  
76 traits often change these patterns. Evolution of traits in antagonistic interactions may lead to an  
77 increase in densities of the species (i.e. a case of “Hydra Effect”; Abrams and Matsuda, 2005),  
78 while in mutualistic interactions, it can lead to a decrease in densities and even extinctions  
79 (Bronstein *et al.*, 2004).

80

81 Agricultural landscapes are confronted to insect pests (antagonistic interactions) and rely on  
82 pollination services (mutualistic interactions). The joint management of pest controls and of a  
83 sustainable pollination service therefore needs models that consider the two interaction types.  
84 Particularly, given that pesticides are often used to limit pests, eco-evolutionary dynamics  
85 associated with such a disturbance have to be understood within the complete system, to provide an  
86 integrative understanding of the propagation of indirect effects within the agricultural system. The  
87 interplay of phenotypic changes and ecological dynamics may affect these communities through  
88 two mechanisms. First, some phenotypic traits are simultaneously involved in antagonistic and  
89 mutualistic interactions (Fontaine *et al.*, 2011). An obvious example is the existence of floral signals  
90 in plants, that are detected by pollinators but also by herbivores (Strauss, 1997). Secondary  
91 metabolites that repel herbivores of plants can also affect interactions with mutualists, for example  
92 by changing the attractiveness to pollinator (Strauss *et al.*, 1999). These traits act as hubs that link  
93 the mutualistic and antagonistic parts of communities. Disturbances that affect one part of the  
94 community (eg, pesticides reducing the density of herbivores) will change the selective pressure on  
95 these traits with important indirect consequences for the rest of the network. Second, antagonistic

96 and mutualistic species may be linked through indirect density-dependent effects when they share  
97 interactions with a third species (Wootton, 1994; Georgelin and Loeuille, 2014). Pollinators and  
98 herbivores are linked through the density of plants for example. Variations in herbivore density  
99 either due to direct effects of disturbances or to associated ecological and evolutionary responses  
100 will change pollinator density and vice versa. Since antagonistic and mutualistic interactions  
101 respectively combine negative and positive indirect effects (Georgelin and Loeuille, 2014), it is  
102 necessary to incorporate both of these interactions types to fully understand the eco-evolutionary  
103 responses of such agricultural communities to disturbances (Fontaine *et al.*, 2011).

104

105 Here, we tackle the eco-evolutionary dynamics of antagonistic-mutualistic systems through the  
106 prism of this particular applied case, the eco-evolutionary consequences of pesticide application on  
107 plant-pollinator-herbivore communities in agricultural landscapes. The use of pesticides in  
108 agricultural landscapes affect both herbivores and pollinators (Rex Consortium, 2013).  
109 Understanding how this disturbance affect the functioning of these communities is critical since  
110 pollination service and pest control interact (Lundin *et al.*, 2013). From an ecological point of view,  
111 an important concern posed by pesticides is the threat to pollination services. Declines in pollinator  
112 density and diversity put the crop yields at risks at the expense of agricultural sustainability (Klein  
113 *et al.*, 2007). From an evolutionary perspective, several examples of pest resistances to pesticides  
114 have now been reported, often in a few generations (Mallet, 1989; Rex Consortium, 2013). To date,  
115 most evolutionary studies have been interested in designing strategies that manage or delay the  
116 onset of resistance in pests (Rex Consortium, 2013). While these studies are crucial for the  
117 maintenance of crop yields, we still have very few information on the consequences of pesticide  
118 uses for eco-evolutionary dynamics of communities and for the simultaneous management of pests  
119 and pollination services (Loeuille *et al.*, 2013). Our goal here is to understand how adaptive  
120 responses of herbivores and pollinators to pesticides may change the ecological dynamics of these  
121 communities in agricultural landscapes.

122 We incorporate evolutionary dynamics in a plant-pollinator-herbivore model we previously used to  
123 study consequences of pesticides for ecological dynamics (Georgelin and Loeuille, 2014). We let  
124 species sensitivities to pesticides evolve and study the consequences of the trait evolutionary  
125 dynamics for the maintenance of the community (species densities and community composition).  
126 We study two evolutionary scenarios separately. First, only one species is allowed to evolve (either  
127 the pollinators or the herbivores). Second, we tackle the coevolutionary dynamics of the two  
128 sensitivity traits. We focus on three questions:

129 (i) What are the expected evolutionary dynamics of the sensitivity traits and how do selected  
130 strategies depend on the intensity of disturbance? Based on direct selective effects, we expect that  
131 any increase in disturbance will select for a lower level of sensitivity (higher resistance).

132 (ii) What are the ecological consequences of trait evolution in terms of densities and community  
133 composition? We previously showed that ecological dynamics under a low sensitivity of pollinators  
134 enhances the viability of the community (through effects on density, extinction threshold and  
135 resilience; Georgelin and Loeuille, 2014). We therefore make the hypothesis that evolution of  
136 pollinators toward less sensitivity will help the maintenance of the community. Conversely, we  
137 make the opposite prediction for the evolution of herbivores.

138 (iii) Can the coevolutionary dynamics be predicted from the superposition of two previous cases,  
139 where only one species sensitivity trait evolves? If, as we predict, antagonist and mutualist adaptive  
140 responses have opposite effects on the community, we expect that the consequences of coevolution  
141 on the viability of the community will depend on the evolutionary speeds of the two species, as well  
142 as on indirect density dependent effects.

143 Our main results show that single antagonistic or mutualistic trait evolution have contrary effects on  
144 community structure. While adaptive response of herbivores decreases the densities of the two other  
145 species and eventually leads to extinction of pollinators, adaptive response of pollinators can help  
146 the herbivores to remain in the system Thus, contrary to other models (Bronstein *et al.*, 2004;  
147 Abrams and Matsuda, 2005), evolution reinforces the consequences of ecological dynamics rather

148 than limiting them. However, when coevolutionary dynamics are considered, evolutionary speeds  
 149 heavily constrain the maintenance of the community. Coevolutionary outcomes cannot be inferred  
 150 from the simple addition of single-species evolutionary outcomes. We discuss how these results can  
 151 help explain the current pollination crisis and provide clues for the future management of  
 152 agricultural landscapes.

153

## 154 **Model and Methods**

### 155 *Ecological dynamics*

156 The model represents a community of three species, one plant species  $P$ , one pollinator species  $M$   
 157 and one herbivore species  $H$ :

$$158 \quad \frac{dP}{dt} = r_p P \left( 1 - \frac{P}{K_p} \right) + k_p \left( \frac{a_m MP}{1 + a_m h_m P} \right) - \left( \frac{a_h HP}{1 + a_h h_h P} \right) \quad (1.1)$$

$$159 \quad \frac{dM}{dt} = r_m M \left( 1 - \frac{M}{K_m} \right) + k_m(s_m) \left( \frac{a_m MP}{1 + a_m h_m P} \right) - g_m(s_m) lM \quad (1.2)$$

$$160 \quad \frac{dH}{dt} = k_h(s_h) \left( \frac{a_h HP}{1 + a_h h_h P} \right) - d_h H - g_h(s_h) lH \quad (1.3)$$

161  
 162 Variables and parameters are defined in table 1.

163 Table 1: Definitions and dimensions of variables and parameters

164

| Variable/Parameter description (dimension) |   |
|--|---|
| $P$  | Plant density ( $ind.m^{-2}$ )                                |
| $M$  | Pollinator density ( $ind.m^{-2}$ )                           |
| $H$  | Herbivore density ( $ind.m^{-2}$ )                            |
| $r_p$                                      | Plant intrinsic growth rate ( $t^{-1}$ )                      |
| $r_m$                                      | Pollinator intrinsic growth rate ( $t^{-1}$ )                 |
| $K_p$                                      | Plant carrying capacity ( $ind.m^{-2}$ )                      |
| $K_m$                                      | Pollinator carrying capacity ( $ind.m^{-2}$ )                 |
| $a_m$                                      | Plant-pollinator encounter rate ( $ind^{-1}.m^2.t^{-1}$ )     |
| $a_h$                                      | Plant-herbivore encounter rate ( $ind^{-1}.m^2.t^{-1}$ )      |
| $h_m$                                      | Pollinator handling time ( $t$ )                              |
| $h_h$                                      | Herbivore handling time ( $t$ )                               |
| $k_p$                                      | Conversion efficiency of pollination by plant (dimensionless) |

|            |  |
|------------|--|
| $k_m(s_m)$ | Conversion efficiency function of pollinator (dimensionless) |
| $k_h(s_h)$ | Conversion efficiency function of herbivore (dimensionless)  |
| $d_h$      | Herbivore intrinsic death rate ( $t^{-1}$ )                  |
| $l$        | Mortality rate due to disturbance ( $t^{-1}$ )               |
| $g_m(s_m)$ | Sensitivity function of the pollinator (dimensionless)       |
| $g_h(s_h)$ | Sensitivity function of the herbivore (dimensionless)        |
| $s_m$      | Sensitivity trait of the pollinator (dimensionless)          |
| $s_h$      | Sensitivity trait of the herbivore (dimensionless)           |

---

165

166 Interspecific interactions are modeled using Holling type II functional responses (Holling, 1959).

167 Plants and pollinators, in the absence of interacting species, have independent growths, limited by

168 carrying capacity ( $K_p$  and  $K_m$  respectively). In other words, the mutualistic interaction is considered

169 to be facultative: plants partly rely on anemophilous pollination or pollination by non-modeled

170 pollinator species and pollinators have other types of resources, such as non-modeled plant species.

171 On the contrary, we consider herbivores as being specialist of the focal plant species. Herbivores,

172 especially agricultural pests, are often reported to be more specialized than pollinators (Bernays and

173 graham, 1988; Fontaine *et al.*, 2009). In the absence of plants, herbivore density decays

174 exponentially due to intrinsic mortality rate  $d_h$ . The parameter  $l$  expresses the extra-mortality rate

175 due to the disturbance (pesticide use). Pesticide effects are modulated by sensitivity functions ( $g_h$  or

176  $g_m$ ), which increase with the respective sensitivity traits ( $s_h$  or  $s_m$ ).

177 The ecological dynamics of this system and the impacts of disturbances on the structure of the

178 community are detailed in (Georgelin and Loeuille, 2014). At the coexistence equilibrium, plant

179 density is only dependent on herbivore parameters (top-down control) while pollinator and

180 herbivore densities depend on both species parameters:

181

$$P^0 = \frac{d_h + g_h(s_h)l}{a_h(k_h(s_h) - h_h(d_h + g_h(s_h)l))} \quad (2.1)$$

182

$$M^0 = \frac{K_m(r_m - g_m(s_m)l + a_m P^0(k_m(s_m) + h_m(r_m - g_m(s_m)l)))}{r_m + a_m h_m P^0 r_m} \quad (2.2)$$

183

$$H^0 = \frac{(1 + a_h h_h P^0)((K_p - P^0)(1 + a_m h_m P^0)r_m + a_m K_p M^0 k_p)}{a_h K_p (1 + a_m h_m P^0)} \quad (2.3)$$

184

185

186 *Evolutionary dynamics*

187 To study the adaptive responses of both pollinators and herbivores to the disturbance, we first set  
188 how sensitivity traits affect the growth rates of each species. Low sensitivity to disturbance, for  
189 instance via detoxification mechanisms of pesticides (Després *et al.*, 2007; Cresswell *et al.*, 2012),  
190 often incur allocation costs, reducing growth or reproduction (Carrière *et al.*, 1994; Rex Consortium  
191 2013). To account for this trade-off, we assume that sensitivity traits negatively affect the  
192 conversion efficiency functions,  $k_h(s_h)$  and  $k_m(s_m)$ . While allocation costs are documented, we have  
193 no information on the shape of the trade-off functions, which are crucial for evolutionary dynamics  
194 (de Mazancourt and Dieckmann, 2004). To investigate a wide set of evolutionary possibilities, we  
195 use exponential functions for  $k_m$ ,  $k_h$ ,  $g_m$  and  $g_h$ :

$$196 \quad \begin{aligned} k_m(s_m) &= k_{m_0} \exp(c_m s_m) \quad \text{and} \quad k_h(s_h) = k_{h_0} \exp(c_h s_h) \\ g_m(s_m) &= g_{m_0} \exp(z_m s_m) \quad \text{and} \quad g_h(s_h) = g_{h_0} \exp(z_h s_h) \end{aligned}$$

197 This formulation allows sensitivity traits  $s_h$  and  $s_m$  to take any real value. For an evolving species  $i$ ,  
198 parameters  $c_i$  and  $z_i$  permit to control the shape of the  $g_i$  vs  $k_i$  trade-off. If  $c_i > z_i$ , the trade-off between  
199 reproduction and survival is convex, while when  $c_i < z_i$ , the trade-off is concave.

200 We use Adaptive Dynamics methods to analyze the eco-evolutionary dynamics of the community  
201 confronted to disturbances (Metz *et al.*, 1992; Dieckmann and Law, 1996; Geritz *et al.*, 1998). We  
202 first study the case when only one species evolves (pollinators or herbivores) then we study the  
203 coevolution of the two species. When only one trait evolves, variations can be expressed by the  
204 following equations:

$$205 \quad \frac{ds_h}{dt} = C_H \mu_H \sigma_H^2 H^0(s_h) \left. \frac{\partial \omega_{H_{mut}}(s_{h_{mut}}, s_h)}{\partial s_{h_{mut}}} \right|_{s_{h_{mut}} \rightarrow s_h} \quad (3)$$

206 for herbivores, and:

$$207 \quad \frac{ds_m}{dt} = C_M \mu_M \sigma_M^2 M^0(s_m) \left. \frac{\partial \omega_{M_{mut}}(s_{m_{mut}}, s_m)}{\partial s_{m_{mut}}} \right|_{s_{m_{mut}} \rightarrow s_m} \quad (4)$$

208 for pollinators.

209 where  $C_i$  ( $i$  being either  $H$  for herbivores or  $M$  for pollinators) is a scaling parameter,  $\mu_i$  is the per  
 210 individual mutation rate,  $\sigma_i^2$  is the variance of mutation effects on the sensitivity traits  $s_m$  or  $s_h$ ,  $H^0$   
 211 and  $M^0$  are the herbivore and pollinator population densities at the ecological equilibrium (equation  
 212 2) and the fitness gradient term correspond to the selective pressures acting on the trait (Dieckmann  
 213 and Law, 1996). Equations (3) and (4) imply that the phenotypic change is the product of two terms:  
 214 (i) the phenotypic variability produced by mutations (products  $\mu_H \sigma_H^2 H^0(s_h)$  and  $\mu_M \sigma_M^2 M^0(s_m)$  in  
 215 equations (3) and (4)), referred hereafter as “evolutionary potential” and (ii) a term that embodies  
 216 the natural selection process acting on this evolutionary potential. The fitness of a mutant is defined  
 217 by its growth rate when rare in the environment set by the resident populations (Metz *et al.*, 1992;  
 218 Geritz *et al.*, 1998). Invasion fitness equations are, for herbivores:

219

$$220 \quad \omega_{H_{mut}}(s_{h_{mut}}, s_h) = k_h(s_{h_{mut}}) \frac{a_h P^0(s_h)}{1 + a_h h_h P^0(s_h)} - d_h - g_h(s_{h_{mut}}) l \quad (5)$$

221

222 and for pollinators:

223

$$224 \quad \omega_{M_{mut}}(s_{m_{mut}}, s_m) = r_m \left( 1 - \frac{M^0(s_m)}{K_m} \right) + k_m(s_{m_{mut}}) \frac{a_m P^0(s_h)}{1 + a_m h_m P^0(s_h)} - g_m(s_{m_{mut}}) l \quad (6)$$

225

226 From equations (3) and (4), evolution ends when the fitness gradient vanishes. Such points are  
 227 called singular strategies (Geritz *et al.*, 1998). Singular strategies can be classified according to two  
 228 stability criteria: invasibility and convergence. A singular strategy is non-invasible when no mutant  
 229 can invade such a strategy (Maynard Smith, 1982). A singular strategy is convergent if only mutants  
 230 with closer trait value to the singular strategy can invade (Eshel, 1983; Christiansen, 1991).  
 231 Convergence and invasibility criteria can be studied by differentiating fitness functions twice  
 232 (Geritz *et al.* 1998).

233 In the case of coevolution the trait variation depend on the traits of the two resident populations  
 234 (pollinators and herbivores):

235

$$\frac{ds_h}{dt} = C_H \mu_H \sigma_H^2 H^0(s_h, s_m) \left. \frac{\partial \omega_{H_{mut}}(s_{h_{mut}}, s_h)}{\partial s_{h_{mut}}} \right|_{s_{h_{mut}} \rightarrow s_h} \quad (7.1)$$

237

$$\frac{ds_m}{dt} = C_M \mu_M \sigma_M^2 M^0(s_h, s_m) \left. \frac{\partial \omega_{M_{mut}}(s_{m_{mut}}, s_h, s_m)}{\partial s_{m_{mut}}} \right|_{s_{m_{mut}} \rightarrow s_m} \quad (7.2)$$

238

239

240 The two fitness equations are:

241

$$\omega_{H_{mut}}(s_{h_{mut}}, s_h) = k_h(s_{h_{mut}}) \frac{a_h P^0(s_h)}{1 + a_h h_h P^0(s_h)} - d_h - g_h(s_{h_{mut}}) l \quad (8.1)$$

242

$$\omega_{M_{mut}}(s_{m_{mut}}, s_m, s_h) = r_m \left( 1 - \frac{M^0(s_m, s_h)}{K_m} \right) + k_m(s_{m_{mut}}) \frac{a_m P^0(s_h)}{1 + a_m h_m P^0(s_h)} - g_m(s_{m_{mut}}) l \quad (8.2)$$

244

245 Sets of strategies  $(s_m^*, s_h^*)$  that make system 8 null are called Singular Coalitions. Invasibility and  
 246 convergence criteria of such coalitions can again be studied by differentiating fitness functions  
 247 (Kisdi, 2006).

248

249 *Numerical simulations of eco-evolutionary dynamics*

250 Analytical tools of Adaptive Dynamics (equations 3 to 6) were used when possible. In addition to  
 251 this mathematical analysis, we undertake extensive numerical simulations, for two reasons. First,  
 252 the analytical tools of Adaptive Dynamics are based on restrictive hypotheses (stable ecological  
 253 equilibrium, rare mutations with weak phenotypic effects, clonal reproduction) (Metz *et al.*, 1992;  
 254 Dieckmann and Law, 1996; Geritz *et al.* 1998). Numerical simulations allow us to relax these  
 255 hypotheses. Second, in the case of coevolution, only sufficient (but not necessary) conditions of  
 256 convergence can be obtained analytically (Kisdi, 2006). When such conditions are violated, it  
 257 cannot be guaranteed whether the system will converge toward the coalition or not. Details on the  
 258 simulation procedures can be found in appendix.

259

260

261 **Results**

262 Below, we summarize the main results of our analysis. Full details of the mathematical  
263 computations and numerical simulations as well as details on the dynamics of plant-herbivore and  
264 plant-pollinator subsystems can be found in the appendix.

265

266 ***Evolution of herbivore sensitivity trait only***

267 Depending on the trade-off shape, two qualitative dynamics are possible. For a convex or linear  
268 trade-off ( $z_h \leq c_h$ ), ever-increasing sensitivities are selected (Figure 1a). For a concave trade-off ( $z_h$   
269  $> c_h$ ), sensitivity will reach a Continuously Stable Strategy, a singular strategy that is convergent  
270 and non-invasible. Evolution stops at this point (Figure 1b). Equation of this singular strategy is:

271 
$$s_h^* = \frac{1}{z_h} \left( \ln \frac{c_h}{g_{h_0}(z_h - c_h)} + \ln \frac{d_h}{l} \right) \quad (7)$$
  
272

273 Equation (7) is composed of two terms. The first term represents the evolutionary constraints  
274 associated with the trade-off shape (relative values of  $c_h$  and  $z_h$ ). The second part stresses the  
275 importance of ecological conditions, represented by the ratio of natural mortality ( $d_h$ ) to pesticide-  
276 driven mortality ( $l$ ). Adaptive response to disturbance therefore strongly depends on background  
277 mortality. A low (high) level of background mortality yields a low (high) equilibrium sensitivity.

278 Regardless of the trade-off shape, evolution of herbivore sensitivity always leads to a decrease in  
279 the densities of both plants and pollinators, as long as all species are present (Figure 1a and 1b).

280 Herbivore sensitivity evolution affects negatively the density of plants by increasing top-down

281 pressures. Consequently, pollinator density decreases as well and given a high sensitivity to

282 disturbance (high sensitivity  $s_m$ ), they may even go extinct (Figure 1a and 1b). In such instances, the

283 disturbance leads to an Evolutionary Murder of pollinators due to herbivore evolution. Once

284 pollinators disappear, plant and herbivore densities may display cyclic dynamics (figure 1b). When

285 pollinator sensitivity is sufficiently low to avoid extinction, however, herbivore evolution leads to

286 an eco-evolutionary equilibrium where the three species coexist at reduced densities.

287

288 ***Evolution of pollinator sensitivity trait only***

289 When only pollinators evolve, the existence of a Singular Strategy  $s_m^*$  is constrained by the trade-off  
290 shape. When the trade-off is linear ( $z_m=c_m$ ), no such singularity exists. In this case, pollinators  
291 evolve toward ever-decreasing sensitivities when disturbance intensity parameter  $l$  is high and  
292 toward ever-increasing sensitivities when  $l$  is low. When the trade-off is not linear, a Singular  
293 Strategy exists:

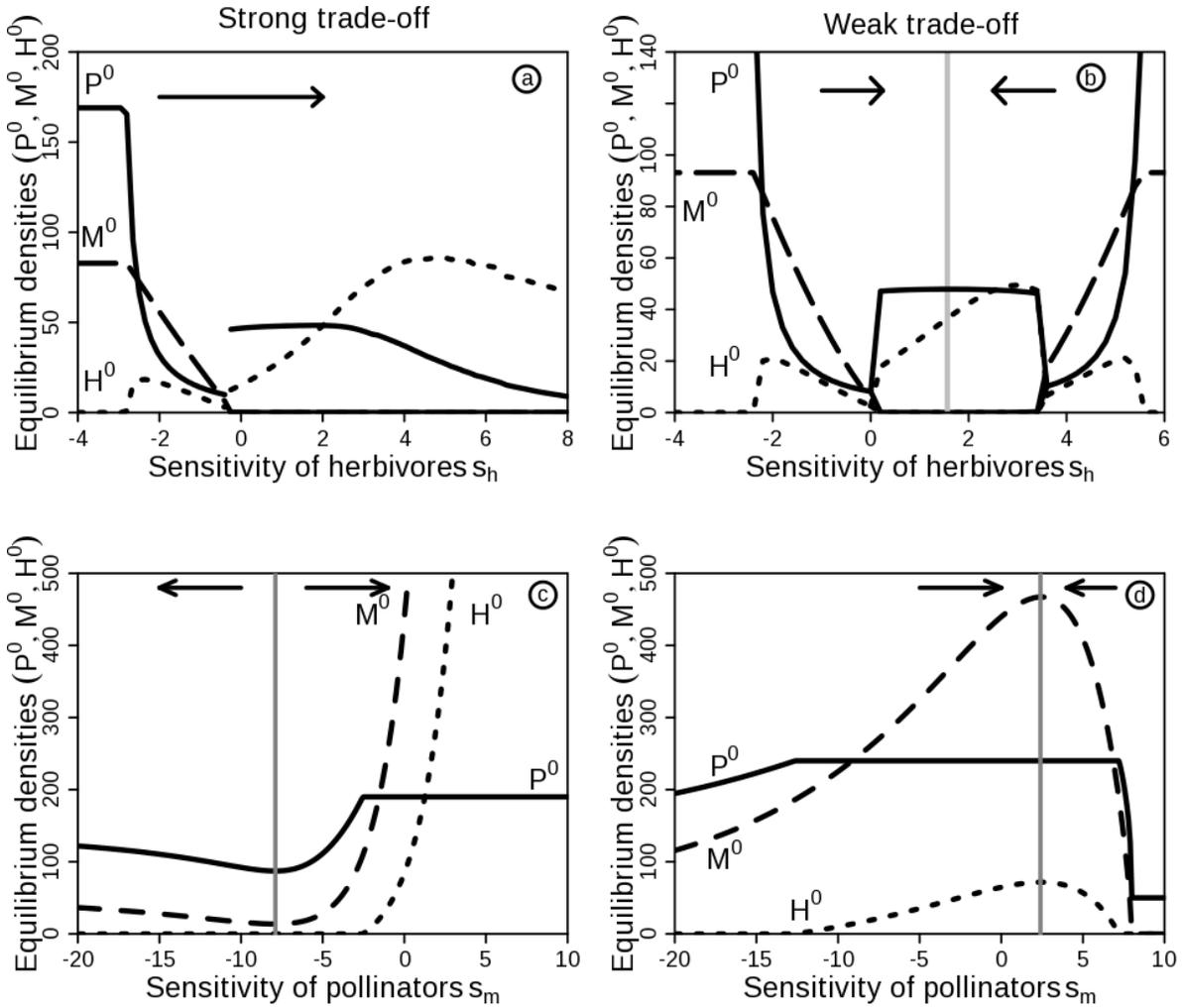
294

295 
$$s_m^* = \frac{1}{c_m - z_m} \left( \ln \left( \frac{z_m g_{m_0}}{c_m k_{m_0}} \right) + \ln \left( \frac{l}{j(P^0(s_h))} \right) \right) \quad (8)$$

296

297 As for the evolution of herbivores, the characteristics of the singularity depend on the trade-off  
298 shape. For a convex trade-off ( $z_m < c_m$ ), the singular strategy is invasible and non-convergent (i.e. a  
299 Repellor; figure 1c). Conversely, for a concave trade-off ( $z_m > c_m$ ), the singular strategy is a  
300 Continuously Stable Strategy (CSS; figure 1d). The equilibrium value  $s_m^*$  is again dependent on the  
301 trade-off shape (first term of equation 9). It also depends on the ecological conditions (second term  
302 of equation 9), here the ratio of mortality due to pesticide to resource benefits coming from plants  
303 (the function  $j$ , which is the type II functional response). Therefore, a higher density of plants will  
304 typically reduce the evolved sensitivity of pollinators.

305 Evolution of pollinator sensitivity, in the absence of herbivores, always leads to an increase in the  
306 densities of plants and pollinators (Figure 1c and 1d). Eventually, plant density becomes sufficiently  
307 high for the herbivore to invade the system in spite of the disturbance. We call this phenomenon  
308 Evolutionary Facilitation: the evolution of pollinator sensitivity creates the conditions for  
309 herbivores to establish in the community. Once herbivores are present pollinator and herbivore  
310 densities increase with pollinator sensitivity evolution while plant density remains constant, as  
311 determined by the top-down control exerted by herbivores (equation 2).



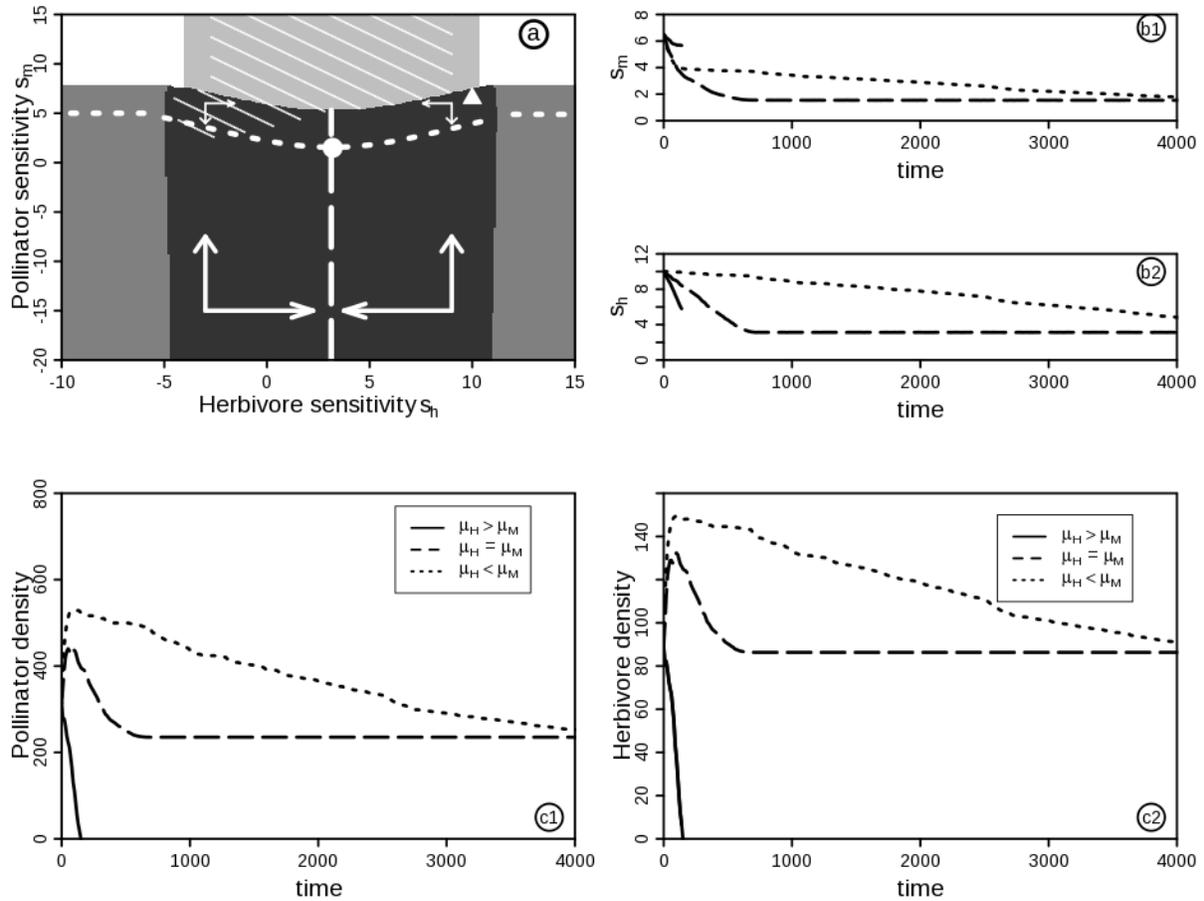
313 Figure 1: Density variations of plants (continuous lines), pollinators (long-dashed lines) and  
 314 herbivores (dashed lines) at the ecological equilibrium during the evolution of herbivores (a and b)  
 315 or of pollinators (c and d). Two types of trade-offs are depicted, convex (a and c) and concave (b  
 316 and d). Vertical lines correspond to the sensitivity singular strategies  $s_h^*$  or  $s_m^*$  and arrows depict  
 317 the direction of evolution. Parameters values are:  $r_p=0.5$ ;  $r_m=0.5$ ;  $K_p=50$ ;  $K_m=50$ ;  $a_m=1$ ;  $a_h=1$ ;  
 318  $h_m=0.2$ ;  $h_h=0.1$ ;  $k_p=0.5$ ;  $d_h=3.5$ ;  $l=1$ ;  $k_{m_0}=1$ ;  $g_{m_0}=1$ ;  $k_{h_0}=1$ ;  $g_{h_0}=1$ ;  $s_m=2$  in graphs a and b;  $s_h=1.25$   
 319 in graphs c and d;  $c_h=0.3$  and  $z_h=0.2$  in a;  $c_h=0.4$  and  $z_h=0.8$  in b;  $c_m=0.5$  and  $z_m=0.1$  in c;  $c_m=0.1$   
 320 and  $z_m=0.3$  in d.

321

## 322 ***Coevolution***

323 Regarding the coevolution of pollinators and herbivores, we show that if the two trade-offs are  
324 concave, the Singular Coalition is convergent and non-invasible (Absolute Convergence Stability;  
325 Kisidi, 2006). Coevolution therefore ends at this point. In the three other cases (when one or both of  
326 the trade-offs are convex), numerical simulations are necessary to determine the behavior of the  
327 Singular Coalitions (see appendix).

328 The outcomes of coevolutionary dynamics are highly dependent on the evolutionary potentials of  
329 species. In Figure 2a (in which the coalition is convergent and non-invasible, hence the endpoint of  
330 the evolutionary dynamics), we choose one initial point (triangle in Figure 2a) and run three  
331 simulation scenarios. In one scenario, pollinators and herbivores have the same mutation rates,  
332 while in the other two, herbivores evolve faster or slower than pollinators. For each scenario, we  
333 run 10 simulations and extract the mean trajectories of sensitivity traits and population densities.  
334 When pollinators evolve faster or when both species evolve at the same speed, evolution ends at the  
335 Singular Coalition, as expected (dashed and dotted lines, Figure 2b and 2c). However, during the  
336 coevolutionary dynamics, trait values and densities largely depend on these relative evolutionary  
337 speeds. The interplay between pollinator and herbivore evolutionary dynamics also affects the  
338 direction of density variations. Densities first increase then decrease, when pollinators evolve faster  
339 or at the same pace (Figure 2c). By contrast, when herbivores evolve faster than pollinators,  
340 densities always decrease and Evolutionary Murder of pollinators is observed (plain lines, figure  
341 2c). Subsequently, the community collapses, as cyclic dynamics confine plants and herbivores to  
342 low populations. In this case, pollinator evolution is too slow to rescue the community from  
343 collapsing.



344 Figure 2 : Numerical simulations of the eco-evolutionary dynamics of the community when the two  
 345 trade-offs are concave and for different evolutionary potentials of the two species.

346 (a) Community composition and evolutionary dynamics. Colors depict community composition. The  
 347 dark region stands for the coexistence of the three species, dark gray for plant-pollinator  
 348 community, light gray for plant-herbivore community and white for plant only. White hatching  
 349 represents regions of cyclic dynamics. The dotted line depicts the singular strategy isocline of  
 350 pollinators and the long-dashed line depicts the herbivore isocline. Arrows show the direction of  
 351 evolution of sensitivity traits. Dot depicts the eco-evolutionary singularity. Triangle depicts the start  
 352 of the simulations.

353 (b) Sensitivity of pollinators (1) and herbivores (2) during the eco-evolutionary dynamics, for the  
 354 three different scenarios of evolutionary potentials.

355 (c) Density of pollinators (1) and herbivores (2) for the three same scenarios ( $\mu_m$  is the pollinator

356 mutation rate and  $\mu_h$  is the herbivore one).

357 Parameters values are:  $r_p=0.5$ ;  $r_m=0.5$ ;  $K_p=50$ ;  $K_m=50$ ;  $a_m=1$ ;  $a_h=1$ ;  $h_m=0.2$ ;  $h_h=0.1$ ;  $k_p=0.5$ ;

358  $d_h=3.5$ ;  $l=1$ ;  $k_{m_0}=1$ ;  $g_{m_0}=1$ ;  $k_{h_0}=1$ ;  $g_{h_0}=1$ ;  $c_m=0.2$ ;  $c_h=0.2$ ;  $z_m=0.4$ ;  $z_h=0.4$ ;  $\mu_m=10^{-6}$  and  $\mu_h=10^{-5}$ ;

359  $10^{-6}$  or  $10^{-7}$ .

360

361 The evolutionary potential of species is however not simply defined by mutation rates  $\mu_i$  or  
362 mutation amplitudes  $\sigma_i^2$ . It also crucially depends on population densities (see equation 3).

363 Therefore, because we have observed that the evolution of one partner can strongly influence the

364 density of the other, we expect that coevolutionary dynamics can create strong density-dependent

365 effects constraining the evolutionary potentials of the two species. In figure 3, we depict the case of

366 a convex trade-off for herbivores and concave trade-off for pollinators. In this case, we expect that

367 sensitivity trait of herbivores will always increase while trait of pollinators will stick to the isocline.

368 However, when herbivores evolve faster than pollinators, herbivore evolution is sufficiently fast for

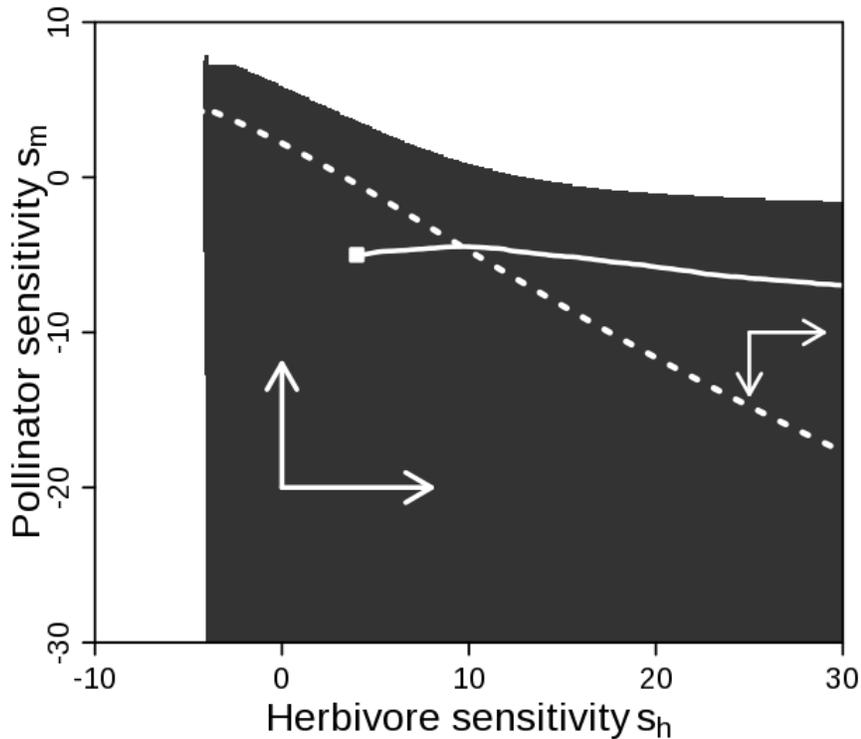
369 pollinator sensitivity to cross its isocline, then to be brought further and further from it, therefore

370 causing a large maladaptation in the pollinator population. Indeed, herbivore evolution strongly

371 decreases the density of pollinators, thereby deteriorating their evolutionary potential. Evolution of

372 pollinators toward their isocline is therefore very slow (Figure 3). Coevolution here, and differences

373 in evolutionary potentials, make pollinator populations constantly maladapted to the disturbance.



375 *Figure 3 : Eco-evolutionary dynamics of the community when the trade-off of herbivores is convex*  
 376 *and trade-off of pollinators is concave. The dark zone depicts the coexistence of the three species.*  
 377 *The dotted line represents the evolutionary isocline of pollinators. There is no herbivore isocline,*  
 378 *since the trade-off is convex so that their sensitivity trait increases continuously. The continuous*  
 379 *line shows a coevolutionary trajectory, in a scenario where herbivores evolve faster than*  
 380 *pollinators. The white square depicts the beginning of the simulation. Parameter values are:*  
 381  $r_p=0.5; r_m=0.5; K_p=50; K_m=50; a_m=1; a_h=1; h_m=0.2; h_h=0.1; k_p=0.5; d_h=3.5; l=1; k_{m_0}=1; g_{m_0}=1;$   
 382  $k_{h_0}=1; g_{h_0}=1; c_m=0.2; c_h=0.2; z_m=0.4; z_h=0.1; \mu_m=10^{-6}$  and  $\mu_h=10^{-5}$ .

383

### 384 **Discussion**

385

386 Ecological dynamics of mixed antagonistic and mutualistic interactions create complex density  
 387 dependent effects (Georgelin and Loeuille, 2014). We show here that such indirect effects largely

388 constrain the evolutionary and coevolutionary dynamics that can be observed in such systems.  
389 These eco-evolutionary dynamics and their consequences for community composition and structure  
390 may have profound implications for the simultaneous management of pollination service and pest  
391 control in agricultural landscapes.

392

393 When only herbivore sensitivity evolves, we find that herbivore adaptive response is detrimental to  
394 the maintenance of the whole community. Here, we observe that herbivore evolution (1) negatively  
395 affects its own density, (2) also deteriorates the densities of the other species (plants, pollinators).  
396 Effect (1) is consistent with other theoretical works suggesting that adaptive response of a given  
397 population should not be expected to lead systematically to higher population levels (Dieckmann  
398 and Ferrière, 2004), and can even lead to population extinction (Evolutionary Suicide; Gyllenberg  
399 and Parvinen, 2001). In our case, although evolution decreases the herbivore population making it  
400 vulnerable to demographic stochasticity (Evolutionary Deterioration; Dieckmann and Ferrière,  
401 2004), we never find any occurrence of Evolutionary Suicide.

402 We also note that such deteriorating effects are hierarchical. In the simulations we made, pollinators  
403 disappear first during antagonistic evolution. Jones *et al.* (2009), in a model of antagonistic-  
404 mutualistic evolving community, show that evolution of antagonists can lead the whole community  
405 to extinction. Their model is based on different assumptions as the mutualism is obligatory and  
406 antagonists need the presence of mutualists to survive (Jones *et al.*, 2009). Such obligatory links  
407 facilitate the propagation of deteriorating evolutionary effects in their community. Our results  
408 confirm the idea that mutualists may suffer from antagonistic evolution and are prone to extinction,  
409 even in the absence of obligatory links among species.

410 The evolutionary responses of herbivores to disturbances have large implications for the  
411 conservation and management of agricultural communities. In agricultural landscapes, direct  
412 mortality due to pesticides or habitat changes is often proposed to explain the decrease of pollinator  
413 densities or their extinctions (Potts *et al.*, 2010; González-Varo *et al.*, 2013). Our model suggests

414 that the (often observed) adaptive response of herbivores to pesticide may create indirect ecological  
415 effects that contribute to the decrease of pollinator populations and therefore participate to the loss  
416 of pollination services and to the destabilization of communities. While the occurrence of such  
417 evolutionary indirect effects need to be tested, they illustrate the importance of an evolutionary  
418 perspective for the management of agricultural systems (Loeuille *et al.*, 2013).

419

420 Contrary to herbivore evolution, we find that pollinator adaptive response to disturbance is  
421 beneficial to the community maintenance. Pollinator evolution increases plant density. This creates  
422 indirect bottom-up effects that enhance pollinator and herbivore densities. Also, pollinator evolution  
423 can ultimately create and maintain the conditions of the establishment and survival of herbivores in  
424 the system (a phenomenon we name Evolutionary Facilitation).

425 A recent surge of interest exists in coevolutionary models of mutualisms (Ferrière *et al.*, 2002;  
426 Gomulkiewicz *et al.*, 2003; Guimarães *et al.*, 2011; Zhang *et al.*, 2001; Nuismer *et al.*, 2012),  
427 including in antagonistic-mutualistic systems (Jones *et al.*, 2009). These models focus on the role of  
428 cheaters or exploiters in mutualistic interactions. Considering the evolution of birth rate, Jones *et al.*  
429 (2009) find that mutualism evolution can lead to an Evolutionary Purging (i.e. Evolutionary Murder  
430 of the exploiter by the mutualist), which contradicts our results. Jones *et al.* (2009) focus on  
431 mutualists that are pollinating seed parasites (as it is found in fig and yucca systems for example).  
432 Hence, under some conditions (weak intraspecific competition of mutualists and antagonists), the  
433 density of pollinating seed parasites is high and creates high parasitism pressure on host plants. This  
434 reduces plant density and the availability of non-parasited seeds, that are necessary for antagonist  
435 survival. By contrast, mutualists, in our model, always have a positive effect on plant growth rate,  
436 which explains the discrepancy between our and Jones' models.

437 Positive effects of evolution on community structure have already been shown in other mutualistic  
438 network models. Evolution and coevolution between partners can lead to nestedness in mutualistic  
439 networks (Zhang *et al.*, 2011), an architecture that increases the maintenance and resilience of such

440 communities (Bascompte *et al.*, 2006; Thébault and Fontaine, 2010). We note also that the  
441 possibility of Evolutionary Facilitation we observe here is not restricted to the evolution of  
442 mutualistic interactions and can also be observed in a food web context. Evolutionary changes in  
443 foraging behavior of predators can thereby favor the maintenance of community diversity (Loeuille  
444 and Loreau, 2009; Urban, 2013).

445 Evolutionary Facilitation has important implications for the conservation of natural communities.  
446 The current concern about the loss of mutualistic interactions in natural communities needs to  
447 integrate such an evolutionary perspective (Kiers *et al.*, 2010). Mutualistic interactions are not only  
448 important as a support for the ecosystem functioning or services they provide (eg, pollination  
449 services; Potts *et al.*, 2010; Georgelin and Loeuille, 2014), but also for their positive influence on  
450 the evolutionary dynamics of communities we find here. The loss of pollinators may in turn  
451 decrease such positive evolutionary effects and threaten the different species of the community  
452 through the modification of evolutionary or coevolutionary trajectories. The occurrence of  
453 Evolutionary Facilitation in our model strengthen the idea that pollinators may help the population  
454 of herbivores, in the presence of pesticide application. This result is found both on an ecological  
455 scale (Georgelin and Loeuille, 2014) and on an evolutionary scale. A pesticide that is highly  
456 selective (i.e. that does not affect pollinator populations too much) would not be efficient because,  
457 in this case, high pollinator populations will buffer herbivore populations against this disturbance  
458 (Georglein and Loeuille, 2014).

459

460 The range of possible dynamics is much larger when coevolution occurs. We find that a  
461 combination of positive and negative density-dependent effects arise, respectively due to  
462 mutualistic and antagonistic evolution, and the community outcomes are heavily constrained by the  
463 evolutionary potentials of pollinators and herbivores. When herbivores have a higher evolutionary  
464 potential, the phenomenon of Evolutionary Murder of pollinators may occur. However, if pollinator  
465 evolution is sufficiently fast, it can rescue the community from this Evolutionary Murder.

466 Evolutionary potentials are constrained by several attributes, such as rate and amplitude of  
467 mutations, population densities and generation times of organisms (Fisher, 1930; Dawkins and  
468 Krebs, 1979). Higher densities lead to higher genetic and phenotypic variabilities in populations,  
469 enhancing their responses to environmental changes (Leimu *et al.*, 2006). Also, the rate of  
470 appearance of new mutations is thought to be higher in larger populations, which facilitates  
471 adaptation (Lanfear *et al.*, 2013). Considering agricultural landscapes, pests have by definition high  
472 densities. Furthermore, pesticide use is a common response to outbreaks when pest densities are  
473 even more important (Barbosa and Shultz, 1987). In such circumstances, herbivore pest  
474 evolutionary response is likely to be fast compared to pollinators, whose populations may be  
475 already deteriorated by other detrimental factors (González-Varo *et al.*, 2013). Consistent with this  
476 view, resistances of pests to new toxic compounds have been frequently observed, often in a few  
477 generations (Mallet, 1989; Rex Consortium, 2013), while the evolutionary responses of pollinators  
478 remain largely undocumented (but see Cresswell *et al.*, 2012).

479 In our model, the relative evolutionary potentials of the two species vary during the coevolutionary  
480 dynamics, due to density changes that are evolutionary driven (Fussmann *et al.*, 2007). In the last  
481 result we investigate, sensitivity of pollinator is maintained far from its optimum and pollinator  
482 population remains maladapted, because fast herbivore evolution strongly reduces pollinator  
483 density. This result advocates for the joined consideration of the community context, and of the  
484 interplay between different interaction types, when studying the evolutionary responses of  
485 populations to disturbances (Fussmann *et al.*, 2007; Loeuille *et al.*, 2013) While such an integrative  
486 approach is particularly difficult in the field, not accounting for coevolution and evolutionary  
487 potentials of the different species may lead to misconceptions about the dynamics of communities  
488 in the face of global changes (Dieckmann and Ferrière, 2004; Loeuille *et al.*, 2013). Here, we  
489 discuss our results through the case of plant-pollinator-herbivore communities confronted to  
490 pesticides in agricultural landscapes. However, since we have little information on the eco-  
491 evolutionary dynamics of antagonistic-mutualistic communities confronted to external disturbances,

492 we keep our model simple. Hence, these results may give insights for every multiple-interaction  
493 types communities, that are confronted to external disturbances, like climate changes (Parmesan,  
494 2006), fragmentation and habitat destruction (González-Varo *et al.*, 2013; Georgelin and Loeuille,  
495 2014). Because of this simplicity, our results may be less important and pronounced when  
496 additional complexity is considered (network complexity, spatiality). This analysis is a first step in  
497 the understanding of this kind of systems and need further studies, that consider these complexities.

498

#### 499 **Acknowledgment**

500

501 In addition to INRA, IRD, UPMC, UPEC, Paris Diderot and CNRS that routinely support our  
502 research, the authors acknowledge the financial support of the Region Ile de France (DimAstrea  
503 grant allocated to N. L. and G. K.). We also thank Nicolas Chazot and Élisabeth Thébault for comments  
504 on an early version of this manuscript.

505

#### 506 **References**

- 507 Abrams PA, Matsuda H, 2005. The effect of adaptive change in the prey on the dynamics of an  
508 exploited predator population. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **62**, 758-766.  
509
- 510 Barbosa P, Shultz JC, 1987. Insect Outbreaks. Academic Press, 578 p.  
511
- 512 Bascompte J, Jordano P, Olesen JM, 2006. Asymmetric coevolutionary networks facilitate  
513 biodiversity maintenance. *Science* **312**, 431-433.  
514
- 515 Bernays E, Graham M, 1988. On the evolution of host specificity in phytophagous arthropods.  
516 *Ecology* **69**, 886-892.  
517
- 518 Bronstein JL, Dieckmann U, Ferrière R, 2004. Coevolutionary dynamics and the conservation of  
519 mutualisms. - In: Ferrière R, Dieckmann U, Couvet D (eds). *Evolutionary Conservation Biology*.  
520 Cambridge University Press, pp. 305-326.  
521
- 522 Carrière Y, Deland JP, Roff DA, Vincent C, 1994. Life-history costs associated with the evolution of  
523 insecticide resistance. *Proceedings of the Royal Society B* **258**, 35-40.  
524
- 525 Christiansen FB, 1991. On conditions for evolutionary stability for a continuously varying  
526 character. *The American Naturalist* **138**, 37-50.  
527
- 528 Coltman DW, O'Donoghue P, Jorgenson JT, Hogg TH, Strobeck C, Festa-Bianchet M, 2003.

529 Undesirable evolutionary consequences of trophy hunting. *Nature* **426**, 655–658.  
530  
531 Cresswell JE, Page CJ, Uygun MB, Holmbergh M, Li Y, Wheeler JG, Laycock I, Pook CJ, Hempel  
532 de Ibarra N, Smirnoff N, Tyler CR, 2012. Differential sensitivity of honey bees and bumble bees to  
533 a dietary insecticide (imidacloprid). *Zoology* **115**, 365–371.  
534  
535 Dawkins R, Krebs JR, 1979. Arms races between and within species. *Proceedings of the Royal*  
536 *Society B* **205**, 489–511.  
537  
538 de Mazancourt C, Dieckmann U, 2004. Trade-Off Geometries and Frequency-Dependent Selection.  
539 *The American Naturalist* **164**, 765–778.  
540  
541 Després L, David JP, Gallet C, 2007. The evolutionary ecology of insect resistance to plant  
542 chemicals. *Trends in Ecology and Evolution* **22**, 298-307.  
543  
544 Dieckmann U, Ferrière R, 2004. Adaptive dynamics and evolving biodiversity. - In: Ferrière R,  
545 Dieckmann U, Couvet D (eds). *Evolutionary Conservation Biology*. Cambridge University Press,  
546 pp. 188-224.  
547  
548 Dieckmann U, Law R, 1996. The dynamical theory of coevolution: a derivation from stochastic  
549 process. *Journal of Mathematical Biology* **34**, 579-612.  
550  
551 Eshel I, 1983. Evolutionary and continuous stability. *Journal of Theoretical Biology* **103**, 99–111.  
552  
553 Fisher RA, 1930. *The Genetical Theory of Natural Selection*. Clarendon Press, Oxford, 308 p.  
554  
555 Ferrière R, Bronstein JL, Rinaldi S, Law R, Gauduchon M, 2002. Cheating and the evolutionary  
556 stability of mutualisms. *Proceedings of the Royal Society B* **269**, 773–780.  
557  
558 Fontaine C, Guimarães PR, Kéfi S, Loeuille N, Memmot J, van der Putten WH, van Veen FJF,  
559 Thébault E, 2011. The ecological and evolutionary implications of merging different types of  
560 networks. *Ecology Letters* **14**, 1170-1181.  
561  
562 Fontaine C, Thébault E, Dajoz I, 2009. Are insect pollinators more generalist than insect  
563 herbivores? *Proceedings of the Royal Society B* **276**, 3027-3033.  
564  
565 Fussmann GF, Loreau M, Abrams PA, 2007. Eco-evolutionary dynamics of communities and  
566 ecosystems. *Functional Ecology* **21**, 465–477.  
567  
568 Geritz SAH, Kisdi E, Meszéna G, Metz JAJ, 1998. Evolutionary singular strategies and the adaptive  
569 growth and branching of the evolutionary tree. *Evolutionary Ecology* **12**, 35-57.  
570  
571 Georgelin E, Loeuille N, 2014. Dynamics of coupled mutualistic and antagonistic interactions, and  
572 their implications for ecosystem management. *Journal of Theoretical Biology* **346**, 67-74.  
573  
574 Gomulkiewicz R, Holt RD, 1995. When does evolution by natural selection prevent extinction.  
575 *Evolution* **49**, 201-207.  
576  
577 Gomulkiewicz R, Nuismer SL, Thompson JN, 2003. Coevolution in variable mutualisms. *The*  
578 *American Naturalist* **162**, S80–93.  
579  
580 González-Varo JP, Biesmeijer JC, Bommarco R, Potts SG, Schweiger O, Smith HG, Steffen-

581 Dewenter I, Szentgyörgyi H, Woyciechowski M, Vilà M, 2013. Combined effects of global change  
582 pressures on animal-mediated pollination. *Trends in Ecology and Evolution* **28**, 524-530.  
583

584 Guimarães PR, Jordano P, Thompson JN, 2011. Evolution and coevolution in mutualistic networks.  
585 *Ecology Letters* **14**, 877-885.  
586

587 Gyllenberg M, Parvinen K, 2001. Necessary and sufficient conditions for evolutionary suicide.  
588 *Bulletin of Mathematical Biology* **63**, 981-993.  
589

590 Holling CS, 1959. Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *The Canadian*  
591 *Entomologist* **91**, 385-398.  
592

593 Janzen DH, 1980. When is it Coevolution. *Evolution* **34**, 611-612.  
594

595 Jones EI, Ferrière R, Bronstein JL, 2009. Eco-evolutionary dynamics of mutualists and exploiters.  
596 *The American Naturalist* **174**, 780-794.  
597

598 Kiers TE, Palmer TM, Ives AR, Bruno JF, Bronstein JL, 2010. Mutualisms in a changing world: an  
599 evolutionary perspective. *Ecology Letters* **13**, 1459-1474.  
600

601 Kisdi E, 2006. Trade-off geometries and the adaptive dynamics of two co-evolving species.  
602 *Evolutionary Ecology Research* **8**, 959-973.  
603

604 Klein AM, Vaissière BE, Cane JH, Steffan-Dewenter I, Cunningham SA, Kremen C, Tscharntke T,  
605 2007. Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal*  
606 *Society B* **274**, 303-313.  
607

608 Lanfear R, Kokko H, Eyre-Walker A, 2013. Population size and the rate of evolution. *Trends in*  
609 *Ecology & Evolution* **29**, 33-41.  
610

611 Leimu R, Mutikainen P, Koricheva J, Fischer M, 2006. How general are positive relationships  
612 between plant population size, fitness and genetic variation? *Journal of Ecology* **94**, 942-952.  
613

614 Loeuille N, Barot S, Georgelin E, Kylafis G, Lavigne C, 2013. Eco-evolutionary dynamics of  
615 agricultural networks: implications for a sustainable management. *Advances in Ecological Research*  
616 **48**, 339-435.  
617

618 Loeuille N, Loreau M, 2009. Emergence of complex food web structure in community evolution  
619 models, in *Community Ecology* (pp. 163-178), Verhoef HA, Morin PJ. Oxford University Press,  
620 Oxford, UK.  
621

622 Lundin O, Smith HG, Rundlöf M, Bommarco R, 2013. When ecosystem services interact: crop  
623 pollination benefits depend on the level of pest control. *Proceedings of the Royal Society B* **280**,  
624 20122243.  
625

626 Mallet J, 1989. The evolution of insecticide resistance: have the insects won. *Trends in Ecology and*  
627 *Evolution* **4**, 336-340.  
628

629 Matsuda H, Abrams PA, 1994. Runaway evolution to self-extinction under asymmetrical  
630 competition. *Evolution* **48**, 1764-1772.  
631

632 Maynard Smith J, 1982. *Evolution and the theory of games*. Cambridge University Press,

633 Cambridge.  
634  
635 Metz JAJ, Nisbet RM, Geritz SA, 1992. How should we define “fitness” for general ecological  
636 scenarios. *Trends in Ecology and Evolution* **7**, 198–202.  
637  
638 Nuismer SL, Jordano P, Bascompte J, 2012. Coevolution and the architecture of mutualistic  
639 networks. *Evolution* **67**, 338–354.  
640  
641 Olsen EM, Heino M, Lilly GR, Morgan MJ, John B, Ernande B, Dieckmann U, 2004. Maturation  
642 trends indicative of rapid evolution preceded the collapse of northern cod. *Nature* **428**, 932–935.  
643  
644 Palumbi SR, 2001. Humans as the world's greatest evolutionary force. *Science* **293**, 1786-1790.  
645  
646 Parmesan C, 2006. Ecological and Evolutionary responses to recent climate change. Annual Review  
647 of Ecology, *Evolution and Systematics* **37**, 637-669.  
648  
649 Potts SG, Biesmeijer JC, Kremen C, Neumann P, Schweiger O, Kunin WE, 2010. Global pollinator  
650 declines: trends, impacts and drivers. *Trends in Ecology and Evolution* **25**, 345-353.  
651  
652 Rex Consortium, 2013. Heterogeneity of selection and the evolution of resistance. Trends in  
653 *Ecology and Evolution* **28**, 110-118.  
654  
655 Strauss SY, 1997. Floral characters link herbivores, pollinators and plant fitness. *Ecology* **78**, 1640-  
656 1645.  
657  
658 Strauss SY, Siemens DH, Decher MB, Mitchell-Olds D, 1999. Ecological costs of plant resistance  
659 to herbivores in the currency of pollination. *Evolution* **53**, 1105-1113.  
660  
661 Thébault É, Fontaine C, 2010. Stability of ecological communities and the architecture of  
662 mutualistic and trophic networks. *Nature* **329**, 853-856.  
663  
664 Urban MC, 2013. Evolution mediates the effects of apex predation on aquatic food webs.  
665 *Proceedings of the Royal Society B* **280**, 20130859.  
666  
667 Vitousek PM, 1997. Human Domination of Earth’s Ecosystems. *Science* **277**, 494–499.  
668  
669 Walsh MR, 2013. The evolutionary consequences of indirect effects. *Trends in Ecology and*  
670 *Evolution* **28**, 23–29.  
671  
672 Wootton JT, 1994. The nature and consequences of indirect effects in ecological communities.  
673 *Annual Review of Ecology and Systematics* **25**, 443-466.  
674  
675 Zhang F, Hui C, Terblanche JS, 2011. An interaction switch predicts the nested architecture of  
676 mutualistic networks. *Ecology Letters* **14**, 797-803.

# Eco-evolutionary dynamics of plant-insect communities facing disturbances: implications for community maintenance and agricultural management.

*Georgelin E., Kylafis G. and Loeuille N.*

## Supplementary information

### Contents

|          |   |           |
|----------|---|-----------|
| <b>1</b> | <b>Ecological dynamics of the community</b>               | <b>2</b>  |
| 1.1      | Coexistence equilibrium . . . . .                         | 2         |
| 1.2      | Plant-herbivore equilibrium . . . . .                     | 2         |
| 1.3      | Plant-pollinator equilibrium . . . . .                    | 3         |
| <b>2</b> | <b>Evolution of herbivore trait only</b>                  | <b>3</b>  |
| 2.1      | Plant-pollinator-herbivore community . . . . .            | 3         |
| 2.1.1    | Evolutionary dynamics . . . . .                           | 3         |
| 2.1.2    | Ecological consequences of herbivore evolution . . . . .  | 4         |
| 2.2      | Plant-herbivore community . . . . .                       | 6         |
| 2.2.1    | Evolutionary dynamics . . . . .                           | 6         |
| 2.2.2    | Ecological consequences . . . . .                         | 6         |
| 2.2.3    | Cyclic dynamics and evolution of sensitivity . . . . .    | 7         |
| 2.3      | Graphic representation . . . . .                          | 7         |
| <b>3</b> | <b>Evolution of pollinator trait only</b>                 | <b>7</b>  |
| 3.1      | Plant-pollinator-herbivore community . . . . .            | 7         |
| 3.1.1    | Evolutionary dynamics . . . . .                           | 7         |
| 3.1.2    | Ecological consequences of pollinator evolution . . . . . | 9         |
| 3.2      | Plant-Pollinator community . . . . .                      | 10        |
| 3.2.1    | Evolutionary dynamics . . . . .                           | 10        |
| 3.2.2    | Ecological consequences . . . . .                         | 11        |
| 3.3      | Graphic representation . . . . .                          | 11        |
| <b>4</b> | <b>Coevolution</b>  | <b>11</b> |
| 4.1      | Analytical analysis . . . . .                             | 11        |
| 4.2      | Numerical simulations . . . . .                           | 12        |
| <b>5</b> | <b>References</b>   | <b>15</b> |

# 1 Ecological dynamics of the community

## 1.1 Coexistence equilibrium

The ecological dynamics of the plant-pollinator-herbivore community confronted to the perturbation are detailed in Georgelin and Loeuille (2014). Here we detail results that are necessary to understand the eco-evolutionary analysis.

The model possesses eight equilibrium points with only one where the three species coexist. At this coexistence equilibrium point, the density equations of the three species are the following:

$$\begin{aligned} P^0 &= \frac{d_h + g_h(s_h)l}{a_h(k_h - h_h(d_h + g_h(s_h)l))} \\ M^0 &= \frac{K_m(r_m - lg_m(s_m) + a_m P^0(k_m(s_m) + h_m(r_m - lg_m(s_m))))}{r_m + a_m h_m P^0 r_m} \\ H^0 &= \frac{(1 + a_h h_h P^0)((K_p - P^0)(1 + a_m h_m P^0)r_m + a_m K_p M^0 k_p)}{a_h K_p (1 + a_m h_m P^0)} \end{aligned} \quad (1.1.1)$$

The analytical analysis of the coexistence equilibrium is difficult (Georgelin and Loeuille, 2014). Since we use the Rosenzweig-MacArthur model to represent the plant-herbivore subsystem (Rosenzweig and MacArthur 1963, Rosenzweig 1971), cyclic dynamics are likely.

## 1.2 Plant-herbivore equilibrium

When pollinators disappear, the community contains only plants and herbivores and is modelled by the Rosenzweig-MacArthur model. At the equilibrium point, the density equations of plants and herbivores are:

$$P^0 = \frac{d_h + g_h(s_h)l}{a_h(k_h(s_h) - h_h(d_h + g_h(s_h)l))} \quad (1.2.1)$$

$$H^0 = \frac{r_p}{a_h K_p} (K_p - P^0)(1 + a_h h_h P^0) \quad (1.2.2)$$

This equilibrium point exists if:

$$g_h(s_h)l < -d_h + \frac{(a_h k_h(s_h)K_p)}{(1 + a_h k_h(s_h)K_p)} \quad (1.2.3)$$

This condition ensures that both plants and herbivores have positive densities.

The plant-herbivore equilibrium is stable if:

$$lg_m(s_m) > \left( \frac{a_m k_m (d_h + g_h(s_h)l)}{a_m h_m (d_h + g_h(s_h)l) + a_h (k_h(s_h) - h_h(d_h + g_h(s_h)l))} + r_m \right) \quad (1.2.4)$$

$$lg_h(s_h) > -d_h + \frac{k_h(s_h)}{h_h} \left( \frac{a_h h_h K_p - 1}{a_h h_h K_p + 1} \right) \quad (1.2.5)$$

The first condition ensures that the perturbation is too strong for pollinators to invade. The second condition delimits the area of cyclic and stable dynamics. When  $g_h(s_h)l$  is below the value in equation 1.2.5, the plant-herbivore system displays cyclic dynamics.

### 1.3 Plant-pollinator equilibrium

When herbivores are extinct, the plant-pollinator community possesses three equilibrium points. Their expressions are complex but numerical simulations show that there is only one equilibrium with positive densities (Georgelin and Loeuille, 2014).

## 2 Evolution of herbivore trait only

### 2.1 Plant-pollinator-herbivore community

First, we study the ecoevolutionary dynamics of the three-species community when only herbivores evolve.

#### 2.1.1 Evolutionary dynamics

**Fitness gradient** In the section “Model and Methods” of the main text, we define the fitness of a mutant. When only herbivores evolve, the fitness of a mutant with trait  $s'_h$  in resident population with trait  $s_h$  is:

$$\omega_{H_m}(s'_h, s_h) = k_h(s'_h) \frac{a_h P^0(s_h)}{1 + a_h h_h P^0(s_h)} - d_h - g_h(s'_h)l \quad (2.1.1)$$

The fitness gradient is:

$$\frac{\partial \omega_{H_m}(s'_h, s_h)}{\partial s'_h} = \frac{\partial k_h(s'_h)}{\partial s'_h} \frac{a_h P^0(s_h)}{1 + a_h h_h P^0(s_h)} - \frac{\partial g_h(s'_h)}{\partial s'_h} l \quad (2.1.2)$$

When we evaluate this fitness gradient at the ecological equilibrium and for a mutant trait close to the resident one, we obtain (Geritz et al., 1998):

$$\left. \frac{\partial \omega_{H_m}(s'_h, s_h)}{\partial s'_h} \right|_{s'_h \rightarrow s_h; P^0; M^0; H^0} = (c_h - z_h)g_h(s_h)l + c_h d_h \quad (2.1.3)$$

When the trade-off is convex or linear (i.e  $c_h \geq z_h$ ), the fitness gradient is always positive. In this case the herbivore sensitivity will always increase. For a concave trade-off, it is necessary to study the singular strategies.

**Singular Strategy** At the singular strategy, the fitness gradient vanishes. We obtain, for a concave trade-off:

$$s_h^* = \frac{1}{z_h} \left( \log \frac{c_h}{g_{h_0}(z_h - c_h)} + \log \frac{d_h}{l} \right) \quad (2.1.4)$$

We first evaluate the invasibility of the singular strategy for  $z_h > c_h$  (Geritz et al., 1998). We have:

$$\left. \frac{\partial^2 \omega_{H_m}(s'_h, s_h)}{\partial s_h'^2} \right|_{s'_h \rightarrow s_h \rightarrow s_h^*} = -z_h c_h d_h \quad (2.1.5)$$

The second partial derivative of the fitness gradient with respect to  $s'_h$  is always negative at the singular strategy. The singular strategy  $s_h^*$  is then non-invasible (Geritz et al., 1998). Next, we need to check for the convergence stability of this singular strategy. A singular strategy is said to be convergent-stable if the second partial derivative of the fitness gradient with respect to  $s_h$ , at the singular strategy again, is superior to 2.1.5. We have:

$$\left. \frac{\partial^2 \omega_{H_m}(s'_h, s_h)}{\partial s_h^2} \right|_{s'_h \rightarrow s_h \rightarrow s_h^*} = c_h d_h z_h \quad (2.1.6)$$

Since equation 2.1.6 is positive and equation 2.1.5 is negative, the singular strategy 2.1.4 is convergent-stable. In conclusion, because the singular strategy of herbivores is non-invasible and convergent-stable, it is a Continuously Stable Strategy.

## 2.1.2 Ecological consequences of herbivore evolution

**Density variation in the course of evolution** To study the effect of herbivore adaptation on the structure of the community, we derivated the density equilibrium equations (equations 1.1.1) with respect to the sensitivity trait  $s_h$ . These analytical results are valid when the species have stable densities. The derivative of  $P^0$  with respect to  $s_h$  gives:

$$\frac{\partial P^0}{\partial s_h} = \frac{k_h(s_h)(-c_h d_h + l g_h(s_h)(z_h - c_h))}{a_h(d_h h_h + h_h l g_h(s_h) - k_h(s_h))^2} \quad (2.1.7)$$

When the trade-off between sensitivity and energy consumption is convex or linear (i.e.  $c_h \geq z_h$ ), the derivative 2.1.7 is always negative. Then, as the sensitivity always increases in this case, the density of plants will approach asymptotically zero. When the trade-off is concave (i.e.  $c_h < z_h$ ) the derivative 2.1.7 vanishes at the singular strategy. By studying the sign of 2.1.7 above and below the singular strategy, we find that, when herbivores evolve, the density of plants always decreases. The derivative of  $M^0$  with respect to  $s_h$  is:

$$\frac{\partial M^0}{\partial s_h} = \frac{a_m k_m K_m}{r_m(1 - a_m h_m P^0(s_h))^2} \frac{\partial P^0}{\partial s_h} \quad (2.1.8)$$

Plant and pollinator densities vary in the same way with herbivore evolution. The pollinator density also decreases with evolution of herbivores. By implicit differentiation of the plant equation in the main model, we find the following expression for the herbivore derivative:

$$q_2(P^0(s_h)) \frac{\partial H^0}{\partial s_h} = \frac{\partial P^0}{\partial s_h} \left( -\frac{r_p}{K_p} - H^0(s_h) \frac{\partial q_2}{\partial P^0} + k_p M^0(s_h) \frac{\partial q_1}{\partial P^0} + q_1(P^0(s_h)) \frac{k_m K_m k_p}{r_m (1 + a_m h_m P^0(s_h))} \right) \quad (2.1.9)$$

with

$$q_1(P^0(s_h)) = \frac{a_m}{1 + a_m h_m P^0(s_h)} \quad (2.1.10)$$

$$q_2(P^0(s_h)) = \frac{a_h}{1 + a_h h_h P^0(s_h)} \quad (2.1.11)$$

The sign of the equation 2.1.9 cannot be simply defined analytically. Numerical simulations show that herbivore density can increase or decrease with its own evolution.

**Density variation with a change in perturbation intensity** It is important to know how the perturbation pressure affects the densities and the community when a stable eco-evolutionary equilibrium exists, i.e. for a concave trade-off. An increase in perturbation intensity will always select for a decrease in sensitivity, since the first derivative of  $s_h^*$  with  $l$  is negative:

$$\frac{\partial s_h^*}{\partial l} = -\frac{1}{l z_h} \quad (2.1.12)$$

We compute the partial derivatives of the three species densities at the ecoevolutionary equilibrium (i.e. equations 1.1.1 with  $s_h = s_h^*$ ) with respect to  $l$ . For plants, it gives, after simplification:

$$\frac{\partial P^*}{\partial l} = \frac{k_h(s_h^*) g_h(s_h^*)}{a_h (-k_h(s_h^*) + h_h (d_h + l g_h(s_h^*)))^2} \quad (2.1.13)$$

Plant density at the ecoevolutionary equilibrium increases with an increase in intensity of perturbation. By implicit differentiation of pollinator equation in the model, we have:

$$\frac{\partial M^*}{\partial l} = \frac{\partial P^*}{\partial l} \frac{k_m a_m}{1 + a_m h_m P^*} - s_m \quad (2.1.14)$$

Sign of equation 2.1.14 can be either positive or negative, depending on the value of pollinator sensitivity. If this sensitivity is high, pollinators density will decrease with increasing disturbance intensity. If this sensitivity is low, pollinator will benefit from disturbance due to the limitation of herbivory pressure on plants. Again, by implicit differentiation of the plant equation in the model, we have, for herbivores:

$$q_2(P^*) \frac{\partial H^*}{\partial l} = -s_m \frac{K_m a_m k_p}{r_m (1 + a_m h_m P^*)} + \frac{\partial P^*}{\partial l} \left( -\frac{r_p}{K_p} - \frac{\partial q_2(P^*)}{\partial P^*} H^* + k_p \frac{\partial q_1(P^*)}{\partial P^*} + \frac{K_m k_m k_p a_m^2}{r_m (1 + a_m h_m P^*)^2} \right) \quad (2.1.15)$$

It is difficult to work on the sign of expression 2.1.15. Just note that this sign depends on the sensitivity value of the pollinators, as the herbivore density does for the ecological dynamics (Georgelin and Loeuille, 2014). The less the sensitivity trait of pollinators is, the less the herbivores suffer from perturbation, due to indirect effects (Georgelin and Loeuille, 2014).

## 2.2 Plant-herbivore community

Herbivore evolution can drive pollinators to their extinction. When pollinators are extinct, we need to know if the evolutionary dynamics of herbivore sensitivity trait change. Since analytical methods of Adaptive Dynamics need species to be at stable densities, the following results hold only when plant and herbivore densities do not display cyclic dynamics. We run several simulations to understand the evolutionary dynamics when densities are not stable.

### 2.2.1 Evolutionary dynamics

The fitness of a mutant in the plant-herbivore system is:

$$\omega_{H_m}(s'_h, s_h) = k_h(s'_h) \frac{a_h P^0(s_h)}{1 + a_h h_h P^0(s_h)} - d_h - g_h(s'_h)l \quad (2.2.1)$$

Since plant density has the same expression as when the three species coexist, the fitness of a mutant is exactly the same. Then the evolutionary dynamics will be the same as precedently: an increase toward more sensitivity when the trade-off is convex or linear and convergence toward the singular strategy when the trade-off is concave. Since the herbivore equation is not the same, ecological consequences of herbivore evolution can be different.

### 2.2.2 Ecological consequences

**Density variation in the course of evolution** The density equation of plants is the same as when the three species coexist. Plant density decreases when herbivore sensitivity evolves. By implicit differentiation of the plant equation, we find:

$$\frac{\partial H^0}{\partial s_h} = \frac{\partial P^0}{\partial s_h} \frac{1}{q_2(P^0(s_h))} \left( -\frac{r_p}{K_p} - \frac{\partial q_2(P^0)}{\partial P^0} H^0 \right) \quad (2.2.2)$$

By reducing equation 2.2.2 with density equations 1.2.1, we can see that the term in brackets in 2.2.2 is a decreasing function of  $l$  and vanishes for:

$$lg_h(s_h) = -d_h + \frac{k_h(s_h)}{h_h} \left( \frac{a_h h_h K_p - 1}{a_h h_h K_p + 1} \right) \quad (2.2.3)$$

The limit value 2.2.3 corresponds to the limit of cyclic dynamics in the plant-herbivore community (Georgelin and Loeuille, 2014). When  $l$  is below this limit value, plant and herbivore densities are cyclic, equation 2.2.2 is negative and the equilibrium densities of plants and herbivores decrease with evolution of herbivores. When  $l$  is high, the densities of plants and herbivores are stable, equation 2.2.2 is positive and so, the plant density decreases while the herbivore density increases during the evolution of  $s_h$ .

**Density variation with a change in perturbation intensity** The plant density increases with an increase in perturbation intensity (equation 2.1.13). By implicit differentiation, we obtain the same results: densities of plants and herbivores vary in opposite ways when they are stable and the equilibrium densities vary in the same way when cyclic dynamics occur.

### 2.2.3 Cyclic dynamics and evolution of sensitivity

The plant-herbivore community frequently display cyclic dynamics. To know what happens in this case, we run several numerical simulations of the evolutionary dynamics of the community (see section Numerical Simulation for information on the procedure). Simulations of the Adaptive Dynamics are slow, in particular in the case of cyclic dynamics. We cannot make extensive numerical tests. We are aware that we have possibly missed some particular dynamics. However, we find that when the trade-off is convex, the evolutionary dynamics of herbivores are the same as when densities are stable. We observe no changes in the pattern of runaway evolution. In the case of a concave trade-off, we find some new dynamics. When the trade-off is not too concave and disturbance intensity is not too high, we observe recurrent evolutionary branching (see Figure 1). Evolutionary branching in cyclic predator-prey systems had already been reported by Geritz *et al.* (2007), in a model where predator handling time evolves. As in our model, they found that evolutionary branching is likely when the trade-off is softly concave (Geritz *et al.*, 2007). Here we add that the intensity of perturbation can also affect the possibility of evolutionary branching in cyclic predator-prey systems.

## 2.3 Graphic representation

Figure 2 presents the ecoevolutionary dynamics of the whole community when only herbivores evolve and for the two shapes of trade-offs.

## 3 Evolution of pollinator trait only

### 3.1 Plant-pollinator-herbivore community

#### 3.1.1 Evolutionary dynamics

**Fitness gradient** The fitness of a mutant pollinator in the resident population is:

$$\omega_M(s'_m, s_m) = r_m \left( 1 - \frac{M^0(s_m)}{K_m} \right) + k_m(s'_m)j(P^0(s_h)) - lg_m(s'_m) \quad (3.1.1)$$

By derivating this fitness equation by the trait of the mutant  $s'_m$ , we obtain the fitness gradient:

$$\frac{\partial \omega_M(s'_m, s_m)}{\partial s'_m} = \frac{\partial k_m(s'_m)}{\partial s'_m} j(P^0) - \frac{\partial g_m(s'_m)}{\partial s'_m} l \quad (3.1.2)$$

with

$$j(P^0) = \frac{a_m P^0}{1 + a_m h_m P^0}$$

When the fitness gradient is evaluated for a mutant trait close to the resident trait value, it becomes:

$$\left. \frac{\partial \omega_M(s'_m, s_m)}{\partial s'_m} \right|_{s'_m \rightarrow s_m, P^0, M^0, H^0} = \frac{\partial k_m(s'_m)}{\partial s_m} j(P^0) - \frac{\partial g_m(s_m)}{\partial s_m} l \quad (3.1.3)$$

Note that in this case, plant density and function  $j(P^0)$  do not depend on the sensitivity trait of pollinators, but on the trait of herbivores.

The linear case (i.e. when  $c_m = z_m$ ) is a particular one. Under this condition, the sign of the fitness gradient does not depend on the sensitivity trait of pollinators:

$$\left. \frac{\partial \omega_M(s'_m, s_m)}{\partial s'_m} \right|_{s'_m \rightarrow s_m, P^0, M^0, H^0, c_m = z_m} = c_m k_m(s_m) (j(P^0) - l) \quad (3.1.4)$$

The sign of term in brackets in 3.1.4 can be positive or negative, depending on the value of perturbation intensity  $l$ . This means that an increase in perturbation intensity can reverse the evolutionary trajectory of the sensitivity trait from evolution for higher sensitivity to evolution for higher resistance. Furthermore, we find the trade-off in the term in brackets. The first term (function  $j$ ) corresponds to benefits coming from a higher sensitivity while the  $l$  sets for the cost of a higher sensitivity. When the trade-off is not linear, it is necessary to study the singular strategy.

**Singular Strategy** At the singular strategy, the fitness gradient 3.1.3 is equal to zero. Expression of the singular strategy is:

$$s_m^* = \frac{1}{c_m - z_m} \left( \log \frac{z_m g_{m0}}{c_m k_{m0}} + \log \frac{l}{j(P^0)} \right) \quad (3.1.5)$$

**Dynamics of the singular strategy** We now need to study the dynamics of the singular strategy when the trade-off is not linear. From the fitness gradient we find these expressions:

$$\left. \frac{\partial^2 \omega_M(s'_m, s_m)}{\partial s_m'^2} \right|_{s'_m \rightarrow s_m \rightarrow s_m^*} = z_m g_m(s_m^*) l (c_m - z_m) \quad (3.1.6)$$

$$\left. \frac{\partial^2 \omega_M(s'_m, s_m)}{\partial s'_m \partial s_m} \right|_{s'_m \rightarrow s_m \rightarrow s_m^*} = 0 \quad (3.1.7)$$

Since the second derivative 3.1.7 is equal to zero, the dynamics of the singular strategy is only constrained by its invasibility condition (equation 3.1.6). For a convex trade-off, equation 3.1.6 is positive and the singular strategy is a repeller (Geritz et al., 1998). The sensitivity of pollinators will diverge from this singular strategy during the evolutionary dynamics. When

the trade-off is concave, the singular strategy is a Continuously Stable Strategy and the sensitivity will converge toward this value.

### 3.1.2 Ecological consequences of pollinator evolution

**Density variation in the course of evolution** First, plant density at the coexistence equilibrium does not depend on the sensitivity trait  $s_m$ . This density will not change during the evolution of pollinators, when the three species are present. From herbivore equation in 1.1.1, we find the following expression:

$$\frac{\partial H^0}{\partial s_m} = \frac{a_m k_p (1 + a_h h_h P^0)}{a_h + a_h a_m h_m P^0} \frac{\partial M^0}{\partial s_m} \quad (3.1.8)$$

Thus, herbivore density will vary in the same way as pollinator density during pollinator evolution. By implicit differentiation of the pollinator equation in the model, we find:

$$\frac{r_m}{K_m} \frac{\partial M^0}{\partial s_m} = -l \frac{\partial g_m(s_m)}{\partial s_m} + \frac{\partial k_m(s_m)}{\partial s_m} j(P^0) \quad (3.1.9)$$

The equation 3.1.9 vanishes at the singular strategy and with the expression of this singular strategy. The sign of equation 3.1.9 can be easily studied and it can be shown that, at the coexistence equilibrium, the density of pollinators and herbivores increase when pollinators evolve.

**Density variation with a change in perturbation intensity** The first derivative of the singular strategy  $s_m^*$  with respect to  $l$  gives:

$$\frac{\partial s_m^*}{\partial l} = \frac{j(P^*) - l \frac{\partial j(P^*)}{\partial P^*} \frac{\partial P^*}{\partial l}}{l j(P^*) (c_m - z_m)} \quad (3.1.10)$$

which can be expressed with the equation of the plant density:

$$\frac{\partial s_m^*}{\partial l} = \frac{a_m ((d_h + l g_h)^2 (a_m h_m - a_h h_h) + a_h d_h k_h)}{l (d_h + g_h l) (a_m h_m (d_h + g_h l) + a_h (-d_h h_h + k_h - g_h h_h l)) (c_m - z_m)} \quad (3.1.11)$$

The central term in the denominator is positive, given the existence condition of the plant. The denominator sign depends only on the shape of the trade-off. The numerator sign depends on the relative shapes of the type II functional responses of the pollinators and the herbivores (products  $a_m h_m$  and  $a_h h_h$ ). In Georgelin and Loeuille (2014), we find that the stability of the system is extremely dependent on these relative shapes. The system seems to display cyclic dynamics when  $a_h h_h \geq a_m h_m$ . Hence, when the system is stable, the numerator of the expression 3.1.11 seems to be positive and the change in  $s_m^*$  due to change in  $l$  is only dependent on the trade-off shape. When the trade-off is concave,  $s_m^*$  will decrease and when the trade-off is convex  $s_m^*$  will increase with an increase in perturbation intensity. Numerical simulations confirm this analysis.

We study the way of variation of plant, pollinator and herbivore densities at the ecoevolutionary equilibrium (i.e. when the trade-off is concave), for an increase in perturbation intensity. Since plant density does not depend on  $s_m$ , the variation of  $P^*$  with  $l$  is the same as when only herbivores evolve: plant density increases with intensity of perturbation.

By implicit differentiation of the pollinator equation in the model, we find:

$$\frac{r_m}{K_m} \frac{\partial M^*}{\partial l} = -g_m(s_m^*) + k_m(s_m^*) \frac{\partial j(P^*)}{\partial P^*} \frac{\partial P^*}{\partial l} + \frac{\partial s_m^*}{\partial l} \left( -l \frac{\partial g_m(s_m^*)}{\partial s_m^*} + j(P^*) \frac{\partial k_m(s_m^*)}{\partial s_m^*} \right) \quad (3.1.12)$$

For herbivore density, by implicit differentiation of the plant equation in the model, we have:

$$\frac{a_h}{1 + a_h h_h P^*} \frac{\partial H^*}{\partial l} = -\frac{r_p}{K_p} \frac{\partial P^*}{\partial l} + \frac{\partial k_m(s_m^*)}{\partial l} \frac{a_m M^*}{1 + a_h h_h P^*} + \frac{k_m(s_m^*) a_m}{1 + a_h h_h P^*} \frac{\partial M^*}{\partial l} \quad (3.1.13)$$

It is difficult to conclude analytically on the way of variation of  $M^*$  and  $H^*$  when the perturbation intensity increases. We undertake the same type of numerical simulations to check for the sign of equation 3.1.12. We find that densities of pollinators and herbivores can increase or decrease at the ecoevolutionary equilibrium, when the perturbation increases, due to indirect effects.

## 3.2 Plant-Pollinator community

When the herbivore is driven to extinction by the perturbation, only plants and pollinators remain in the community.

### 3.2.1 Evolutionary dynamics

The fitness of a mutant in the plant-pollinator community is

$$\omega_M(s'_m, s_m) = r_m \left( 1 - \frac{M^0(s_m)}{K_m} \right) + k_m(s'_m) j(P^0(s_m)) - l g_m(s'_m) \quad (3.2.1)$$

The fitness gradient is:

$$\frac{\partial \omega_M(s'_m, s_m)}{\partial s'_m} = \frac{\partial k_m(s'_m)}{\partial s'_m} j(P^0(s_m)) - l \frac{\partial g_m(s'_m)}{\partial s'_m} \quad (3.2.2)$$

Since the equations of  $P^0$  and  $M^0$  are complex, we cannot derive analytically the equation of the singular strategy. However we can have informations on the invasibility of the singular strategy depending on the trade-off shape:

$$\frac{\partial^2 \omega_M(s'_m, s_m)}{\partial^2 s'_m} = z_m g_m(s_m^*) l (c_m - z_m) \quad (3.2.3)$$

and

$$\frac{\partial^2 \omega_M(s'_m, s_m)}{\partial s'_m \partial s_m} = \frac{\partial k_m(s'_m)}{\partial s'_m} \frac{\partial j(P^0(s_m))}{\partial s_m} \quad (3.2.4)$$

The stability condition (equation 3.2.3) depends on the trade-off shape. For a concave trade-off ( $z_m > c_m$ ), the singular strategy is stable and for a convex trade-off it is unstable. We cannot have analytically the sign of equation 3.2.4 and derive the convergence stability condition. Again we undertake several numerical simulations to study the eco-evolutionary dynamics of the plant-pollinator community. Parameter values are drawn randomly in large intervals and the dynamics of the community are studied (singular strategy, evolutionary invasibility, changes in densities with the evolution of  $s_m$  and with an increase in perturbation intensity). We simulate 10 000 different plant-pollinator communities. We find that the singular strategy of pollinators has the same stability as when herbivores are present. It is a Continuously Stable Strategy when the trade-off is concave and a repellor when the trade-off is convex.

### 3.2.2 Ecological consequences

**Density variation in the course of evolution** Numerical simulations show that the densities of plants and pollinators always increase with the evolution of pollinators.

**Density variation with a change in perturbation intensity** Also, when a stable evolutionary equilibrium exists (i.e. for a concave trade-off), the sensitivity of pollinators decreases with an increase in perturbation intensity and the densities of the two species decrease.

## 3.3 Graphic representation

Figure 3 and 4 show the eco-evolutionary dynamics of the whole community when only pollinators evolve, for concave and convex trade-offs, and for a linear one.

## 4 Coevolution

Now, we study the dynamics of the community when the two insect traits coevolve.

### 4.1 Analytical analysis

We use the criteria of Kisdi (2006) to study the dynamics of the coevolutionary equilibriums. The Singular Coalition (i.e. the intersection of the two singular strategy isoclines) is stable and convergent if:

$$\begin{aligned} E_m + M_m &< 0 \\ E_h + M_h &< 0 \\ (E_h + M_h)(E_m + M_m) &> (A_h A_m) \end{aligned}$$

with:

$$E_h = \left. \frac{\partial^2 \omega_{Hmut}(s'_h, s_h, s_m)}{\partial s_h'^2} \right|_{s_h^*, s_m^*}$$

$$M_h = \left. \frac{\partial^2 \omega_{Hmut}(s'_h, s_h, s_m)}{\partial s_h' \partial s_h} \right|_{s_h^*, s_m^*}$$

$$E_m = \left. \frac{\partial^2 \omega_{Mmut}(s'_m, s_h, s_m)}{\partial s_m'^2} \right|_{s_h^*, s_m^*}$$

$$M_m = \left. \frac{\partial^2 \omega_{Mmut}(s'_m, s_h, s_m)}{\partial s_m' \partial s_m} \right|_{s_h^*, s_m^*}$$

$$A_h = \left. \frac{\partial^2 \omega_{Hmut}(s'_h, s_h, s_m)}{\partial s_h' \partial s_m} \right|_{s_h^*, s_m^*}$$

$$A_m = \left. \frac{\partial^2 \omega_{Mmut}(s'_m, s_h, s_m)}{\partial s_m' \partial s_h} \right|_{s_h^*, s_m^*}$$

The two first conditions are conditions for Singular Strategies to be CSS when only one of the two insects evolve. We know that these conditions are true for both pollinators and herbivores when the trade-offs are concave. It is easy to see that the fitness gradient of herbivores does not depend on  $s_m$ . Hence, the second partial derivative  $A_h$  is equal to zero. So the third criterion of Kisdi (2006) reduces to:

$$(E_h + M_h)(E_m + M_m) > 0$$

As each of the terms in brackets are inferior to zero, this third criterion is also fulfilled. From the criterions of Kisdi (2006) we find that there is Absolute Convergence Stability for the Singular Coalition, when the two trade-offs are concave. These criteria give no information on the coevolutionary dynamics when one of the three criteria is not fulfilled. When one of the trade-offs or both of them are convex, we use numerical simulations to understand the eco-evolutionary dynamics of the community. Figure 5 summarizes the results of these simulations for the four trade-off combinations.

## 4.2 Numerical simulations

The script for numerical simulations of the coevolutionary dynamics is made in C.

The algorithm used for the numerical simulation is the following:

- 1 We start from an initial point with pollinator and herbivore sensitivities drawn at random in uniform intervals. We ensure that the simulation starts in a zone of coexistence of the three species.
- 2 The ecological dynamics of the simulation start. We use a Runge-Kutta method of order 4 with an adaptive step size. We fix the extinction threshold of a population at  $10^{-20}$ , which corresponds also to one individual.
- 3 At each step, a new mutant (pollinator or herbivore) can appear with a probability by individuals  $\mu_m$  for pollinators and  $\mu_h$  for herbivores. Note that the populations can be far from the equilibrium when a mutant appears, which is a departure from analytical hypotheses of Adaptive Dynamics.
- 4 If a mutant appears, its density is set to  $10^{-20}$  and its sensitivity value is drawn randomly in a normal distribution with mean equal to the phenotype of its parent and with variance  $\sigma^2$ .
- 5 The ecological dynamics restart, with a new equation in the system for the new mutant.

We use this algorithm to understand what happens in each of the four trade-off combinations. In each case, we run 25 simulations with pollinator and herbivore sensitivities drawn randomly. Because the evolutionary dynamics of the community do not always have an equilibrium (runaway evolution), we cannot stop the simulations when the system does not change. We choose to stop the simulations after 30000 generations. We run these simulations for several mutation rates of pollinators and herbivores:  $10^{-7}$ ,  $10^{-6}$  and  $10^{-5}$  by individuals, which gives 9 combinations of mutation rates. In each of this case,  $\sigma^2$  is equal to 0.1. We simulate 27 millions of generations (30 000 generations x 25 simulations x 9 combinations of mutation rate x 4 combinations of trade-offs).

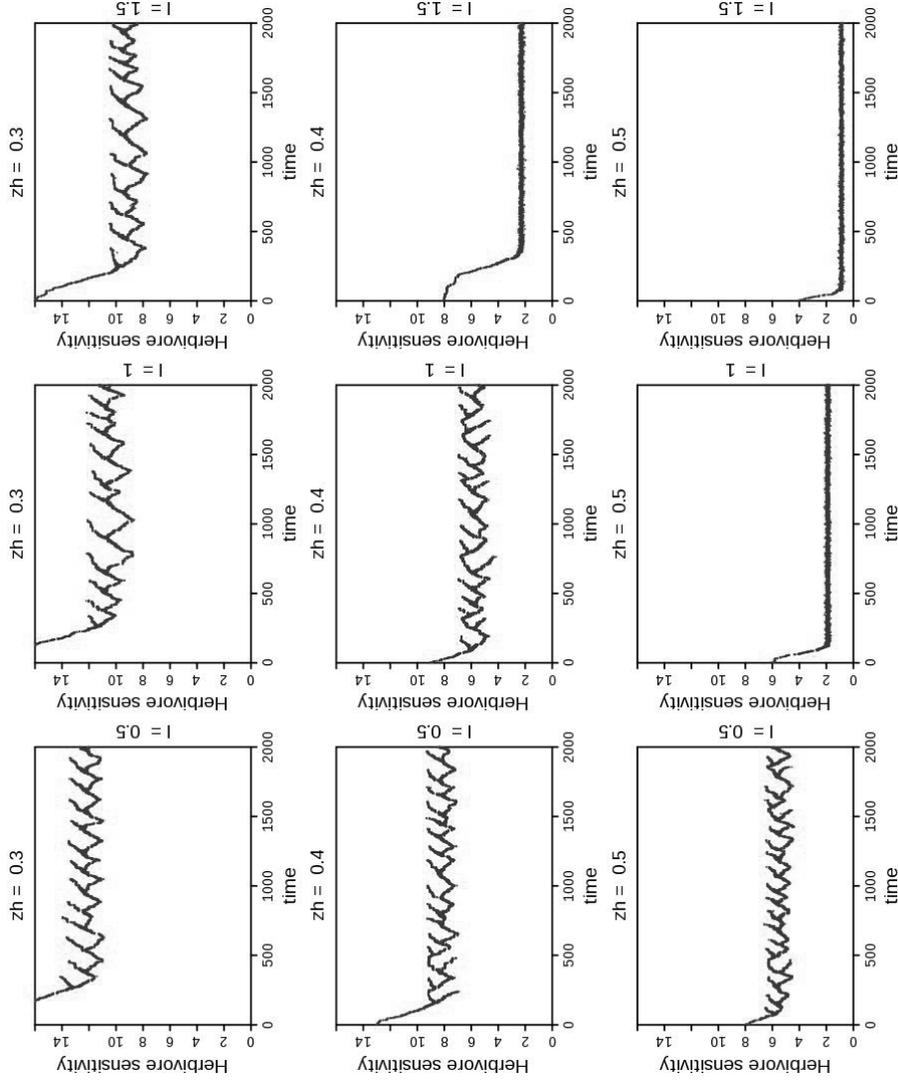


Figure 1: Evolutionary dynamics of the herbivore sensitivity trait in the case of cyclic plant-herbivore dynamics and concave trade-off. Graphs represent the values of sensitivity in the course of evolution. Constant parameters are:  $r_p = 0.5$ ;  $K_p = 50$ ;  $a_h = 1$ ;  $h_h = 0.1$ ;  $k_h = 0.5$ ;  $k_p = 0.5$ ;  $d_h = 0.5$ ;  $k_{h_0} = 1$ ;  $g_{h_0} = 1$ ;  $c_h = 0.2$ . Values of  $z_h$  and  $l$  are indicated on the graphs.

## 5 References

Dieckmann U., Ferrière R., 2004. Adaptive dynamics and evolving biodiversity. - In: Ferrière R., Dieckmann U., and Couvet D., (eds), *Evolutionary Conservation Biology*. Cambridge University Press, pp. 188-224.

Georgelin E., Loeuille N., 2013. Dynamics of coupled mutualistic and antagonistic interactions, and their implications for ecosystem management. *Journal of Theoretical Biology*, 346, 67–74.

Geritz S., Metz J., Kisdi É., Meszéna G., 1997. Dynamics of Adaptation and Evolutionary Branching. *Physical Review Letters*, 78, 2024–2027.

Geritz S.A.H., Kisdi E., Meszéna G., Metz J.A.J., 1998. Evolutionary singular strategies and the adaptive growth and branching of the evolutionary tree. *Evolutionary Ecology* 12, 35-57.

Geritz S.A.H., Kisdi E., Yan P., 2007. Evolutionary branching and long-term coexistence of cycling predators: Critical function analysis. *Theoretical Population Biology* 71, 424-435.

Kisdi E., 2006. Trade-off geometries and the adaptive dynamics of two co-evolving species. *Evolutionary Ecology Research* 8, 959-973.

Rosenzweig M.L., 1971. Paradox of enrichment: destabilisation of exploitation ecosystems in ecological time. *Science* 171, 385-387.

Rosenzweig M.L., MacArthur R.H., 1963. Graphical representation and stability conditions of predator-prey interactions. *The American Naturalist* 97, 209-223.

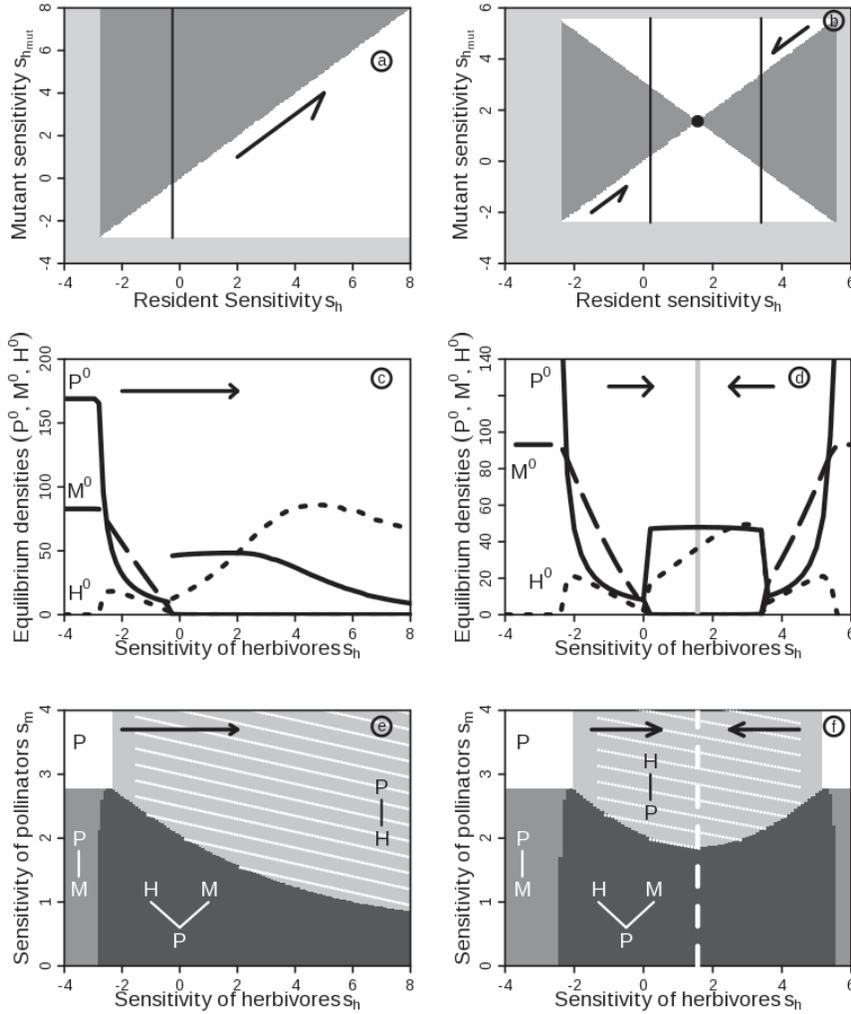


Figure 2: Eco-evolutionary dynamics of the community when only herbivores evolve, for convex (a, c and e) and concave (b, d and f) trade-offs. (a) and (b) Pairwise Invasibility Plots (Geritz et al., 1998) for the two trade-off shapes. The dark gray regions represent zones of positive fitness for a new mutant in the resident population. White regions are for negative fitness and light gray regions represent non viable parameter space for herbivores. Arrows indicate the direction of the evolution and point in (b) is for the singular strategy. Vertical lines show the extinction limits for pollinators. (c) and (d) Density variations of plants (continuous lines), pollinators (long-dashed lines) and herbivores (dashed lines) at the ecological equilibrium in function of the herbivore sensitivity. In (d), the vertical line corresponds to the singular strategy  $s_h^*$ . Arrows depict the evolutionary directions. In each case pollinators disappear and plant and herbivore densities are cyclic. Minimal and maximal values of these cycles are depicted. (e) and (f) Composition of the community in function of the sensitivity of herbivores and pollinators. For each color, the community composition is depicted,  $P$  stands for the presence of plants,  $M$  for pollinators and  $H$  for herbivores. White hatchings represent regions of cyclic dynamics. Arrows highlight the evolutionary direction and in (f) the dashed white line represents the singular strategy. Parameters values are:  $r_p = 0.5$ ;  $r_m = 0.5$ ;  $K_p = 50$ ;  $K_m = 50$ ;  $a_m = 1$ ;  $a_h = 1$ ;  $h_m = 0.2$ ;  $h_h = 0.1$ ;  $k_m = 0.5$ ;  $k_p = 0.5$ ;  $d_h = 3.5$ ;  $l = 1$ ;  $k_{h_0} = 1$ ;  $g_{h_0} = 1$ ;  $s_m = 2$  in graphs a, b, c and d.  $c_h = 0.3$  and  $z_h = 0.2$  for convex trade-off and  $c_h = 0.4$  and  $z_h = 0.8$  for concave trade-off.

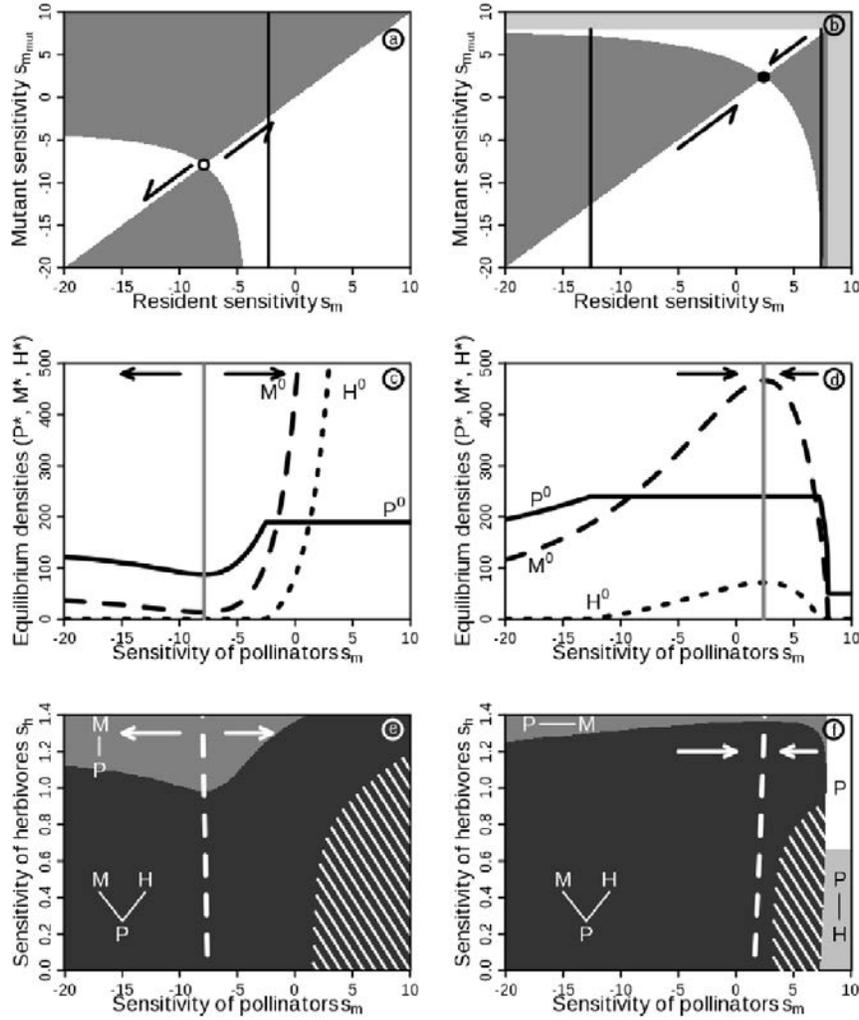


Figure 3: Eco-evolutionary dynamics of the community when only pollinators evolve, for the convex (a, c and e) and concave (b, d and f) trade-offs. (a) and (b) Pairwise Invasibility Plots for the two trade-off types. The dark gray regions represent zones of positive fitness for a new mutant in the resident population. White regions are for negative fitness and light gray regions represent non viable parameter space for pollinators. Arrows indicate the direction of the evolution and points are for singular strategies (empty for a repeller and full for a CSS). Vertical lines show the invasion limits for the herbivore. (c) and (d) Density variations of plants (continuous lines), pollinators (long-dashed lines) and herbivores (dashed lines) at the ecological equilibrium in function of the pollinator sensitivity. Vertical lines correspond to the singular strategies  $s_m^*$ . Arrows depict the evolutionary directions. In each case herbivores invade the system. (e) and (f) Composition of the community in function of the sensitivity of pollinators and herbivores. For each color, the community composition is depicted,  $P$  stands for the presence of plants,  $M$  for pollinators and  $H$  for herbivores. White hatchings represent regions of cyclic dynamics. Arrows highlight the evolutionary direction and the dashed white lines represent the singular strategies. Parameters values are:  $r_p = 0.5$ ;  $r_m = 0.5$ ;  $K_p = 50$ ;  $K_m = 50$ ;  $a_m = 1$ ;  $a_h = 1$ ;  $h_m = 0.2$ ;  $h_h = 0.1$ ;  $k_h = 0.5$ ;  $k_p = 0.5$ ;  $d_h = 3.5$ ;  $l = 1$ ;  $k_{m_0} = 1$ ;  $g_{m_0} = 1$ ;  $s_h = 1.25$  in graphs a, b, c and d.  $c_h = 0.5$  and  $z_h = 0.1$  for the convex trade-off and  $c_h = 0.1$  and  $z_h = 0.3$  for the concave trade-off.

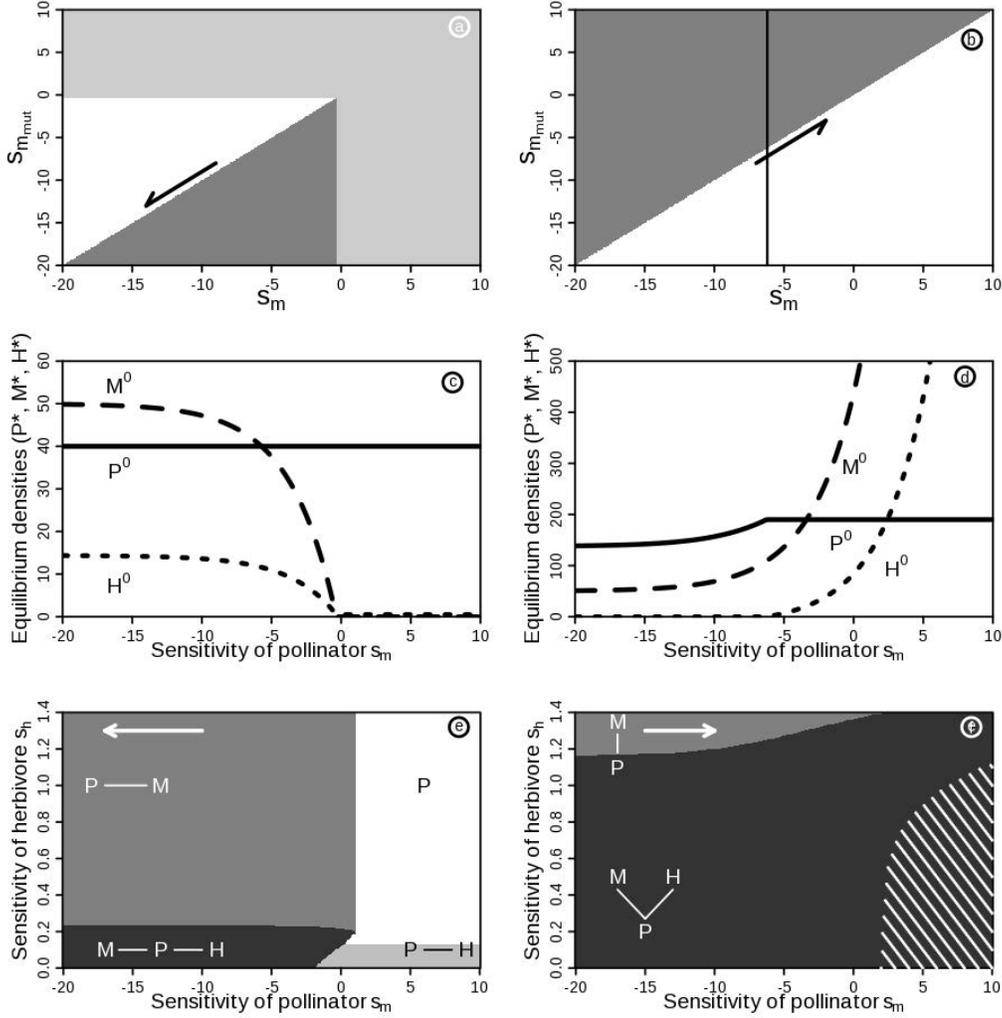


Figure 4: Ecoevolutionary dynamics of the community when only pollinators evolves, for a linear trade-off and for two values of  $l$  ( $l = 5$  for graphs a, c and e and  $l = 1$  for graphs b, d and f). (a) and (b) Pairwise Invasibility Plots. The dark gray regions represent zones of positive fitness for a new mutant in the resident population. White regions are for negative fitness and light gray regions represent non viable parameter space for pollinators. Arrows indicate the direction of the evolution. Vertical line shows the invasion limit for herbivores. (c) and (d) Density variations of plants (continuous lines), pollinators (long-dashed lines) and herbivores (dashed lines) at the ecological equilibrium in function of the pollinator sensitivity. (e) and (f) Composition of the community in function of the sensitivity of pollinators and herbivores. For each color, the community composition is depicted,  $P$  stands for the presence of plants,  $M$  for pollinators and  $H$  for herbivores. White hatchings represent regions of cyclic dynamics. Arrows highlight the evolutionary direction and the dashed white lines represent the singular strategies. Arrows hilight the evolutionary direction. Parameters values are:  $r_p = 0.5$ ;  $r_m = 0.5$ ;  $K_p = 50$ ;  $K_m = 50$ ;  $a_m = 1$ ;  $a_h = 1$ ;  $h_m = 0.2$ ;  $h_h = 0.1$ ;  $k_h = 0.5$ ;  $k_p = 0.5$ ;  $d_h = 3.5$ ;  $k_{m_0} = 1$ ;  $g_{m_0} = 1$ ;  $s_h = 1.25$  in graphs a, b, c and d.  $c_h = 0.3$  and  $z_h = 0.3$ .

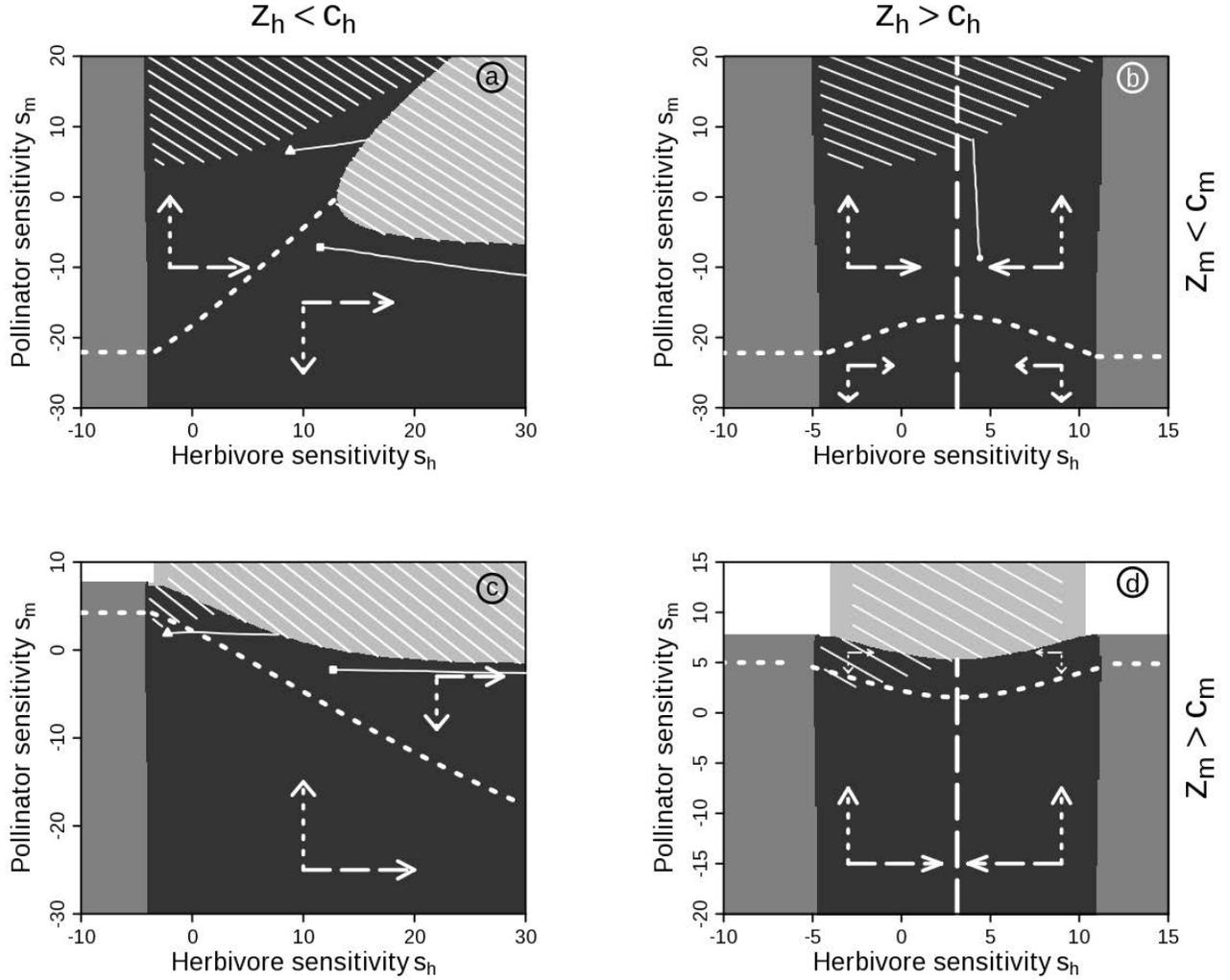


Figure 5: Summary of the coevolutionary dynamics of the two sensitivity traits for the four different trade-off combinations. Trade-off of pollinators (herbivores) is convex in a and b (a and c) and concave in c and d (b and d). The different levels of gray represent the composition of the community as in precedent figures in function of the two insect sensitivities. White hatchings represent cyclic dynamics. Dotted lines depict the singular strategy isoclines of pollinators and long-dashed ones are for herbivore isoclines. Arrows in the different panels show the direction of the evolution of sensitivity traits (dotted arrows for pollinators and long-dashed arrows for herbivores). Constant parameters values:  $r_p = 0.5$ ;  $r_m = 0.5$ ;  $K_p = 50$ ;  $K_m = 50$ ;  $a_m = 1$ ;  $a_h = 1$ ;  $h_m = 0.2$ ;  $h_h = 0.1$ ;  $k_h = 0.5$ ;  $k_p = 0.5$ ;  $d_h = 3.5$ ;  $l = 1$ ;  $k_{m_0} = 1$ ;  $g_{m_0} = 1$ ;  $k_{h_0} = 1$ ;  $g_{h_0} = 1$ ;  $c_m = 0.2$ ;  $c_h = 0.2$ ;  $z_m = 0.4$  or  $0.1$  and  $z_h = 0.4$  or  $0.1$ .

## Chapitre 4

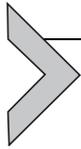
# Conséquences écologiques et évolutives des pesticides sur les communautés naturelles en milieu agricole

*Adapt to this!*

Sebastian Shaw, 2011. *X-Men : First Class*

## Introduction

Ce chapitre de thèse n'est pas directement centré sur le couplage entre interactions antagonistes et mutualistes mais permet de remettre en perspective les résultats précédents. Au cours de cette thèse, j'ai participé à un Workshop organisé par Dave Bohan et Guy Woodward, ayant eu lieu à Dijon en septembre 2012 et intitulé « Ecological Networks in an Agricultural World ». Ce workshop a donné lieu à l'écriture d'un numéro spécial de *Advances in Ecological Research*. Avec d'autres personnes, Nicolas Loeuille, Sébastien Barot, Grigoris Kyllafis et Claire Lavigne, nous avons été invités à écrire une contribution sur le thème « Eco-Evolutionary Dynamics of Agricultural Networks : Implications for Sustainable Management ». Au sein de cet article conséquent (une centaine de pages), j'ai été en charge de la partie traitant des conséquences éco-évolutives de l'utilisation de pesticides pour les communautés naturelles en milieu agricole. Cette partie constitue donc le troisième chapitre de ce travail et permet d'intégrer les résultats des deux chapitres précédents dans un cadre plus large. En particulier, l'écriture de ce chapitre a été l'occasion d'étudier l'influence éco-évolutive de l'utilisation d'insecticides sur le modèle classique de chaîne trophique (Oksanen *et al.*, 1981). Les résultats de ce modèle sont retranscrits au sein d'une box intégré à l'article. De plus, j'ai participé à l'ensemble des discussions et des relectures des différentes parties de l'article.



# Eco-Evolutionary Dynamics of Agricultural Networks: Implications for Sustainable Management

Nicolas Loeuille<sup>\*,†,1</sup>, Sébastien Barot<sup>‡</sup>, Ewen Georgelin<sup>\*,†</sup>,  
Grigorios Kylafis<sup>\*,†</sup>, Claire Lavigne<sup>§</sup>

<sup>\*</sup>Laboratoire EcoEvo, UMR 7625, UPMC, Paris, France

<sup>†</sup>Laboratoire Ecologie des Populations et des Communautés, USC INRA 2031, Paris, France

<sup>‡</sup>Laboratoire BIOEMCO, UMR 7618, IRD, Paris, France

<sup>§</sup>Laboratoire Plantes et Systèmes de culture Horticoles, UR1115, INRA, Avignon Cedex, France

<sup>1</sup>Corresponding author: e-mail address: Nicolas.loeuille@upmc.fr

## Contents

|   |     |
|---|-----|
| 1. Introduction   | 340 |
| 2. Within Field, Applying Evolutionary Perspectives to the Selection of Agricultural Species                        | 344 |
| 2.1 General effects of domestication and selection  | 344 |
| 2.2 Beyond the one trait approach: Accounting for trade-offs  | 348 |
| 2.3 Adapting to local practices and conditions: The importance of diversity   | 351 |
| 2.4 Beyond individuals: The influence of selection processes on the community and ecosystem context                 | 353 |
| 3. Disturbances Due to Agriculture: Implications for Eco-Evolutionary Dynamics Within Surrounding Ecosystems        | 360 |
| 3.1 Nutrient enrichment and its ecological and evolutionary consequences in agricultural landscapes                 | 361 |
| 3.2 Chemical warfare in agricultural landscapes: The ecological and evolutionary consequences of pesticide use      | 365 |
| 3.3 Effects of altering species composition and relative abundance of species in agricultural landscapes            | 372 |
| 4. Accounting for Spatial Heterogeneities: Dispersal, Fragmentation, and Evolution in Agricultural Landscapes       | 376 |
| 4.1 Characteristics of agricultural landscapes, past, present and future  | 376 |
| 4.2 Consequences of agricultural landscape structure in terms of gene flow  | 380 |
| 4.3 Consequences of spatial modifications from a demographic point of view  | 385 |
| 4.4 Consequences of spatial structure for pairwise co-evolution   | 388 |
| 4.5 Beyond pairwise interactions: Consequences of eco-evolutionary dynamics for community structure and composition | 390 |
| 4.6 Land sparing versus land sharing, from an evolutionary point of view  | 393 |

---

|  |     |
|--|-----|
| 5. Perspectives and Challenges   | 395 |
| Acknowledgements   | 398 |
| Appendix A. Evolution of the investment into nutrient uptake, effects on emergent functioning                          | 398 |
| Appendix B. Mixing group selection and individual selection in co-evolutionary models                                  | 401 |
| Appendix C. Effects of enrichment on the control of biomass within a tri-trophic food chain when the herbivore evolves | 402 |
| Appendix D. Eco-evolutionary dynamics in a plant–herbivore–predator confronted to insecticides                         | 407 |
| Appendix E. Evolution of specialization rate of the pest and its ecological consequences                               | 413 |
| Glossary   | 416 |
| References   | 417 |

## Abstract

Community and ecosystem ecology are paying increasing attention to evolutionary dynamics, offering a means of attaining a more comprehensive understanding of ecological networks and more efficient and sustainable agroecosystems. Here, we review how such approaches can be applied, and we provide theoretical models to illustrate how eco-evolutionary dynamics can profoundly change our understanding of agricultural issues. We show that community evolution models can be used in several contexts: (1) to improve the selection of agricultural organisms within the context of their ecological networks; (2) to predict and manage the consequences of agricultural disturbances on the ecology and evolution of ecological networks; and (3) to design agricultural landscapes that benefit from network eco-evolutionary dynamics, but without negative impacts. Manipulation of landscape structure simultaneously affects both community ecological dynamics (e.g., by modifying dispersal and its demographic effects) and co-evolution (e.g., by changing gene flows). Finally, we suggest that future theoretical developments in this field should consider appropriate co-evolutionary models and ecosystem services.

### **3.2. Chemical warfare in agricultural landscapes: The ecological and evolutionary consequences of pesticide use**

A second disturbance that creates important selective pressures is the use of insecticides, herbicides, or other chemical pesticides. While usually targeted at specific pests, pesticide toxicities are usually tested on just a few other species and they may have side-effects on a far larger number across different trophic levels (Crowder et al., 2010; McMahon et al., 2012; Robinson and Sutherland, 2002), some of which, such as pollinators, may provide important ecosystem services (Klein et al., 2007). Direct effects can be observed when sensitivity to the pesticide evolves due to selective pressures exerted by chemicals. Alternatively, because this disturbance propagates through the ecological network and affects its structure and diversity, it modifies the selective pressures indirectly throughout the community, altering the course of diffuse co-evolution.

The use of pesticides is an important disturbance associated with agriculture on local to global scales (Matson, 1997) and by generating extra mortality on wild organisms, pesticides have detrimental consequences for ecological dynamics and overall ecosystem functioning (Matson, 1997). Impacts have been noted on many groups such as birds (Carson, 1962), pollinators (Potts et al., 2010,) and natural enemies of pests (Bianchi et al., 2006; Geiger et al., 2010). Decreases in such groups erode their associated ecosystem services (Bianchi et al., 2006; Potts et al., 2010), yet few studies have considered how associated evolutionary dynamics affect ecological networks.

The potential for an evolutionary response to pesticides varies among wild organisms associated with agricultural landscapes. Examples of rapid evolutionary responses abound in the agricultural literature (Palumbi, 2001; Thrall et al., 2011), where resistance to pesticides is a classical textbook example of how continuous selection pressures on a trait with generally simple genetic determinism results in rapid allele change. The international survey of resistance in weeds (<http://www.weedscience.com>) listed 217 species (129 dicots and 88 monocots) that had evolved resistance to 21 of the 25 known herbicide sites of action and to 148 different herbicides. A similar pattern is observed in insect pests, with an extremely rapid increase in the number of species showing resistance to at least one insecticide since the 1950s (Mallet, 1989). Approximately 8000 cases of resistance to 300 insecticide compounds are now reported in more than 500 insect species (Arthropod Pesticide Resistance Database; <http://www.pesticideresistance.com>; Whalon et al., 2008). Similarly, 300 cases of field resistance to 30 fungicides have been reported in 250 species of phytopathogenic fungi (Fungicide Resistance Action Committee database; <http://www.frac.info>; Bourguet et al., 2013). That evolutionary responses are less well-known in non-pest organisms could simply reflect the fact that they are largely ignored in such instances (Pelosi et al., 2013), because of the lesser economic concern they represent.

It is, however, not expected that all species will evolve in response to pesticides: even when a variable and heritable response trait exists, some processes can limit its effective evolution. Plastic responses can play a role in the emergence of resistance to pesticides, by alleviating fitness costs (Hendry et al., 2011). For organisms with a plastic behaviour that can simply avoid crops with insecticides selective pressures for increased resistance will be weak. Such exploitation of alternative habitats can, however, incur indirect costs, for instance when such habitats have fewer resources. When plasticity actually impedes the evolution of pesticide resistance, it still raises important evolutionary questions: namely, when do we expect the evolution of such plasticity and what are the associated costs? A general idea is that plasticity is favoured when selective constraints are variable in space and time (Agrawal, 2001; Lind and Johansson, 2007). Because pesticide use may be highly variable in time, being most prevalent during infestation periods, and because semi-natural habitats are not directly treated, creating a spatial heterogeneity, plastic responses should commonly evolve. This view is supported by the existence of many plastic behaviours allowing some resistance to pesticides (Gould, 1991). Changes in the oviposition and host fidelity behaviour of corn rootworm, for instance, allowed it to counter crop rotations (Gray et al., 2009).

Demographic constraints, such as population density or generation time, also affect the evolutionary response to pesticides. This idea can be illustrated using evolutionary rescue models (Bell and Gonzalez, 2011; Gomulkiewicz and Holt, 1995). A population facing a disturbance can go extinct when the extra mortality decreases its *per capita* growth rate sufficiently. On the other hand, selection of less vulnerable phenotypes will occur, increasing average fitness. Evolutionary rescue is determined by the race between these two processes (Gomulkiewicz and Holt, 1995): extinction or rescue depends on the initial density of the population and on the generation time of the species. Small populations or long-lived organisms, having small variability in the response trait, are most at risk. Their densities following pesticide use may fall under a critical value, where demographic stochasticity increases the risk of extinction (Gomulkiewicz and Holt, 1995). However, species whose effective population size is large (therefore possibly harbouring high genetic variability), or generation times are short (so that new mutations can appear more readily), may escape extinction when adaptation happens fast enough to increase average fitness values before the population viability threshold is reached. Most pests probably fall in this category, as they have short generation times and high population densities. Pollinator populations, on the other hand, have lower densities and longer life cycles. Evolutionary rescue therefore provides a potential explanation for the often-observed selection of resistance to insecticides in pests (Bourguet et al., 2013; Mallet, 1989), while many pollinator populations collapse (Beismeyer et al. 2006). Another example is the evolution of pesticide resistance in fungi, which is determined by the pathogen's evolutionary potential, as set by its life cycle and reproduction system (Barrett et al., 2008; McDonald and Linde, 2002).

Most existing works related to pesticides tackle the conditions for the evolution of higher resistance in pest species (Bourguet et al., 2013; Gould, 1991; Mallet, 1989; Thrall et al., 2011), reflecting the huge economic costs incurred (Palumbi, 2001). Evolutionary models can then suggest managements that delay the emergence of these resistances, such as high-dose/refuge or pyramid strategies that use the ensemble activity of multiple compounds (Bourguet et al., 2013). A complete review of this aspect is beyond the scope of the present chapter and has been covered elsewhere (Bourguet et al., 2013; Carrière et al., 2010). These approaches, however, mostly focus on one species, the targeted pest, ignoring the broader ecological network (Tabashnik et al., 2004; Vacher et al., 2003).

Many observations suggest that the community context does affect the evolution of resistance. For example, resistance to insecticides in mosquitoes negatively affects the resistance to parasites, so that evolutionary dynamics ultimately

depends on the overall parasite load within the population (Agnew et al., 2004). Resistance in the peach-potato aphid increases its sensitivity to predators due to a decreased response to alarm pheromones (Foster et al., 2003). Through such ecological costs, the predation context affects evolution of resistance. Evolution of resistances also affects pest densities, allowing them to attain large numbers, and these effects can propagate through ecological networks, creating top-down or bottom-up effects. Because pests interact both directly and indirectly with many other species, density-dependent effects will eventually impinge on the eco-evolutionary dynamics of other wild species of the community.

We have little information on such eco-evolutionary dynamics within the pesticide context, but another corpus of models, developed in fisheries science, have studied the evolutionary dynamics of communities in which a subset of species faces extra mortality, via harvesting. Even though these models are not explicitly designed for agricultural systems, they are often stated in general equation systems that can be applied outside the fisheries context, although such an analysis is still restricted to the mortality effects of pesticides. Other sub-lethal effects (e.g., modification of fecundity or of consumption rates) require more explicit and detailed models.

Abrams and Matsuda (2005) studied a two-species model that we have translated to a herbivore pest and its host plant, where the former suffers extra mortality (e.g., due to pesticides) and plant nutrient uptake rate evolves. Nutrient uptake rate is supposedly positively correlated with plant vulnerability, because of an allocation trade-off between defences and growth. The model shows that herbivore density can increase when its own mortality increases. This counter-intuitive result occurs because herbivore density initially decreases, causing selection of higher vulnerabilities of the plant. Because the plant is more vulnerable, the density of herbivore subsequently increases. This latter positive evolutionary effect eventually exceeds the direct negative effects of extra mortality (Fig. 2 in Abrams and Matsuda, 2005). This result has interesting agricultural implications because it suggests an evolutionary mechanism through which pesticides eventually increase pest abundances. Abrams and Matsuda suggest that plastic responses could produce similar qualitative trends. The model would also be suitable to describe the evolution of wild plants consumed by the pest. When increasing pesticide application, pest density increases until a threshold is reached, but beyond this value the pest abruptly goes extinct.

In a four-compartment model that can be translated as two plants sharing a limiting nutrient and a pest herbivore, Abrams (2009) again studied how the response of the pest to extra mortality is affected by adaptation in the plant. Plant

evolution can again create an increase in pest density when pesticide is used. Compared with the simple food chain model of [Abrams and Matsuda \(2005\)](#), the evolution of the second plant species extends the range of pesticide use the pest can suffer before going extinct. A possible agricultural implication is that evolution of a lesser vulnerability in wild plants can improve the existence conditions of a pest confronted with pesticides. While an exact test of such patterns has not been done, existing data comparing the evolution of weeds within fields and out of fields can provide an interesting point of comparison ([Ellstrand et al., 2010](#)). Evolutionary effects of extra mortality can also affect the stability of natural communities, which may increase or decrease, depending on how pesticide impacts relate to population densities ([Witting, 2002](#)).

Another important result of fisheries research is that increased mortality can select for earlier maturation and smaller body size at maturation ([Allendorf et al., 2008](#); [Barot et al., 2004](#); [Enberg et al., 2009](#); [Law, 2000](#)). Because of high mortality, those who mature faster are more likely to reproduce and are therefore favoured. Similarly, because the pesticide use exerts extra mortality, the same selective mechanism may apply, with fast-reproducing strategies being favoured, although we could not find any experiment or observation that has tested this idea. An obvious difficulty lies in the fact that confounding factors exist: having a fast life cycle in the first place makes it more likely for a species to be a pest, and it may also facilitate the evolution of resistance.

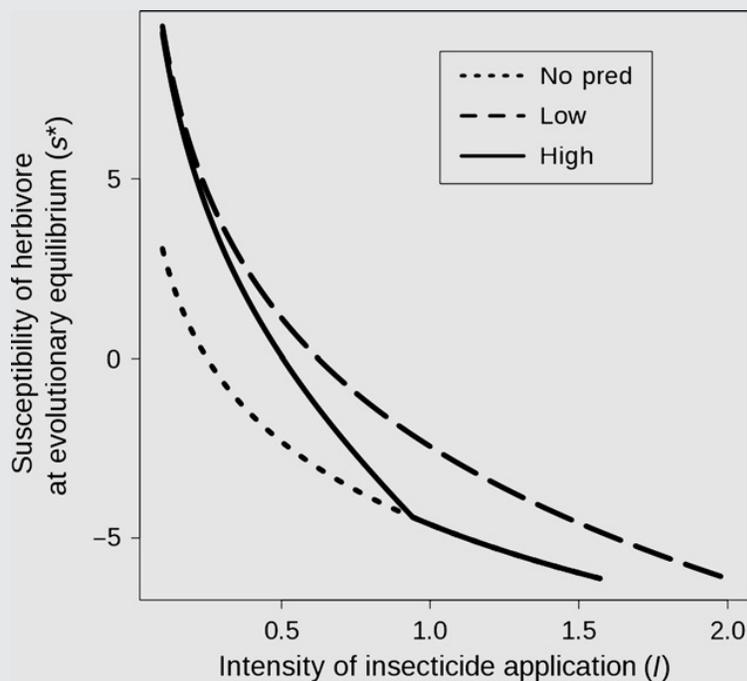
This prediction of selection for earlier reproduction may be dependent on the community context. [Gårdmark et al. \(2003\)](#) used a model in which a prey population consisting of three-age classes suffers extra mortality from harvesting and is consumed by a predator species. They studied the evolution of the age at reproduction (age 2 or 3; age 1 being juveniles), depending on the stage being predated. Substituting the prey species with a pest species and harvesting with pesticide extra mortality, in the absence of predation evolution of early maturation is favoured. However, reproduction is delayed to age 3 when extra mortality acts on age 1 and predation on age 2. Thus, the two mortality-related selective pressures can interact antagonistically ([Gårdmark et al., 2003](#)).

Importantly, it is unlikely that only pests are affected by pesticide use, and impacts on other members of the network are likely to modify associated ecosystem services as a result. To illustrate this, we modelled a plant-herbivore pest-predator food chain where both the pest and the predator are vulnerable to pesticides. For the sake of simplicity, we considered that only the herbivore evolves in response to pesticides and that evolution of resistance incurs a cost in growth rate (allocation cost). The model and principal results are detailed in [Box 6.4](#).

## BOX 6.4 Evolution of resistance to insecticides in a tri-trophic food chain

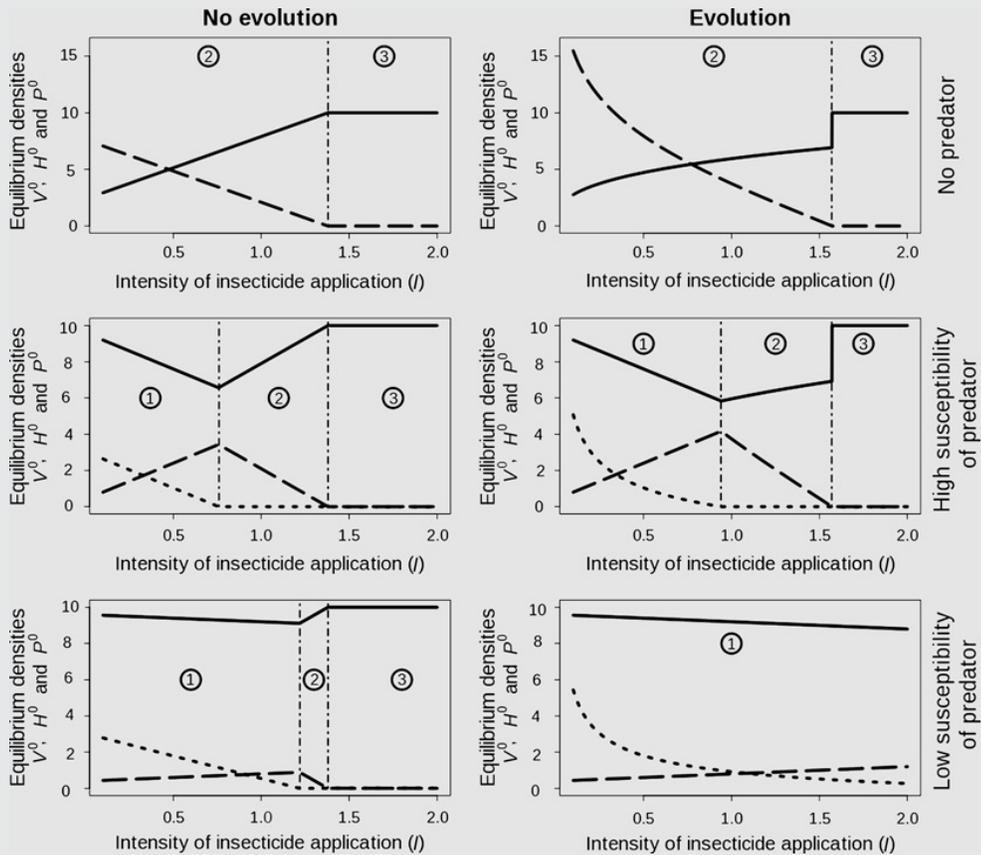
We model a three-species community consisting of a plant attacked by a herbivore pest, consumed by a predator and in which insecticide use affects both the herbivore and the predator. Detailed equations and analysis of the model are given in [Appendix D](#). We assume that the herbivore evolves in response to insecticide use. Its susceptibility incurs an allocation cost: when susceptibility decreases, herbivore reproduction decreases ([Carrière et al., 1994](#)). A possible mechanism is that conversion efficiency is reduced, due to an allocation in detoxification metabolism ([Després et al., 2007](#)). We study three different community scenarios: the predator is absent from the community, the predator has a low susceptibility to insecticides, and the predator has a high susceptibility to insecticides. We use the adaptive dynamics framework to study the impact of herbivore evolution on the three-species food chain (see [Appendix D](#)).

[Figure 6.4](#) shows how evolved resistance changes when pesticide use (parameter  $l$ ) increases. [Figure 6.5](#) displays the variations in densities for the three community scenarios and depending on whether herbivore evolution happens or not. As intuitively expected, resistance is selected for at higher inputs of insecticides ([Fig. 6.4](#)). Herbivore adaptation delays the extinction of both



**Figure 6.4** Influence of insecticide intensity on the value of herbivore susceptibility trait at the evolutionary equilibrium, for the three different community scenarios: ‘No predator’, ‘Low susceptibility of predator’ and ‘High susceptibility of predator’. Parameters values:  $r=2$ ;  $l=0.2$ ;  $\chi=0.2$ ;  $\alpha=0.5$ ;  $d_h=0.5$ ;  $g=0.5$ ;  $d_p=0.1$ ;  $c(s)=\exp(0.1 s)$ ;  $j(s)=\exp(0.3 s)$ ; Low  $h=0.1$ ; High  $h=1$ . For parameter definitions and details of the equations, see [Appendix D](#).

## BOX 6.4 Evolution of resistance to insecticides in a tri-trophic food chain—cont'd



**Figure 6.5** Densities of the three species at the ecological equilibrium (left) or eco-evolutionary equilibrium (right) for different intensities of insecticide application and for three community scenarios. Continuous lines show plant density  $V^0$ , long-dashed lines herbivore density  $H^0$  and dotted lines predator density  $P^0$ . In these graphs, all species coexist in areas labelled '1', '2' indicates plant–herbivore coexistence and '3' parameter sets for which only the plant exists. Parameters values are the same as in Fig. 6.4. When there is no evolution the susceptibility trait for the herbivore is fixed at 0 (alternative values do not alter the qualitative results).

the herbivore and the predator with increasing load of insecticides (Fig. 6.5). However, when the predator is not strongly affected by pesticides, less evolved resistance appears in the herbivore. This last result can be explained by density-dependent mechanisms: when the predator has a low susceptibility, the plant is at a higher density because of the predator exerts top-down control on the herbivore. It is then beneficial for the herbivore to be more susceptible (but with a high conversion efficiency) as the efficient consumption of abundant plants offsets mortality costs. When the predator is highly susceptible to pesticide, its density is decreased or it goes extinct, so that the density-dependent advantage disappears. Community context and evolutionary dynamics thereby interact to determine evolution of pests subjected to increased mortality.

Overall, resistance levels increased with insecticide use, but predator presence decreased the evolved level of resistance and pest density. Therefore, conservation of predators not only maintains an important ecosystem service through biological controls, but it may also limit the evolution of resistance in the pest. Note, however, that this double service is lost when the predator is highly sensitive to pesticides. Such effects are produced by the interaction between density-dependent ecological processes (here, predation) and trait dynamics due to species evolution. They affect both the magnitude of species responses and the qualitative direction of such responses, as reflected in densities and trait values.

In more complex networks, evolutionary effects of pesticide can propagate through many trait-dependent and density-dependent pathways (Wootton, 1994; Yodzis, 2000). Predicting the associated diffuse evolution is difficult, especially because most models are based on trophic interactions, while pesticide use may also affect non-trophic compartments (e.g., pollinators). The interplay between different interaction types is a growing research area in ecology and evolution (Altermatt and Pearse, 2011; Fontaine et al., 2011). Antagonistic and mutualistic interactions influence each other, both through ecological, density-dependent effects and through selective pressures (Adler et al., 2012; Herrera et al., 2002). This is particularly relevant for agricultural landscapes, whose sustainability relies on ecosystem services that come from different interaction types. Biological control is linked to trophic interactions acting on pests, while pollination services rely on mutualistic interactions. Pesticides may affect all different interaction types, coupling the different ecosystems services through eco-evolutionary dynamics.

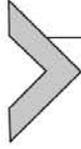
## Références

- Abrams, P. (2009). When does greater mortality increase population size? The long history and diverse mechanisms underlying the hydra effect. *Ecology Letters*, 12, 462–474.
- Abrams, P. & Matsuda, H. (2005). The effect of adaptive change in the prey on the dynamics of an exploited predator population. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic sciences*, 62, 758–767.
- Adler, L., Seifert, M., Wink, M. & Morse, G. (2012). Reliance on pollinators predicts defensive chemistry across tobacco species. *Ecology Letters*, 15, 1140–1148.
- Agnew, P., Berticat, C., Bedhomme, S., Sidobre, C. & Michalakis, Y. (2004). Parasitism increases and decreases the costs of insecticide resistance in mosquitoes. *Evolution*, 58, 579–586.
- Agrawal, A. (2001). Phenotypic plasticity in the interactions and evolution of species. *Science*, 294, 321–326.
- Allendorf, F., England, P., Luikart, G., Ritchie, P. & Ryman, N. (2008). Genetic effects of harvest on wild animal populations. *Trends in ecology & evolution*, 23, 327–337.
- Altermatt, F. & Pearse, I. (2011). Similarity and specialization of the larval versus adult diet of European butterflies and moths. *The American naturalist*, 178, 372–382.
- Barot, S., Heino, M., O'Brien, L. & Dieckmann, U. (2004). Long-term trend in the maturation reaction norm of two cod stocks. *Ecological applications*, 14, 1257–1271.
- Barrett, L., Thrall, P., Burdon, J. & Linde, C. (2008). Life history determines genetic structure and evolutionary potential of host-parasite interactions. *Trends in ecology & evolution*, 23, 678–85.
- Bell, G. & Gonzalez, A. (2011). Adaptation and evolutionary rescue in metapopulations experiencing environmental deterioration. *Science*, 332, 1327–1330.
- Bianchi, F., Booij, C. & Tschardtke, T. (2006). Sustainable pest regulation in agricultural landscapes : a review on landscape composition, biodiversity and natural pest control. *Proceedings of the Royal Society B*, 273, 1715–1727.
- Biesmeijer, J., Roberts, S., Reemer, M., Ohlemüller, R., Edwards, M., Peeters, T., Schaffers, A., Potts, S., Kleukers, R., Thomas, C., Settele,

- J. & Kunin, W. (2006). Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and the Netherlands. *Science*, 313, 351–354.
- Carrière, Y., Crowder, D. & Tabashnik, B. (2010). Evolutionary ecology of insect adaptation to Bt crops. *Evolutionary Applications*, 3, 561–573.
- Carrière, Y., Deland, J., Roff, D. & Vincent, C. (1994). Life-history costs associated with the evolution of insecticide resistance. *Proceedings of the Royal Society B*, 258, 35–40.
- Carson, R. (1962). *Silent Spring*. vol. 1963. Houghton Mifflin.
- Crowder, D., Northfield, T., Strand, M. & Snyder, W. (2010). Organic agriculture promotes evenness and natural pest control. *Nature*, 466, 109–12.
- Després, L., David, J.P. & Gallet, C. (2007). The evolutionary ecology of insect resistance to plant chemicals. *Trends in ecology & evolution*, 22, 298–307.
- Ellstrand, N., Heredia, S., Leak-Garcia, J., Heraty, J., Burger, J., Yao, L., Nohzadeh-Malakshah, S. & Ridley, C. (2010). Crops gone wild : evolution of weeds and invasives from domesticated ancestors. *Evolutionary Applications*, 3, 494–504.
- Enberg, K., Jørgensen, C., Dunlop, E., Heino, M. & Dieckmann, U. (2009). Implications of fisheries-induced evolution for stock rebuilding and recovery. *Evolutionary Applications*, 2, 394–414.
- Fontaine, C., Guimarães, P., Kéfi, S., Loeuille, N., Memmott, J., van der Putten, W., van Veen, F. & Thébault, E. (2011). The ecological and evolutionary implications of merging different types of networks. *Ecology Letters*, 14, 1170–1181.
- Foster, S.P., Young, S., Williamson, M.S., Duce, I., Denholm, I. & Devine, G.J. (2003). Analogous pleiotropic effects of insecticide resistance genotypes in peach-potato aphids and houseflies. *Heredity*, 91, 98–106.
- Gardmarck, A., Dieckmann, U. & Lundberg, P. (2003). Life-history evolution in harvested populations : the role of natural predation. *Evolutionary Ecology Research*, 5, 239–257.
- Geiger, F., Bengtsson, J., Berendse, F., Weisser, W., Emmerson, M., Morales, M., Ceryngier, P., Liira, J., Tscharntke, T., Winqvist, C., Eggers, S., Bommarco, R., Pärt, T., Bretagnolle, V., Plantegenest, M., Clement, L., Dennis, C., Palmer, C., Oñate, J., Guerrero, I., Hawro, V., Aavik, T., Thies, C., Flohre, A., Hänke, S., Fischer, C., Goedhart, P.

- & Inchausti, P. (2010). Persistent negative effects of pesticides on biodiversity and biological control potential on European farmland. *Basic and Applied Ecology*, 11, 97–105.
- Gomulkiewicz, R. & Holt, R. (1995). When does evolution by natural selection prevent extinction? *Evolution*, 49, 201–207.
- Gould, F. (1991). The evolutionary potential of crop pests. *American Scientist*, 79, 496–507.
- Gray, M., Sappington, T., Miller, N., Moeser, J. & Bohn, M. (2009). Adaptation and invasiveness of western corn rootworm : intensifying research on a worsening pest. *Annual review of entomology*, 54, 303–21.
- Hendry, A., Kinnison, M., Heino, M., Day, T., Smith, T., Fitt, G., Bergstrom, C., Oakeshott, J., Jørgensen, P., Zalucki, M., Gilchrist, G., Southerton, S., Sih, A., Strauss, S., Denison, R. & Carroll, S. (2011). Evolutionary principles and their practical application. *Evolutionary Applications*, 4, 159–183.
- Herrera, C., Medrano, M., Rey, P., Sanchez-Lafuente, A., Garcia, M., Guitian, J. & Manzaneda, A. (2002). Interaction of pollinators and herbivores on plant fitness suggests a pathway for correlated evolution of mutualism- and antagonism-related traits. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99, 16823–16828.
- Klein, A., Vaissière, B., Cane, J., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S., Kremen, C. & Tscharntke, T. (2007). Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society B*, 274, 303–313.
- Law, R. (2000). Fishing, selection, and phenotypic evolution. *ICES Journal of Marine Science*, 57, 659–668.
- Lind, M. & Johansson, F. (2007). The degree of adaptive phenotypic plasticity is correlated with the spatial environmental heterogeneity experienced by island populations of *Rana temporaria*. *Journal of evolutionary biology*, 20, 1288–97.
- Mallet, J. (1989). The evolution of insecticide resistance : Have the insects won. *Trends in ecology & evolution*, 4, 336–340.
- Matson, P.A. (1997). Agricultural Intensification and Ecosystem Properties. *Science*, 277, 504–509.
- McDonald, B. & Linde, C. (2002). Pathogen population genetics, evolutionary potential, and durable resistance. *Annual review of phytopathology*, 40, 349–79.

- McMahon, T., Halstead, N., Johnson, S., Raffel, T., Romanic, J., Crumrine, P. & Rohr, J. (2012). Fungicide-induced declines of freshwater biodiversity modify ecosystem functions and services. *Ecology letters*, 15, 714–22.
- Palumbi, S. (2001). Humans as the World's Greatest Evolutionary Force. *Science*, 293, 1786–1790.
- Pelosi, C., Barot, S., Capowiez, Y., Hedde, M. & Vandenbulcke, F. (2013). Pesticides and earthworms. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 34, 199–228.
- Potts, S., Biesmeijer, J., Kremen, C., Neumann, P., Schweiger, O. & Kunin, W. (2010). Global pollinator declines : trends, impacts and drivers. *Trends in ecology & evolution*, 25, 345–353.
- REX Consortium (2010). The skill and style to model the evolution of resistance to pesticides and drugs. *Evolutionary Applications*, 3, 375–390.
- Robinson, R. & Sutherland, W. (2002). Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain. *Journal of Applied Ecology*, 39, 157–176.
- Tabashnik, B., Gould, F. & Carrière, Y. (2004). Delaying evolution of insect resistance to transgenic crops by decreasing dominance and heritability. *Journal of evolutionary biology*, 17, 904–12 ; discussion 913–8.
- Thrall, P.H., Oakeshott, J.G., Fitt, G., Southerton, S., Burdon, J.J., Sheppard, A., Russell, R.J., Zalucki, M., Heino, M. & Ford Denison, R. (2011). Evolution in agriculture : the application of evolutionary approaches to the management of biotic interactions in agro-ecosystems. *Evolutionary Applications*, 4, 200–215.
- Vacher, C., Bourguet, D., Rousset, F., Chevillon, C. & Hochberg, M. (2003). Modelling the spatial configuration of refuges for a sustainable control of pests : a case study of Bt cotton. *Journal of evolutionary biology*, 16, 378–87.
- Whalon, M., Mota-Sanchez, D. & Holligworth, R. (2008). *Global Pesticide Resistance in Arthropods*. Oxford University Press, Oxford.
- Witting, L. (2002). Evolutionary dynamics of exploited populations selected by density dependent competitive interactions. *Ecological Modelling*, 157, 51–68.
- Wootton, J. (1994). The Nature and Consequences of Indirect Effects in Ecological Communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 25, 443–466.
- Yodzis, P. (2000). Diffuse Effects in Food Webs. *Ecology*, 81, 261–266.



## APPENDIX D. ECO-EVOLUTIONARY DYNAMICS IN A PLANT–HERBIVORE–PREDATOR CONFRONTED TO INSECTICIDES

Using ordinary differential equations we study the influence of insecticides on a three-species community as the following:

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{1}{V} \frac{dV}{dt} = r - aV - \chi H \\ \frac{1}{H} \frac{dH}{dt} = c\chi V - \alpha P - d_h - lj \\ \frac{1}{P} \frac{dP}{dt} = g\alpha H - d_p - lh \end{array} \right. \quad \begin{array}{l} \text{(D1)} \\ \text{(D2)} \\ \text{(D3)} \end{array}$$

The model describes a community composed of one plant  $V$ , one herbivore  $H$ , and one predator  $P$ . The plant dynamics (D1) is constrained by the intrinsic growth rate ( $r$ ) and intra-specific competition  $a$ . Hence, in the absence of the herbivore, the plant has a logistic growth. We used Holling type I functional responses to model the consumption interactions,  $\chi$  being the *per capita* attack rate of herbivores,  $c$  the energy conversion efficiency of the herbivore,  $\alpha$  the *per capita* attack rate of predators, and  $g$  the conversion efficiency of this predator. Herbivore and predator dynamics also decrease through interaction-independent death rates (respectively,  $d_h$  and  $d_p$ ) and through an additional mortality term, due to the action of insecticides. The parameter  $l$  represents the intensity of insecticide application and  $j$  and  $h$  correspond to the sensitivities of herbivores and predators, respectively. The two populations are therefore confronted to the same perturbation, to which they respond differently because of their specific sensitivities.

By setting the time derivatives in Eqs. (D1), (D2) and (D3) to zero, the equilibrium points of the three-species model can be fully determined. The plant–herbivore–predator model has four equilibrium points. Existence condition requires that species densities at equilibrium are positive. We also assess the stability of these points, with the Routh–Hurwitz criterion.

The trivial equilibrium  $S_1 = (V^0 = 0; H^0 = 0; P^0 = 0)$  always exists, but it is unstable when  $r > 0$ , a situation that is most often true given that the plant is cultivated.

The plant equilibrium point  $S_2 = (V^0 = r/a; H^0 = 0; P^0 = 0)$  always exists and it is stable when the perturbation by insecticides is strong enough to prevent the herbivore to invade the system. This requires:

$$a(lj + d_h) > \chi cr \quad (\text{D4})$$

The third equilibrium point allows the coexistence of plant and herbivores. At this equilibrium  $S_3$ , plants and herbivores have the following density equations:

$$V^0 = \frac{lj + d_h}{\chi c} \quad (\text{D5})$$

$$H^0 = \frac{-a(lj + d_h) + \chi cr}{\chi^2 c} \quad (\text{D6})$$

Out of Eq. (D5) one clearly sees that the plant biomass is always positive. Therefore, existence conditions are based on the positivity of herbivore biomass. This requires that:

$$a(lj + d_h) < \chi cr \quad (\text{D7})$$

The Routh–Hurwitz criterion shows that this plant–herbivore equilibrium point is stable when mortality incurred by predator population through pesticides is high:

$$\alpha ga(d_h + lj) > \chi(-\chi(d_p + hl) + \alpha gr)c \quad (\text{D8})$$

Finally, it is possible that all three species coexist at one equilibrium, where density equations are

$$V^0 = \frac{-\chi(d_p + hl) + \alpha gr}{\alpha ga} \quad (\text{D9})$$

$$H^0 = \frac{d_p + hl}{\alpha g} \quad (\text{D10})$$

$$P^0 = \frac{\chi(-\chi(d_p + hl) + \alpha gr)c - \alpha ga(d_h + lj)}{\alpha^2 ga} \quad (\text{D11})$$

All the three species have positive densities when predator biomass (D11) is positive. This is ensured by the following condition:

$$\alpha ga(d_h + lj) < \chi(-\chi(d_p + hl) + \alpha gr)c \quad (\text{D12})$$

The Routh–Hurwitz criterion for a system of three ordinary differential equations shows that the system is stable when condition (D12) is satisfied.

We now assume to study how these ecological equilibriums change when more insecticides are used. By computing the partial derivatives of equilibrium equations with respect to  $l$ , we can solve analytically how the densities of the different species will vary with an increase in perturbation intensity  $l$ .

When the community does not contain the predator, the partial derivatives of Eqs. (D5) and (D6) with respect to  $l$  are

$$\frac{\partial V^0}{\partial l} = \frac{j}{\chi c} \quad (\text{D13})$$

$$\frac{\partial H^0}{\partial l} = -\frac{aj}{\chi^2 c} \quad (\text{D14})$$

Thus, when the intensity of perturbation increases, plant biomass increases while herbivores are negatively affected.

We similarly study changes in the full coexistence equilibrium (Eqs. D9–D11):

$$\frac{\partial V^0}{\partial l} = -\frac{\chi h}{\alpha g a} \quad (\text{D15})$$

$$\frac{\partial H^0}{\partial l} = \frac{h}{\alpha g} \quad (\text{D16})$$

$$\frac{\partial P^0}{\partial l} = -\frac{\chi^2 h c + \alpha g a j}{\alpha^2 g a} \quad (\text{D17})$$

At the coexistence equilibrium, the plants and predator biomasses decrease with an increase in insecticide use, while herbivores increase.

Comparisons of Eqs. (D13 and D14) and of Eqs. (D15–D17) highlight the fact that the efficiency of pesticide use strongly varies with the number of trophic levels. When the system is composed of two levels, then using pesticide yields the intended result, namely the decrease of the pest population and the increase in yield. When the system is composed of three trophic levels and when the top trophic level is sensitive to insecticide, using them erodes the biological control of pests and has adverse effects from an agricultural point of view.

Now that we have obtained the effects of insecticide disturbances on the ecological equilibrium and highlighted that qualitative variations are dependent on the number of trophic levels, we study how evolution of agricultural pests (here, herbivores) change such qualitative outcomes.

As pointed out in the main text, the emergence of resistance in pests is often associated with fitness costs (Bourguet et al. 2004; Carrière et al., 1994; Gassmann et al., 2009). Particularly, studies have shown that resistance most often decrease the allocation in growth or reproduction (Bourguet et al. 2004; Carrière et al., 1994). To consider this trade-off, we add in our plant–herbivore–predator community a sensitivity trait for the herbivore that affects both its mortality due to insecticides and its reproduction rate. The model becomes

$$\begin{cases} \frac{1}{V} \frac{dV}{dt} = r - aV - \chi H & \text{(D18)} \\ \frac{1}{H} \frac{dH}{dt} = c(s)\chi V - \alpha P - d_h - l(s)j & \text{(D19)} \\ \frac{1}{P} \frac{dP}{dt} = g\alpha H - d_p - lh & \text{(D20)} \end{cases}$$

The two functions  $j(s)$  and  $c(s)$  are positive, increasing function of  $s$ . The lower the value of  $s$ , the more resistant the pest is, but the higher the reproduction cost. We choose exponential functions for  $c$  and  $j$ , because they satisfy the different assumptions and also for mathematical convenience:

$$c(s) = c_0 \exp(\nu s) \quad \text{(D21)}$$

$$j(s) = j_0 \exp(zs) \quad \text{(D22)}$$

The ratio  $\nu/z$  controls the shape of the trade-off. By varying their relative values, we can have a large panel of trade-off shapes, from convexity to concavity. When the trait of interest and the associated trade-off are set, we use adaptive dynamics to determine the resulting eco-evolutionary dynamics (see Appendix A for an introduction of this technique).

We first study the case where only plants and herbivores coexist. The fitness of a rare mutant  $s'$  in a resident population of trait  $s$  can then be determined:

$$W_1(s', s) = \frac{1}{dH_m} \frac{dH_m}{dt} \Big|_{H_m \rightarrow 0} = c(s') \chi V^0(s) - d_h - lj(s') \quad \text{(D23)}$$

with  $V^0 = (lj(s) + m)/ac(s)$ , the density of the plant at the equilibrium fixed by the resident trait.

The associated fitness gradient that determines the direction of change of the trait is

$$\left. \frac{\partial W_1(s', s)}{\partial s'} \right|_{s' \rightarrow s} = \nu d_h + lj(s)(\nu - z) \quad (\text{D24})$$

From Eq. (D24), two qualitative possibilities emerge, depending on the trade-off shapes. If  $\nu \geq z$  the fitness gradient is always positive. The sensitivity of herbivore  $s$  always increases during the evolution. When  $\nu < z$ , the fitness gradient can be positive or negative depending on the resident trait value. Singular strategies may then be obtained, at which the gradient of fitness is null.

Such a singular strategy is given by the following equation:

$$s_1^* = \frac{1}{z} \log \left( \frac{\nu d_h}{j_0 l(z - \nu)} \right) \quad (\text{D25})$$

As in Appendices A and C, we study the invasibility and convergence characteristics of this singular strategy. Recalling that we have  $\nu < z$ , we obtain:

$$\left. \frac{\partial^2 W_1(s', s)}{\partial s'^2} \right|_{s' \rightarrow s \rightarrow s_1^*} = \frac{d_h \nu z (\nu - z)}{z - \nu} < 0 \quad (\text{D26})$$

Because this second derivative is negative, the singular strategy cannot be invaded by surrounding mutants.

It can be easily shown that:

$$\left. \frac{\partial^2 W_1(s', s)}{\partial s' \partial s} \right|_{s' \rightarrow s \rightarrow s_1^*} = 0 \quad (\text{D27})$$

The sum of Eqs. (D26) and (D27) is always negative, which ensures that the singular strategy is convergent, that is, evolution drives the system towards this point. The evolutionary singularity is therefore a CSS.

We now characterize the evolutionary dynamics when all three species coexist. The invasion fitness of a mutant herbivore is:

$$W_2(s', s) = \chi V^0 c(s') - \alpha P^0(s) - d_h - lj(s') \quad (\text{D28})$$

The fitness gradient becomes

$$\left. \frac{\partial W_2(s', s)}{\partial s'} \right|_{s' \rightarrow s} = \chi V^0 c'(s) - lj'(s) \quad (\text{D29})$$

The singular strategy, at which the gradient vanishes is

$$s_2^* = \frac{1}{\nu - z} \log \left( \frac{j_0 l z}{c_0 \chi \nu V^0} \right) \quad (\text{D30})$$

Note that, in Eq. (D28), plant biomass is not dependent on the resident trait. Therefore, it is easy to see that  $\partial^2 W(s', s) / \partial s' \partial s$  is equal to zero. Then, as in the plant–herbivore case, characteristics of the evolutionary singularity only depend on the second derivative with respect to  $s'$ :

$$\left. \frac{\partial^2 W_2(s', s)}{\partial s'^2} \right|_{s' \rightarrow s \rightarrow s_2^*} = \nu^2 \chi V^0 c(s_2^*) - z^2 lj(s_2^*) \quad (\text{D31})$$

Inserting Eq. (D30) in Eq. (D31) shows that it is a decreasing function of  $z$  and that it vanishes for  $z = \nu$ . Because at the evolutionary singularity, the system is also at equilibrium from an ecological point of view,  $\chi V^0 c(s^*) = \alpha P^0(s^*) + d_h + lj(s^*)$ . Equation (D31) becomes

$$\left. \frac{\partial^2 W_2(s', s)}{\partial s'^2} \right|_{s' \rightarrow s \rightarrow s_2^*} = \nu^2 (\alpha P^0(s_2^*) + d_h) + (\nu^2 - z^2) lj(s_2^*) \quad (\text{D32})$$

Equation (D32) is positive for  $\nu > z$ .

Therefore, the second partial derivative of invasive fitness with respect to  $s'$  is positive for  $\nu > z$ , vanishes for  $\nu = z$  and is negative for  $\nu < z$ . We conclude from this that the singular strategy in this model is a repellor when the trade-off is convex ( $\nu > z$ ) and a CSS when the trade-off is concave ( $\nu < z$ ). The repellor situation leads to a runaway dynamics on which we cannot easily study the influence of increased pesticides. For the CSS cases, on the other hand, evolution eventually settles the trait at  $s_2^*$  and we can study the effects of increased pesticide use by linearizing around this equilibrium situation.

To study the influence of increased pesticide use, we differentiate equations of the singular strategies  $s_1^*$  and  $s_2^*$  (Eqs. D25 and D30) regarding pesticide use parameter  $l$ .

When the system only contains plants and herbivores, effects of pesticide use on the position of the singular strategy are determined by the following equation:

$$\frac{\partial s_1^*}{\partial l} = -\frac{1}{lz} \quad (\text{D33})$$

In such instances, the singular strategy always decreases when pesticide use increases. From an agricultural point of view, it means that we expect evolution of further resistance in all instances when more insecticide is sprayed.

When the three species coexist, variations in the singular strategy with pesticide use are determined from the following equations:

$$\frac{\partial s_2^*}{\partial l} = \frac{\chi d_p - \alpha_{gr}}{l(\chi(d_p + hl) - \alpha_{gr})(v - z)} \quad (D34)$$

$$\frac{\partial s_2^*}{\partial h} = \frac{\chi l}{(-\chi(d_p + hl) + \alpha_{gr})(v - z)} \quad (D35)$$

Note that again, given condition of coexistence (D12), when the singular strategy is a CSS, it decreases with  $l$ , meaning that increased pesticide use allows for evolution of higher levels of resistance. The sensitivity of the predator also affects on the singular strategy. The singular strategy decreases with predator sensitivity  $h$ . In agricultural terms, it clearly indicates that sensitive predators allows for higher levels of resistance in the pest crop.

## Deuxième partie

### Traits d'interactions et structure des communautés antagoniste-mutualiste

## Chapitre 5

# Enrichissement et évolution des traits d'interaction des plantes

*The good, the bad!*

*Le bien, le mal!*

Guru and MC Solaar, 1993. *Jazzmatazz vol. 1*

## Introduction

Les précédents chapitres se sont intéressés au rôle des effets densités-dépendants pour la dynamique écologique et évolutive des communautés comprenant différents types d'interactions. Comme il a été discuté en introduction, le couplage entre interactions mutualistes et antagonistes peut se faire au travers des traits des organismes. Ce chapitre étudie donc cette problématique. Le but est de décrire et de comprendre la dynamique évolutive d'un trait qui est à la fois impliqué dans des interactions mutualistes et antagonistes. Le modèle utilisé dans les premiers chapitres est repris, mais en s'intéressant cette fois-ci à la dynamique évolutive de la plante. Un trait dit d'« interaction » qui augmente à la fois les interactions de la plante avec les pollinisateurs et les herbivores est introduit dans le modèle et sa dynamique évolutive est étudiée, en fonction de la structure de la communauté. Le rôle de l'enrichissement des milieux en nutriments est décrit. En effet, puisque l'enrichissement des milieux modifie la densité des différents compartiments au sein des communautés, notre but est de caractériser comment la structure des communautés antagonistes-mutualistes est modifiée par l'enrichissement du milieu et comment cela affecte la dynamique évolutive d'un trait d'attraction chez une plante. Dans un premier temps, nous montrons comment la prise en compte de la dynamique évolutive de la plante affecte l'assemblage de la communauté, en relâchant le contrôle top-down de l'herbivore. Nous montrons ensuite que l'augmentation de la productivité sélectionne les phénotypes de plantes présentant une faible valeur de ce trait d'interaction. Ainsi, avec l'enrichissement, la plante est plus défendue contre l'herbivorie, mais est moins visitée par les pollinisateurs. Enfin, nous montrons que les pressions de sélection opposées dues à l'herbivorie et à la pollinisation sont à l'origine de sélection disruptive sur le trait de la plante et facilitent la diversification des plantes.

Ce chapitre est présenté sous la forme d'un article qui est soumis pour publication à la revue *Evolution*.

1 **Evolutionary response of plant interaction traits to nutrient enrichment modifies the**  
2 **assemblage and structure of antagonistic-mutualistic communities**  
3 **Authors:** Ewen Georgelin and Nicolas Loeuille  
4 **Adress:** Institute of Ecology and Environmental Sciences-Paris  
5 (UPMC-CNRS-IRD-INRA-UPEC-Paris Diderot)  
6 Université Pierre et Marie Curie, UMR 7618  
7 7 quai St Bernard, 75005 Paris, FRANCE  
8 **Email:** ewen.georgelin@snv.jussieu.fr; nicolas.loeuille@upmc.fr  
9 **Running title:** productivity and plant attractiveness  
10 **Keywords:** nutrient enrichment; attraction trait; defense trait; mutualism; antagonism; adaptive  
11 dynamics; diversification  
12 **Type of Article:** Research Article  
13 **Corresponding Author:** Ewen Georgelin  
14 Institute of Ecology and Environmental Sciences - Paris  
15 Université Pierre et Marie Curie, UMR 7618  
16 7 quai St Bernard, 75005 Paris, FRANCE  
17 Tel: +33 (0)1 44 27 58 61  
18 E-mail: ewen.georgelin@snv.jussieu.fr

19 **Abstract**

20 Nutrient enrichment is one of the major threats acting on natural communities. While the possible  
21 ecological consequences of nutrient enrichment are well studied, we have little knowledge of the  
22 evolutionary responses of communities to this kind of perturbation. Here, we investigate how  
23 enrichment modifies the interaction traits of plants (attraction and defense traits) depending on the  
24 balance of mutualistic and antagonistic interactions. We use a simple community model and  
25 adaptive dynamics to understand how a plant interaction trait evolves with enrichment when  
26 constrained by an ecological trade-off balancing pollinator and herbivore attraction or deterrence.  
27 Any increase in trait value favors pollination but also increases herbivory, while a decrease in this  
28 trait value leads to higher defense against herbivores but also to less pollination. We find that  
29 considering evolutionary dynamics profoundly alters the assembly rules of antagonistic-mutualistic  
30 communities. While herbivores prevent pollinators' invasion when only ecology is considered,  
31 evolution of plant interaction trait alters top-down control and allows the assemblage of a  
32 community that contains both positive and negative interactions. When the full community is  
33 assembled, nutrient enrichment can lead to two totally opposite outcomes, depending on the shape  
34 of the ecological trade-off. In one case, productivity leads to a higher level of plant defenses, but  
35 also to a loss of pollination for plants. In the other case, due to conflicting selective pressure,  
36 disruptive selection emerges and leads to the diversification of plant strategies. These results give  
37 important insights and predictions on how nutrient enrichment may alter the structure of natural  
38 communities and advocate for a more integrated community perspective to understand the  
39 consequences of global changes, considering both the diversity of interaction types and  
40 ecoevolutionary dynamics.

41

42

43

44

## 45 **Introduction**

46 Nutrient enrichment makes for one of the major threats to natural habitats (Tilman, 1999). Most  
47 agricultural systems use important levels of fertilizers, which are carried out in natural ecosystems,  
48 both aquatic and terrestrial (Kaiser, 2001; Tilman *et al.*, 2001). The presence of these compounds in  
49 natural ecosystems have environmental and health consequences, through the emission of harmful  
50 gas (Tilman, 2002), as well as many ecological consequences for natural communities. Because  
51 nutrients are limiting for most organisms, their release alters the density of organisms, creating  
52 indirect effects that modify the dynamics and functioning of ecological communities (Rosenzweig,  
53 1971; Hochberg and Van Baalen, 1998; Smith *et al.*, 1999; Tilman, 1999; Chase, 2003; Loeuille *et*  
54 *al.*, 2013).

55 The ecological consequences of nutrient enrichment for community structure have been extensively  
56 studied. First, it seems that, in local community assemblages, diversity follow a unimodal  
57 relationship, peaking at intermediate values of productivity (Armstrong, 1979; Tilman and Pacala,  
58 1993; Leibold, 1996; Kassen *et al.*, 2000; Chase and Leibold, 2002). A possible explanation is that,  
59 at low productivity levels, species that are highly competitive for the limiting resource exclude the  
60 others, while at high productivity levels, other factors, like the presence of predators, drive the  
61 competitive exclusion of species (Leibold, 1996). At intermediate levels of productivity, resource  
62 competition and apparent competition are balanced, which favors the coexistence of species  
63 (Leibold, 1996). Second, nutrient enrichment may increase the density of species through bottom-  
64 up effects. If food chains are top-down controlled, only half of the densities of trophic levels will  
65 increase, while if bottom-up control is acting, all the densities increase ( Hairston *et al.*, 1960;  
66 White, 1978; Oksanen *et al.*, 1981). In both cases, enrichment leads to an increase in the length of  
67 the food chain (Fretwell, 1977; Oksanen *et al.*, 1981). At last, nutrient enrichment may also affect  
68 the stability of ecological communities. The paradox of enrichment states that increased  
69 productivity leads to cyclic dynamics in predator-prey systems (Rosenzweig, 1971; Fussman *et al.*,  
70 2000). Even when cyclic dynamics do not occur, the resilience of trophic systems is deteriorated

71 (Rip and McCann, 2011).

72 A less investigated aspect is the fact that phenotypic traits of organisms also respond to a  
73 modification of nutrient availability due to changes in selective regimes (Hochberg and van Baalen,  
74 1998; Loeuille and Loreau, 2004; Lopez-Pascua and Buckling, 2008; Loeuille *et al.*, 2013). First,  
75 modifications of the nutrient pool affect the evolution of traits that are directly linked to nutrient  
76 cycling (Barot *et al.*, 2014). Furthermore, because nutrient enrichment modifies the abundance of  
77 populations and the distribution of energy fluxes in ecological networks, it affects the strengths of  
78 interactions and so the selective pressure acting on traits that are not directly linked to nutrient  
79 acquisition. For example, Loeuille and Loreau (2004), in an evolutionary plant-herbivore model  
80 show that an increase in productivity leads to evolution toward higher levels of plant defenses. In  
81 this case, defense evolution can alleviate the predominance of top-down control thereby changing  
82 the qualitative effects of enrichment on the food chain (Loeuille and Loreau, 2004). Since  
83 ecological and evolutionary processes interact, evolutionary changes in traits in response to  
84 enrichment modify the transfer of energy in natural communities. Because evolutionary feedbacks  
85 may differ from feedbacks yielded by ecological dynamics in natural communities, we need to  
86 integrate an evolutionary perspective to study the effects of nutrient enrichment (Loeuille *et al.*,  
87 2013; Barot *et al.*, 2014).

88 One particular feature of nutrient enrichment is that, in addition to affect interaction strength on an  
89 evolutionary scale (Hochberg and van Baalen, 1998; Loeuille and Loreau, 2004), it can also modify  
90 the type of this interaction. Theoretical models suggest that interaction type may change from  
91 mutualism to antagonism when productivity increases (Hochberg *et al.*, 2000). When local  
92 productivity is low, mutualism is favored because it generally increases the efficiency of resource  
93 acquisition (Hochberg *et al.*, 2000; Thrall *et al.*, 2007). When productivity increases, resource  
94 acquisition is no longer a limiting factor and antagonistic strategies are favored because “cheaters”  
95 can invade mutualism (Hochberg *et al.*, 2000). In landscapes that vary along productivity gradients,  
96 this creates a geographic mosaic in interaction type between two species that mimics features

97 observed in natural communities (Thompson and Cunningham, 2002; Thompson, 2005). These  
98 results on the effect of enrichment on the kind of interactions in natural communities may have  
99 important consequences for ecosystems services, in agricultural landscapes in particular (Loeuille *et*  
100 *al.*, 2013).

101 However, these different models and empirical observations are focused on a single, given  
102 interaction between two species. A recent surge exists in the literature on the fact that species are  
103 involved simultaneously in antagonistic and mutualistic interactions (Herrera *et al.*, 2002; Strauss  
104 and Irwin, 2004; Melián *et al.*, 2009; Fontaine *et al.*, 2011). Selective pressures coming from  
105 antagonistic and mutualistic interactions then interact in complex ways. Plants are a straightforward  
106 example. They are involved in mutualistic interactions, with pollinators or symbiotic mycorrhizal  
107 fungi and in antagonistic interactions, with herbivores or parasites. The interplay between these  
108 different types of interactions through density-dependent or trait-dependent effects have important  
109 consequences for community dynamics and maintenance, both from an ecological and from an  
110 evolutionary point of view (Georgelin and Loeuille, 2014; Chapter 3). In such communities, some  
111 traits are constrained by ecological trade-offs, when they provide a fitness benefit given one  
112 interaction, while incurring a cost in another (Strauss *et al.*, 2002, Strauss and Irwin, 2004). For  
113 instance, some traits that attract pollinators (size and shape of flowers, corolla color or presence of  
114 nectar) also attract herbivores (Strauss, 1997; Irwin *et al.*, 2003; Strauss and Irwin, 2004; Strauss  
115 and Whittall, 2006). In *Datura stramonium*, a higher quantity of nectar increases the probability of  
116 oviposition by *Manduca sexta*, the larvae feeding on the plant (Adler and Bronstein, 2004). Traits  
117 that are defensive against herbivores (production of secondary metabolites in particular), can also  
118 repel pollinators (Strauss *et al.*, 1999; Alder *et al.*, 2012). For example, the level of nicotine (a  
119 defensive compound also toxic for pollinators) in *Nicotiana* species is negatively correlated with  
120 pollinator reliance (Adler *et al.*, 2012). This result suggests a trade-off between defense against  
121 herbivory and attraction of pollinators in species that are highly dependent on pollinators for  
122 reproduction. Hence, plant traits are facing an ecological trade-off between herbivory and

123 pollination and will distribute along an attraction/defense gradient, depending on the forces exerted  
124 by these ecological interactions. Since nutrient enrichment modifies the densities of the different  
125 community compartments, it alters related selective pressures acting on this kind of traits (Soper  
126 Goren and Adler, 2013). We have little perspective on related eco-evolutionary consequences in  
127 multiple interaction type communities.

128 Here, we are interested in how nutrient enrichment changes the adaptive dynamics of traits in  
129 communities mixing different interaction types and how these responses shape the ecological  
130 dynamics and structure of the communities. To answer this question, we build a small and simple  
131 model that represents a community of three species, one plant, one pollinator and one herbivore.  
132 The community contains two interactions, one antagonistic (herbivory) and one mutualistic  
133 (pollination). Using adaptive dynamics, we focus on the evolutionary dynamics of one plant trait, a  
134 quantitative interaction trait (that could be construed either as an attraction or as a defense trait).  
135 The strengths of pollination and herbivory interactions are positively correlated with this trait. An  
136 increase in the value of this trait increases both the attraction of pollinators and herbivores while a  
137 decrease leads to higher defenses against herbivores, but also less attractiveness of plants to  
138 pollinators. For simplicity, we will name it “interaction trait” in the rest of the work. We are  
139 interested in three particular questions:

140 (1) How does the community assemble along a productivity gradient and how does considering  
141 evolutionary dynamics change this assembly? Based on ecological dynamics, we expect that the  
142 presence of herbivores will prevent the invasion of pollinators by controlling the density of plants.  
143 Based on previous work (Loeuille and Loreau, 2004), we think that evolutionary dynamics will  
144 modify the top-down control of plants by herbivores and favors the assemblage of the three-species  
145 community.

146 (2) In communities composed of three species, what are the evolutionary dynamics of the attractive  
147 trait throughout nutrient enrichment and how does it affect the interaction structure of the  
148 community? We expect that an increase in productivity leads to higher defenses of plants against

149 herbivory (Hochberg and Van Baalen, 1998; Loeuille and Loreau, 2004; Loeuille and Loreau,  
150 2008b) with detrimental effects for pollination.

151 (3) Does the ecological trade-off between antagonism and mutualism lead to disruptive selection  
152 and plant phenotypic diversification and for which nutrient loads? We expect that mutualism will be  
153 favored at low level of productivity while antagonism will be predominant for high level (Hochberg  
154 *et al.*, 2000). Hence, we think that an intermediate level of productivity will lead to antagonistic and  
155 mutualistic selective pressures of equal strength and disruptive selection.

156

## 157 **The model**

### 158 *Ecological dynamics*

159 The model depicts a community of three species, one plant  $P$ , one pollinator  $M$  and one herbivore  $H$   
160 species. The community hence contains one mutualistic (pollination) and one antagonistic  
161 (herbivory) interaction. The set of equations used to model the community is:

$$162 \quad \frac{dP}{dt} = r_p P \left( 1 - \frac{P}{K_p} \right) + k_p a_m(s) MP - a_h(s) HP \quad (1.1)$$

$$163 \quad \frac{dM}{dt} = r_m M \left( 1 - \frac{M}{K_m} \right) + k_m a_m(s) MP - d_m M \quad (1.2)$$

$$164 \quad \frac{dH}{dt} = k_h a_h(s) HP - d_h H \quad (1.3)$$

166  $r_p$  represents the intrinsic growth rate of plants. We assume that this parameter is always positive.

167 The growth rate of plants is constrained by a density-dependent term, with a carrying capacity  $K_p$ .

168 This negative density-dependent term represents intraspecific competition in plants. An increase in

169 the productivity of the patch by increasing  $K_p$  decreases the strength of this competition. Pollinators

170 also have a logistic growth rate, in the absence of plants. We use these logistic growth rates because

171 mutualistic interactions frequently lead to unbounded density increases, due to positive feedbacks

172 (May, 1976; 1982). The use of these functions means that when plant and pollinator densities

173 strongly increase, due to mutualism, an other kind of resource becomes limiting (e.g. space). The

174 herbivore species is considered entirely dependent on the focal plant species. To ensure that

175 herbivores will disappear when plants are absent, herbivores have a natural mortality death rate  $d_h$ .  
 176 In the same way, pollinators possess a natural mortality death rate,  $d_m$ . We model interactions  
 177 through linear functions (Type I, Holling, 1959). This choice keeps the model as simple as possible  
 178 and allow analytical results, thus a more complete understanding, on the evolutionary dynamics of  
 179 plant attraction trait  $s$ .

180

### 181 *Evolutionary dynamics*

182 We study the evolutionary dynamics of the attraction trait  $s$  of plants. Trait  $s$  affects the interaction  
 183 rate of herbivores and pollinators on plants,  $a_h$  and  $a_m$ . The higher  $s$ , the more attractive the plants  
 184 and the higher the interaction rates. Plant interaction traits are subjected to ecological trade-offs  
 185 between pollination and herbivory, as mentioned in the introduction. To our knowledge, there is no  
 186 information on the shape of the ecological trade-off between herbivory pressure and pollination  
 187 pressure. To cover a wide variety of trade-off shapes, we use exponential functions for interaction  
 188 rates:

$$189 \quad a_h(s) = a_{h_0} \exp(c_h s)$$

$$190 \quad a_m(s) = a_{m_0} \exp(c_m s)$$

191 With this formulation, the trade-off between herbivory and pollination interaction rates is concave  
 192 when  $c_m > c_h$ , linear when  $c_m = c_h$  and convex when  $c_h > c_m$ .

193 We use the framework of adaptive dynamics to study the evolutionary dynamics of  $s$ , and depict the  
 194 ecological consequences for the community (Metz *et al.*, 1992; Dieckmann and Law, 1996; Geritz  
 195 *et al.*, 1998). The evolutionary dynamics of  $s$  is described using the Canonical Equation of Adaptive  
 196 Dynamics (Dieckmann and Law, 1996):

$$197 \quad \frac{ds}{dt} = C \mu \sigma^2 P^0(s) \left. \frac{\partial \omega_{P_{mut}}(s_{mut}, s)}{\partial s_{mut}} \right|_{s_{mut} \rightarrow s} \quad (2)$$

199 In this equation,  $C$  is a scaling parameter,  $\mu$  represents the mutation rate per individual,  $\sigma^2$  is the  
 200 variance of phenotypic effects associated with mutations and  $P^0(s)$  is the density of the plant

201 population at the ecological equilibrium for an attraction trait value  $s$ . The last part of the Canonical  
 202 Equation (2) is the fitness gradient associated with a resident trait  $s$ . When this fitness gradient is  
 203 positive, trait  $s$  will increase and when it is negative, trait  $s$  will decrease. Here, the definition of  
 204 fitness corresponds to the concept of invasive fitness (Metz *et al.*, 1992). It represents the growth  
 205 rate of one new, rare plant mutant, with an attraction trait  $s_{mut}$  considered very close to the resident  
 206 trait, in the ecological community set by a resident population. Hence, in our model, the fitness of a  
 207 mutant is:

$$208 \quad \omega_{P_{mut}}(s_{mut}, s) = \frac{1}{P_{mut}} \frac{dP_{mut}}{dt} \Big|_{P_{mut} \rightarrow 0, P^0, M^0, H^0} = r_p \left( 1 - \frac{P^0(s)}{K_p} \right) + k_p a_m(s_{mut}) M^0(s) - a_h(s_{mut}) H^0(s) \quad (3)$$

209 with  $P^0$ ,  $M^0$  and  $H^0$  the densities of the species at the ecological equilibrium set by the resident.  
 210 When the fitness gradient in (2) vanishes, corresponding traits are evolutionary equilibria, called a  
 211 Singular Strategies  $s^*$  (Geritz *et al.*, 1998). Singular strategies can be classified according to two  
 212 stability criteria: invasibility and convergence. A singular strategy is non-invasible when no mutant  
 213 can invade such a strategy (i.e. the definition of an ESS, Maynard Smith, 1982). A singular strategy  
 214 is convergent if only mutants with trait values closer to the singular strategy can invade (Eshel,  
 215 1983; Christiansen, 1991). Convergence and invasibility criteria can be studied by differentiating  
 216 fitness functions twice with traits  $s$  and  $s_{mut}$  (Geritz *et al.*, 1998).

217 We undertake several numerical simulations of the adaptive dynamics of attraction trait  $s$ , to  
 218 illustrate analytical results and to relax some of the hypotheses adaptive dynamics. We use the same  
 219 simulation procedure as in Chapter 3. Details on the simulation script can be found in the appendix  
 220 of Chapter 3.

221

## 222 **Results**

223

224 The ecological model has six equilibrium points: the trivial point  $S_1(0,0,0)$ , the plant equilibrium  
 225 point  $S_2(P^0_P, 0, 0)$ , the pollinator equilibrium point  $S_3(0, M_A^0, 0)$  the plant-herbivore equilibrium point  
 226  $S_4(P^0_H, 0, H^0_H)$ , the plant-pollinator equilibrium point  $S_5(P^0_M, M^0_M, 0)$  and the coexistence equilibrium

227 point  $S_6(P_{MH}^0, M_{MH}^0, H_{MH}^0)$ . The trivial equilibrium  $S_1$  and the pollinator equilibrium  $S_3$  are unstable  
 228 as we assume  $r_p$  positive. Other equilibrium points are detailed in the next sections. The full analysis  
 229 of ecological dynamics of the community and of evolutionary dynamics of trait  $s$  can be found in  
 230 the appendix.

231

### 232 ***Productivity and assemblage of the community***

233 We are first interested in how the community assembles when nutrient availability increases. We  
 234 model such an enrichment by increasing  $K_p$ . When both herbivores and pollinators are absent, the  
 235 community is at equilibrium  $S_2$ , density of plants is then  $P_p^0=K_p$ . Through enrichment, herbivores  
 236 can invade the plant community when:

$$237 \quad K_p > \frac{d_h}{a_{(s)}k_h} \quad (4)$$

238 while pollinators can invade when:

$$239 \quad K_p > \frac{d_m - r_m}{a_m(s)k_m} \quad (5)$$

240 The first species to invade the system composed of only the plant population is then given by the  
 241 minimum of equations (4) and (5). When only ecology is considered (i.e. the trait  $s$  is constant), we  
 242 find that depending on the first species that invades the plant population, priority effects may occur  
 243 (Figure 1). If herbivores are the first to invade, the community is at equilibrium:

$$244 \quad S_4 \left( P_H^0 = \frac{d_h}{a_h(s)k_h}; H_H^0 = r_p \frac{K_p - P_H^0}{a_h(s)K_p} \right) \quad (6)$$

245

246 The plant-herbivore system is entirely top-down controlled and an increase in productivity  $K_p$  only  
 247 increases herbivore density while plant density remains unchanged. Because the plant density does  
 248 not increase anymore with productivity, the limit threshold for the invasion of pollinators is never  
 249 reached (Figure 1a).

250 When pollinators invade first the plant population, such priority effects do not occur. The  
 251 community is now at equilibrium  $S_5$ :

252 
$$P_M^0 = \frac{K_p(a_m(s)K_m k_p(d_m - r_m) - r_m r_p)}{a_m(s)^2 k_m K_m k_p K_p - r_m r_p} \quad (7.1)$$

253 
$$M_M^0 = \frac{K_m(-d_m + a_m(s)k_m P_M^0 + r_m)}{r_m} \quad (7.2)$$

254

255 This equilibrium is stable below a threshold  $K_p$  (see equation A1.1.2 in appendix) and while  
 256 herbivores do not invade the community. Because the plant population in (7.1) still increases with  
 257  $K_p$ , herbivores eventually invade this plant-pollinator community when  $K_p$  is above a threshold:

258

259 
$$K_p > P_H^0 \frac{r_m r_p}{r_m r_p + a_m(s)K_m k_p(-d_m a_m(s)k_m P_H^0 + r_m)} \quad (8)$$

260

261 Note that the invasion criterion of herbivores in the plant-pollinator community (equation 8) is  
 262 smaller than the invasion criterion in the plant only community. Pollinators therefore facilitate the  
 263 invasion of herbivores by increasing the density of plants (figure 1b).

264 When evolutionary dynamics are considered, we find that herbivore priority effects no longer occur.

265 If herbivores invade first, selective pressures decrease the interaction trait  $s$ . Plant density at the  
 266 plant-herbivore equilibrium being now dependent on  $s$  (equation (6)), it increases throughout  
 267 evolution. When such an increase in plant density becomes sufficiently high, pollinators invade  
 268 (figure 2a and c). When the pollinators invade first, selective pressures increase  $s$ . Again, it is easy  
 269 to see that plant density will increase with  $s$  throughout evolution (equation (7.1)), again facilitating  
 270 the invasion of herbivores (figure 2b and d).

271 Therefore, evolution facilitates the assemblage of the community in all cases, even erasing priority  
 272 effects that were emerging from ecological dynamics (top down control exerted by herbivores). The  
 273 assemblage of the community, both through ecological dynamics and ecoevolutionary dynamics, is  
 274 summarized in figure 4.

275

276

277

278

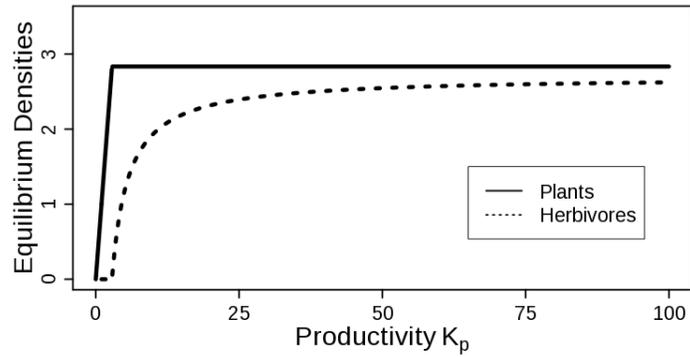
279

280

281

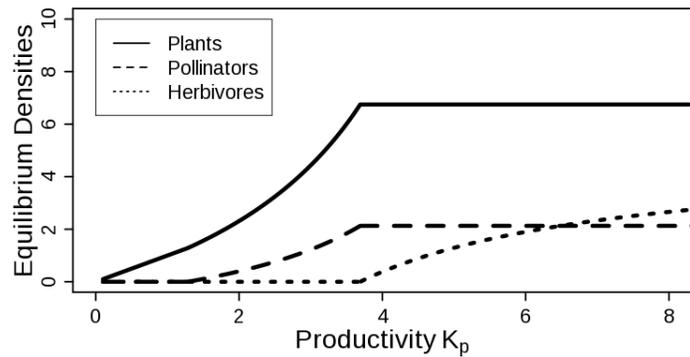
282

283



284

285



288

289

290

291

292

293

294

295

296

297

298

299

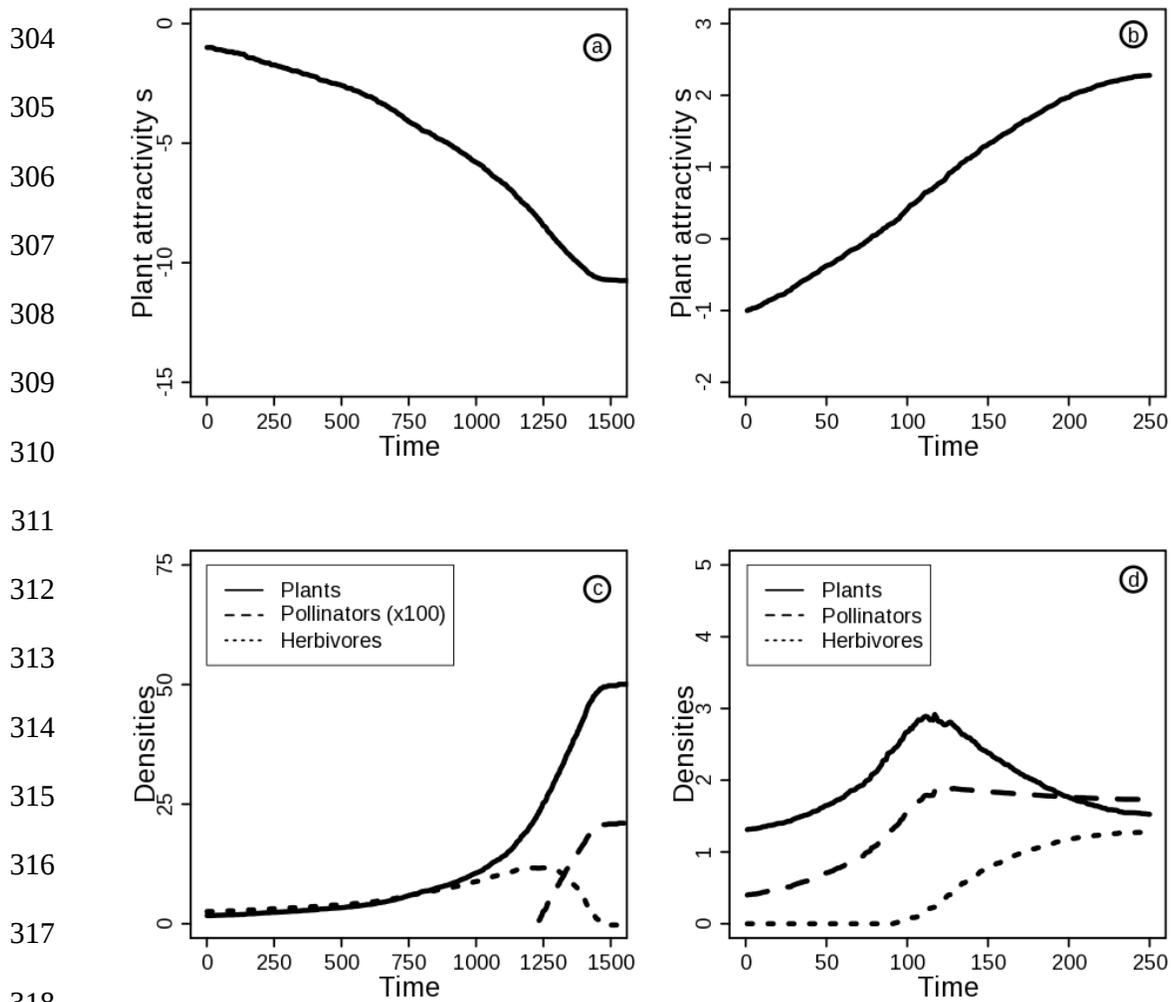
300

301

302

303

Figure 1: Densities of the three species along a productivity gradient when only ecological dynamics are considered. (a) Herbivores invade first the community and priority effects are found, preventing the invasion of pollinators (b) Pollinators invade first the community, facilitating the invasion of herbivores. Parameters: (a)  $r_p=2$ ;  $r_m=2$ ;  $K_m=1$ ;  $k_p=1$ ;  $k_m=1$ ;  $k_h=1$ ;  $d_m=5$ ;  $d_h=2$ ;  $c_m=0.25$ ;  $c_h=0.30$ ;  $a_{m0}=1$ ;  $a_{h0}=1$ ;  $s=-1$  (b)  $r_p=2$ ;  $r_m=2$ ;  $K_m=1$ ;  $k_p=1$ ;  $k_m=1$ ;  $k_h=1$ ;  $d_m=3$ ;  $d_h=5$ ;  $c_m=0.25$ ;  $c_h=0.30$ ;  $a_{m0}=1$ ;  $a_{h0}=1$ ;  $s=-1$ .



319 *Figure 2: Structure of the community when evolutionary dynamics of trait  $s$  are considered. (a)*  
 320 *Value of the attraction  $s$  and (c) densities of the three species when herbivores are the first to*  
 321 *invade. Here  $K_p$  is set to 50 in figure 1a and we follow the evolutionary dynamics of  $s$ . Note that*  
 322 *density of pollinator on this panel is multiplied by 100 for illustrative purposes (b) Value of the*  
 323 *attraction trait  $s$  and (d) densities of the three species when pollinators are the first to invade.  $K_p$  is*  
 324 *set to 2 in figure 1b and we follow the evolutionary dynamics of  $s$ . Other parameter values are as in*  
 325 *figure 1.*

326  
 327  
 328  
 329

330 ***Evolutionary dynamics throughout nutrient enrichment***

331 Now we know how the community assembles depending on  $K_p$ , we are interested in the effects of  
 332 productivity on the evolutionary dynamics of  $s$ , when the three species coexist (i.e. at equilibrium  
 333  $S_6$ ). The densities of the three species at the coexistence equilibrium are:

334 
$$P_{MH}^0 = \frac{d_h}{a_h(s)k_h} \quad (9.1)$$

335 
$$M_{MH}^0 = \frac{K_m(-d_m + a_m(s)k_m P_{MH}^0 + r_m)}{r_m} \quad (9.2)$$

336 
$$H_{MH}^0 = \frac{a_m(s)k_p K_p M_{MH}^0 + K_p r_p - P_{MH}^0 r_p}{a_h(s)K_p} \quad (9.3)$$

338 The fitness of a new mutant appearing in the community at this coexistence equilibrium is given by  
 339 equation (3). The associated fitness gradient, which gives the sign of the selective pressure on  $s$  is:

340 
$$\left. \frac{\partial \omega_{P_{mut}}(s_{mut}, s)}{\partial s_{mut}} \right|_{s_{mut} \rightarrow s} = k_p a_m(s) M_{MH}^0(s) (c_m - c_h) - c_h r_p \left( 1 - \frac{P_{MH}^0(s)}{K_p} \right) \quad (10)$$

341 This fitness gradient gives interesting insights on the role of productivity  $K_p$ . Given that equilibrium  
 342 densities  $P_{MH}^0$  and  $M_{MH}^0$  are independent of  $K_p$  at the coexistence equilibrium (equations 9.1 and  
 343 9.2), note that the fitness gradient is a decreasing function of  $K_p$ . Hence, a higher  $K_p$  selects for less  
 344 attractiveness  $s$ . A trade-off that is more convex (i.e.  $c_h$  is higher) also increases the selective  
 345 pressure for less attractiveness. We cannot compute analytically the value of  $s$  for which the fitness  
 346 gradient vanishes (i.e. the singular strategies  $s^*$ ). However, assuming that such strategies exist, it is  
 347 possible to characterize the related evolutionary dynamics (see equations A2.2.1 and A2.2.2).  
 348 Evolutionary dynamics then depend both on  $K_p$  and on trade-off shapes. Four situations are  
 349 possible: (1) runaway evolution toward ever increasing attractiveness, eventually leading to  
 350 unstable (cyclic) dynamics (2) singular strategies that are convergent and stable (Continuously  
 351 Stable Strategies, CSS) where the three species coexist with stable dynamics, (3) evolution toward a  
 352 CSS leading to unstable attractors (4) phenotypic diversification through evolutionary branching  
 353 (Figure 3). When the trade-off is concave, two different dynamics are possible, depending on  
 354 productivity. At low productivity, interaction trait  $s$  increases toward higher values. Interactions in  
 355 this community become stronger and densities of both pollinators and herbivores increases, while

356 the density of plants decreases due to the stronger top-down control exerted by herbivores (see  
357 equation A1.3). This kind of evolutionary runaway dynamics always leads to a destabilization of the  
358 community due to strong mutualistic interactions.

359 If productivity is higher, then pollination and herbivory pressures are more balanced and two  
360 evolutionary equilibria exist. The larger  $s^*$  (we note  $s_{rep}^*$ ) is a Repellor, a singular strategy that can  
361 be invaded and is repulsive. Hence, evolutionary trajectories will always diverge from this  
362 equilibrium. If the initial trait  $s$  is high (i.e., higher than  $s_{rep}^*$ ), the interaction trait  $s$  increases  
363 continuously during this divergence, again eventually leading to the destabilization of the  
364 community. However, if initial trait  $s$  is below  $s_{rep}^*$ , trait  $s$  evolves toward a second equilibrium  
365 point, a Branching Point. At this point, disruptive selection produces phenotypic diversification of  
366 plants occurs at this equilibrium (see next part for additional details).

367 When the trade-off is convex, two kinds of eco-evolutionary dynamics also exist. First, in our  
368 numerical computations, we always find that a CSS exists. However, ecological dynamics  
369 associated with this CSS can be stable or unstable. When ecological dynamics at this singular  
370 strategy are unstable, then evolution always destabilizes the community and eventually leads to its  
371 collapse. However, when the coexistence is stable at this singular strategy, eco-evolutionary  
372 dynamics lead to this endpoint of the community.

373 We now focus on these particular cases, when the community is ecologically stable at the CSS and  
374 study how an increase in productivity changes the structure of the community at this equilibrium.  
375 Note that an increase in  $K_p$  then always decreases the value of the singular strategy (see equation  
376 10). Hence, enrichment selects for lower value of attractiveness of plants at the eco-evolutionary  
377 equilibrium. Associated with this decrease in attractiveness, there is an increase in the densities of  
378 the three species. Because plants suffer less herbivory and benefit from higher productivity, their  
379 density increases, which in its turn increases the density of pollinators (see equation A1.3). Due to  
380 indirect effects, the increase in plant and pollinator densities leads also to an increase in herbivore  
381 density in this case (see equation A1.3). However, since the value of  $s^*$  decreases, plants invest less

382 in animal pollination. The fact that increases in productivity select lower attraction value  $s^*$  with  
 383 positive effects on the plant and pollinator densities can be shown analytically (see appendix A1.3).  
 384 Variations in herbivore densities can however be positive or negative during enrichment. The  
 385 different ecoevolutionary dynamics are summarized in figure 4.

386

387

388

389

390

391

392

393

394

395

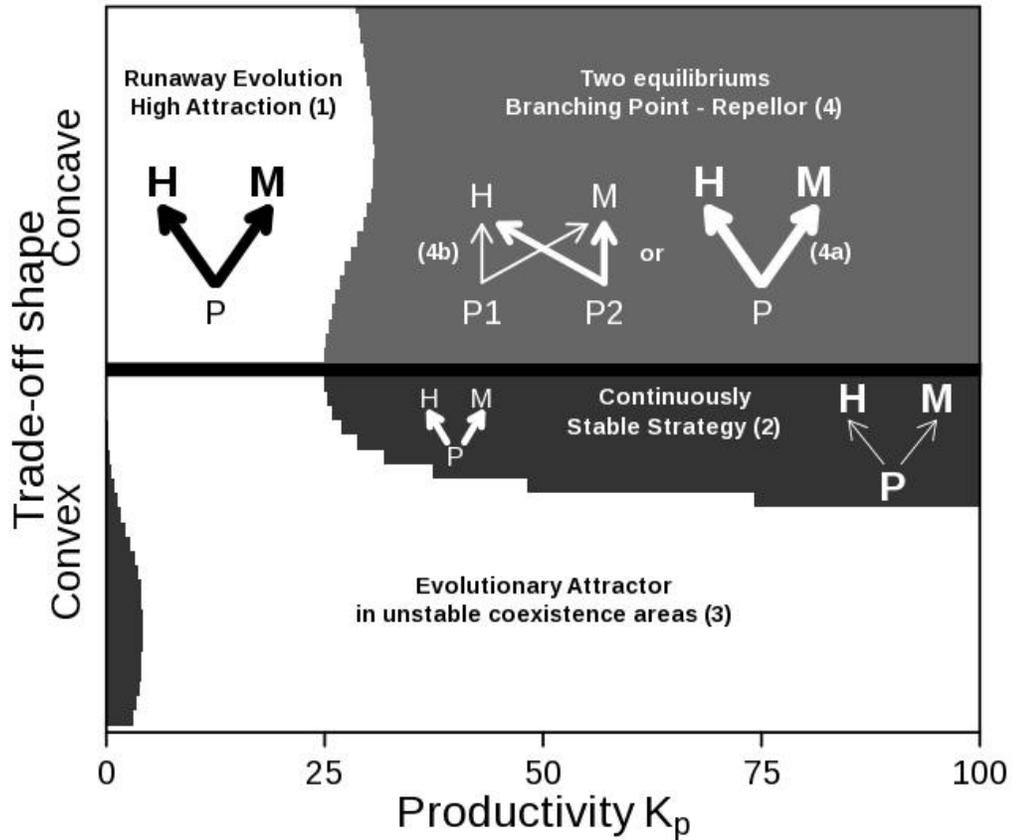
396

397

398

399

400



401 *Figure 3: Evolutionary dynamics of the interaction trait  $s$ , depending on the shape of the trade-off*  
 402 *and productivity. The lower part corresponds to a convex trade-off ( $c_m < c_h$ ), the upper part to a*  
 403 *concave trade-off ( $c_m > c_h$ ). The different evolutionary dynamics that occur are represented by*  
 404 *different colors and numbers. Area (1) corresponds to runaway evolution toward higher value of  $s$*   
 405 *that eventually yields the destabilization of the community. (2) depicts a CSS at which the*  
 406 *coexistence of the three species is stable. (3) depicts also a CSS, but the community eventually*  
 407 *becomes unstable. (4) depicts situations where two singular strategies exist. A repellor from which*

408 the interaction trait  $s$  will diverge. For high initial  $s$  values, evolution leads to destabilization (4a).  
 409 For low initial  $s$  values, evolution leads to a branching point where diversification occurs (4b).  
 410 When possible, the final community structure is depicted schematically. Width of arrows is  
 411 proportional to interaction strength and boldness of the letters indicates high densities for the  
 412 corresponding species. See the main text for more details on these evolutionary dynamics and  
 413 community structure. Constant parameters are:  $r_p=1$ ;  $r_m=1$ ;  $K_m=1.5$ ;  $k_p=0.5$ ;  $k_m=0.5$ ;  $k_h=0.5$ ;  
 414  $d_m=1$ ;  $d_h=4.5$ ;  $a_{m0}=1$ ;  $a_{h0}=1$ ;  $c_h=0.25$  and  $c_m$  varies between 0.01 and 0.5.

415

416

417

418

419

420

421

422

423

424

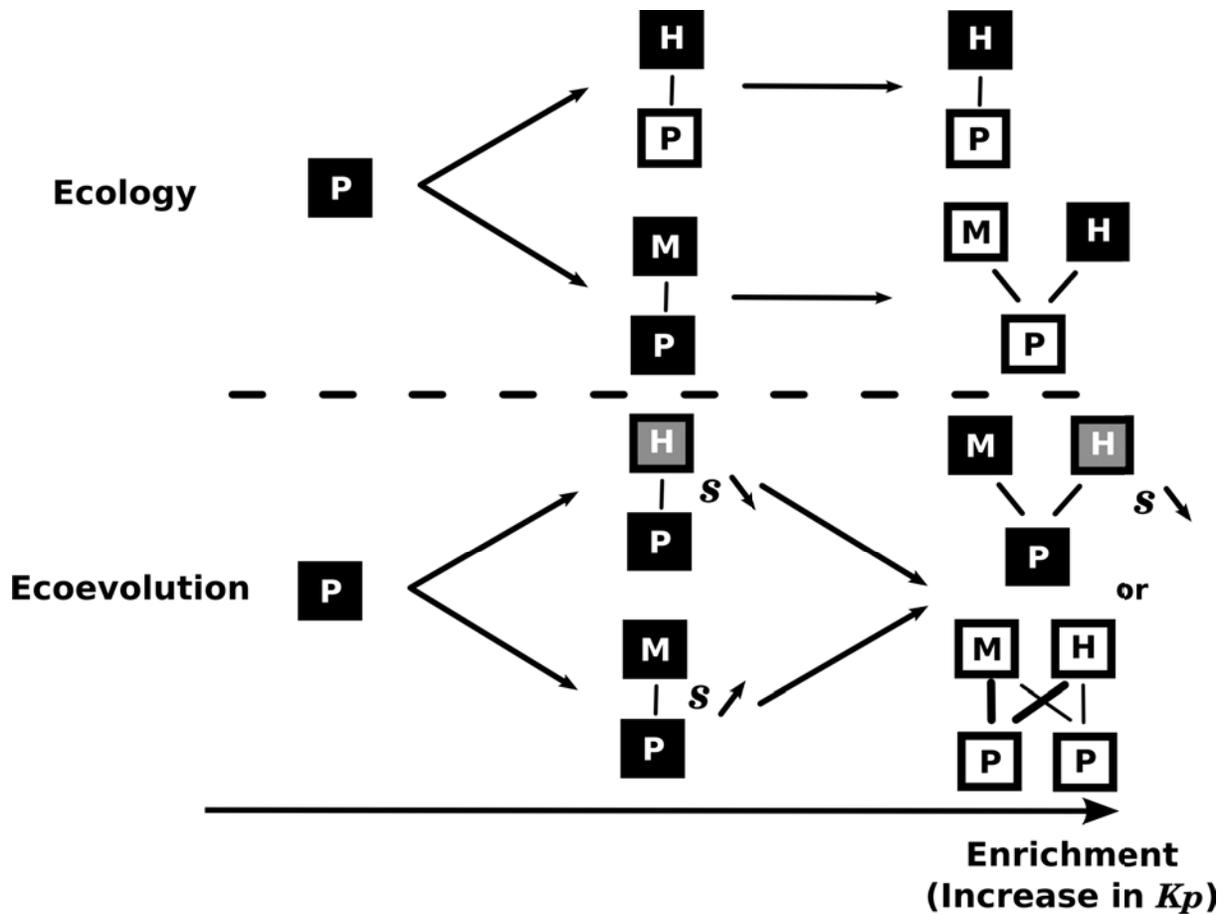
425

426

427

428

429



430 Figure 4: Schematic representation of the community dynamics throughout enrichment, when only  
 431 ecological dynamics are considered (upper part of the figure) and when ecoevolutionary dynamics  
 432 are considered (lower part). P stands for plant population, M for pollinator population and H for  
 433 herbivore population. When only ecology is considered, the assemblage of the community

434 *throughout enrichment is dependent on the first species that invade the plant community. The box*  
435 *colors show variations in densities with enrichment. White boxes depict no change in density, while*  
436 *black boxes depict an increase in density with enrichment. When evolutionary dynamics are*  
437 *considered, the assemblage of the community is less dependent on arrival order. When herbivores*  
438 *invade first, plant interaction trait decreases, but pollinators can invade the community. When*  
439 *pollinators invade first, plant interaction trait increases. Here, box colors show variations in*  
440 *densities with variation in  $s$ . Black is for an increase in density, while gray depicts that the density*  
441 *can increase or decrease. When the community is assembled, we show the two convergent*  
442 *possibilities: CSS or branching point. For branching points, we cannot have density variations*  
443 *analytically.*

444

#### 445 ***Antagonist and mutualist as a source of diversification***

446 When the trade-off is concave and productivity relatively high, diversification of plants is possible.  
447 When diversification occurs, analytical computations become harder. We then use simulations to  
448 investigate the divergence of the two plant phenotypes and its consequences for the community  
449 (Figure 5). The community eventually contains two different plant phenotypes one of high  
450 attractiveness and an other one exhibiting high defenses. Pollinators and herbivores consume now  
451 two different plant morphs, having strong interactions with the attractive phenotype and weak  
452 interactions with the defended phenotype. Our use of exponential functions for the interaction rates,  
453 makes this divergence of the two phenotypes an ever-going process. The attractive phenotype  
454 eventually yields unstable community dynamics, where it disappears. Hence, only the defended  
455 plants remain in the community. If both the pollinators and herbivores can coexist on this defended  
456 phenotype, community converge again toward the branching point, and a similar set of evolutionary  
457 events starts. However, in most simulations, all pollinators and herbivores disappear and the  
458 coexistence is lost. With this trade-off shape, the conflicting selective pressures due to herbivory  
459 and pollination lead to disruptive selection but do not allow for a long term coexistence of different

460 plant phenotypes.

461

462

463

464

465

466

467

468

469

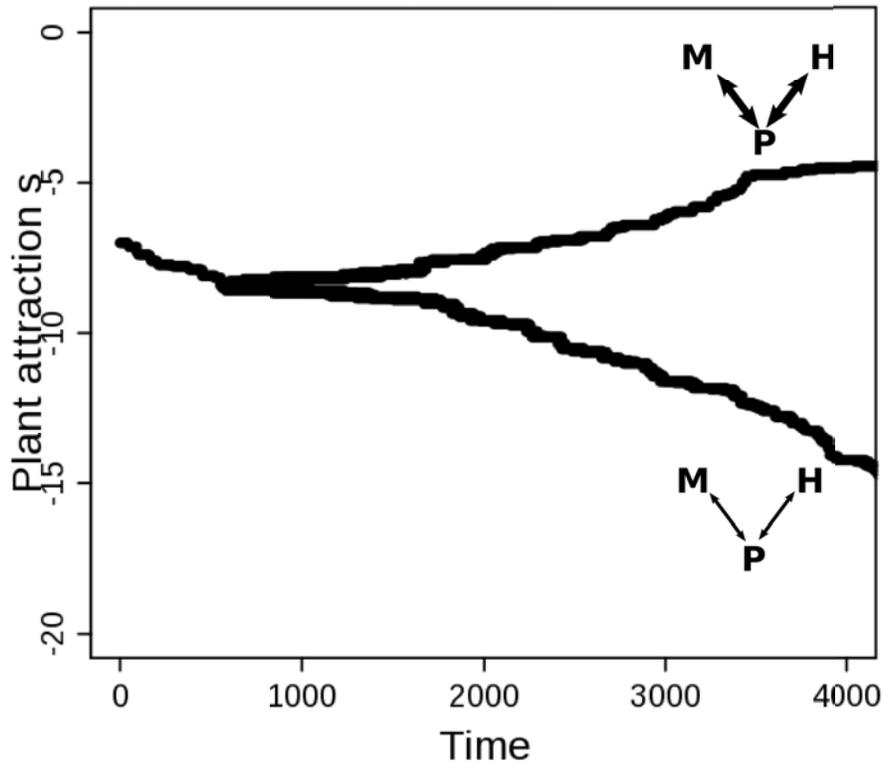
470

471

472

473

474



475 *Figure 5: Evolutionary dynamics of plant interaction trait when a branching point occurs. Values of*

476 *parameters are the same as in figure 3, except  $c_h=0.25$ ;  $c_m=0.45$  and  $K_p=75$ .*

477

#### 478 **Discussion**

479 Our results show that considering evolutionary dynamics of plants in our small antagonistic-

480 mutualistic community alters the distribution of densities and energy fluxes when productivity

481 increases. First, we find that evolution of plant attractiveness may alleviate priority effects and

482 modify community assembly along a productivity gradient. Second, we find that an increase in

483 productivity when a stable eco-evolutionary equilibrium exists, selects for less attractive or better

484 defended plants, with important consequences for ecosystem processes like pollination and for the

485 relative densities of plants, herbivores and pollinators. Finally, because herbivores and pollinators

486 exert opposing selective pressures on plant interaction trait, their interplay may lead to phenotypic  
487 diversification of flowering plants.

488 Even if our goal is to study the consequences of evolutionary dynamics for the assembly and  
489 structure of communities, our first ecological results also give interesting insights on community  
490 assembly processes. Priority effects are defined as the impact that early-arriving species have on the  
491 growth rate of other species that arrive later in the community, these effects being positive or  
492 negative (Morin, 1999; Fukami, 2010). In our community, the priority effect of herbivore is a  
493 negative one. Because our antagonistic interaction creates top-down controls, further increases in  
494 productivity only increase the herbivore compartment and does not permit pollinators to invade the  
495 system. However, when pollinators invade first, the priority effect is no longer negative but  
496 becomes positive. Pollinators, due to positive indirect effects, then create a facilitation that allows  
497 the establishment of herbivores. Assemblage of communities throughout enrichment have often  
498 been studied in a purely antagonistic context mixing competitive and trophic interactions (Oksanen  
499 *et al.*, 1981). In top-down controlled food chains, an increase in productivity always increases the  
500 density of the last trophic level, which allow the invasion of a new trophic level. Hence, a higher  
501 productivity leads to an increase in complexity through longer food chains (Fretwell, 1977;  
502 Oksanen *et al.*, 1981). Because we consider antagonistic and mutualistic interactions, the increase in  
503 complexity with productivity is highly dependent on the type of the species that comes first. Indirect  
504 effects of opposite signs act in this kind of communities (Fontaine *et al.*, 2011; Georgelin and  
505 Loeuille, 2014), leading to two possible final community states so that the outcome is dependent on  
506 the first species that can invade. Hence, the consideration of the two interaction types leads to  
507 contingencies in the assemblage of the community along a productivity gradient (Fukami, 2010).  
508 The community studied here only contains three species for simplicity and analytical purpose, but it  
509 will be interesting to further study how considering mutualistic interactions changes assembly rules  
510 in more diverse systems.

511 Evolutionary dynamics of plants alter such priority effects. It is now widely accepted that

512 evolutionary dynamics modify the fluxes of energy in ecological networks, through eco-  
513 evolutionary feedbacks (Fussman *et al.*, 2007; Post and Palkovacs, 2009). In particular, arm races  
514 between plants and herbivores can buffer top-down control in theoretical models (Loeuille and  
515 Loreau, 2004; Loeuille *et al.*, 2013). When only ecological dynamics are considered in our model,  
516 only the density of herbivores depends on productivity at the plant-herbivore equilibrium. However,  
517 when evolutionary dynamics are considered, the plant density also depends on productivity due to  
518 variations in the interaction trait, which limit the importance of top-down control and can cancel the  
519 priority effect of herbivores.

520 The fact that evolution modifies community assembly and priority effects has already been  
521 demonstrated in purely competitive systems. The monopolization hypothesis states that, considering  
522 two species, one of them being a superior competitor, if the worse competitor arrives first in a given  
523 empty patch, its rapid local adaptation may allow it to resist future invasion by the superior  
524 competitors (De Meester *et al.*, 2002; Urban and De Meester, 2009). Local adaptation then allow a  
525 modification of the assembly trajectory. The predominance of this monopolization, and its  
526 consequences for the community assembly is highly dependent on the rate of dispersal (Loeuille  
527 and Leibold, 2008). High dispersal allows new organisms to colonize a patch before the resident is  
528 locally adapted (Loeuille and Leibold, 2008a). Importantly, the monopolization hypothesis predicts  
529 that local adaptation inhibits further assembly processes (by not allowing future competitors to  
530 install). On the contrary, we show that when the evolutionary conditions consider positive  
531 interactions (here, pollination), the effects of local adaptation may be positive for community  
532 assembly. In our case, evolution always facilitate the assemblage of a complete community.

533 While enrichment acts on the assemblage of the community, it also has important consequences for  
534 the stability of the system. From an ecological point of view, it has been proposed that ecological  
535 dynamics linked to enriched systems are often not stable and that this severely limits the  
536 sustainability of the community (Rosenzweig 1971, Rip & McCann 2011). Our results provide  
537 interesting clues on how eco-evolutionary dynamics can modify stability when changes in

538 productivity occur. Consider figure 4. Regardless of the shape of the trade-off functions, evolution  
539 at low productivity always leads to runaway evolution that eventually destabilizes the system, On  
540 the other hand, evolution at higher productivity may yield a CSS outcome that is stable and  
541 coexistent (in the case of convex trade-offs) or to evolutionary branchings along which periods of  
542 diversification and of destabilization can occur (in the case of concave trade-off). Therefore, eco-  
543 evolutionary dynamics can destabilize ecological interactions at low productivity while making  
544 them less unstable or even stable at higher productivity, un-paradoxing the enrichment.

545 When an eco-evolutionary equilibrium exists (i.e. when the singular strategy  $s^*$  is a CSS), further  
546 increases in productivity always leads to more defenses of plants with important consequences for  
547 interaction strength and ecosystems processes. This result is consistent with earlier works showing  
548 similar effects, but considering trophic interactions (Armstrong, 1979; Loeuille and Loreau, 2004;  
549 Loeuille and Leibold, 2008b). When productivity increases, herbivory pressure becomes  
550 predominant in the community which leads to the selection of less attraction (or higher defenses).  
551 Even if both pollinator and herbivore densities are dependent on productivity  $K_p$ , when evolutionary  
552 dynamics are considered, pollinator density is still constrained by the logistic growth rate of  
553 pollinators. Hence an increase in plant density benefits more to herbivores than pollinators. The  
554 increase in productivity leads to a higher increase in herbivore density, which selects for lower  
555 value of attraction. The selection of more defended morphs in high productivity conditions is a  
556 pervasive feature in theoretical models (Hochberg and van Baalen, 1998; Hochberg *et al.*, 2000;  
557 Thrall *et al.*, 2007). Here, we confirm this result, that antagonistic evolution is predominant in  
558 productive habitats, even when a third species and the ecological trade-off with mutualistic  
559 interactions are considered.

560 Investment in defense against herbivory along productivity gradients has been the subject of  
561 numerous studies. Indeed, habitat productivity is at the heart of plant defense theory (Herms and  
562 Mattson, 1992, Schemske *et al.*, 2009). Two contradictory patterns on plant defense emerge from  
563 theories. Earlier theories, directly based on changes in habitat productivity, predict that in habitats

564 of low productivity, low-growth plants are favored and invest more in plant defense. In productive  
565 habitats, plant with high growth rates, that invest less in defense, are predominant (Coley *et al.*,  
566 1985; Herms and Mattson, 1992). However, biogeographical studies on the strength of biotic  
567 interactions predict that plant investment in defense will be higher at low latitudes, where habitats  
568 are more productive (Schemske *et al.*, 2009). Moles *et al.* (2011), in a recent meta-analysis, show  
569 that much of the empirical evidence is toward higher investment in defense at high altitude, in less  
570 productive environments. However, Rassman and Agrawal (2011) show that, when accounting for  
571 phylogenetic history, the pattern is reversed in the *Asclepias* genus, and investment in defense is  
572 higher at low latitude, which seems to be in accordance with our results. Discrepancies exist in  
573 empirical evidence on the relationship between plant defense and productivity, and we need further  
574 test to understand the mechanisms behind these contradictory results (Rassman and Agrawal, 2011).  
575 Earlier theories (Coley *et al.*, 1985; Herms and Mattson, 1992), largely focus on the allocation of  
576 energy among different functions at the individual level, but do not consider ecological changes in  
577 the community context that are correlated with changes in productivity. For instance, they do not  
578 account for ecological feedbacks between plants, resource and herbivores and how an increase in  
579 productivity modify the biomass of each compartment. This simplification can be critical and  
580 accounting for the effect of plants on the level of resource can, in some cases, alter the results and  
581 predict a higher investment in defense in productive environment (Loreau and de Mazancourt,  
582 1999).

583 Another consequence is that plants invest less in pollination and more in defense against herbivory  
584 in productive environments. A few studies have investigated how productivity alters plant attraction  
585 traits, with contrasted results (Muñoz *et al.*, 2005; Burkle and Irwin, 2010; Soper Gorden and Adler,  
586 2013; Cosacov *et al.*, 2014). Burkle and Irwin (2010) have manipulated experimentally nutrient  
587 level and measured changes in floral traits of *Potentilla pulcherrima* and *Ipomopsis aggregata*,  
588 during four years in western Colorado. They find that the value of different floral traits that  
589 participate to pollinator attraction (size of the corolla and petals, nectar production) are higher, as

590 well as pollinator visits, when productivity is low (Burkle and Irwin, 2010). Elaiophores (structural  
591 features that secrete oil as a reward for pollinating bees) of the plant *Calceolaria polyrhiza* are also  
592 smaller in productive environments as reported by Cosacov *et al.* (2014) in a field study. However,  
593 in other experiments, an increase in nutrient availability leads to an increase in the value of  
594 attractive traits, such as nectar volume, or number of flowers (Muñoz *et al.*, 2005; Soper Gordon  
595 and Adler, 2013). A possible way to reconcile such results with our own is to consider the cost  
596 structure of attraction traits. Higher nutrient availability alleviates allocation costs of plant attraction  
597 traits. Since we focus here on ecological costs and do not consider allocation costs in our model, it  
598 is expected that experimental results will differ from our predictions when such allocation costs are  
599 strong. Furthermore, these different studies frequently last for only one year or, in some case, for a  
600 few growing seasons (Muñoz *et al.*, 2005; Burkle and Irwin, 2010). Hence, these results account for  
601 the direct effect of nutrient enrichment on energy allocation in plants, but cannot report the indirect  
602 evolutionary effects through changes in pollinators and herbivores densities. We therefore predict  
603 that, when long-term experiments of this type are undertaken, the short term variation observed in  
604 attractiveness and biomass allocation, may differ from the longer term trends, that also contain the  
605 eco-evolutionary feedbacks we study here. Also, in the majority of experiments, the herbivore  
606 compartment is not considered. In the only study, to our knowledge, that measures both pollinator  
607 and herbivore compartments (Soper Gordon and Adler, 2013), nectar production in *Impatiens*  
608 *canensis* increases with nutrient enrichment during the growing season, but antagonist pressure  
609 increases faster than pollination visits, as we find here. This higher antagonism could lead, on a  
610 longer timescale, to the selection for less rewarding individuals. Hence, an evolutionary perspective  
611 on the consequences of enrichment for floral traits is needed, to fully account for direct allocation  
612 effects and indirect effects through long term changes in pollinator and herbivore densities.

613 The loss of investment in pollination with enrichment may be important for the conservation of  
614 plant populations. Animal pollination is critical for some flowering plants. Our model predicts that  
615 plant density will increase with enrichment, due to a release of nutrients, but that plants will invest

616 less in pollination. Insect pollination is important for most crop yield (Kearns *et al.*, 1998; Klein *et*  
617 *al.*, 2007; Potts *et al.*, 2010). Beyond quantitative effects of animal pollination, the presence of  
618 insect pollination has been shown to increase fruit quality and fruit set, when compared to other  
619 types of pollination (Bommarco *et al.*, 2012; Klatt *et al.*, 2014). Hence, even if plant density  
620 increases, the loss of the pollination interaction may constrain the reproductive value of plants and  
621 long-term yield of crops. Animal pollination processes are also important for most wild plants too  
622 (Kearns, 1998; Harder and Barrett, 2006). Because our results suggest that animal pollination will  
623 be counter-selected in productive environments, when the ecological trade-off between pollination  
624 and herbivory is accounted for, consequences for the conservation of plant-pollinator assemblages  
625 in ecosystems surrounding agricultural fields may be particularly important.

626 Low investment in interaction trait, with an increase in productivity, arises when a stable eco-  
627 evolutionary equilibrium occurs, for a convex trade-off between herbivory and pollination functions  
628 When the trade-off is concave and the productivity is sufficiently high, eco-evolutionary dynamics  
629 are completely different. We find that opposite selective pressures by herbivores and pollinators can  
630 lead to the diversification of plants. Different hypotheses exist regarding the importance of both  
631 herbivores (Agrawal, 2007) and pollinators (Harder and Barrett, 2006; Patiny, 2012) for the  
632 diversification of plants. Recently, the importance of herbivores and pollinators, simultaneously, for  
633 diversification have been advocated (Irwin *et al.*, 2003; Strauss and Irwin, 2004). In particular,  
634 Irwin *et al.* (2003), in an experiment on *Raphanus sativus*, show that herbivores are responsible for  
635 the maintenance of a color polymorphism. Yellow and white flowers are preferred by both  
636 pollinators and herbivores while pink flowers are less visited by each group, this trade-off  
637 maintaining polymorphism (Irwin *et al.*, 2003). In our results when diversification occurs, the  
638 community structure is completely different than when a stable eco-evolutionary equilibrium exists.  
639 Two different phenotypes of plants emerge in the community, one is highly defended and one is  
640 attractive, leading to some population variability in attraction trait. Consequently, the strength of  
641 interactions between the two plants is totally different, with strong interactions of the attractive

642 plants with pollinators and herbivores and weak interactions for the defended plant. It is too early to  
643 directly link this prediction of variability in attraction trait and interactions strengths in our  
644 community to the existing variability in plant-pollinator and plant-herbivore networks (Waser and  
645 Ollerton, 2006; Futuyama and Agrawal, 2009), because we only have two phenotypes of plants.  
646 However, this first theoretical result on the concomitant importance of pollinators and herbivores  
647 advocate for further studies on the evolution of plants in multiple interaction type communities and  
648 the consideration of evolutionary dynamics of preference of pollinators and herbivores. This kind of  
649 investigation could help to understand the diversity of flowering patterns and the variability in  
650 specialization in ecological networks (Waser and Ollerton, 2006; Ali and Agrawal, 2012).

651

652 **References**

- 653 Adler L.S., Bronstein J.L., 2004. Attracting antagonists: does floral nectar increase leaf herbivory.  
654 Ecology 85, 1519-1526.  
655
- 656 Adler L.S., Seifert M.G., Wink M., Morse G.E., 2012. Reliance on pollinators predicts defensive  
657 chemistry across tobacco species. Ecology Letters 15, 1140-1148.  
658
- 659 Agrawal A.A., 2007. Macroevolution of plant defense strategies. Trends in Ecology and Evolution  
660 22, 103–109.  
661
- 662 Ali J.G. and Agrawal A.A., 2012. Specialist versus generalist insect herbivores and plant defense.  
663 Trends in Plant Science 17, 293–302.  
664
- 665 Armstrong R.A., 1979. Prey species replacement along a gradient of nutrient enrichment: a  
666 graphical approach. Ecology, 60, 76–84.  
667
- 668 Barot S., Bornhofen S., Loeuille N., Perveen N., Shahzad T., Fontaine S., 2014. Nutrient enrichment  
669 and local competition influence the evolution of plant mineralization strategy: a modelling  
670 approach. Journal of Ecology, 102, 357–366.  
671
- 672 Bommarco R., Marini L., Vaissière B.E., 2012. Insect pollination enhances seed yield, quality, and  
673 market value in oilseed rape. Oecologia, 169, 1025–1032.  
674
- 675 Burkle L.A., & Irwin R.E., 2010. Beyond biomass: measuring the effects of community-level  
676 nitrogen enrichment on floral traits, pollinator visitation and plant reproduction. Journal of Ecology,  
677 98, 705–717.  
678
- 679 Chase J.M., 2003. Strong and weak trophic cascades along a productivity gradient. Oikos, 101,  
680 187–195.  
681
- 682 Chase J.M., Leibold M.A., 2002. Spatial scale dictates the productivity-biodiversity relationship.  
683 Nature, 416, 427–430.  
684
- 685 Christiansen FB. 1991 On conditions for evolutionary stability for a continuously varying character.  
686 *The American Naturalist* 138, 37–50.  
687
- 688 Coley P.D., Bryant J.P., Chapin F.S., 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense.  
689 Science, 230, 895–899.  
690
- 691 Cosacov A., Cocucci A.A., Se A.N., 2014. Geographical differentiation in floral traits across the  
692 distribution range of the Patagonian oil-secreting *Calceolaria polyrhiza* : do pollinators matter?  
693 Annals of Botany, 113, 251–266.  
694
- 695 De Meester L., Okamura B., Schwenk K., 2002. The Monopolization Hypothesis and the dispersal–  
696 gene flow paradox in aquatic organisms. Acta Oecologica, 23, 121–135.  
697
- 698 Dieckmann U., Law R., 1996. The dynamical theory of coevolution: a derivation from stochastic  
699 process. Journal of Mathematical Biology 34, 579:612.  
700
- 701 Eshel I., 1983. Evolutionary and continuous stability. Journal of Theoretical Biology 103, 99-111.  
702

703 Feeny P. 1976. Plant apparency and chemical defense. In Wallace J.W. and Mansell R.L., Recent  
704 Advances in Phytochemistry, Volume 10. Plenum Press, New York, USA. p. 1–40.  
705

706 Fontaine C., Guimarães P.R., Kéfi S., Loeuille N., Memmot J., van der Putten W.H., van Veen F.J.F,  
707 Thébault É., 2011. The ecological and evolutionary implications of merging different types of  
708 networks. *Ecology Letters* 14, 1170-1181.  
709

710 Fretwell S.D., 1977. The regulation of plant communities by the food chains exploiting them.  
711 *Perspectives in Biology and Medicine*, 20, 169–185.  
712

713 Fukami T., 2010. Community assembly dynamics in space. In H.A. Verhoef & P.J. Morin,  
714 *Community Ecology: Processes, Models and Applications*. pp. 45–54. Oxford University Press.  
715

716 Fussmann G.F., Ellner S.P., Shertzer K.W., Hairston N.G., 2000. Crossing the Hopf Bifurcation in a  
717 Live Predator-Prey System. *Science*, 290, 1358–1360.  
718

719 Fussmann G.F., Loreau M., Abrams P.A., 2007. Eco-evolutionary dynamics of communities and  
720 ecosystems. *Functional Ecology* 21, 465–477.  
721

722 Futuyma D.J., Agrawal A.A., 2009. Macroevolution and the biological diversity of plants and  
723 herbivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106, 18054-18061.  
724

725 Georgelin E., Loeuille N., 2014. Dynamics of coupled mutualistic and antagonistic interactions, and  
726 their implications for ecosystem management. *Journal of Theoretical Biology*, 346, 67–74.  
727

728 Geritz S.A.H., Kisdi E., Meszéna G., Metz J.A.J., 1998. Evolutionary singular strategies and the  
729 adaptive growth and branching of the evolutionary tree. *Evolutionary Ecology* 12, 35-57.  
730

731 Hairston N.G., Smith F.E., Slobodkin L.B., 1960. Community structure, population control and  
732 competition. *The American Naturalist*, 94, 421–425.  
733

734 Harder L.D., Barrett C.H., 2006. *Ecology and Evolution of flowers*. Oxford University Press, 370 p.  
735

736 Herms D.A., Mattson W., 1992. The dilemma of plants: to grow or defend. *The Quarterly Review of*  
737 *Biology*, 67, 283–335.  
738

739 Herrera C.M., Medrano M., Rey P.J., Sánchez-Lafuente A.M., García M.B., Guitián J, Manzaneda  
740 A.J., 2002. Interaction of pollinators and herbivores on plant fitness suggests a pathway for  
741 correlated evolution of mutualism- and antagonism-related traits. *Proceedings of the National*  
742 *Academy of Sciences* 99, 16823-16828.  
743

744 Hochberg M.E., van Baalen M., 1998. Antagonistic coevolution over productivity gradients. *The*  
745 *American Naturalist*, 152, 620–634.  
746

747 Hochberg M.E., Gomulkiewicz R., Holt R.D., Thompson J.N., 2000. Weak sinks could cradle  
748 mutualistic symbioses - strong sources should harbour parasitic symbioses. *Journal of Evolutionary*  
749 *Biology*, 13, 213–222.  
750

751 Holling C.S., 1959. Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *The Canadian*  
752 *Entomologist* 91, 385-398.  
753

754 Irwin R.E., Strauss S.Y., Storz S., Emerson A. and Guibert G., 2003. The role of herbivores in the

755 maintenance of a flower color polymorphism in wild radish. *Ecology* 84, 1733–1743.  
756  
757 Kaiser J., 2001. The other global pollutant: nitrogen proves tough to curb. *Science*, 294, 64–65.  
758  
759 Kassen R., Buckling A., Bell G., Rainey P.B., 2000. Diversity peaks at intermediate productivity in  
760 a laboratory microcosm. *Nature*, 406, 508–512.  
761  
762 Klatt B.K., Holzschuh A., Westphal C., Clough Y., Smit I., Pawelzik E., Tschardt T., 2014. Bee  
763 pollination improves crop quality, shelf life and commercial value. *Proceedings of the Royal*  
764 *Society B*, 281, 20132440.  
765  
766 Kearns C.A., Inouye D.W., Waser M.N., 1998. Endangered mutualisms: The conservation of plant  
767 pollinator interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 29, 83–112.  
768  
769 Klein A.M., Vaissière B.E., Cane J.H., Steffan-Dewenter I., Cunningham S.A., Kremen C.,  
770 Tschardt T., 2007. Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings*  
771 *of the Royal Society B* 274, 303–313.  
772  
773 Leibold M.A., 1996. A graphical model of keystone predators in food webs: trophic regulation of  
774 abundance, incidence and diversity patterns in communities. *The American Naturalist*, 147, 784–  
775 812.  
776  
777 Loeuille N., Loreau M., 2004. Nutrient enrichment and food chains: can evolution buffer top-down  
778 control? *Theoretical Population Biology*, 65, 285–98.  
779  
780 Loeuille N., Leibold M.A., 2008a. Evolution in metacommunities: on the relative importance of  
781 species sorting and monopolization in structuring communities. *The American Naturalist*, 171, 788–  
782 799.  
783  
784 Loeuille N., Leibold M.A., 2008b. Ecological consequences of evolution in plant defenses in a  
785 metacommunity. *Theoretical Population Biology*, 74, 34–45.  
786  
787 Loeuille N., Barot S., Georgelin E., Kylafis G., Lavigne C., 2013. Eco-Evolutionary Dynamics of  
788 Agricultural Networks: Implications for Sustainable Management. *Advances in Ecological*  
789 *Research*, 49, 339–435.  
790  
791 Lopez-Pascua L.D.C., Buckling A., 2008. Increasing productivity accelerates host-parasite  
792 coevolution. *Journal of Evolutionary Biology*, 21, 853–860.  
793  
794 Loreau M., de Mazancourt C., 1999. Should plants in resource-poor environments invest more in  
795 antiherbivore defence? *Oikos*, 87, 195–200.  
796  
797 May R.M., 1976. *Theoretical Ecology*. 2nd edition. Blackwell Scientific Publications LTD, Oxford,  
798 UK. 317 p.  
799  
800 May R.M., 1982. Mutualistic interactions among species. *Nature*, 296, 803–804.  
801  
802 Maynard Smith J., 1982. *Evolution and the Theory of Games*. Cambridge University Press,  
803 Cambridge, UK. 234 p.  
804  
805 Melián C.J., Bascompte J., Jordano P., Krivan V., 2009. Diversity in a complex ecological network  
806 with two interaction types. *Oikos*, 118, 122–130.

807  
808 Metz J.A.J., Nisbet R.M., Geritz S.A.H., 1992. How should we define fitness for general ecological  
809 scenarios? *Trends in Ecology and Evolution* 6, 198-202.  
810  
811 Moles A.T., Bonser S.P., Poore A.G.B., Wallis I.R., Foley W.J., 2011. Assessing the evidence for  
812 latitudinal gradients in plant defence and herbivory. *Functional Ecology*, 25, 380–388.  
813  
814 Morin P.J., 1999. *Community Ecology*, 1st ed. Blackwell Publishing.  
815  
816 Muñoz A.A., Celedon-Neghme C., Cavieres L.A., Arroyo M.T.K., 2005. Bottom-up effects of  
817 nutrient availability on flower production, pollinator visitation, and seed output in a high-Andean  
818 shrub. *Oecologia*, 143, 126–135.  
819  
820 Oksanen L., Fretwell S.D., Arruda J., Niemela P., 1981. Exploitation ecosystems in gradients of  
821 primary production. *The American Naturalist*, 118, 240–261.  
822  
823 Patiny S., 2012. *Evolution of Plant-Pollinator relationships*. Cambridge University Press, 477 p.  
824  
825 Post D.M., Palkovacs E.P., 2009. Eco-evolutionary feedbacks in community and ecosystem  
826 ecology: interactions between the ecological theater and the evolutionary play. *Philosophical*  
827 *Transactions of the Royal Society B* 364, 1629-1640.  
828  
829 Potts S.G., Biesmeijer J.C., Kremen C., Neumann P., Schweiger O., Kunin W.E., 2010. Global  
830 pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends in Ecology and Evolution* 25, 345-353.  
831  
832 Rasmann S., Agrawal A.A., 2011. Latitudinal patterns in plant defense: evolution of cardenolides,  
833 their toxicity and induction following herbivory. *Ecology Letters*, 14, 476–83.  
834  
835 Rip J.M.K., McCann K.S., 2011. Cross-ecosystem differences in stability and the principle of  
836 energy flux. *Ecology Letters* 14: 733-740.  
837  
838 Rosenzweig M.L., 1971. Paradox of enrichment: destabilisation of exploitation ecosystems in  
839 ecological time. *Science* 171, 385-387.  
840  
841 Schemske D.W., Mittelbach G.G., Cornell H.V., Sobel J.M., Roy K., 2009. Is There a Latitudinal  
842 Gradient in the Importance of Biotic Interactions? *Annual Review of Ecology, Evolution, and*  
843 *Systematics*, 40, 245–269.  
844  
845 Smith V.H., Tilman G.D., Nekola J.C., 1999. Eutrophication: impacts of excess nutrient inputs on  
846 freshwater, marine, and terrestrial ecosystems. *Environmental Pollution*, 100, 179–196.  
847  
848 Soper Gordon N.L., Adler L.S., 2013. Abiotic conditions affect floral antagonists and mutualists of  
849 *Impatiens capensis* (*Balsaminaceae*). *American Journal of Botany*, 100, 679–689.  
850  
851 Strauss S.Y., 1997. Floral characters link herbivores, pollinators and plant fitness. *Ecology* 78,  
852 1640-1645.  
853  
854 Strauss S.Y., Siemens D.H., Decher M.B., Mitchell-Olds D., 1999. Ecological costs of plant  
855 resistance to herbivores in the currency of pollination. *Evolution* 53, 1105-1113.  
856  
857 Strauss S.Y., Rudgers J.A., Lau J.A., Irwin R.E., 2002. Direct and ecological costs of resistance to  
858 herbivory. *Trends in Ecology and Evolution* 17, 278-285.

859  
860 Strauss S.Y., Irwin R.E., 2004. Ecological and evolutionary consequences of multispecies plant-  
861 animal interactions. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 35, 435-466.  
862  
863 Strauss S.Y. and Whittall J.B., 2006. Non-pollinator agents of selection on floral traits. In Harder  
864 L.D. and Barrett S.C., *Ecology and Evolution of Flowers*, 1st edition. Oxford University Press,  
865 Oxford, UK. p. 120–138.  
866  
867 Thompson, J.N. 2005. *The Geographic Mosaic of Coevolution*. The University of Chicago Press.  
868 Chicago. 400 p.  
869  
870 Thompson J.N., Cunningham B.M., 2002. Geographic structure and dynamics of coevolutionary  
871 selection. *Nature* 417, 735-738.  
872  
873 Thrall P.H., Hochberg M.E., Burdon J.J., Bever J.D., 2007. Coevolution of symbiotic mutualists and  
874 parasites in a community context. *Trends in Ecology & Evolution*, 22, 120–126.  
875  
876 Tilman D., 1999. Global environmental impacts of agricultural expansion: the need for sustainable  
877 and efficient practices. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 96, 5995–6000.  
878  
879 Tilman D., Pacala S., 1993. The maintenance of species richness in plant communities. In R.E.  
880 Ricklefs & D. Schluter, *Species diversity in ecological communities*, 1st ed., pp. 13–25. University  
881 of Chicago Press.  
882  
883 Tilman D., Fargione J., Wolff., D'Antonio C., Dobson A., Howarth., Schindler D., Schlesinger  
884 W.H., Simberloff D., Swackhamer D., 2001. Forecasting agriculturally driven global environmental  
885 change. *Science* 292, 281-284.  
886  
887 Tilman D., Cassman K.G., Matson P.A., Naylor R., Polasky S., 2002. Agricultural sustainability and  
888 intensive production practices. *Nature*, 418, 671–677.  
889  
890 Urban M.C., De Meester L., 2009. Community monopolization: local adaptation enhances priority  
891 effects in an evolving metacommunity. *Proceedings of The Royal Society B*, 276, 4129–38.  
892  
893 Waser N.M., Ollerton J., 2006. *Plant-pollinator interactions: from specialization to generalization*.  
894 The University of Chicago Press, Chicago, USA, 445 p.  
895  
896 White T.C.R., 1978. The importance of a relative shortage of food in animal ecology. *Oecologia*, 86,  
897 71–86.

# Evolutionary response of plant interaction traits to nutrient enrichment modifies the assemblage and structure of antagonistic-mutualistic communities

*Georgelin E. and Loeuille N.*

## Supplementary information

### 1 Ecological dynamics of the three species community

The ecological model of the plant-pollinator-herbivore community is the following:

$$\begin{aligned}\frac{dP}{dt} &= r_p P \left(1 - \frac{P}{K_p}\right) + k_p a_m(s) MP - a_h(s) PH \\ \frac{dH}{dt} &= k_h a_h(s) PH - d_h H \\ \frac{dM}{dt} &= r_m M \left(1 - \frac{M}{K_m}\right) + k_m a_m(s) MP - d_m M\end{aligned}\tag{1.0.1}$$

$$a_m(s) = a_{m0} e^{c_m s}$$

$$a_h(s) = a_{h0} e^{c_h s}$$

#### 1.1 Assemblage of the community

Plants are always present in the system, since we consider that  $r_p$  is positive. When both pollinators and herbivores are absent, the density of plants at the equilibrium is  $K_p$ .

Along a productivity gradient, which species invade first with an increase in  $K_p$  (pollinators or herbivores) is set by :

$$K_p = \min \left( \frac{d_m - r_m}{a_m(s) k_m}; \frac{d_h}{a_h(s) k_h} \right)\tag{1.1.1}$$

When the first term is the minimum limit in  $K_p$ , pollinators invade first. However, when the second term is the minimum limit, herbivores invade first.

If herbivores invade first, the plant-herbivore system is always locally stable (based on Routh-Hurwitz criteria). Since the system is entirely top-down controlled, an increase in  $K_p$  only increases the density of herbivores but not the density of plants. Hence, herbivores will use all the resource and pollinators cannot invade.

If pollinators are the firsts to invade, there is a limit in  $K_p$  for the stability of the plant-pollinator community. The system is locally stable for:

$$K_p < \frac{r_m r_p}{a_m(s)^2 k_m k_p K_m}\tag{1.1.2}$$

When  $K_p$  is higher than this limit and the herbivores cannot invade the system, plant and pollinator densities always increase in an "orgy of mutualisms". In this case, other limitations than the ones we model will limit the growth of the two populations (space for example).

However, if the system is locally stable, it can be invaded by herbivores as soon as  $K_p$  is above a limit:

$$K_{plim} = P_H^0 \frac{r_m r_p}{r_m r_p + a_m(s) K_m k_p (-d_m + a_m(s) k_m P_H^0 + r_m)} \quad (1.1.3)$$

with  $P_H^0 = \frac{d_h}{a_h(s) k_h}$

## 1.2 Coexistence equilibrium

When the three species coexist, their densities at the equilibrium are the following:

$$P_{MH}^0 = \frac{d_h}{a_h(s) k_h} \quad (1.2.1)$$

$$M_{MH}^0 = \frac{K_m (a_m(s) k_m P_{MH}^0 + r_m - d_m)}{r_m} \quad (1.2.2)$$

$$H_{MH}^0 = \frac{a_m(s) k_p K_p M_{MH}^0 + K_p r_p - P_{MH}^0 r_p}{a_h(s) K_p} \quad (1.2.3)$$

This equilibrium point always exists as soon as both pollinators and herbivores can invade the system.

We study the local stability of this equilibrium point using Routh-Hurwitz criteria. The three following criteria must be positive to have a stable equilibrium:

$$crit_1 = \frac{M_{MH}^0 r_m}{K_m} + \frac{P_{MH}^0 r_p}{K_p} \quad (1.2.4)$$

$$crit_2 = \frac{a_h^2 H_{MH}^0 k_h M_{MH}^0 P_{MH}^0 r_m}{K_m} \quad (1.2.5)$$

$$crit_3 = \frac{P_{MH}^0}{K_m^2 K_p^2} (M_{MH}^0 (K_p M_{MH}^0 r_m + K_m P_{MH}^0 r_p) (r_p r_m - a_m(s)^2 k_m K_m k_p K_p) + r_p a_h(s)^2 H^0 k_h K_m^2 K_p P_{MH}^0 r_p) \quad (1.2.6)$$

Only the third criterion can be negative at the coexistence equilibrium. This criterion is a second degree polynomial in  $K_p$ . The roots of this polynomial are:

$$\delta_{1,2} = \frac{1}{2a_m(s)^2 K_m k_p M_{MH}^0 r_m} \alpha \quad (1.2.7)$$

$$\pm \sqrt{r_p^2 (4a_m(s)^2 K_m^2 k_p M_{MH}^0 P_{MH}^0 r_m (-a_h(s) k_h K_m P_{MH}^0 + M_{MH}^0 r_m) + \alpha)} \quad (1.2.8)$$

with

$$\alpha = -a_m(s)^2 K_m^2 k_p M_{MH}^0 P_{MH}^0 r_p + a_h(s) a_m(s) k_h K_m^2 k_p M_{MH}^0 P_{MH}^0 r_p + M_{MH}^0 r_m^2 r_p + a_h(s) k_h K_m^2 P_{MH}^0 r_p^2 \quad (1.2.9)$$

Analytical study of the two roots is difficult. However, all the simulations made show that at least one of the two roots is positive, and that under certain values the two roots are positive. Hence an increase in productivity can first stabilize the system and after destabilizes the community.

### 1.3 Change in densities with $s$

Now we are interested in how evolutionary dynamics of attraction trait  $s$  change the densities of the three species at the coexistence equilibrium. We compute the first derivatives of equilibrium densities with  $s$ :

$$\frac{\partial P_{MH}^0}{\partial s} = -c_h P_{MH}^0 \quad (1.3.1)$$

$$\frac{\partial M_{MH}^0}{\partial s} = (c_m - c_h) P_{MH}^0 \frac{k_p K_m a_m(s)}{r_m} \quad (1.3.2)$$

$$a_h(s) \frac{\partial H_{MH}^0}{\partial s} = c_h r_p \left( 2 \frac{P_{MH}^0}{K_p} - 1 \right) + k_p a_m(s) \left( (c_m - c_h) M_{MH}^0 + \frac{\partial M_{MH}^0}{\partial s} \right) \quad (1.3.3)$$

An increase in  $s$  always decreases the density of plants. When the trade-off is convex ( $c_h > c_m$ ), the densities of pollinators also decrease with an increase in  $s$ . When the trade-off is concave ( $c_h < c_m$ ), the density of pollinators increases with  $s$ . Whatever the trade-off shape is, the density of herbivores can decrease or increase with an increase in  $s$ .

## 2 Evolutionary dynamics of attraction trait

### 2.1 Fitness of a mutant and evolutionary singularities

The fitness of a mutant appearing in the community set by the resident is the following:

$$\omega_{P_{mut}}(s', s) = \frac{1}{P_{mut}} \frac{dP_{mut}}{dt} \Big|_{P_{mut} \rightarrow 0; P_{MH}^0; M_{MH}^0; H_{MH}^0} = r_p \left( 1 - \frac{P_{MH}^0(s)}{K_p} \right) + k_p a_m(s') M_{MH}^0(s) - a_h(s') H_{MH}^0(s) \quad (2.1.1)$$

The fitness gradient associated with this fitness is:

$$\frac{\partial \omega_{P_{mut}}(s', s)}{\partial s'} = k_p c_m a_m(s') M_{MH}^0(s) - c_h a_h(s') H_{MH}^0(s) \quad (2.1.2)$$

After simplification and evaluated for  $s' \rightarrow s$ , this fitness gradient becomes:

$$\frac{\partial \omega_{P_{mut}}(s', s)}{\partial s'} \Big|_{s' \rightarrow s} = k_p a_m(s) M_{MH}^0(s) (c_m - c_h) - c_h r_p \left( 1 - \frac{P_{MH}^0(s)}{K_p} \right) \quad (2.1.3)$$

From this expression of the fitness gradient, it is difficult to have a clear expression of the evolutionary singularities  $s^*$ . However, if we make the hypothesis that at least one evolutionary singularity exists, we can study the evolutionary stability of this  $s^*$ .

## 2.2 Stability of the evolutionary singularities

The stability of the existing singularities is set by two criteria, invasibility and convergence.

Invasibility of a singular strategy  $s^*$  (i.e. Does the singular strategy can be invaded by a close mutant ?) is set by the sign of the following partial second derivative:

$$\frac{\partial \omega_{P_{mut}}^2(s', s)}{\partial s'^2} \Big|_{s' \rightarrow s \rightarrow s^*; P_{MH}^*, M_{MH}^*, H_{MH}^*} = (c_m - c_h) k_p c_m a_m(s^*) M_{MH}^*(s^*) \quad (2.2.1)$$

When the trade-off is concave ( $c_m > c_h$ ), the invasibility criterion is positive and the singular strategy is invulnerable. However, when the trade-off is convex ( $c_m < c_h$ ), the invasibility criterion is negative and the singular strategy cannot be invaded.

The convergence criterion of these singular strategies (i.e. Does the attraction trait  $s$  converges to the singular strategy?) is set by:

$$crit_{conv} = \frac{\partial \omega_{P_{mut}}^2(s', s)}{\partial s'^2} \Big|_{s' \rightarrow s \rightarrow s^*; P_{MH}^*, M_{MH}^*, H_{MH}^*} + \frac{\partial \omega_{P_w}^2(s', s)}{\partial s' \partial s} \Big|_{s' \rightarrow s \rightarrow s^*; P_{MH}^*, M_{MH}^*, H_{MH}^*} \quad (2.2.2)$$

$$crit_{conv} = (c_m - c_h) k_p a_m(s^*) \left( \frac{\partial M_{MH}^*}{\partial s} + c_m M_{MH}^* \right) - \frac{c_h^2 r_p}{K_p} P_{MH}^* \quad (2.2.3)$$

The convergence criteria could be positive or negative, whatever the trade-off shape is. It means that in the case of a concave trade-off, singular strategies are either Repellor or Branching point. In the case of a convex trade-off, singular strategies are CSS (Continuously Stable Strategies) or Garden of Eden.

## 2.3 Productivity and evolutionary singularities

It is easy, from the expression of the fitness gradient to show that the sign of the partial derivative  $\frac{\partial s^*}{\partial K_p}$  is the sign of the convergence criterion. Hence in the cases where the singular strategies are CSS (the only possibility to have stable eco-evolutionary dynamics), an increase in productivity  $K_p$  leads to an evolutionary decrease of attraction trait  $s^*$ .

## Chapitre 6

Coévolution des traits d'interactions et  
de préférences : vers la diversification des  
communautés antagonistes-mutualistes

## Introduction

Le dernier projet de cette thèse est une suite directe au chapitre précédent. Nous avons vu que, pour un certain niveau de productivité, les pressions de sélections opposées dues à la pollinisation et à l'herbivore peuvent amener à de la sélection disruptive sur le trait d'interaction de la plante et ainsi une diversification phénotypique de ces plantes. La communauté qui en émerge est alors composée de deux types de plantes, un phénotype qui est fortement attractif et interagit de manière forte avec les pollinisateurs et herbivores, et un phénotype très défendu qui interagit faiblement avec les pollinisateurs et herbivores. Dans le chapitre précédent, seule le trait de la plante peut varier de manière adaptative. Cependant, à partir du moment où plusieurs phénotypes de plantes existent dans la communauté, la niche des pollinisateurs et herbivores peut aussi être modifiée, au travers de mécanismes d' « adaptive foraging » (Loeuille, 2010a). Nous intégrons cette nouvelle dimension dans le chapitre qui suit. Les pollinisateurs et herbivores possèdent deux types de traits d'interactions : un trait de préférence moyenne, qui fixe quel est le phénotype de plante auquel ils sont le plus adaptés et un trait de largeur de niche, qui fixe le nombre de phénotypes avec lesquels ils peuvent interagir. Le but de ce travail est d'obtenir une émergence évolutive de réseaux complexes et d'étudier la structure de ces réseaux théoriques, en les comparant avec celle des réseaux empiriques. Pour l'instant ce projet est encore à l'état de perspective. Simuler l'émergence évolutive de réseaux est complexe à faire et demande un temps de simulation conséquent. Dans le chapitre qui suit, le cadre théorique dans lequel ce projet s'insère est décrit dans l'introduction et la construction du modèle est ensuite expliquée. Nous présentons les premiers cas de diversification obtenus et discutons rapidement de ces résultats et des perspectives de ce travail.

1 **Coevolutionary emergence of plant-insect networks and architecture of natural communities**

2 **Authors:** Ewen Georgelin and Nicolas Loeuille

3 **Adress:** Institute of Ecology and Environmental Sciences - Paris

4 (UPMC-CNRS-IRD-INRA-UPEC-Paris Diderot)

5 Université Pierre et Marie Curie, UMR 7618

6 7 quai St Bernard, 75005 Paris, FRANCE

7 **Email:** ewen.georgelin@snv.jussieu.fr; nicolas.loeuille@upmc.fr

8 **Keywords:** pollination; herbivory; plant attraction; plant defense; specialization; generalization;

9 modularity; nestedness.

10 **Type of Article:** Research Article

11 **Corresponding Author:** Ewen Georgelin

12 Institute of Ecology and Environmental Sciences - Paris

13 Université Pierre et Marie Curie, UMR 7618

14 7 quai St Bernard, 75005 Paris, FRANCE

15 Tel: +33 (0)1 44 27 58 61

16 E-mail: ewen.georgelin@snv.jussieu.fr

17

18

19

20

21

22

23

24

25

26

27 **Abstract**

28 Ecological networks display specific architectural characteristics, like modularity in food-webs and  
29 nestedness in mutualistic networks. These architectural patterns are thought to be linked to the  
30 dynamics and the stability of ecological communities. Different mechanisms have been proposed to  
31 explain these non-random patterns and evolutionary dynamics are frequently advocated to explain  
32 the emergence of these community structures. The coevolutionary dynamics within trophic  
33 networks often leads to architectural characteristics that are found in natural food-webs. However,  
34 studies on the importance of evolutionary mechanisms have always considered interaction types  
35 separately. The different types of interactions coexist in natural communities and we have now  
36 information on the importance of the interplay between these different interactions for community  
37 structure and dynamics. Here, we study the evolutionary emergence of networks that contains both  
38 mutualistic and antagonistic interactions. We build models of plant-pollinator-herbivore  
39 communities and study the evolutionary dynamics of some phenotypical traits. Plants have an  
40 interaction trait that affects both pollination and herbivory interactions. It can be an attractive trait  
41 or a defensive trait. Higher values of this trait increase each interaction rate. In response, pollinator  
42 and herbivore have niche traits that set with which plants they can interact. We study how these  
43 different traits evolves and under which ecological conditions the coevolution leads to relevant  
44 ecological network structures.

## 45 **Introduction**

46

47 In natural communities, species interact with each other, leading to the emergence of ecological  
48 networks (Bascompte, 2009). Their understanding constitutes an important aspect of community  
49 ecology (Fontaine *et al.*, 2011). First, interactions are intimately linked to the dynamics and stability  
50 of ecological communities (McCann, 2000). The structure of networks is important to explain how  
51 natural communities respond to perturbations (Thébault and Fontaine, 2010). In food-webs, the  
52 positive correlation found between organism body mass and generalism increases the dynamical  
53 stability of these networks (Otto *et al.*, 2007). In plant-pollinator-seed disperser networks, each sub-  
54 network (plant-pollinator or plant-seed disperser) increases the resistance of the other to  
55 perturbations, like habitat fragmentation (Albrecht *et al.*, 2014). Second, the architecture of  
56 ecological networks is important for most ecosystem functions, some of which are crucial for  
57 human populations. Understanding how flowering plants and pollinators interact is fundamental to  
58 describe and manage the pollination service (Memmott *et al.*, 2004; Bascompte and Jordano, 2007).  
59 The architecture of food-webs is also important for biological control in agricultural landscapes  
60 (Müller *et al.*, 1999; Rott and Godfray, 2000; Van Veen *et al.*, 2006; Van Veen *et al.*, 2008).  
61 Describing how the architectural patterns of networks constrain the dynamics and stability of  
62 natural communities is therefore a central goal of community ecology (Bascompte, 2009).

63

64 Forty years ago, an important step was made by May, who showed, with theoretical models, that  
65 complexity restrains stability in these systems (May, 1972). May built random ecological networks  
66 with different interaction types (i.e. mutualistic and antagonistic) and varied species number and  
67 connectance (the fraction of possible interactions that are realized). The analysis showed that higher  
68 the diversity and connectance, the less stable the system (May, 1972). This result seems at odds with  
69 classical thinking in community ecology and give rise to the diversity-stability debate (McCann,  
70 2000). One of the most stringent hypothesis made by May is the random building of networks.

71 Finding particular architectural patterns in natural networks and understanding how they affect the  
72 stability of communities has been a central feature of ecological network theory since then  
73 (McCann, 2000; Bascompte *et al.*, 2003; Jordano *et al.*, 2003; Krause *et al.*, 2003).

74

75 The architecture of food-webs or trophic networks has been largely investigated (Paine, 1966;  
76 Cohen, 1977; Pimm, 1979; Briand and Cohen, 1984). Some properties, like the proportion of  
77 species in each trophic levels and power law degree distribution are frequently found in empirical  
78 food-webs (Briand and Cohen, 1984 ; Solé and Montoya, 2001; but see Dunne *et al.*, 2002). The  
79 existence of modularity is also a pervasive feature in food-webs (Krause *et al.*, 2003). Modularity  
80 implies that some subgroups of species exist in food-webs. Compartments are defined through  
81 interaction patterns, species interacting more with species in their subgroup than with species in  
82 other subgroups. This architectural property can be qualitative (i.e. there are more interactions in  
83 compartments than between compartments) but also quantitative (i.e. interactions being stronger in  
84 compartments than between compartments). Modularity is thought to increase stability of food-  
85 webs because it buffers against the propagation of indirect effects within the network (Krause *et al.*,  
86 2003; Stouffer and Bascompte, 2010). However, Thébault and Fontaine (2010), show that the  
87 stabilizing effect of modularity strongly depends on the type of stability considered (McCann, 2000  
88 ). They study how architectural patterns modify the stability of bipartite networks, networks made  
89 of two levels, each species only interacting with species in the other level (e.g., plant-herbivore  
90 networks). While modularity does not have an effect on species persistence, it has a positive effect  
91 on resilience of these systems (Thébault and Fontaine, 2010).

92 Since these architectural patterns are strongly linked to the dynamics of food-webs, several studies  
93 have tried to understand how they emerge from the interactions of species (Williams and Martinez,  
94 2000; Cattin *et al.*, 2004; Otto *et al.*, 2007; Guimerà *et al.*, 2010; Kondoh *et al.*, 2010; Fahimipour  
95 and Hein, 2014). Some statistical features like interaction rules (Cohen and Newman, 1985;  
96 Williams and Martinez, 2000; Cattin *et al.*, 2004; Otto *et al.*, 2007; Guimerà *et al.*, 2010) and

97 processes like community assembly (Fahimipour and Hein, 2014) can explain the architectural  
98 patterns found in empirical networks. Several models have integrated evolutionary dynamics in  
99 food-web theory and study if coevolution can lead to the structural features of natural networks and  
100 to their stability. For example, Kondoh (2003), showed that adaptive foraging reverses the  
101 relationship between complexity and stability found by May (1972). A higher connectance leads to  
102 a higher persistence of the community. Several models have studied the emergence of food-webs  
103 through evolution (Caldarelli *et al.*, 1998; Drossel *et al.*, 2001; Loeuille and Loreau, 2005; Rossberg  
104 *et al.*, 2005). In particular, Loeuille and Loreau (2005), simulated the evolutionary dynamics of  
105 predator-prey interactions based on the size of organisms. Using the framework of Adaptive  
106 Dynamics (Dieckmann and Law, 1996), Loeuille and Loreau showed that coevolutionary dynamics,  
107 based on simple trophic and competitive rules, may lead to theoretical food-webs structurally close  
108 to empirical ones (Loeuille and Loreau, 2005). Coevolutionary dynamics can be responsible for  
109 particular architecture of food-webs. However, the modularity of emergent networks is not  
110 discussed in any of these studies.

111

112 An important step to understand the structure of mutualistic networks was made by Bascompte *et*  
113 *al.* (2003), who showed that bipartite plant-animal mutualistic networks are significantly nested.  
114 This pattern of nestedness means that specialist species in these networks interact with subsets of  
115 species interacting with generalists (Bascompte *et al.*, 2003). In other words, there is an asymmetric  
116 distribution of links in mutualistic networks, specialists interacting with generalists and generalists  
117 interacting with specialists (Bascompte *et al.*, 2006). This nestedness is thought to increase the  
118 resilience of mutualistic networks (Thébault and Fontaine, 2010) and it reduces interspecific  
119 competition between species (Bastolla *et al.*, 2009). However, a recent study challenged this first  
120 view by considering quantitative nestedness rather than the qualitative view used before  
121 (Staniczenko *et al.*, 2013). In this quantitative case, mutualistic networks are no more nested and  
122 an increase in nestedness decreases the local stability of mutualistic systems (Staniczenko *et al.*,

123 2013). Understanding how nestedness could emerge in mutualistic networks is therefore an  
124 important issue in ecological network theory. Coevolutionary mechanisms have been advocated to  
125 explain the emergence of nested patterns (Bascompte and Jordano, 2007). For example, when two  
126 mutualistic species interacts, such as a plant and a pollinator, other species will attach to this  
127 emerging network through convergence of traits, which leads to the emergence of nestedness  
128 (Bascompte and Jordano, 2007). In mutualistic networks, new mutualistic species are more prone to  
129 enter a community when they are specialists and first interact with generalists, leading to an  
130 increase in nestedness (Bastolla *et al.*, 2009). However, models that explicitly integrate  
131 coevolutionary dynamics in mutualistic networks show contrasted outcomes (Zhang *et al.*, 2011;  
132 Nuismer *et al.*, 2012, Valvodinos *et al.*, 2013). Consideration of adaptive foraging in plant-animal  
133 mutualistic networks leads to an increase in nestedness (Zhang *et al.*, 2011; Valvodinos *et al.*, 2013  
134 ). However, a model studying the evolutionary dynamics of traits directly implicated in mutualistic  
135 interactions showed that coevolution leads to less nestedness (Nuismer *et al.*, 2012). The existence  
136 of nestedness and how this nestedness emerges is then an important feature in mutualistic network  
137 theory. While Bastolla *et al.* (2009) have studied an invasion criterion for new mutualists in a  
138 network and have shown that this invasion is facilitated for a nested network, we do not know any  
139 study that explicitly consider the emergence of mutualistic networks, as it has been done for trophic  
140 networks (Loeuille and Loreau, 2005). Studying the evolutionary build-up of mutualistic networks  
141 can help to understand how nestedness emerges in mutualistic networks and if it drives the stability  
142 of these systems.

143

144 In his seminal work, May (1972) randomly assembled communities on different types of  
145 interactions. However, the large majority of studies that have investigated the structure of ecological  
146 networks consider either antagonistic or mutualistic interactions. Modularity and nestedness  
147 patterns are intimately linked to specialization traits, in both antagonistic and mutualistic networks  
148 (Bascompte and Jordano, 2007). However, interaction types are not independent in natural

149 communities, through density-dependent mechanisms (Fontaine *et al.*, 2011; Georgelin and  
150 Loeuille, 2014) but also through traits that are directly involved in each interaction type (Strauss,  
151 1997; Strauss and Irwin, 2004). For example, different phenotypic traits of plants are  
152 simultaneously involved in antagonistic interactions with herbivores and mutualistic interactions  
153 with pollinators. In *Raphanus sativus*, yellow and white morphs, highly attractive to pollinators are  
154 also preferentially visited by herbivores (Irwin *et al.*, 2003). In tobacco species, species highly  
155 dependent on animal pollination produce fewer nicotine (Adler *et al.*, 2012). Nicotine metabolites  
156 are defensive compounds against herbivores but also deter pollinators (Adler *et al.*, 2012). Hence,  
157 plant are confronted to an ecological trade-off between pollination and herbivory through these  
158 traits (Strauss *et al.*, 2002). The evolutionary dynamics of these traits is then constrained by both  
159 antagonistic and mutualistic interactions. Through indirect effects between pollinators and  
160 herbivores, the specialization degree of these organisms will then coevolve, which modifies the  
161 architecture of ecological networks. Hence, we believe that because some traits link the different  
162 interaction types in ecological communities and affect the coevolutionary dynamics of these  
163 systems and their architectural patterns, we need to integrate antagonistic and mutualistic  
164 interactions when studying the evolutionary emergence of modularity and nestedness.

165

166 Here, we are interested in this evolutionary emergence of plant-pollinator-herbivore communities.  
167 We build our work on an earlier model that studies the coevolutionary dynamics of a plant  
168 interaction trait in a small plant-pollinator-herbivore module (Chapter 5). In these communities,  
169 plants have a phenotypic trait that affect both the interaction with pollinators and herbivores. This  
170 trait can be considered either as an attractive trait such as the size of the corolla or the quantity of  
171 nectar (Strauss and Irwin, 2004), or as a defensive trait that affect both pollinator and herbivore  
172 compartments (Adler *et al.*, 2012). We further consider that each animal has a preference trait and  
173 that interactions are stronger when the preference trait is close to the phenotypic trait of plants. We  
174 also allow the degree of generalism (niche width) to evolve. Our goal is to study the coevolutionary

175 dynamics of these different traits and how plant-pollinator-herbivore network architecture emerges  
 176 from these coevolutionary dynamics. We are interested in two main questions:

177 (1) Does coevolution lead to modularity in the antagonistic sub-part of the network and nestedness  
 178 in the mutualistic one at levels found in empirical networks? The modularity pattern in antagonistic  
 179 networks is consistent and we predict that only evolving networks that are modular will be stable  
 180 and so persist. Similarly, based on earlier theoretical and empirical observation, we expect  
 181 nestedness to emerge in the mutualistic part of stable networks.

182 (2) Productivity is an important factor for the coevolutionary emergence of ecological networks.  
 183 Productivity seems to have a positive effect on the emergence of diverse food-webs (Oksanen *et al.*,  
 184 1981; Caldarelli *et al.*, 1998; Drossel *et al.*, 2001). Hence, we study under which productivity level,  
 185 theoretical networks architecturally close to empirical ones emerge through coevolutionary  
 186 dynamics. Based on earlier works, we believe that higher productivity will lead to the emergence of  
 187 more complex systems.

188

## 189 **Material and Methods**

190

### 191 *The model*

192 We build a model of an evolving plant-pollinator-herbivore community. We always start from a  
 193 community of only three species. At each time step, each species may produce a mutant that slightly  
 194 differs from its parent on at least one trait. The set of equations used is:

195

$$196 \quad \frac{1}{P_i} \frac{dP_i}{dt} = r_p \left( 1 - \frac{\sum_{i=1}^{n_p} P_i}{K_p} \right) + k_p \sum_{j=1}^{n_M} m(s_i, \mu_{m_j}, \sigma_{m_j}) M_j - \sum_{z=1}^{n_H} h(s_i, \mu_{h_z}, \sigma_{h_z}) H_z \quad (1.1)$$

197

$$198 \quad \frac{1}{M_j} \frac{dM_j}{dt} = r_m \left( 1 - \frac{\sum_{j=1}^{n_M} M_j}{K_m} \right) + k_m \sum_{i=1}^{n_p} m(s_i, \mu_{m_j}, \sigma_{m_j}) P_i - d_m \quad (1.2)$$

199

$$200 \quad \frac{1}{H_z} \frac{dH_z}{dt} = k_h \sum_{i=1}^{n_p} h(s_i, \mu_{h_z}, \sigma_{h_z}) P_i - d_h \quad (1.3)$$

201 Variables and parameters are defined in table 1. Function  $m$  and  $h$  are defined in the next  
202 paragraphs.

203 Here  $P_i$  stands for the density of the  $n_{P_i}$  phenotype of plants present in the community,  $M_j$  for the  
204 density of the  $n_{M_j}$  phenotype of pollinators and  $H_z$  for the density of the  $n_{H_z}$  phenotype of herbivores.

205 We consider that, in the absence of pollinators and herbivores, plant densities follow logistic growth  
206 rates, limited by a carrying capacity  $K_p$ . It means that mutualism is facultative and plants can  
207 reproduce through other means such as anemophilous pollination or clonal reproduction. However,  
208 the presence of animal pollination increases the reproductive rate of plants (Klein *et al.*, 2007). We  
209 also consider that pollinators have a logistic growth rate that is independent of plants and that is  
210 limited by a carrying capacity  $K_m$ . Herbivores are considered as totally dependent of plants. We use  
211 logistic growth rates for plants and pollinators because obligate mutualisms are frequently unstable  
212 in ecological models (May, 1976). Due to positive feedbacks between plants and pollinators,  
213 unbounded growth of densities are frequent. To limit these density explosions, we consider that  
214 when plant and pollinator densities increase too much, other factors limit their growth rates, like  
215 space or competition for other, non modeled resources.  $k_p$  is the efficiency of pollination for plants,  
216  $k_m$  the efficiency of pollination for pollinators and  $k_h$  the efficiency of predation for herbivores. We  
217 add natural mortality rates for pollinators and herbivores, respectively  $d_m$  and  $d_h$ .

218

219

220

221

222

223

224

225

226

227 Table 1: Definitions and dimensions of variables (first part of the table) and parameters (second  
 228 part) of the model

| Variable/Parameter description (dimension) |   |
|--|---|
| $P_i$                                      | Density of the plant $i$ ( $ind.m^{-2}$ )   |
| $M_j$                                      | Density of pollinator $j$ ( $ind.m^{-2}$ )  |
| $H_z$                                      | Density of herbivore $z$ ( $ind.m^{-2}$ )   |
| $s_i$                                      | Interaction trait of plant $i$ (dimensionless)  |
| $\mu_{m_j}$                                | Preferred signal of pollinator $j$ (dimensionless)  |
| $\mu_{h_z}$                                | Preferred signal of pollinator $z$ (dimensionless)  |
| $\sigma_{m_j}$                             | Niche width of pollinator $j$ (dimensionless)   |
| $\sigma_{h_z}$                             | Niche width of pollinator $z$ (dimensionless)   |
| $r_p$                                      | Plant intrinsic growth rate ( $t^{-1}$ )  |
| $r_m$                                      | Pollinator intrinsic growth rate ( $t^{-1}$ )   |
| $K_p$                                      | Plant carrying capacity ( $ind.m^{-2}$ )  |
| $K_m$                                      | Pollinator carrying capacity ( $ind.m^{-2}$ )   |
| $k_p$                                      | Conversion efficiency of pollination by plant (dimensionless)                             |
| $k_m$                                      | Conversion efficiency function of pollinator (dimensionless)                              |
| $k_h$                                      | Conversion efficiency function of herbivore (dimensionless)                               |
| $d_m$                                      | Pollinator intrinsic death rate ( $t^{-1}$ )  |
| $d_h$                                      | Herbivore intrinsic death rate ( $t^{-1}$ )   |
| $a_{m_0}$                                  | Basal interaction rate between plants and pollinators ( $ind^{-1}.m^2.t^{-1}$ )           |
| $a_{h_0}$                                  | Basal interaction rate between plants and herbivores ( $ind^{-1}.m^2.t^{-1}$ )            |
| $c_m$                                      | Trade-off parameter associated with pollination (dimensionless)                           |
| $c_h$                                      | Trade-off parameter associated with herbivory (dimensionless)                             |
| $\nu_p$                                    | Mutation probability for plants ( $ind^{-1}$ )  |
| $\nu_m$                                    | Mutation probability for pollinators ( $ind^{-1}$ )                                       |
| $\nu_h$                                    | Mutation probability for herbivores ( $ind^{-1}$ )  |
| $\theta_s$                                 | Phenotypic variance associated with a mutation for plant trait (dimensionless)            |
| $\theta_{\mu_m}$                           | Phenotypic variance associated with a mutation for pollinator preference (dimensionless)  |
| $\theta_{\sigma_m}$                        | Phenotypic variance associated with a mutation for pollinator niche width (dimensionless) |
| $\theta_{\mu_h}$                           | Phenotypic variance associated with a mutation for herbivore preference (dimensionless)   |
| $\theta_{\sigma_h}$                        | Phenotypic variance associated with a mutation for herbivore niche width (dimensionless)  |

229

230 Interactions between plants and pollinators and plants and herbivores are represented through linear

231 functional responses. Interaction rates are represented by function  $m(s_i, \mu_{m_j}, \sigma_{m_j})$  and  $h(s_i, \mu_{h_z}, \sigma_{h_z})$ .

232 These functions consider both the role of plant interaction traits and animal preference traits:

233

$$m(s_i, \mu_{m_j}, \sigma_{m_j}) = a_{pm}(s_i) a_{mp}(s_i, \mu_{m_j}, \sigma_{m_j})$$

$$h(s_i, \mu_{h_z}, \sigma_{h_z}) = a_{ph}(s_i) a_{hp}(s_i, \mu_{h_z}, \sigma_{h_z})$$

234 First,  $a_{pm}(s_i)$  and  $a_{ph}(s_i)$  correspond to interaction parts controlled by plant attraction trait  $s$ . We use  
 235 exponential functions:

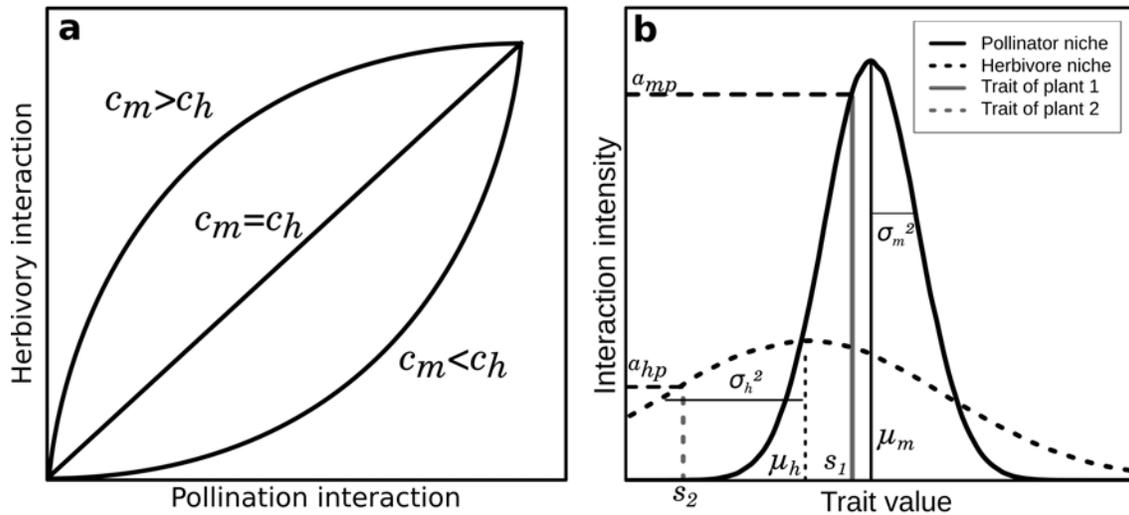
$$236 \quad \begin{aligned} a_{pm}(s_i) &= a_{m_0} \exp(c_m s_i) \\ a_{ph}(s_i) &= a_{h_0} \exp(c_h s_i) \end{aligned}$$

237 The higher  $s$ , the more the interactions with pollinators and herbivores are strong. This trait is then  
 238 involved in an ecological trade-off between pollination and herbivory (Strauss, 2002). An increase  
 239 in the pollination part through  $s$  benefits to the growth rate of plants, but is also detrimental, through  
 240 an increase in herbivory part. Conversely, a decrease in  $s$  (e.g. higher defense) leads to a decrease in  
 241 herbivory pressure, which is beneficial for plants, but also leads to a decrease in pollination. To our  
 242 knowledge, there is no information on the shape of the ecological trade-off existing between  
 243 herbivory pressure and pollination benefit. With this formulation, we consider different shapes, the  
 244 trade-off being concave when  $c_m > c_h$ , linear when  $c_m = c_h$  and convex when  $c_h > c_m$  (Figure 1a).

245  $a_{mp}(s_i, \mu_{m_j}, \sigma_{m_j})$  and  $a_{hp}(s_i, \mu_{h_z}, \sigma_{h_z})$  represent the parts of the interactions that are controlled by the  
 246 matching between pollinator and herbivore preference traits,  $\mu_m$  and  $\mu_h$ , and plant interaction trait  $s$ .  
 247 We use Gaussian functions to depict the role of pollinator and herbivore preferences:

$$248 \quad \begin{aligned} 249 \quad a_{mp}(s_i, \mu_{m_j}, \sigma_{m_j}) &= \frac{1}{\sigma_{m_j} \sqrt{2\pi}} e^{-\frac{(s_i - \mu_{m_j})^2}{2\sigma_{m_j}^2}} \\ 250 \quad a_{hp}(s_i, \mu_{h_z}, \sigma_{h_z}) &= \frac{1}{\sigma_{h_z} \sqrt{2\pi}} e^{-\frac{(s_i - \mu_{h_z})^2}{2\sigma_{h_z}^2}} \end{aligned}$$

252  
 253  $\mu_{m_j}$  and  $\mu_{h_z}$  correspond to the preferred signal  $s$  of pollinators and herbivores respectively and  $\sigma_{m_j}$  and  
 254  $\sigma_{h_z}$  correspond to the degree of generalism. The closer the interaction trait of plant  $s$  to the preferred  
 255 signal of the animal, the stronger the interaction.  $\sigma_{m_j}$  and  $\sigma_{h_z}$  can be depicted as niche widths (Figure  
 256 1b). When these parameters are high, pollinators or herbivores interact with a lot of phenotypes of  
 257 plants, but these interactions are weak (i.e. they are generalist). When these parameters are low,  
 258 animals interact with few plant phenotypes but with strong interactions (i.e. they are specialist).



259 *Figure 1: Linking traits to ecological interactions. (a) Part of the interaction that is controlled by*  
 260 *the plant interaction trait  $s_i$ . The panel displays the relationship between pollination and herbivory*  
 261 *interactions, depending on the shape of the trade-off (linear for  $c_m=c_h$ , concave for  $c_m>c_h$ , convex*  
 262 *for  $c_m<c_h$ ). (b) Part of the interaction that is controlled by the matching between plant interaction*  
 263 *trait  $s_i$  and pollinator and herbivore preferences  $\mu_m$  and  $\mu_h$ . In this case, the community holds two*  
 264 *phenotypes of plants,  $P_1$  and  $P_2$  with traits  $s_1$  and  $s_2$ . The pollinator is a specialist, its niche width  $\sigma_m$*   
 265 *being smaller than herbivore niche  $\sigma_h$ . The pollinator has a mean preference trait  $\mu_m$  that is close to*  
 266  *$s_1$ , thus interacts strongly with  $P_1$ , while its interaction with  $P_2$  is very weak. The herbivore, a*  
 267 *generalist here, interacts with both  $P_1$  and  $P_2$  but with weaker interaction intensities.*

268

### 269 *Simulation of coevolutionary dynamics*

270 To simulate the evolutionary emergence of the entire network, we start from a community  
 271 composed of only one type of phenotype of each organism. As a starting point, we use initial  
 272 parameter values found in Chapter 5, that promote the diversification of plants (i.e. a concave trade-  
 273 off for plant interaction trait).

274 The ecological dynamics (equation 1) is simulated using a Runge-Kutta method, with an adaptive  
 275 step size. At each time step, each type of phenotype (plant, pollinator or herbivore) can mutate, with

276 probabilities, set by individuals ( $u_p, u_m$  or  $u_h$ ). The more a type of phenotype is abundant, the more  
277 mutants from this phenotype appears. When a mutant appears, it is considered very rare ( $10^{-20}$  here,  
278 which is also the extinction threshold) and its phenotypical trait ( $s, \mu_m$  or  $\sigma_m$  or  $\mu_s$  or  $\sigma_s$ ) is randomly  
279 drawn from a Gaussian function, centered on the trait of the parent phenotype, with variance  $\theta_s, \theta_{\mu_m},$   
280  $\theta_{\sigma_m}, \theta_{\mu_h}$  and  $\theta_{\sigma_h}$ . Once the phenotype of the mutant is set, a new equation is added to the system  
281 (equation 1) and the ecological dynamics start again. We run simulations until an evolutionary  
282 equilibrium situation is reached

283

#### 284 *Comparison with empirical networks*

285 Currently, we do not get evolutionary emergence of complex networks, hence this part is still an  
286 ongoing perspective.

287 There is now a huge set of empirical plant-pollinator and plant-herbivore networks in the literature  
288 (see Thébault and Fontaine, 2010; Staniczenko *et al.*, 2014). It is then possible to obtain an  
289 important data set and to compute the nestedness and modularity for several plant-pollinator and  
290 plant-herbivore networks. We will use classic metrics to calculate the value of this architectural  
291 patterns, like NODF metric for nestedness (Almeida-Neto *et al.*, 2008) or WNODF (Stanizcencko  
292 *et al.*, 2014) and the metric developed by Guimerà and Amaral (2005) for modularity. The first step  
293 will be to test if the modularity and nestedness of the theoretical networks are comparable to those  
294 of empirical networks. A second step will be to search for patterns existing in empirical networks  
295 such as the negative correlation between nestedness and modularity found in Thébault and Fontaine  
296 (2010). Then, we will more particularly focus on empirical networks that are composed of different  
297 interaction types (Melià *et al.*, 2009; Pocock *et al.*, 2012). It will be possible to compare our results  
298 with these empirical networks even if few of them have been described. An interesting aspect of  
299 this networks will be to study the correlation that exists between antagonistic and mutualistic parts  
300 of the networks. We will test if the emerging theoretical networks display the same correlation  
301 patterns between plant mutualistic and antagonistic degrees, as it is found in Melià *et al.* (2009).

302 Furthermore, with these empirical networks, the correlation between modularity and nestedness in  
 303 each part of the networks will be tested and compared with the theoretical networks.  
 304 The next parts show the results of the first simulations made and discuss on the developments of  
 305 this project.

306

## 307 **Results**

308

### 309 *Conditions of plant diversification*

310 As defined here, the ecological model is quite complex. However, we can still use the framework of  
 311 adaptive dynamics to find the ecological conditions for plant diversification. We consider that only  
 312 the plant interaction trait evolves. Chapter 5 describes the analytical conditions for plant  
 313 diversification when only plant interaction trait is considered.

314 The diversification process starts from a three-species community. Hence, the invasive fitness of a  
 315 mutant that has an interaction trait  $s_{mut}$ , in the community set by the resident plant with interaction  
 316 trait  $s$  is (Metz et al., 1992):

$$317 \quad \omega(s_{mut}, s) = \frac{1}{P_{mut}} \frac{dP_{mut}}{dt} \Big|_{P_{mut} \rightarrow 0, P^0, M^0, H^0} = r_p \left( 1 - \frac{P^0}{K_p} \right) + k_p m(s_{mut}, \mu_m, \sigma_m) M^0 - h(s_{mut}, \mu_h, \sigma_h) H^0 \quad (2)$$

319 with

$$320 \quad P^0 = \frac{d_h}{h(s, \mu_h, \sigma_h) k_h} \quad (3.1)$$

$$321 \quad M^0 = \frac{K_m (-d_m + m(s, \mu_m, \sigma_m) k_m P^0 + r_m)}{r_m} \quad (3.2)$$

$$322 \quad H^0 = \frac{m(s, \mu_m, \sigma_m) k_p K_p M^0 + K_p r_p - P^0 r_p}{h(s, \mu_m, \sigma_m) K_p} \quad (3.3)$$

324 From the invasive fitness (equation 2), we determine the fitness gradient associated with trait  $s$   
 325 (Dieckmann and Law, 1996):

$$326 \quad \frac{\partial \omega(s_{mut}, s)}{\partial s_{mut}} = k_p m(s_{mut}, \mu_m, \sigma_m) M^0 \alpha(s_{mut}, \mu_m, \sigma_m) - h(s_{mut}, \mu_h, \sigma_h) H^0 \beta(s_{mut}, \mu_h, \sigma_h) \quad (4)$$

327

328 with

$$329 \quad \alpha(s_{mut}, \mu_m, \sigma_m) = \frac{\mu_m - s_{mut} + c_m \sigma_m^2}{\sigma_m^2}$$

$$330 \quad \beta(s_{mut}, \mu_h, \sigma_h) = \frac{\mu_h - s_{mut} + c_h \sigma_h^2}{\sigma_h^2}$$

331  
332 When this fitness gradient is positive, the interaction trait of plant increases while it decreases when  
333 this fitness gradient is negative. When this gradient vanishes, singular strategies (i.e. evolutionary  
334 equilibriums) of interaction trait  $s$  are found. This gradient can be simplified, when evaluated for  
335  $s_{mut} \rightarrow s$ , given ecological equilibrium conditions (equations 3):

$$336 \quad \left. \frac{\partial \omega(s_{mut}, s)}{\partial s_{mut}} \right|_{s_{mut} \rightarrow s} = k_p m(s, \mu_m, \sigma_m) M^0 (\alpha(s, \mu_m, \sigma_m) - \beta(s, \mu_h, \sigma_h)) - \beta(s, \mu_h, \sigma_h) r_p \left( 1 - \frac{P^0}{K_p} \right) \quad (5)$$

338 It is difficult to have a clearer expression of singular strategies  $s^*$  from this fitness gradient.  
339 However, if we assume that at least one singular strategy exists, we can have information on the  
340 behavior of this singular strategy and on diversification conditions. First, invasibility criterion  
341 (Maynard-Smith, 1982) allows us to know whether this singular strategy  $s^*$  can be invaded from  
342 nearby mutants. This invasibility criterion is given by:

$$343 \quad \left. \frac{\partial \omega^2(s_{mut}, s)}{\partial s_{mut}^2} \right|_{s_{mut} \rightarrow s \rightarrow s^*} = k_p m(s^*, \mu_m, \sigma_m) M^* \left( \alpha(s^*, \mu_m, \sigma_m)^2 - \frac{1}{\sigma_m^2} \right) - h(s^*, \mu_h, \sigma_h) H^* \left( \beta(s^*, \mu_h, \sigma_h)^2 - \frac{1}{\sigma_h^2} \right) \quad (6)$$

345

346 or

$$347 \quad \left. \frac{\partial \omega^2(s_{mut}, s)}{\partial s_{mut}^2} \right|_{s_{mut} \rightarrow s \rightarrow s^*} = k_p m(s^*, \mu_m, \sigma_m) M^* \left( \alpha(s^*, \mu_m, \sigma_m)^2 - \beta(s^*, \mu_h, \sigma_h)^2 + \frac{1}{\sigma_h^2} - \frac{1}{\sigma_m^2} \right)$$

$$348 \quad - r_p \left( 1 - \frac{P^*}{K_p} \right) \left( \beta(s^*, \mu_h, \sigma_h)^2 - \frac{1}{\sigma_h^2} \right) \quad (7)$$

349

350 When this invasibility criterion is negative, the singular strategy is non-invasible and then is an ESS  
351 (Maynard Smith, 1982). When this criterion is positive, the singular strategy is invasible by nearby  
352 mutants. This is true, for example, when  $\mu_m - s^* + c_m \sigma_m^2 > 1$  and  $\mu_h - s^* + c_h \sigma_h^2 > 1$ .

353 Additionally, the convergence criterion (Eshel, 1983; Christiansen, 1991) allows us to determine

354 whether the singular strategy  $s^*$  can be attained through evolutionary dynamics or not. When this  
 355 criterion is negative, interaction trait value will converge toward the singular strategy. However if  
 356 this criterion is positive, interaction trait value will diverge from the singular strategy. In our case,  
 357 the convergence criterion of  $s^*$  is:

$$358 \quad \frac{\partial \omega^2(s_{mut}, s)}{\partial s_{mut}^2} \Big|_{s_{mut} \rightarrow s \rightarrow s^*} + \frac{\partial \omega^2(s_{mut}, s)}{\partial s_{mut} \partial s} \Big|_{s_{mut} \rightarrow s \rightarrow s^*} \quad (8)$$

360 The second part of equation (8) can be simplified to:

$$361 \quad \frac{\partial \omega^2(s_{mut}, s)}{\partial s_{mut} \partial s} \Big|_{s_{mut} \rightarrow s \rightarrow s^*} = -\beta(s^*, \mu_h, \sigma_h)^2 r_p \left(1 - \frac{P^*}{K_p}\right)$$

$$362 \quad + k_p m(s^*, \mu_m, \sigma_m)^2 (\alpha(s^*, \mu_m, \sigma_m) - \beta(s^*, \mu_h, \sigma_h)) \left(M^* + \frac{\partial M^*}{\partial s}\right) \quad (9)$$

364 Diversification of plant occurs when the singular strategy is a Branching Point. It is true when this  
 365 singular strategy is invisable and when interaction trait  $s$  converges toward this singular strategy  
 366 during evolutionary dynamics. As they are expressed here, it is quite difficult to have more details  
 367 on the conditions that allow the existence of branching points.

368 Using the same framework, it is easy to find that when only one plant exists, both herbivore and  
 369 pollinator preferences are selected to stick closely to plant interaction trait. Obviously, the singular  
 370 strategies for pollinator and herbivore preferences are  $\mu_m^* = s$  and  $\mu_h^* = s$ . This singular strategies  
 371 are non-invasible and preference traits will converge toward  $s$  during evolutionary dynamics.  
 372 Hence, it is necessary for the emergence of ecological networks that diversification of plant occurs  
 373 first.

374

375 Because it is quite difficult to have information on the diversification process with the classic  
 376 approach of adaptive dynamics, we use, in a second time, some simplifying assumptions to study  
 377 the coevolutionary dynamics. We assume that pollinator and herbivore traits evolve faster than plant  
 378 interaction trait. In this case, pollinator and herbivore preference traits follow closely the plant  
 379 interaction trait value (i.e. at each time step,  $\mu_m \rightarrow s$  and  $\mu_h \rightarrow s$ ). We use the same framework, but

380 now plant interaction trait  $s$  evolves in a reduced parameter space, with  $\mu_m$  and  $\mu_h$  fixed by  $s$ . It  
 381 simplify strongly the fitness gradient, now we have:

$$382 \quad \frac{\partial \omega(s_{mut}, s)}{\partial s_{mut}} = k_p c_m m(s_{mut}, \sigma_m) M^0 - c_h h(s_{mut}, \sigma_h) H^0 \quad (10)$$

383

384 with:

$$385 \quad m(s_{mut}, \sigma_m) = a_{pm}(s_{mut}) \frac{1}{\sigma_m \sqrt{2\pi}}$$

$$h(s_{mut}, \sigma_h) = a_{ph}(s_{mut}) \frac{1}{\sigma_h \sqrt{2\pi}}$$

386 This fitness gradient is now closely linked to the fitness gradient found when only the interaction  
 387 trait of plants is considered (see chapter 5). However, because we derivate the functions  $m(s_{mut}, \mu_m, \sigma_m$   
 388 ) and  $h(s_{mut}, \mu_h, \sigma_h)$  in the invasibility and convergence criterion, the traits of pollinators and  
 389 herbivores are still found in these expressions. After simplification, we have:

$$390 \quad \left. \frac{\partial \omega^2(s_{mut}, s)}{\partial s_{mut}^2} \right|_{s_{mut} \rightarrow s^*} = k_p m(s^*, \sigma_m) M^* \left( c_m - \frac{1}{\sigma_m^2} \right) - h(s^*, \sigma_h) H^* \left( c_h - \frac{1}{\sigma_h^2} \right) \quad (11)$$

392 and

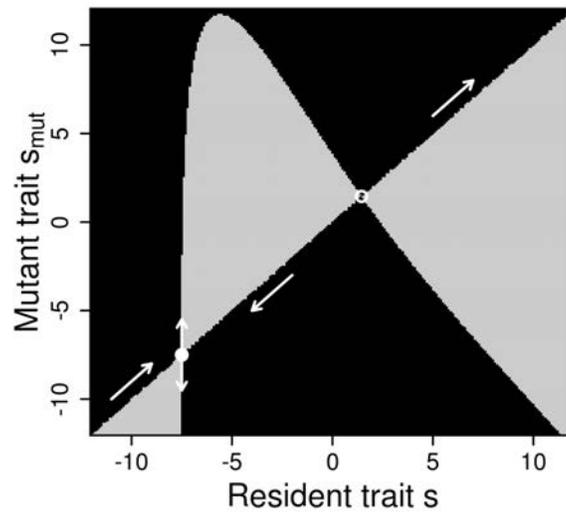
$$393 \quad \left. \frac{\partial \omega^2(s_{mut}, s)}{\partial s_{mut} \partial s} \right|_{s_{mut} \rightarrow s^*} = -c_h^2 r_p \left( 1 - \frac{P^*}{K_p} \right)$$

$$394 \quad + k_p m(s^*, \mu_m, \sigma_m)^2 (c_m - c_h) \left( M^* + \frac{k_m K_m m(s^*, \mu_m, \sigma_m)^2 P^*}{r_m} (c_m - c_h) \right) \quad (12)$$

396 Again, it is difficult to have information on the sign of the convergence criterion. However, it is  
 397 easy to see, from equation (11), that singular strategies can be invaded (a necessary condition for  
 398 branching) when  $c_m > 1/\sigma_m^2$  and  $c_h < 1/\sigma_h^2$ . From this equation, we can see that an increase in  $\sigma_m$  and  
 399 a decrease in  $\sigma_h$  may favor the invasibility of singular strategies  $s^*$ . It means that generalist  
 400 pollinators and specialist herbivores facilitate the diversification of plants.

401 We use this analytical information to numerically search parameter values leading to branching of  
 402 plants. Several numerical simulations were made and we report here a representative one. A  
 403 pairwise invasibility plot is shown in figure 2. We see that, with the parameter values chosen, two  
 404 singular strategies exist. The larger one is a repellor. This singular strategy is invisable by nearby

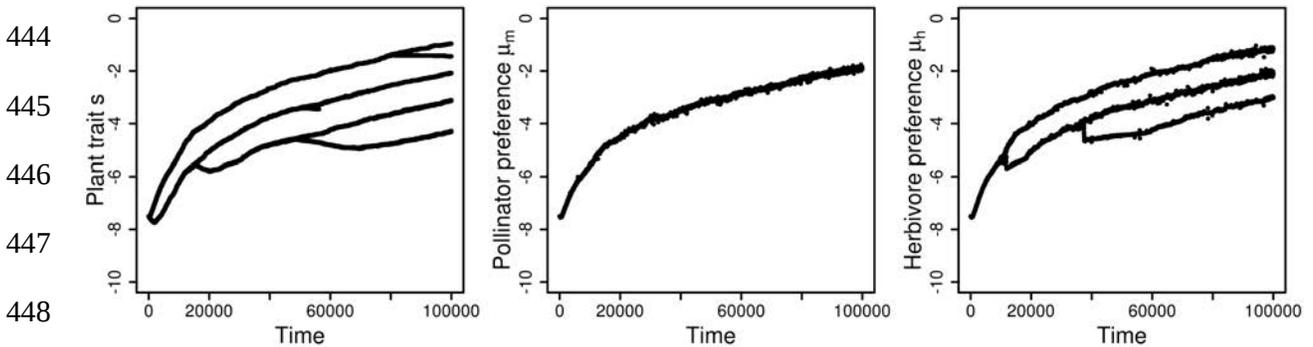
405 mutants, and plant interaction trait will always diverge from this singular strategy during  
 406 evolutionary dynamics. When plant interaction trait is higher than the repellor, the value of  $s$  will  
 407 always increase during evolution. The mutualistic interaction becomes stronger and stronger, the  
 408 community is destabilized at some point and collapses. When the initial interaction trait of plant is  
 409 below the repellor, this trait converges toward the smaller singular strategy, a branching point. At  
 410 this singular strategy, diversification of plant occurs. The related dynamics are illustrated in figure  
 411 3.



421 *Figure 2: Pairwise invasibility plot depicting the evolutionary dynamics of plants. Here pollinator*  
 422 *and herbivore traits evolve faster than plant interaction trait. Then  $\mu_m$  and  $\mu_h$  are always close to*  
 423 *plant interaction trait  $s$ . Niche widths of pollinators and herbivores are set constant. Grey depicts*  
 424 *negative fitness of the mutant in the environment set by the resident. Black depicts positive fitness*  
 425 *and invasion of the mutant. Two singular strategies exist in this case. The larger one, depicted by a*  
 426 *empty circle is a repellor, an invisable and non-convergent singular strategy. The smaller one,*  
 427 *depicted by a full circle is a branching point, where diversification of plant occurs. In this case,*  
 428 *herbivore and pollinator preferences  $\mu_h$  and  $\mu_m$  are equal to the interaction trait of the resident plant*  
 429  *$s$ . Parameter values are:  $r_p=1$ ;  $r_m=1$ ;  $K_m=1.5$ ;  $K_p=75$ ;  $d_m=1$ ;  $d_h=4.5$ ;  $k_p=0.5$ ;  $k_m=0.5$ ;  $k_h=0.5$ ;*  
 430  *$c_m=0.4$ ;  $c_h=0.25$ ;  $a_{m_0}=1$ ;  $a_{h_0}=1$ ;  $\sigma_m=1$ ;  $\sigma_h=0.5$ .*

431 In figure 3, we see that diversification of plant occurs, and when the simulation was stopped, five  
 432 phenotypes of plant exist. The community was not at the equilibrium when the simulation was  
 433 stopped. Here, we report these temporary results, but the simulations are still running, in order to  
 434 attain the equilibrium of the coevolutionary dynamics. In parallel to plant diversification,  
 435 diversification of herbivores occurs too, but with a delay with plant diversification. Herbivores do  
 436 not feed on the most defended plant phenotype. We see that pollinator diversification does not occur  
 437 in this case. Remember that, to have diversification of plants, we choose a large niche width for  
 438 pollinators. Hence, pollinators can feed on the different phenotypes of plant that emerge in the  
 439 community, even if they are adapted to most attractive phenotype. Herbivores, on the other hand are  
 440 more specialists and feed on a few plant phenotypes. To see what happens when niche width  
 441 evolution is allowed, we make an other simulation, with the same parameters. But now both  
 442 preferences and niche widths evolve for pollinator and herbivore (Figure 4 and 5).

443



449

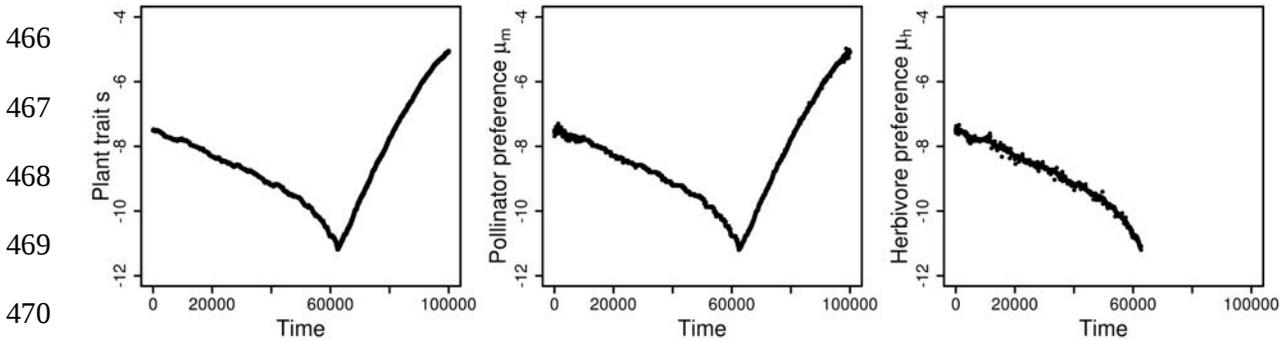
450 *Figure 3: Evolutionary dynamics of the plant interaction trait  $s$ , pollinator preference  $\mu_m$  and*  
 451 *herbivore preference  $\mu_h$  when a branching point exists. Here, the pollinator and herbivore niche*  
 452 *width are set constant.  $v_p=10^{-6}$ ;  $v_m=10^{-4}$ ;  $v_h=10^{-3}$ ;  $\theta_s=0.01$ ,  $\theta_{\mu_m}=0.1$ ,  $\theta_{\mu_h}=0.1$ . Parameter values are*  
 453 *the same as in figure 2.*

454

455 We see that when niche width evolution is allowed, diversification does not occur in this case. First,  
 456 pollinator and herbivore niche widths decrease (Figure 5). Pollinator and herbivore are specializing

457 on the existing plant phenotype. In this case, we must set a lower limit to niche width (0.2 in Figure  
 458 5). Otherwise, pollinator and herbivore niches always become narrower and mutualistic interactions  
 459 become stronger, which destabilizes the community. During the evolutionary dynamics, plant  
 460 interaction trait decreases and pollinator and herbivore preference traits stick to the plant phenotype  
 461 (Figure 4). However, because plant interaction trait becomes too small, herbivores disappear from  
 462 the community. When herbivores are extinct, plant interaction trait increases, because only the  
 463 pollination pressure remains in the community. Ultimately, it will lead to the destabilization and the  
 464 collapse of the mutualistic community.

465



471

472 *Figure 4: Evolutionary dynamics of the plant interaction trait  $s$ , pollinator preference  $\mu_m$  and*  
 473 *herbivore preference  $\mu_h$  when a branching point theoretically exists. Here, the pollinator and*  
 474 *herbivore niche width are evolving.  $v_p=10^{-6}$ ;  $v_m=10^{-4}$ ;  $v_h=10^{-3}$ ;  $\theta_s=0.01$ ;  $\theta_{\mu_m}=0.1$ ;  $\theta_{\mu_h}=0.1$ ;  $\theta_{\sigma_m}=0.01$ ;*  
 475  *$\theta_{\sigma_h}=0.01$ . Parameter values are the same as in figure 2.*

476

477

478

479

480

481

482

483

484

485

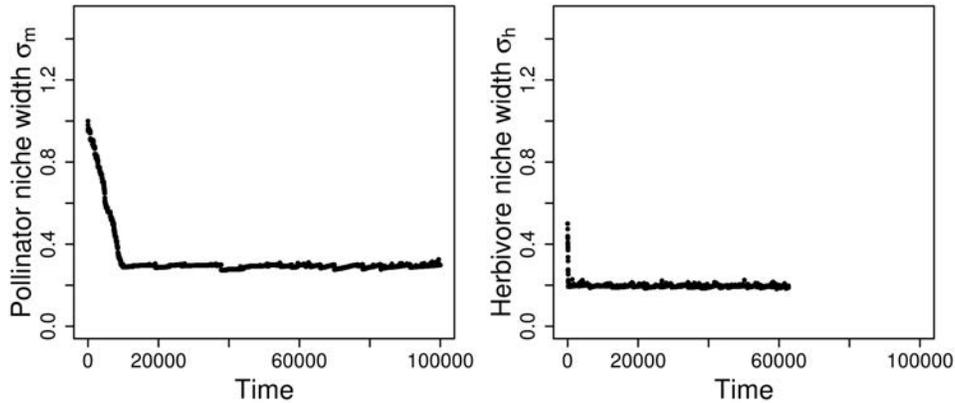
486

487

488

489

490



491 *Figure 5: Evolutionary dynamics of the pollinator and herbivore niche widths when a branching*

492 *point theoretically exists.  $v_p=10^{-6}$ ;  $v_m=10^{-4}$ ;  $v_h=10^{-3}$ ;  $\theta_s=0.01$ ;  $\theta_{\mu_m}=0.1$ ;  $\theta_{\mu_h}=0.1$ ;  $\theta_{\sigma_m}=0.01$ ;  $\theta_{\sigma_h}=0.01$ .*

493 *Parameter values are the same as in figure 2.*

494

495 These simulations are the first results of this project. Hence, we have found conditions for plant and  
496 herbivore diversification, but not for pollinators. Since simulations of evolving communities are  
497 complex and time-consuming, this project is still an ongoing perspective.

498

#### 499 **Discussion and perspectives**

500

501 The first result we find is that evolutionary emergence of complex network is not straightforward.

502 We made simulations with several parameters sets and in most cases, diversification of plants,

503 pollinators, and herbivores does not occur. In some cases, even if diversification of plant is

504 predicted theoretically, the evolution of niches of pollinators and herbivores does not lead to the

505 emergence of different plant phenotypes (see Figure 4). In such cases, evolutionary dynamics do not

506 lead to an increase in community diversity but even to a decrease in complexity, through the

507 evolutionary murder of herbivores by the coevolutionary dynamics of the three species (Dieckmann

508 *et al.*, 1995; Dieckmann and Ferrière, 2004). Hence evolutionary emergence of complex

509 antagonistic-mutualistic communities is not so easy and some particular ecological conditions are  
510 necessary for the diversification of the community.

511 From the fitness gradient of plants (equation 6), we see that some degree of generalization for  
512 pollinators and specialization for herbivores seem to facilitate the diversification process. In this  
513 case, when the plant phenotype comes to the branching point, new plant phenotypes, that are  
514 slightly different from the resident phenotype, benefit from the pollinator because it is a generalist  
515 and also benefit from a drop in herbivory pressure, because herbivores are specialists and interact  
516 weakly with these new phenotypes. Hence, because of these two benefits, diversification of plants is  
517 enhanced. While further simulations are needed, this result is a little at odd with the classical view  
518 of plant-pollinator evolutionary dynamics, that emphasizes the importance of specialization to  
519 explain the diversification of attraction strategies (Stebbins, 1970). The model of Stebbins predicts  
520 that plants will specialize on the most effective pollinators and leads to a high degree of  
521 specialization in plant-pollinator networks. Here, we see that pollinator generalism is needed for  
522 plant diversification and that when pollinators specialize on plants, it entails the occurrence of plant  
523 diversification (Figure 4 and 5). The importance of specialization in plant-pollinator has been  
524 already questioned (Aigner, 2001). However, we do not found evolutionary diversification of  
525 pollinators, because they are generalist, which prevents straightforward links with plant-pollinator  
526 network theory. Finding the conditions for pollinator diversification is the next step in this work.

527 We think that the evolutionary rate of niche width evolution is important for pollinator  
528 diversification. Clearly, some specialization of pollinators is needed for diversification, as it is  
529 found for herbivores here. Generalist pollinators will interact strongly with all the plant phenotypes  
530 existing and will not diversify. But too much pollinator specialization does not lead to plant  
531 diversification. Hence, some balanced evolutionary rate of niche width will facilitates both plant  
532 and pollinator diversifications. An other solution is to consider a competition in pollinator equation  
533 that is trait-dependent (Abrams, 1983). Here we consider density-dependent competition for  
534 pollinators (with parameter  $K_m$ ). This density-dependent competition set for space competition for

535 example. It is possible that pollinators with the same preference trait values will be found in the  
536 same patches (because they are attracted by the same plants). Competition will then be harder  
537 between pollinators with the same preference traits. This additional complexity would also facilitate  
538 the emergence of different pollinator, if several plant phenotypes exist in the community.

539 **References**

- 540 Abrams P., 1983. The theory of limiting similarity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 14,  
541 359–376.
- 542
- 543 Adler L.S., Seifert M.G., Wink M., Morse G.E., 2012. Reliance on pollinators predicts defensive  
544 chemistry across tobacco species. *Ecology Letters* 15, 1140–1148.
- 545
- 546 Aigner P.A., 2001. Optimality modeling and fitness trade-offs: when should plants become  
547 pollinator specialists? *Oikos* 95, 177–184.
- 548
- 549 Albrecht J., Gertrud Berens D., Jaroszewicz B., Selva N., Brandl R., Farwig N., 2014. Correlated  
550 loss of ecosystem services in coupled mutualistic networks. *Nature Communications*, 5, 3810.
- 551
- 552 Almeida-Neto M., Guimarães P.R., Guimarães P.R.J., Loyola R.D., Ulrich W., 2008. A consistent  
553 metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos*,  
554 117, 1227–1239.
- 555
- 556 Bascompte J., 2009. Disentangling the web of life. *Science* 325, 416–419.
- 557
- 558 Bascompte J., Jordano P., Melián C.J., Olesen J.M., 2003. The nested assembly of plant-animal  
559 mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100, 9383–9387.
- 560
- 561 Bascompte J., Jordano P., Olesen J.M., 2006. Asymmetric coevolutionary networks facilitate  
562 biodiversity maintenance. *Science*, 312, 431–433.
- 563
- 564 Bascompte J., Jordano P., 2007. Plant-Animal mutualistic networks: The Architecture of  
565 Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 38, 567–593.
- 566
- 567 Bastolla U., Fortuna M.A., Pascual-García A., Ferrera A., Luque B., Bascompte J., 2009. The  
568 architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity. *Nature* 458,  
569 1018–1021.
- 570
- 571 Briand F., Cohen J.E., 1984. Community food webs have scale-invariant structure. *Nature*, 307,  
572 264–267.
- 573
- 574 Caldarelli G., Higgs P.G., McKane, A.J., 1998. Modelling Coevolution in Multispecies  
575 Communities. *Journal of Theoretical Biology*, 193, 345–358.
- 576
- 577 Cattin M-F., Bersier L-F., Banašek-Richter C., Baltensperger R., Gabriel J-P., 2004. Phylogenetic  
578 constraints and adaptation explain food web structure. *Nature*, 427, 835–839.
- 579
- 580 Christiansen FB. 1991 On conditions for evolutionary stability for a continuously varying character.  
581 *The American Naturalist* 138, 37–50.
- 582
- 583 Cohen J.E., 1977. Food webs and the dimensionality of trophic niche space. *Proceedings of the*  
584 *National Academy of Sciences*, 74, 4533–4536.
- 585
- 586 Cohen J.E., Newman C.M., 1985. A stochastic theory of community food webs I. Models and  
587 aggregated data. *Proceedings of the Royal Society B*, 224, 421–448.
- 588
- 589 Dieckmann U., Marrow P., Law R., 1995. Evolutionary cycling in predator-prey interactions:

590 population dynamics and the red queen. *Journal of Theoretical Biology*, 176, 91–102.

591

592 Dieckmann U., Law R., 1996. The dynamical theory of coevolution: a derivation from stochastic  
593 process. *Journal of Mathematical Biology* 34, 579:612.

594

595 Dieckmann U., Ferrière R., 2004. Adaptive dynamics and evolving biodiversity. - In: Ferrière R.,  
596 Dieckmann U., and Couvet D., (eds), *Evolutionary Conservation Biology*. Cambridge University  
597 Press, pp. 188-224.

598

599 Drossel B., Higgs P.G., McKane A.J., 2001. The influence of predator-prey population dynamics on  
600 the long-term evolution of food web structure. *Journal of Theoretical Biology*, 208, 91–107.

601

602 Dunne J.A., Williams R.J., Martinez N.D., 2002. Network structure and biodiversity loss in food  
603 webs: robustness increases with connectance. *Ecology Letters* 5, 558-567.

604

605 Eshel I., 1983. Evolutionary and continuous stability. *Journal of Theoretical Biology* 103, 99-111.

606

607 Fahimipour A.K., Hein A.M., 2014. The dynamics of assembling food webs. *Ecology Letters*, 17,  
608 606–613.

609

610 Fontaine C., Guimarães P.R., Kéfi S., Loeuille N., Memmot J., van der Putten W.H., van Veen F.J.F.,  
611 Thébault É., 2011. The ecological and evolutionary implications of merging different types of  
612 networks. *Ecology Letters* 14, 1170-1181.

613

614 Georgelin E., Loeuille N., 2014. Dynamics of coupled mutualistic and antagonistic interactions, and  
615 their implications for ecosystem management. *Journal of Theoretical Biology*, 346C, 67–74.

616

617 Guimerà R., Amaral L.A.N., 2005. Functional cartography of complex metabolic networks. *Nature*,  
618 433, 895–900.

619

620 Guimerà R., Stouffer D.B., Seles-Pardo M., Leicht E.A., Newman M.E.J., Amaral, L.A.N., 2010.  
621 Origin of compartmentalization in food webs. *Ecology*, 91, 2941–2951.

622

623 Irwin R.E., Strauss S.Y., Storz S., Emerson A. and Guibert G., 2003. The role of herbivores in the  
624 maintenance of a flower color polymorphism in wild radish. *Ecology* 84, 1733–1743.

625

626 Jordano P., Bascompte J., Olesen J.M., 2003. Invariant properties in coevolutionary networks of  
627 plant-animal interactions. *Ecology Letters*, 6, 69–81.

628

629 Klein A.M., Vaissière B.E., Cane J.H., Steffan-Dewenter I., Cunningham S.A., Kremen C.,  
630 Tschardtke., 2007. Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings*  
631 *of the Royal Society B* 274, 303-313.

632

633 Kondoh M., 2003. Foraging adaptation and the relation between food-web complexity and stability.  
634 *Science* 299, 1388-1391.

635

636 Kondoh M., Kato S., Sakato Y., 2010. Food webs are built up with nested subwebs. *Ecology*, 91,  
637 3123–3130.

638

639 Krause A.E., Frank K.A., Mason D.M., Ulanowicz R.E., Taylor W.W., 2003. Compartments  
640 revealed in food-web structure. *Nature*, 426, 282–285.

641

642 Loeuille N., Loreau M., 2005. Evolutionary emergence of size-structured food webs. *Proceedings of*  
643 *the National Academy of Sciences* 102, 5761-5766.

644

645 Maynard Smith J., 1982. *Evolution and the Theory of Games*. Cambridge University Press,  
646 Cambridge, 234 p.

647

648 May R.M., 1972. Will a large complex system be stable. *Nature* 238, 413-414.

649

650 May R.M., 1976. *Theoretical ecology: principles and applications?* 3rd ed. Oxford, Blackwell  
651 Scientific Publications.

652

653 McCann K.S., 2000. The diversity-stability debate. *Nature* 405, 228-233.

654

655 Melián C.J., Bascompte J., Jordano P., Krivan V., 2009. Diversity in a complex ecological network  
656 with two interaction types. *Oikos*, 118, 122–130.

657

658 Memmott J., Waser N.M., Price M.V., 2004. Tolerance of pollination networks to species  
659 extinctions. *Proceedings of the Royal Society B*, 271, 2605–2611.

660

661 Metz J.A.J., Nisbet R.M., Geritz S.A.H., 1992. How should we define fitness for general ecological  
662 scenarios? *Trends in Ecology and Evolution* 6, 198-202.

663

664 Müller C.B., Adriaanse I.C.T., Belshaw R., Godfray, H.C.J., 1999. The structure of an aphid-  
665 parasitoid community. *Journal of Animal Ecology*, 68, 346–370.

666

667 Nuismer S.L., Jordano P., Bascompte J., 2012. Coevolution and the architecture of mutualistic  
668 networks. *Evolution*, 67 338–354.

669

670 Oksanen L., Fretwell S.D., Arruda, J., Niemela P., 1981. Exploitation ecosystems in gradients of  
671 primary production. *The American Naturalist*, 118, 240–261.

672

673 Otto S.B., Rall B.C., Brose U., 2007. Allometric degree distributions facilitate food-web stability.  
674 *Nature*, 450, 1226–1229.

675

676 Paine R.T., 1966. Food web complexity and species diversity. *The American Naturalist*, 100, 65–75.

677

678 Pimm S.L., 1979. The structure of food webs. *Theoretical Population Biology*, 16, 144–58.

679

680 Pocock M.J., Evans D.M., Memmott J., 2012. The robustness and restoration of a network of  
681 ecological networks. *Science* 335, 973-977.

682

683 Rossberg A.G., Matsuda H., Amemiya T., Itoh K., 2005. An explanatory model for food-web  
684 structure and evolution. *Ecological Complexity*, 2, 312–321.

685

686 Rott A.S., Godfray H.C.J., 2000. The structure of a leafminer-parasitoid community. *Journal of*  
687 *Animal Ecology*, 69, 274–289.

688

689 Stebbins G.L., 1970. Adaptive Radiation of Reproductive Characteristics in Angiosperms, I:  
690 Pollination Mechanisms. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1, 307–326.

691

692 Solé R.V., Montoya J.M., 2001. Complexity and fragility in ecological networks. *Proceedings of the*  
693 *Royal Society B*, 268, 2039–45.

694  
695 Staniczenko P.P.A., Kopp J.C., Allesina S., 2013. The ghost of nestedness in ecological networks.  
696 Nature Communications, 4, 1391.  
697  
698 Stouffer D.B., Bascompte J., 2010. Understanding food-web persistence from local to global scales.  
699 Ecology Letters, 13, 154–161.  
700  
701 Strauss S.Y., 1997. Floral characters link herbivores, pollinators and plant fitness. Ecology 78,  
702 1640-1645.  
703  
704 Strauss S.Y., Rudgers J.A., Lau J.A., Irwin R.E., 2002. Direct and ecological costs of resistance to  
705 herbivory. Trends in Ecology and Evolution 17, 278-285.  
706  
707 Strauss S.Y., Irwin R.E., 2004. Ecological and evolutionary consequences of multispecies plant-  
708 animal interactions. Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics 35, 435-466.  
709  
710 Thébault É., Fontaine C., 2010. Stability of ecological communities and the architecture of  
711 mutualistic and trophic networks. Nature 329, 853-856.  
712  
713 Valdovinos F.S., Moisset de Espanés P., Flores J.D., Ramos-Jiliberto R., 2013. Adaptive foraging  
714 allows the maintenance of biodiversity of pollination networks. Oikos, 6, 907–917.  
715  
716 Van Veen F.J.F., Morris R.J., Godfray H.C.J., 2006. Apparent competition, quantitative food webs,  
717 and the structure of phytophagous insect communities. Annual Review of Entomology, 51, 187–  
718 208.  
719  
720 Van Veen F.J.F., Müller C.B., Pell J.K., Godfray H.C.J., 2008. Food web structure of three guilds of  
721 natural enemies: predators, parasitoids and pathogens of aphids. The Journal of Animal Ecology, 77,  
722 191–200.  
723  
724 Williams R.J., Martinez N.D., 2000. Simple rules yield complex food webs. Nature, 404, 180–183.  
725  
726 Zhang F., Hui C., Terblanche J.S., 2011. An interaction switch predicts the nested architecture of  
727 mutualistic networks. Ecology Letters 14, 797-803.

## Chapitre 7

## Conclusion générale

## 7.1 Interactions antagonistes et mutualistes, des influences réciproques

La problématique de ce travail de thèse est de comprendre comment la relation entre interactions antagonistes et mutualistes modifie le fonctionnement des communautés écologiques et dans quelles conditions il est nécessaire de prendre en compte la diversité des interactions. Les différents chapitres de cette thèse ont permis de mettre en évidence l'impact de cette relation réciproque pour la dynamique éco-évolutive des communautés, au travers de différents mécanismes. Nous allons discuter de ces différents aspects dans les paragraphes suivants.

### 7.1.1 Effets indirects asymétriques et dynamique écologique des communautés

L'effet indirect entre interactions antagonistes et mutualistes a été décrit de manière théorique par Holland *et al.* (2013). Ces auteurs ont pointé la particularité de cette interaction indirecte qui présente une asymétrie de signe (+; -) (voir box 2). Les résultats de leur modèle montrent une influence positive de la prise en compte du mutualisme sur la coexistence des différentes espèces au sein des communautés.

Les résultats de cette thèse ont confirmé l'importance de cette interaction indirecte asymétrique pour la dynamique écologique des communautés, au travers d'effets densité-dépendants. Nous avons pu montrer, au cours du chapitre 2, comment ces effets densité-dépendants affectent la réponse des systèmes écologiques à des perturbations extrinsèques. La présence du mutualisme permet un maintien de l'antagoniste sur une gamme de perturbation plus large que lorsque le mutualiste est absent, au travers d'un effet indirect positif. Ainsi, grâce au modèle étudié au cours du chapitre 2, nous montrons, dans la première figure, qu'une intensité de perturbation plus forte (e.g. une quantité plus importante d'insecticides) est nécessaire pour amener l'herbivore à son extinction quand le pollinisateur est présent.

Les résultats du modèle de Jang (2002), représentant une communauté ayant une composition similaire, montrent le même type d'effet bénéfique. La présence d'un pollinisateur dit « efficace » (i.e. ayant un taux d'interaction fort avec la plante) augmente les conditions de persistance du module et en particulier celles de l'herbivore. De la même façon, le travail de Holland *et al.* (2013) met en évidence que l'augmentation de la densité de pollinisateurs entraîne aussi une augmentation de la densité de « voleurs de nectar » pouvant s'apparenter à des herbivores. Bien que ces modèles soient basés sur des hypothèses différentes telles que l'utilisation d'une réponse fonctionnelle de type Beddington-DeAngelis (Holland *et al.*, 2013) ou la prise en compte d'un mutualisme obligatoire pour la plante (Jang, 2002), ces différents résultats montrent comment l'effet bénéfique indirect du mutualisme favorise le maintien de la communauté. Nos résultats soulignent l'importance de ce mécanisme dans un contexte de changements globaux et d'augmentation des perturbations pour les communautés naturelles.

Il est difficile de faire le lien direct entre ces résultats théoriques et les résultats empiriques existant sur le maintien des communautés face à une perturbation. En effet, par définition, les systèmes écologiques empiriques sont complexes et contiennent toujours les différents types d'interactions simultanément et il est difficile de comparer la dynamique de communautés avec et sans mutualistes. Cependant, dans une étude récente, Albrecht *et al.* (2014), en s'intéressant à un réseau empirique comprenant deux types d'interactions mutualistes différentes (i.e. des pollinisateurs et des disperseurs de graines), montrent un effet bénéfique réciproque de chaque sous-réseau mutualiste. En étudiant le rôle d'une perturbation particulière, la fragmentation des habitats, les auteurs montrent que la perte de certaines espèces au sein d'un sous-réseau (e.g. perte de pollinisateurs) engendre des effets négatifs sur l'autre (e.g. sur les disperseurs de graines), au travers d'une diminution de la densité des plantes partagées (Albrecht *et al.*, 2014). Bien que ce résultat ne concerne que des interactions mutualistes, il peut être mis en relation avec notre résultat théorique. Quand des effets densité-dépendants écologiques sont pris en compte, la perturbation d'un compartiment mutualiste d'une communauté se répercute de manière négative au sein du réseau.

Nous verrons dans les paragraphes suivants comment, en plus de la coexistence, la stabilité de ce type de module peut être modifiée.

L'étude faite au sein du chapitre 2 montre que la considération des deux types d'interactions peut inverser les effets écologiques des perturbations. Ainsi, grâce à la présence de mutualistes, la densité d'antagonistes peut augmenter avec une perturbation de plus en plus forte. Ceci est possible lorsque le mutualiste est peu sensible à la perturbation. Son taux de croissance diminue donc faiblement avec cette perturbation. Dans ce cas, une perturbation plus forte a pour principal effet de diminuer la densité de l'antagoniste dans un premier temps. En conséquence la densité de plantes augmente et celle du pollinisateur aussi. Cette augmentation des densités du couple mutualiste peut, au final, amener à l'augmentation de la densité de l'antagoniste. Nous mettons en évidence donc un effet « hydre » (i.e. une mortalité plus forte engendre une augmentation de la densité de la population). Ce type de phénomène a été largement étudié, dans un contexte purement antagoniste (Abrams & Matsuda, 2005; Abrams, 2009), en impliquant des dynamiques complexes (dynamiques cycliques, dynamiques évolutives). Ici, nous montrons que la prise en compte du couplage antagoniste-mutualiste au sein de modèles relativement simples permet la mise en place de ce phénomène.

Ce résultat apporte une vision relativement optimiste vis-à-vis de l'impact des changements globaux pour les communautés naturelles. Une augmentation des perturbations conduit à des populations plus importantes des différentes espèces. Cependant, une condition nécessaire est que les organismes mutualistes soient moins sensibles aux perturbations que les organismes antagonistes. Il est difficile de dire de manière claire si cette condition est fréquemment vérifiée. En effet, la notion d'organismes mutualistes et antagonistes englobe une diversité d'espèces large. Au sein des herbivores par exemple, cela peut aller de populations de pucerons à des populations d'éléphants, se trouvant donc dans des milieux totalement différents et n'étant pas confrontés aux mêmes types de perturbations. Dans cer-

tains cas précis, il est possible de se faire une idée de la prédominance de cet effet « hydre ». Au sein des milieux agricoles, l'effondrement des populations de pollinisateurs est un phénomène bien connu, le rôle néfaste des insecticides étant souvent mis en avant (Potts *et al.*, 2010; González-Varo *et al.*, 2013). Par contre, l'existence de populations importantes de ravageurs de cultures est un problème pour la productivité des milieux agricoles (REX Consortium, 2013). Il semble donc que la sensibilité des pollinisateurs soit supérieure à celle des herbivores, empêchant ainsi l'existence de cet effet « hydre ». Dans ce cas, nos résultats prédisent une perte de ces pollinisateurs et une déstabilisation des communautés.

Nos résultats montrent que cette interaction indirecte n'influence pas seulement la dynamique des communautés qui se trouvent à un état coexistant et stable. En effet, le chapitre 5 montre que, au cours de l'assemblage écologique des communautés, des effets prioritaires opposés existent selon que ce soit un mutualiste ou un antagoniste qui envahit le premier la communauté de plantes. Ainsi, l'invasion d'un mutualiste favorisera l'invasion subséquente d'antagonistes, tandis que l'invasion d'un antagoniste empêchera celle d'un mutualiste. Ce mécanisme favorise un certain degré de contingence dans l'assemblage des communautés (Fukami, 2010), lorsque les différents types d'interactions sont considérés. Selon le premier organisme qui envahit, l'état final de la communauté est totalement différent. Cette thèse n'étant pas focalisée sur la thématique de l'assemblage des communautés, mais sur la dynamique de systèmes coexistants, ce résultat n'a pas été exploré de manière plus importante. Cependant, il semble nécessaire d'intégrer les interactions mutualistes à ces notions d'assemblages de communautés, qui sont aujourd'hui développées dans un contexte antagoniste (Morton & Law, 1997; Fukami, 2010; Morin, 2011).

Enfin, les différents modèles étudiés au cours de cette thèse montrent que si l'effet indirect (+; -) est important d'un point de vue de la propagation des effets densité-dépendants, il l'est aussi pour la stabilité dynamique des communautés. L'existence de dynamiques cy-

cliques au sein des communautés antagonistes est le sujet de nombreuses études en écologie des populations. Différents travaux se sont intéressés à ces cycles en cherchant à comprendre les facteurs qui favorisent leur apparition ou au contraire permettent de stabiliser les interactions de prédation (Elton & Nicholson, 1942; Rosenzweig & MacArthur, 1963; Rosenzweig, 1971; May, 1972; Arditi & Ginzburg, 1989; Hastings & Powell, 1991; Abrams, 1992; Abrams & Matsuda, 1997; Stenseth *et al.*, 1997; Abrams, 2000; Fussmann *et al.*, 2000; Yoshida *et al.*, 2003; Mougi & Iwasa, 2010; Rip & McCann, 2011; Bell *et al.*, 2012). Nous pouvons nous attendre à ce que l'addition d'une interaction mutualiste à un système prédateur-proie augmente encore cette instabilité, et ce pour deux raisons. Tout d'abord, l'augmentation de la productivité favorise la déstabilisation des interactions antagonistes (Rosenzweig & MacArthur, 1963; Rosenzweig, 1971; Rip & McCann, 2011). Cette idée est à la base du paradoxe de l'enrichissement, où une augmentation de la capacité de charge des proies (dans notre cas des plantes) est à l'origine de dynamiques cycliques. L'ajout de mutualistes de la plante peut créer un enrichissement de la densité de plantes, ce mutualisme augmentant leur taux de croissance. D'autre part, en raison de l'existence de rétroactions positives, les interactions mutualistes présentent aussi un fort degré d'instabilité. Cette notion a été développée par May au travers du concept d'« orgie de mutualisme » (May, 1976, 1982). Cette observation a amené la construction de différents modèles théoriques, cherchant à comprendre quels facteurs peuvent limiter la croissance infinie de deux populations de mutualistes en interaction (Dean, 1983; Wolin & Lawlor, 1984; Wright, 1989). Selon ces deux mécanismes, nous pouvons donc *a priori* prédire un effet déstabilisant du mutualisme. Cependant, dans le chapitre 2, nous montrons que la présence d'un mutualiste de la proie (i.e. la plante) peut permettre de stabiliser les dynamiques des densités de cette proie et de son prédateur (i.e. l'herbivore). Bien que le mécanisme exact derrière cet effet stabilisant reste quelque peu obscur, nous avons montré que l'existence de cet effet stabilisant est fortement dépendant de la forme relative des réponses fonctionnelles des pollinisateurs et herbivores. Plus la réponse fonctionnelle du pollinisateur sature rapidement, plus cet effet stabilisant est probable. De plus,

les différents chapitres montrent que cet effet stabilisant est fortement dépendant du type de réponse fonctionnelle présenté par le pollinisateur. Au sein du chapitre 5, des réponses fonctionnelles de type I sont considérées. Le système plante-herbivore étant toujours stable, l'ajout du pollinisateur peut, dans ce cas, déstabiliser la dynamique de la communauté. Au contraire, quand des réponses fonctionnelles de type II sont considérées, nous montrons que la présence de l'herbivore augmente la stabilité locale de la communauté (voir le critère de Routh-Hurwitz dans l'annexe du chapitre 5). La présence de l'herbivore dans ce cas empêche la croissance infinie des populations de plantes et de pollinisateurs par un effet négatif sur le taux de croissance de la plante. En conclusion, sur ces questions de stabilité, nous montrons donc que le type de réponses fonctionnelles et la forme de ces réponses présentées par le pollinisateur et l'herbivore sont primordiales pour la stabilité du module. Lorsque ces réponses fonctionnelles sont de type I, les interactions mutualistes sont fréquemment instables (May, 1976, 1982). La prise en compte d'un herbivore peut, quand cet herbivore est efficace (i.e. pour une efficacité de conversion et un taux d'attaque forts), stabiliser les relations mutualistes. Lorsque des réponses fonctionnelles de type II sont considérées, les interactions mutualistes sont stables (Wright, 1989), alors que les interactions antagonistes peuvent être instables, en particulier dans des milieux productifs (Rosenzweig, 1971; Rip & McCann, 2011). Dans ce cas, la prise en compte d'une interaction mutualiste peut stabiliser les relations antagonistes, lorsque cette interaction mutualiste sature rapidement.

Encore une fois, il est difficile de faire une prédiction générale sur ces questions de stabilité, tant les organismes impliqués, et donc les réponses fonctionnelles associées, sont variés. Si le milieu agricole est considéré, il semble justifié de dire que la visite des plantes par les pollinisateurs et les herbivores nécessite un certain temps de manipulation. De plus, certaines plantes étant en densité importante en milieu agricole (i.e. les plantes cultivées), il est probable que la vitesse de saturation des organismes se nourrissant sur ces plantes nécessite d'être prise en compte. Le modèle prenant en compte des réponses fonctionnelles de type II, et impliquant donc un effet stabilisateur des pollinisateurs, est, à mon avis, le plus adapté

pour réfléchir à des questions de stabilité en milieu agricole. Nos résultats mettent donc en avant l'existence possible d'un deuxième service dû aux pollinisateurs en milieu agricole, qui s'ajoute au service de pollinisation (Klein *et al.*, 2007; Potts *et al.*, 2010) : un service de stabilisation.

Ces notion de dynamique cyclique est importante dans une optique de conservation des populations. En effet, les populations présentant des dynamiques cycliques ont des densités pouvant s'approcher de zéro et peuvent donc être plus sensibles à la stochasticité démographique. Comprendre ce qui stabilise ou non les interactions mutualistes et antagonistes est donc primordial pour le maintien de la biodiversité. D'autre part, ces questions de stabilité sont aussi primordiales vis-à-vis des services écosystémiques. Si le service de pollinisation est considéré, il est évidemment primordial que ce service existe, mais il est aussi important qu'il soit stable et prédictible au cours des années, en particulier pour les plantes cultivées. Le même type de raisonnement peut être fait pour la productivité des plantes cultivées.

### **7.1.2 Antagonisme, mutualisme et évolution des communautés**

Une partie des résultats développés dans cette thèse permet donc de comprendre comment le couplage entre interactions antagonistes et mutualistes affecte la dynamique écologique des systèmes naturels. Les différents projets de ce travail de thèse mettent aussi en évidence sous quelles conditions et comment ce couplage peut modifier la dynamique évolutive des communautés.

Dans un premier temps, au cours du chapitre 3, nous nous sommes intéressés à la dynamique adaptative de traits qui ne sont pas directement impliqués dans les interactions antagonistes ou mutualistes (i.e. des traits de réponses à des perturbations extérieures). Cependant, ces traits affectant le taux de croissance des organismes, leur modification évolutive se répercute à l'échelle de la communauté au travers des effets densité-dépendants décrits précédemment.

Nos résultats montrent que l'évolution de ce type de traits a des conséquences opposées pour la structure de la communauté, selon que ce soit l'antagoniste ou le mutualiste qui évolue. Dans notre modèle, si le trait du pollinisateur est fixé et que seule la sensibilité de l'herbivore évolue, alors la dynamique évolutive a un effet négatif sur la communauté. Tout d'abord, la densité de la plante diminue ainsi que celle du pollinisateur. Dans la majorité des cas, cela se traduit par une diminution de la densité d'herbivores, ce qui correspond à un phénomène de détérioration évolutive (Matsuda & Abrams, 1994; Dieckmann & Ferrière, 2004). Cette diminution des densités peut amener le pollinisateur à son extinction, ce qui correspond alors à un phénomène de meurtre évolutif (Dieckmann *et al.*, 1995). La disparition du pollinisateur entraîne la perte de l'effet stabilisateur décrit dans le chapitre 2, les densités de plantes et d'herbivores présentant fréquemment des densités cycliques. Au contraire, lorsque le pollinisateur est le seul à évoluer, la dynamique évolutive a un effet positif sur la communauté. L'évolution de la sensibilité du pollinisateur entraîne toujours une augmentation de la densité de plantes et indirectement de celle de l'herbivore. Si l'herbivore ne peut se maintenir dans la communauté, sur le court terme (e.g. parce que la mortalité due aux insecticides est trop forte), l'évolution du pollinisateur, par une augmentation de la densité de plantes, facilite l'invasion de l'herbivore dans la communauté, un phénomène que nous avons appelé facilitation évolutive.

La littérature présente des résultats contrastés concernant l'effet écologique des dynamiques évolutives. Dans certains cas, la prise en compte de la dynamique évolutive peut inverser les effets, à court terme, de la dynamique écologique. Ainsi, d'un point de vue écologique, les organismes mutualistes ont un effet bénéfique, à court terme, sur le taux de croissance des organismes avec lesquels ils sont en interactions. C'est la définition même du mutualisme.

Cet effet positif du mutualisme peut être retrouvé lorsque l'on s'intéresse à la dynamique évolutive, et donc aux effets à long terme de mutualistes au sein de modules simples (c'est le cas de nos résultats) ou au sein de réseaux plus complexes (Zhang *et al.*, 2011). Zhang *et al.*

(2011), en considérant de l'« adaptive foraging » au sein de réseaux mutualistes, montrent que la dynamique adaptative augmente le degré d'imbrication de ces réseaux et par la même occasion leur stabilité (Thébault & Fontaine, 2010; Rohr *et al.*, 2014). Cependant, dans certains cas, l'évolution d'organismes mutualistes a des conséquences négatives pour la communauté (Bronstein *et al.*, 2004; Ferrière *et al.*, 2007; Nuismer *et al.*, 2012). Dans un module simple comprenant quatre espèces impliquées dans des interactions mutualistes, Bronstein *et al.* (2004) montrent que suite à la réduction de la densité d'une espèce (e.g. par une perturbation), des dynamiques d'« adaptive foraging » peuvent amener à des extinctions de certaines espèces. De même, dans un modèle étudiant l'évolution de l'investissement dans l'interaction mutualisme (e.g. la fourniture de récompenses), Ferrière *et al.* (2002) montrent que la dynamique adaptative peut amener le couple mutualiste vers des zones où la coexistence n'est pas possible. Peu de modèles ont étudié l'effet de l'évolution des traits d'un mutualiste sur la dynamique écologique des communautés et il est assez difficile, à l'heure actuelle, de tirer des conclusions générales sur les conditions à l'origine d'un effet négatif ou positif de ces dynamiques évolutives.

L'effet à court terme des interactions de prédation est plus complexe. Si la proie a un effet positif, direct sur le taux de croissance du prédateur, ce prédateur a un effet négatif sur celui de la proie. Cependant, la présence d'un prédateur peut favoriser la coexistence entre différentes proies (Paine, 1966; Holt, 1977; Leibold, 1996), ce qui a un effet bénéfique pour la diversité de la communauté. Lorsque des dynamiques évolutives sont prises en compte, nos résultats montrent que l'évolution du prédateur (i.e. l'herbivore dans le chapitre 3) a un effet négatif sur sa proie (i.e. la plante). Au contraire, au sein du chapitre 5, nous montrons que l'évolution de la plante peut avoir un effet positif ou négatif sur la densité de l'herbivore. Le signe de cet effet dépend grandement de la dynamique évolutive (plus d'attractivité ou plus de défense) et de l'effet indirect dû au pollinisateur. Le fait que l'évolution puissent inverser les effets à court terme des interactions sur les taux de croissance est bien connu dans le cadre des interactions antagonistes (Abrams, 2000). Cependant, nous avons encore

peu d'informations sur les facteurs favorisant un effet positif ou non. Ici, nous montrons l'importance de l'effet indirect associé à la présence de mutualistes.

Ainsi, nos résultats, associés à ceux existant dans la littérature, montrent que la prise en compte de la dynamique évolutive des organismes peut modifier l'effet de ces organismes sur le maintien de la communauté, en terme de densité et de coexistence des espèces. L'évolution d'une espèce mutualiste peut avoir un effet néfaste sur la diversité de la communauté (Bronstein *et al.*, 2004), tandis que l'évolution d'une espèce antagoniste peut entraîner une augmentation de la densité des espèces en interactions (Abrams, 2009). Trop peu de modèles existent sur la dynamique éco-évolutive des interactions mutualistes et antagonistes et il est difficile de savoir sous quelles conditions les effets de la dynamique évolutive sur le maintien de la communauté peuvent s'opposer à ceux de la dynamique écologique. Cependant, nous notons que les modèles décrits précédemment et présentant une opposition d'effets s'intéressent à la dynamique évolutive de traits directement impliqués dans les interactions.

Dans un deuxième temps, nous avons pu montrer que ces effets isolés (évolution de l'antagoniste ou évolution du mutualiste) ne suffisent pas à prédire la dynamique de la communauté globale quand l'évolution simultanée des organismes est considérée. En effet, quand les traits des mutualistes et des antagonistes coévoluent, le rôle des taux de mutations relatifs devient primordial. Dans certains cas, l'évolution plus rapide de l'antagoniste peut amener à l'extinction du mutualiste, bien qu'un équilibre éco-évolutif coexistant soit prédit théoriquement. De la même façon, au travers d'effets densité-dépendants (l'évolution de l'antagoniste diminue la densité du mutualiste et donc son potentiel évolutif), le mutualiste peut être maladapté, en raison d'une évolution plus rapide de l'antagoniste. Différents facteurs peuvent expliquer que certains organismes ont un potentiel évolutif plus important que d'autres. Tout d'abord la taille des populations affecte forcément ce potentiel évolutif. Les populations de grandes tailles présentent une variabilité génétique plus importante, ce qui facilite la réponse évolutive de ces dernières à une perturbation extérieure (Frankham, 1996; Leimu *et al.*, 2006)

Plus une population comporte d'individus, plus le nombre de mutants apparaissant à chaque génération est important (Fisher, 1930; Dawkins & Krebs, 1979). De la même façon, le temps de génération des organismes est aussi à prendre en compte. Un organisme ayant un temps de génération plus court produira plus de mutants au cours du même intervalle de temps, qu'une population ayant un temps de génération important. Enfin, certains mécanismes d'ordre génétique peuvent faciliter ou limiter ces réponses évolutives, tels que des effets pléiotropiques ou des corrélations entre gènes. Ces différentes caractéristiques peuvent donc être utilisées pour prédire la dynamique évolutive des communautés prenant en compte différents types d'interactions, même si certaines sont plus faciles à mesurer que d'autres (la taille de population par exemple). Si nous nous replaçons dans un cadre agricole, les ravageurs de cultures présentent par définition des densités importantes et possèdent donc un potentiel évolutif fort (Dent, 1995). Au contraire, les pollinisateurs des plantes cultivées sont souvent des espèces sociales présentant des taux de génération relativement long, ou des espèces solitaires présentant des densités plus faibles que celles des ravageurs (Potts *et al.*, 2010). Ainsi, il est possible de prédire que les ravageurs de cultures présentent un potentiel évolutif plus important face à des perturbations telle que l'utilisation d'insecticides. En effet, la mise en place de résistances aux insecticides est très bien connue chez les ravageurs de cultures (Mallet, 1989; Georghiou, 1986; REX Consortium, 2013), tandis que nous avons très peu d'informations sur l'existence de résistance chez les pollinisateurs (Cresswell *et al.*, 2012). Dans ce cas, nos résultats prédisent que l'utilisation des insecticides a des conséquences délétères pour les communautés agricoles sur le long terme. L'évolution plus rapide des ravageurs peut amener au phénomène d'evolutionary murder observé dans cette thèse, et ensuite, à une déstabilisation des communautés.

Enfin, les résultats des différents chapitres ont montré que la dynamique évolutive des organismes peut modifier l'existence de dynamiques cycliques au sein des communautés. Que ce soit l'antagoniste qui évolue, ou le mutualiste, l'évolution peut amener à l'apparition

de dynamiques cycliques (évolution déstabilisante) ou au contraire à la disparition des ces cycles (évolution stabilisante). Que ce soit au sein du chapitre 3 ou du chapitre 5, nous pouvons voir que l'évolution de traits du mutualiste est déstabilisante lorsqu'elle entraîne une augmentation de la force de l'interaction mutualiste. Ainsi, dans le chapitre 3, l'évolution du trait de sensibilité du pollinisateur est déstabilisante lorsque la dynamique évolutive amène une mortalité plus forte du pollinisateur mais aussi une efficacité de conversion plus forte. L'augmentation de cette efficacité est souvent déstabilisante dans les systèmes mutualistes (May, 1976). Dans ce modèle, de plus, l'augmentation de l'efficacité du mutualisme peut s'apparenter à un enrichissement du milieu, au travers de l'augmentation de la densité de la plante (Rosenzweig, 1971). Dans le chapitre 5, l'évolution du trait d'interaction de la plante est toujours déstabilisant lorsque ce trait augmente fortement vers des valeurs fortes, ce qui entraîne une interaction mutualiste de plus en plus forte.

Dans le cas de l'évolution de l'antagonisme, Rip et McCann (2011) ont mis en évidence le rôle des différents traits des organismes ou des caractéristiques de l'environnement dans la stabilité des relations prédateur-proie. Ainsi, l'augmentation de certains facteurs tels que la productivité du milieu, le taux d'attaque du prédateur ou l'efficacité du prédateur est déstabilisante tandis que l'augmentation d'autres facteurs, en particulier le taux de mortalité du prédateur, est stabilisante. Dans le chapitre 3, en particulier en annexe, nous avons pu montrer que l'effet stabilisant ou déstabilisant de la dynamique évolutive de l'antagoniste, en favorisant l'un ou l'autre de ces paramètres et selon la forme du compromis, est prédictible. Lorsque la dynamique adaptative et la forme du compromis entre sensibilité et efficacité de conversion est en faveur d'une augmentation plus rapide de cette efficacité de conversion, alors l'évolution peut être déstabilisante. Au contraire, lorsque c'est le taux de mortalité qui augmente plus rapidement, alors cette évolution peut être stabilisante. Loeuille (2010b) a étudié l'influence de l'évolution des traits d'interactions sur la stabilité locale de communautés comprenant différents types d'interactions. Ce modèle montre que l'évolution a principalement un effet stabilisant, quand la diversité des communautés est faible. Au

contraire quand la diversité est forte, l'évolution des traits d'interactions est fréquemment déstabilisante. Mais ce modèle montre aussi que l'évolution est plus stabilisante lorsqu'elle concerne des interactions de faible intensité, ce qui semble se retrouver dans nos résultats. En effet, nous trouvons que l'évolution vers des interactions fortes est souvent déstabilisante, ce qui conforte l'idée que les interactions de faible intensité sont stabilisantes à la fois écologiquement et évolutivement (McCann *et al.*, 1998; Loeuille, 2010b). Enfin le modèle de Loeuille (2010b) montre aussi que l'évolution des interactions antagonistes est plus stabilisante que celle des interactions mutualistes, un phénomène que nous n'avons pas quantifié dans nos modèles. L'effet stabilisant de l'évolution des organismes a principalement été étudié dans un contexte de relations prédateurs-proies (Loeuille, 2010b). Différents modèles ont été construits afin d'étudier cette relation, montrant que l'évolution du prédateur ou de la proie peut être stabilisante ou déstabilisante (Abrams, 2000; Fussmann *et al.*, 2007). En particulier, Abrams et Matsuda (1997) ont montré que l'évolution de la vulnérabilité des proies dans un système prédateur-proie peut être déstabilisante. Ce résultat confirme l'importance des changements dans les forces d'interactions dus à l'évolution pour la stabilité des communautés. Peu d'études expérimentales et empiriques se sont intéressées à cette question, principalement parce que la prise en compte de dynamiques cycliques et de dynamiques évolutives est complexe (Fussmann *et al.*, 2007). Cependant, différentes études empiriques ont mis en évidence l'existence d'une asymétrie dans la distribution des forces d'interactions au sein de communautés. Il est fréquemment trouvé que, au sein d'une communauté, la majorité des interactions sont de faible intensité alors que quelques interactions sont de forte intensité (Paine, 1992; Goldwasser & Roughgarden, 1993). Bien qu'il soit difficile de faire directement le lien avec les notions d'évolution stabilisante des interactions faibles discutées ici, ces observations ne vont pas à l'encontre de nos résultats. L'idée que l'évolution des proies au sein d'un système prédateur-proie peut être déstabilisante a aussi été mise en évidence expérimentalement (Yoshida *et al.*, 2003). Yoshida *et al.* (2003) ont montré que, au sein de microcosmes, l'évolution de la défense de *Chlorella vulgaris* contre *Brachyonus calciflorus*

favorise l'apparition de dynamiques cycliques. Ainsi, nous avons encore peu d'informations sur l'effet stabilisant ou non de l'évolution sur les communautés naturelles. Cependant, il semble que la façon dont l'évolution modifie les forces d'interactions est importante à considérer, ces forces d'interactions étant impliquées dans la stabilité des communautés naturelles (May, 1976; McCann *et al.*, 1998; Hiltunen *et al.*, 2014).

Dans la deuxième partie de la thèse, nous nous sommes focalisés sur l'étude de traits qui sont directement impliqués dans les interactions antagonistes et mutualistes. Bien entendu, la modification évolutive de ces traits génère aussi les effets densité-dépendants décrits dans les lignes précédentes. Cependant, ces traits contrôlant directement la force des différentes interactions, leur étude apporte un éclairage supplémentaire sur le couplage entre interactions antagonistes et mutualistes.

Tout d'abord, les résultats du chapitre 5 montrent l'importance des paramètres abiotiques pour l'évolution de traits impliqués simultanément dans des interactions antagonistes et mutualistes. Ces paramètres abiotiques modifiant la densité des espèces au sein des communautés, ils modifient les pressions de sélection opposées dues aux compartiments antagonistes et mutualistes. En particulier, nous avons pu montrer que l'augmentation de la productivité du milieu favorise la mise en place de défenses chez la plante. Ce phénomène est maintenant bien décrit dans la littérature (Hochberg & van Baalen, 1998; Hochberg *et al.*, 2000; Thrall *et al.*, 2007; Loeuille & Leibold, 2008). Dans un contexte d'enrichissement en nutriments des communautés (Kaiser, 2001; Tilman *et al.*, 2001), ce résultat, qui semble être robuste, doit être considéré, dans un but de gestion ou de conservation des communautés écologiques.

D'autre part, nous avons pu montrer que les interactions antagonistes et les interactions mutualistes exerçant des pressions opposées sur certains traits, le couplage entre ces deux types d'interactions peut être à l'origine de sélection disruptive et de diversification, des plantes dans notre cas. Comme il a été discuté en introduction, un ensemble de traits d'attraction et de défense chez les plantes est impliqué simultanément dans les interactions

antagonistes avec des herbivores et les interactions mutualistes avec des pollinisateurs (taille et couleur de corolle, quantité de nectar produit, émission de métabolites secondaires de défense) (Strauss & Irwin, 2004). Certains de ces traits sont connus pour être à l'origine du maintien de polymorphisme chez des populations naturelles (Irwin *et al.*, 2003). Nos résultats théoriques confirment ces observations empiriques et montrent sous quelles conditions cette diversification est possible. Ainsi, le compromis entre pollinisation et herbivorie doit être concave. C'est-à-dire que lorsque le trait d'interaction augmente (i.e. une plus forte attraction), le bénéfice associé à la pollinisation augmente plus vite que celui associé à l'herbivorie. De même, nous avons pu montrer qu'un certain niveau de productivité est nécessaire pour l'existence de conditions de branchements. Ainsi, nous montrons qu'il est nécessaire que les pressions de sélections dues à la pollinisation et à l'herbivore s'équilibrent : le compromis est en faveur d'une pollinisation plus forte tandis qu'une productivité forte induit une augmentation directe de la densité d'herbivores et seulement une augmentation indirecte de la densité de pollinisateurs. Ce résultat est en accord avec la notion de sélection disruptive, qui nécessite deux pressions de sélections égales et opposées (Rueffler *et al.*, 2006). Suite à cette diversification nous observons donc une complexification de la communauté. Dans ce cas, deux phénotypes existent, l'un étant attractif et ayant des interactions fortes avec le pollinisateur et l'herbivore et l'autre étant défensif et présentant des interactions faibles. Les conséquences de cette diversification pour la structure et la stabilité des communautés restent une perspective importante de ce travail de thèse.

Au travers des différents chapitres, nos résultats montrent comment le couplage entre interactions antagonistes et mutualistes modifie la dynamique des communautés. En effet, la prise en compte simultanée des deux types d'interactions génère des effets densité-dépendants et trait-dépendants affectant la dynamique écologique mais aussi évolutive des communautés. Dans les parties suivantes, nous allons dans un premier temps discuter des conséquences de ce couplage dans un contexte agricole, puis nous discuterons des perspectives futures, associées

à ce travail.

## 7.2 Pollinisation et herbivorie en milieu agricole

Les modèles utilisés au cours de cette thèse sont simples et ne prennent évidemment pas en compte toute la complexité des milieux naturels. Au contraire, l'approche utilisée est une approche de simplification importante des systèmes étudiés, dans un but analytique afin de comprendre les mécanismes ayant lieu au sein des communautés antagonistes-mutualistes. Pourtant, en milieu agricole, le couplage entre interactions antagonistes et mutualistes est particulièrement important (Fontaine *et al.*, 2011). Les communautés plante-pollinisateur-herbivore combinent les deux types d'interactions discutés dans cette thèse et sont à l'origine de processus particulièrement importants pour la gestion des systèmes agricoles. Les interactions de pollinisation sont à la base du service de pollinisation et sont nécessaires à la durabilité de nombreuses cultures (Klein *et al.*, 2007). D'autre part, les herbivores peuvent être des ravageurs des cultures et comprendre leur dynamique est important dans un but de productivité et de durabilité de ces cultures. De plus, une étude récente a montré que le service de pollinisation et la lutte contre les ravageurs agissent de manière synergétique (Lundin *et al.*, 2013). Le maintien d'un service de pollinisation et un contrôle des ravageurs efficace a des effets non-additifs positifs sur la quantité de graines produites. Ainsi nos résultats peuvent être discutés dans une optique agricole. Les paragraphes précédents ont introduit cette perspective agricole dans la discussion de nombreux résultats, nous allons ici synthétiser cette approche. Tout d'abord, il est nécessaire de discuter les conditions dans lesquelles ces modèles peuvent être appliqués et nous verrons ensuite les conséquences de ces modèles pour la gestion des milieux agricoles.

Comme il a été énoncé en « Introduction générale » les systèmes agricoles sont extrêmement divers à l'échelle du globe, allant d'une agriculture intensive où le contrôle de la

croissance des plantes cultivées est poussé à son paroxysme, à une agriculture se basant sur des systèmes plus proches des communautés naturelles (Malézieux, 2012).

Au sein de systèmes intensifs, la densité de plantes cultivées et les traits de ces plantes sont totalement contrôlés par l'homme. Il est donc difficile d'appliquer les résultats trouvés dans cette thèse directement aux plantes cultivées. Cependant, face aux différents problèmes associés aux milieux agricoles qui ont été discutés en introduction, une proposition faite est de développer une sélection artificielle des plantes cultivées, afin de mettre en place des variétés plus durables et prenant en compte l'échelle de la communauté (Denison *et al.*, 2003; Loeuille *et al.*, 2013). Dans cette optique, nos résultats peuvent permettre, dans une certaine mesure, de guider cette sélection artificielle en montrant comment les interactions mutualistes et antagonistes peuvent affecter la dynamique évolutive des plantes. À titre d'exemple, les résultats présentés dans le chapitre 5 peuvent permettre de sélectionner des variétés suffisamment attractives pour favoriser le service de pollinisation mais ne souffrant pas d'une herbivorie trop forte. D'autre part, les perturbations associées à ces cultures et en particulier celles qui sont étudiées dans cette thèse (i.e. enrichissement en nutriments et utilisation de pesticides), ne se restreignent pas aux parcelles cultivées. La majorité des insecticides utilisés dans les cultures diffusent au travers de l'environnement et se retrouvent dans les milieux dits « semi-naturels » (prairies, bois, haies, bords de champs, milieux aquatiques) (Goulson, 2013). De la même façon, les nutriments ajoutés dans les parcelles cultivées ne s'arrêtent pas au bord des champs, mais diffusent aussi au travers des milieux naturels (Tilman, 1999). Ainsi, les prédictions faites dans cette thèse peuvent être directement appliquées à ces milieux.

Une part non négligeable de l'agriculture mondiale se fait au sein de systèmes beaucoup plus proches des écosystèmes naturels et où la densité des organismes et leurs traits sont moins contrôlés par les agriculteurs (Malézieux, 2012). L'agriculture dite « conventionnelle » ou intensive n'étant pas durable sur le long terme (Tilman, 1999; Tilman *et al.*, 2002), une des possibilités de réponse est le développement de ce type de systèmes plus du-

rables. Ces idées sont à la base des concepts d'agroécologie (Malézieux, 2012). Dans cette perspective, nos différents résultats fournissent donc des pistes de réflexions pour la mise en place de systèmes agricoles qui soient durables et pour le développement de l'agroécologie.

L'utilisation d'insecticides est souvent présentée comme l'une des causes majeures à l'origine du déclin des pollinisateurs (Potts *et al.*, 2010; González-Varo *et al.*, 2013). Différentes études ont mis en évidence le rôle néfaste des insecticides pour les pollinisateurs à l'échelle individuelle (Kearns *et al.*, 1998; Desneux *et al.*, 2007; Henry *et al.*, 2012; Gill *et al.*, 2012), pouvant se répercuter à l'échelle de la colonie, dans le cas des pollinisateurs sociaux tels que les abeilles domestiques ou les bourdons (Gill *et al.*, 2012; Whitehorn *et al.*, 2012; Bryden *et al.*, 2013). Cependant, ces études se sont focalisées sur des dynamiques écologique et nous avons peu d'informations sur la réponse évolutive des populations de pollinisateurs à l'utilisation d'insecticides. Au sein du chapitre 3, nous mettons en évidence un mécanisme évolutif pouvant expliquer le déclin des pollinisateurs. Si la réponse évolutive des pollinisateurs est limitée par rapport à celle des herbivores, nos résultats montrent des phénomènes de « meurtres évolutifs » de ces pollinisateurs par les herbivores. En effet, l'évolution plus rapide des herbivores entraîne une diminution de la densité de plantes et indirectement de celle des pollinisateurs. Cette évolution rapide des herbivores est fréquemment mise en évidence (Mallet, 1989; Gould, 1991). Ainsi, ce phénomène pourrait s'ajouter à l'impact direct négatif des insecticides sur les pollinisateurs et expliquer en partie leur déclin. L'existence de ce mécanisme en milieu agricole reste bien sûr très spéculative, mais mérite d'être étudiée.

Comme nous l'avons vu en « Introduction générale », l'étude de l'effet des insecticides sur les ravageurs s'est principalement faite à une échelle populationnelle. Ces études ont cherché à comprendre quelle est la meilleure façon d'appliquer les insecticides pour avoir un impact fort sur les populations de ravageurs. D'un point de vue évolutif, de nombreux travaux ont discuté de différentes stratégies possibles pour retarder la mise en place des résistances chez ces ravageurs (REX Consortium, 2013). En prenant en compte l'échelle de la communauté,

nos résultats montrent que le couplage entre interactions antagonistes et mutualistes peut diminuer l'efficacité de ces insecticides. En effet, lorsque la dynamique écologique est considérée, la présence de pollinisateurs permet aux herbivores de maintenir des densités hautes, malgré l'augmentation de l'utilisation d'insecticides. De plus, l'effet bénéfique indirect des pollinisateurs retarde l'extinction des herbivores face à la perturbation. Quand la dynamique évolutive est prise en compte, nos résultats montrent que l'adaptation des pollinisateurs peut entraîner une augmentation de la densité des herbivores et peut même favoriser l'invasion de ces herbivores, pourtant éteints dans un premier temps (le phénomène de facilitation évolutive présentée dans le chapitre 3). Ainsi, la prise en compte de la communauté entourant les ravageurs remet en cause l'efficacité de l'utilisation d'insecticides.

Face à l'ensemble de ces résultats sur les conséquences éco-évolutives de l'utilisation d'insecticides, nous voyons donc que, d'une part, le fait que les herbivores semblent évoluer plus rapidement que les pollinisateurs a des conséquences néfastes pour les communautés naturelles, tandis que, d'autre part, la présence de pollinisateurs diminue l'efficacité de ces insecticides sur les herbivores, à la au travers des dynamiques écologique et évolutive. En se basant sur ces résultats, l'utilisation d'insecticides se trouve donc face à un dilemme. Ces insecticides ont un effet négatif sur les pollinisateurs, alors que nous voulons maintenir la densité et la diversité de ces pollinisateurs. Cependant, la présence de ces pollinisateurs diminue l'efficacité de ces insecticides. Ainsi, la mise au point de molécules très spécifiques qui n'affecteraient que les herbivores ne serait pas optimale, puisque la forte présence de pollinisateurs maintiendrait les populations de ravageurs. Il semble donc, à partir de ces résultats, que la prise en compte de l'aspect communauté dans le cadre de l'utilisation des insecticides, met en évidence que ce moyen de lutte contre les ravageurs ne soit pas durable. À partir de ces résultats, il semble donc juste de préconiser le développement d'autres méthodes de lutte, en particulier la mise en place d'un contrôle biologique efficace (Bianchi *et al.*, 2006).

Dans la deuxième partie de la thèse, nous nous sommes concentrés sur le rôle de l'enri-

chissement pour la dynamique éco-évolutive des communautés. L'un des résultats principaux correspond au fait que l'enrichissement du milieu favorise le compartiment antagoniste au détriment du compartiment mutualiste de nos communautés. D'un point de vue agricole, cela indique que les plantes sont de plus en plus défendues face à l'herbivorie, ce qui peut être bénéfique si elles sont cultivées, mais investissent aussi de moins en moins dans l'interaction de pollinisation. Nos résultats montrent que la densité de plantes augmente, principalement parce que la quantité de nutriments présents dans le milieu augmente. L'investissement moindre dans la pollinisation n'est donc pas directement préjudiciable à la population de plantes.

Si une plante cultivée est considérée, il est important de noter que la pollinisation animale joue aussi un rôle qualitatif, au delà des effets purements quantitatifs. En effet, la pollinisation animale, en comparaison de la pollinisation par le vent, augmente la qualité des fruits et donc la valeur sélective des plantes (Bommarco *et al.*, 2012; Klatt *et al.*, 2014). Ces questions sont importantes d'un point de vue agricole, la qualité des fruits et graines étant à la base de la commercialisation des plantes cultivées.

Mais elles le sont aussi dans une optique de conservation des communautés naturelles. En effet, si une plante non cultivée mais présente en milieu agricole est maintenant considérée, suite à un enrichissement du milieu les plantes investissent beaucoup moins dans la pollinisation et indirectement subissent une perte de valeur sélective. Dans ce cas, le maintien de ces populations naturelles sur le long terme est remis en question. Ce résultat s'ajoute aux questions récentes sur les conséquences évolutives de l'enrichissement en milieu agricole pour les habitats semi-naturels (Loeuille *et al.*, 2013).

Enfin, pour tempérer ce tableau sombre sur les conséquences éco-évolutive des pratiques agricoles, il est nécessaire de noter que nos résultats prédisent une diversification possible des plantes avec l'augmentation de la productivité du milieu. La productivité est un facteur important dans l'émergence des réseaux trophiques et favorise la mise en place de communautés diverses (Caldarelli *et al.*, 1998; Drossel *et al.*, 2001; Loeuille & Loreau, 2005). Selon

ce mécanisme, les pratiques agricoles pourraient, dans certains cas, être à l'origine d'une diversification des organismes dans les milieux semi-naturels. Ce résultat est cependant à étudier de manière approfondie, l'ajout de nutriments ayant d'autres conséquences pour les milieux naturels, en particulier au travers de la dégradation de ces nutriments en composés toxiques (Tilman, 1999; Loeuille *et al.*, 2013).

Encore une fois, lorsque l'aspect communauté est pris en compte, l'utilisation de nutriments supplémentaires est face à un paradoxe d'ordre éco-évolutif. Si l'utilisation de nutriments est à l'origine d'une augmentation de la densité des plantes et d'un développement de la capacité défensive de ces plantes, la perte de l'interaction de pollinisation peut sur le long terme entraîner une baisse de la valeur sélective de ces plantes et une diminution *in fine* de leur densité. D'autre part, les effets pour les milieux naturels sont moins discutables, surtout s'ils sont mis en relation avec les autres conséquences néfastes de l'enrichissement (Tilman, 1999).

Nos différents résultats permettent donc de faire des hypothèses sur les réponses des communautés aux perturbations agricoles. Bien sûr, ces hypothèses restent très spéculatives, mais le fait que certains mécanismes mis en avant dans ce travail de thèse soient possibles théoriquement demande une attention particulière. L'existence réelle de ces mécanismes peut modifier notre vision de la gestion des ravageurs et du service de pollinisation en milieu agricole. D'un point de vue plus général, les différents phénomènes décrits s'ajoutent aux travaux ayant pointé l'importance des dynamiques évolutives en milieu agricole et de leurs conséquences écologiques (Denison *et al.*, 2003; Hendry *et al.*, 2011; Thrall *et al.*, 2011; Loeuille *et al.*, 2013).

## 7.3 Perspectives et réflexions

### 7.3.1 Vers l'échelle du réseau

Comme nous l'avons vu au cours de l'introduction, les interactions antagonistes et mutualistes ont lieu au sein de réseaux complexes présentant une variété d'organismes et de relations entre ces organismes. La prise en compte de cette échelle du réseau apporterait un éclairage supplémentaire sur le couplage entre interactions antagonistes et mutualistes. Au cours des trois ans de thèse, cette dimension a été largement évoquée, et la prise en compte de cet aspect constitue une perspective directe à la suite de cette thèse.

Dans un premier temps, la prise en compte d'une diversité importante d'espèces induit une augmentation des effets indirects (Yodzis, 1988; Wootton, 1994; Yodzis, 2000). Plus il y a de liens au sein d'un réseau, plus le nombre de chemins reliant les différents espèces augmente. La conséquence de cette relation positive entre nombre d'espèces et nombre d'effets indirects est qu'il est difficile de prédire *a priori* l'effet d'une perturbation, tel que l'utilisation d'insecticides par exemple (Yodzis, 1988). Cette thématique a été abordée au cours de cette thèse, et avec Alix Sauve qui était en thèse au même moment que moi, nous avons lancé un projet commun pour essayer de comprendre l'effet d'une perturbation comme l'utilisation d'insecticides sur le maintien et la stabilité des réseaux plantes-herbivores-pollinisateurs. Malheureusement, étant chacun impliqué dans nos thèses respectives, ce projet est encore à l'état d'ébauche. Comme il a été discuté dans le chapitre 6, les réseaux mutualistes et antagonistes présentent des structures particulières (Bascompte *et al.*, 2003; Krause *et al.*, 2003), ces patrons architecturaux étant impliqués dans le maintien et la stabilité de ces derniers (Thébault & Fontaine, 2010). Cependant, cette relation structure-stabilité fait débat (Sauve *et al.*, 2013; Staniczenko *et al.*, 2013). Nous voulons donc apporter un éclairage supplémentaire à ce débat en étudiant le rôle de perturbations de type « press » (Bender *et al.*, 1984). Notre démarche s'articule autour de deux axes. Dans un premier temps, il

s'agit de construire de manière théorique des réseaux plantes-pollinisateurs-herbivores ayant des structures différentes et d'étudier l'influence de la perturbation sur la dynamique de ces réseaux. Les sensibilités des espèces à cette perturbation sont fixées comme différentes. Ainsi, une corrélation directe forte entre sensibilité et probabilité d'extinction face à la perturbation indique que les effets indirects ont peu d'influence au sein de ces réseaux. Par contre, si cette corrélation est faible, alors les effets indirects entrent en jeu dans la réponse des réseaux à la perturbation. Dans ce cas, nous pourrions explorer comment les patrons architecturaux influencent la réponse des communautés à ce type de perturbation et voir si les sous-réseaux mutualistes et antagonistes s'influencent réciproquement (Sauve *et al.*, 2013). Le deuxième axe de ce travail utilisera les réseaux empiriques publiés comprenant des interactions antagonistes et mutualistes (Melián *et al.*, 2009; Pocock *et al.*, 2012). Nous pourrions ainsi voir si ces réseaux empiriques présentent des structures favorisant leur stabilité face à une perturbation et tester directement l'influence de cette perturbation sur ceux-ci.

La perspective précédente considère la dynamique écologique des réseaux d'interactions. Le chapitre 6, en prenant en compte l'émergence évolutive de ces réseaux constitue une approche complémentaire. Dans ce chapitre, nous nous intéressons à l'état final des réseaux antagonistes-mutualistes. Une perspective supplémentaire est d'étudier ce qui se passe au cours de cette diversification. En effet, différents modèles théoriques, souvent verbaux, existent sur la diversification des plantes, au travers des interactions avec les pollinisateurs et les herbivores (Ehrlich & Raven, 1964; Stebbins, 1970; Aigner, 2001). Ces modèles théoriques questionnent les rythmes de co-diversifications de chaque compartiment du réseau (plantes, pollinisateurs et herbivores) et font des hypothèses sur le degré de spécialisation finale des organismes au sein de ces réseaux. Ainsi, le modèle de Stebbins (1970) s'intéresse aux relations plantes-pollinisateurs et prédit que les plantes se spécialisent sur les pollinisateurs les plus efficaces. Cela implique une diversification simultanée des compartiments plantes et pollinisateurs du réseau. Cette notion de spécialisation sur le pollinisateur le plus efficace a

été remise en cause par Aigner (2001). Au contraire, le modèle de Ehrlich et Raven (1964) s'intéresse aux réseaux plantes-herbivores et propose une diversification séquentielle. Dans un premier temps, la mise en place d'un nouveau système de défense permet une radiation adaptative des plantes. Dans un deuxième temps, la diversification des herbivores a lieu, ceux-ci se spécialisant sur chaque phénotype de plantes existant. De la même façon, des hypothèses coévolutives ont été avancées pour expliquer l'existence d'imbrication au sein des réseaux mutualistes, telle que la notion de convergence (Bascompte & Jordano, 2007). La procédure de simulation mise en place dans le chapitre 6 peut permettre d'étudier ces modèles de diversification en étudiant directement le processus d'émergence des communautés antagonistes-mutualistes.

### 7.3.2 Antagonisme, mutualisme et mosaïque coévulsive

Nous avons vu que les conditions environnementales modifient la force des interactions. En particulier, dans le chapitre 3, nos résultats ont mis en évidence que l'augmentation de la productivité du milieu favorise la mise en place d'un niveau de défense plus fort chez les plantes (Hochberg & van Baalen, 1998; Loeuille & Loreau, 2004). Les contraintes environnementales, ici abiotiques, peuvent modifier la force de la sélection entre deux organismes. Mais ces contraintes peuvent aussi modifier le type d'interaction entre deux organismes (Thompson & Cunningham, 2002). La présence d'un pollinisateur alternatif, par exemple, fait passer une interaction de mutualisme entre deux organismes à une interaction de parasitisme (Gomulkiewicz *et al.*, 2003). Ces idées sont à la base de la théorie développée par Thompson : la théorie mosaïque de la coévolution (Thompson, 1998; Gomulkiewicz *et al.*, 2000; Thompson, 2005). Une perspective directe à la suite de cette thèse est donc de prendre en compte cette variation spatiale dans le couplage entre antagonistes et mutualistes. Cette idée peut être mise en place en développant des modèles de méta-communautés (Leibold *et al.*, 2004; Urban *et al.*, 2008). Différents patchs sont alors considérés et les conditions environnementales diffèrent d'un patch à l'autre. Ainsi, selon nos résultats, nous pouvons nous attendre à ce

que la pression de sélection associée à chaque type d'interactions n'ait pas la même valeur dans les différents milieux (c'est la notion de « Hot-spots » et « Cold-spots » développée par Thompson (2005)). La structure des communautés et leurs dynamiques éco-évolutives vont ainsi varier en fonction des conditions environnementales.

Ces notions de dynamiques spatiales sont particulièrement importantes en milieu agricole (Tscharntke *et al.*, 2005; Massol *et al.*, 2009). En effet, les paysages agricoles se caractérisent par une structuration paysagère très importante (Tscharntke *et al.*, 2005). Les pratiques agricoles induisent une hétérogénéité forte des conditions environnementales locales dans le paysage (parcelles enrichies ou soumises aux pesticides contre milieux semi-naturels). Ainsi, la prise en compte de cette hétérogénéité spatiale dans nos modèles antagonistes-mutualistes amènerait des informations supplémentaires sur le fonctionnement éco-évolutif des communautés à l'échelle du paysage agricole (Loeuille *et al.*, 2013). D'autre part, le développement de l'agroécologie est confrontée à un débat important sur les notions de « land-sparing » et de « land sharing » (Green *et al.*, 2005; Malézieux, 2012). Ces deux termes font référence à la façon d'agencer les paysages agricoles, dans un but de durabilité des milieux agricoles. La notion de « land sparing » implique une division binaire du paysage. Certaines parcelles sont cultivées de manière très intensive, en faisant peu cas de la diversité écologique au sein de ces parcelles, tandis que d'autres parcelles ne sont pas du tout gérées et sont donc totalement naturelles. Au contraire, le « land-sharing » implique une homogénéisation des paysages à une large échelle, l'ensemble du territoire étant utilisé pour développer une agriculture beaucoup moins intensive, plus proche du fonctionnement écologique des communautés naturelles. Ainsi, la prise en compte de l'hétérogénéité dans nos modèles permettrait de poser directement ce genre de questions et de proposer de nouvelles perspectives à ce débat (Loeuille *et al.*, 2013).

### 7.3.3 Modèles simples, questions complexes ?

La dernière partie de cette conclusion s'éloignera un peu des questions d'antagonisme et de mutualisme, bien que le but de ce paragraphe soit d'essayer de changer des relations parfois antagonistes, ou du moins sceptiques, vers des relations toujours mutualistes. Pendant le déroulement de cette thèse, Evans *et al.* (2013) ont publié un article remettant en cause l'utilisation de modèles simples en écologie. La question posée par cet article est de savoir si les modèles simples sont utiles et permettent de faire des prédictions sur la gestion des populations et communautés. Le message que Evans *et al.* veulent faire passer est que les modèles simples, par leur simplicité, ne s'appliquent, concrètement, à aucun système particulier, et sont donc moins performants que des modèles plus complexes prenant en compte la diversité des phénomènes existants en milieu naturel. En particulier, Evans *et al.* prennent l'exemple d'un modèle simple mis en place par Anderson *et al.* (1981), cherchant à comprendre la propagation de la rage dans des populations naturelles de renards. Grâce à ce modèle, Anderson *et al.* (1981) prédisent qu'une vaccination de 70% de la population de renards permet d'éradiquer la maladie. Cependant, un modèle plus récent (Eisinger & Thulke, 2008), beaucoup plus complexe car prenant en compte la distribution spatiale des renards, montre qu'une vaccination à hauteur de 50% de la population suffit à éradiquer la rage, ce qui semble être confirmé par des études empiriques (Evans *et al.*, 2013). Evans *et al.* 2013 indiquent alors que la mise en place de ce modèle complexe dès le début des campagnes de vaccination aurait permis l'économie de plusieurs millions d'euros.

Ayant bâti ma thèse sur des modèles simples, dans le but de décrypter des mécanismes fins, je dois avouer que la première lecture de l'article Evans *et al.* est quelque peu vexante. Cependant, je pense que l'argumentation fournie dans cet article est parfois bancal et ne prend pas en compte tout ce que les modèles simples peuvent apporter. Tout d'abord, vis-à-vis de la propagation de la rage dans les populations de renards, ce que Evans *et al.* oublient de mentionner est que l'existence d'un modèle tel que celui de Anderson *et al.* est bénéfique par rapport à l'absence totale de modèle. Effectivement, le modèle de Eisinger *et al.* a une

capacité de prédiction plus forte, mais il est facile d'imaginer un modèle encore plus complexe ayant une capacité de prédiction encore meilleure, et permettant d'économiser des millions d'euros. Il est possible par exemple d'intégrer la dynamique des proies de ces renards et de prédire de façon encore plus juste la dynamique de ces derniers et de la rage, permettant ainsi d'affiner encore le seuil de vaccination nécessaire. Un modèle est une abstraction de la réalité et il existe toujours un modèle plus complexe, plus proche de la réalité et donc plus prédictif (l'extrémité de ce gradient étant la nature elle-même). Cela n'implique pas directement qu'un modèle plus ancien et moins complexe n'ait pas un intérêt si sa construction est basée sur un raisonnement scientifique juste. De plus, je pense que remettre en cause le premier modèle de Anderson *et al.* (1981), c'est quelque peu oublier comment la science se construit. Il n'est pas possible d'affirmer que Eisinger *et al.* (2008) auraient eu l'idée de construire leur modèle et de l'étudier de cette façon et avec une telle complexité s'ils n'avaient pas pu s'appuyer sur un premier modèle simple. La construction de modèles se fait toujours par l'addition de blocs qui ont déjà été étudiés et compris, ce qui permet ainsi de déterminer comment la complexité supplémentaire prise en compte dans le modèle affecte la dynamique de celui-ci. À titre d'exemple, il est aisé de critiquer la simplicité de l'équation logistique de Verhulst (1838). Verhulst est loin de prendre en compte les phénomènes complexes ayant lieu au sein des populations naturelles. Cependant, cette équation logistique met en avant une notion importante, celle de capacité de charge, qui sert aujourd'hui de base à la grande majorité des modèles en écologie.

Enfin, je pense qu'Evans *et al.* oublient une partie de l'intérêt des modèles simples. Leur argumentation est bâtie pour montrer que la maxime « simple means general means good » est bien souvent fausse. Je ne les contredirai pas sur ce point. Cependant je pense que la question n'est pas la bonne. Les modèles simples, et en premier lieu ceux présentés dans cette thèse, ne cherchent en aucun cas à être généraux et à s'appliquer à tous les milieux naturels. Ils cherchent simplement à mettre en évidence des mécanismes théoriques qui pourraient avoir lieu au sein des systèmes écologiques. Les réflexions présentées dans cette

thèse ne constituent en rien des prédictions certaines sur le milieu agricole, mais essaient de mettre en évidence des mécanismes pouvant avoir lieu et d'illustrer leurs conséquences de façon compréhensible. L'existence de ces modèles simples permet donc d'avoir plus d'informations sur ces milieux que dans une situation où aucun modèle n'existe, mais cela ne constitue pas une fin en soi. Les mécanismes mis en évidence ici doivent être vérifiés, à l'aide de modèles plus complexes (c'est la raison d'être des perspectives présentées à la fin de cette thèse), mais aussi par des expérimentations et observations empiriques.

Ce débat dépasse donc la simple notion de modèles simples vs modèles complexes proposée par Evans *et al.* 2013. Cette idée se retrouve dans la séparation qui existe dans le monde de l'écologie entre modèles et expérimentations ou observations empiriques. Ce n'est, bien sûr, pas un constat général, mais il arrive fréquemment que les résultats de modèles ne soient pas considérés par certains écologues, parce que ce sont des modèles, et qu'ils ne représentent pas la réalité. Inversement, certains résultats empiriques ou expérimentaux sont parfois mis de côté par des théoriciens parce qu'ils sont incertains, de par la complexité des systèmes qui sont étudiés. Cette séparation est pour moi une erreur. Effectivement les modèles que j'ai développés ne sont pas réalistes et sont par essence faux. Cependant j'espère qu'ils peuvent quand même être utiles (« All Models are wrong, but some are useful », *George E.P. Box*). Au cours d'un de mes comités de thèse, Isabelle Dajoz, qui travaille sur les interactions plantes-pollinisateurs de manière expérimentale et empirique, a dit : « Tes résultats sont intéressants, ils donnent envie de faire des expériences pour tester les mécanismes que tu trouves ». À ce moment, je pense que la modélisation dite « simple » prend tout son sens.

## Annexe A

# Changement de rôle au cours du cycle de vie et maintien des communautés

*D'amis on est devenu ennemis, \*\*\* que c'est moche!*

Oxmo Puccino et Dany Dan, 2001. *L'amour est mort*

# Introduction

Bien que présenté en annexe, ce chapitre est un travail de recherche à part entière. Le sujet de ce chapitre a fait l'objet d'un stage de Master 2 réalisé par Aurore Picot. Le but de ce travail est d'étudier la dynamique d'un module antagoniste-mutualiste particulier, comprenant une espèce qui change de type d'interaction au cours de son cycle de vie. Le modèle étudié représente une communauté comprenant deux espèces de plante et une espèce dite « interacteur » qui est antagoniste des plantes à l'état larvaire et mutualiste à l'état adulte. Ce type de système est bien sûr fortement inspiré du cycle de vie des lépidoptères qui sont herbivores des plantes en tant que chenilles et pollinisateurs en tant que papillons. Au sein de cette communauté, chaque stade possède une préférence pour chacune des plantes, les préférences sur les deux plantes étant impliquées dans un compromis. Consommer une plante est coûteux en terme de temps et diminue le temps de consommation de l'autre plante. Avec ce modèle, nous nous sommes d'abord intéressés aux conditions de spécialisation de l'interacteur et de recouvrement de niche des deux stades, qui favorisent la coexistence des deux plantes. Dans un deuxième temps, nous avons étudié la dynamique évolutive de ces traits de préférences en nous concentrant particulièrement sur les conséquences écologiques de cette dynamique évolutive.

Aurore ayant fait un travail remarquable, ce projet est en premier lieu le sien et elle écrit aujourd'hui un manuscrit, basé sur ces résultats qui sera soumis dans les prochains mois. Ayant encadré ce stage et mis en place le projet, je reporte en annexe ces résultats dans les pages qui suivent. Le texte est très largement inspiré du rapport d'Aurore.

**Résumé :** La prise en compte de la structuration des populations peut avoir des implications importantes pour des échelles d'organisations supérieures (structure des communautés, fonctionnement des écosystèmes). Ainsi, certains organismes consomment différentes proies au cours de leur cycle de vie. Le rôle de ces changements de régime alimentaire pour la dynamique des communautés a été largement étudié. Cependant, différentes espèces ne changent pas seulement de partenaire d'interaction au cours de leur cycle de vie, mais aussi de type d'interaction. Par exemple, les Lépidoptères passent de l'herbivorie au stade juvénile à la pollinisation au stade adulte. Nous avons modélisé une communauté comprenant une espèce structurée en un stade juvénile antagoniste et un stade adulte mutualiste, interagissant avec deux espèces hôtes (plantes). La prise en compte de ce type de structure entraîne l'émergence d'effets indirects particuliers au sein de la communauté. Les plantes sont en compétition apparente à travers l'interaction antagoniste et ont un effet indirect positif l'une sur l'autre à travers l'interaction mutualiste. Le stade juvénile a un effet indirect négatif sur le stade adulte, tandis que le stade adulte a un effet indirect positif sur le stade juvénile. Au sein de cette communauté, nous nous intéressons à l'évolution de la spécialisation des juvéniles et des adultes sur les deux plantes, à l'aide de la dynamique adaptative. Nous étudions trois questions : Quelles sont les conditions de spécialisation et de recouvrement de niche des deux stades qui favorisent la coexistence des plantes ? Sous quelles conditions l'évolution des préférences conduit à un recouvrement des niches adultes et juvéniles ? Quelles sont les implications des dynamiques éco-évolutives sur le maintien de la communauté, à travers la coexistence des espèces ? Un recouvrement de niche important est nécessaire pour la coexistence des deux plantes, ainsi qu'une spécialisation forte. Nous montrons que la dynamique évolutive de la spécialisation est soumise à une tension entre les deux stades, dû aux effets indirects émergent entre le juvénile et l'adulte.

# 1 Introduction

La prise en compte de la diversité spécifique existante dans les communautés a été une avancée majeure pour la compréhension de leurs dynamiques. Notamment, les réseaux d'interactions écologiques permettent de comprendre comment les communautés réagissent aux perturbations (Scheffer *et al.*, 2012), ou comment les services écosystémiques comme le service de pollinisation sont pourvus (Bascompte *et al.*, 2003; Bascompte & Jordano, 2007). L'étude des propriétés de ces réseaux peut se faire depuis l'analyse des modèles les plus simples ( Hairston *et al.*, 1960; Holt, 1977; Oksanen *et al.*, 1981; Polis *et al.*, 1989), permettant la mise en évidence de mécanismes très détaillés, à la caractérisation de réseaux naturels extrêmement complexes (Polis & Strong, 1996). En plus de cette diversité spécifique, les communautés écologiques présentent différents types d'interactions, que l'on peut classer qualitativement selon l'effet d'une espèce sur une autre. Les interactions antagonistes, bénéficient à une des deux espèces mais ont un effet négatif sur l'autre (e.g. prédation, herbivorie). Les interactions mutualistes bénéficient aux deux partenaires de l'interaction (e.g. pollinisation). Les interactions de compétition se traduisent par un effet négatif des deux espèces l'une sur l'autre.

La prise en compte d'assemblages multispécifiques implique que, outre la prise en compte des interactions directes entre organismes, on considère les interactions indirectes entre deux organismes, transmises par un troisième organisme (Strauss, 1991; Wootton, 1994). Les interactions indirectes peuvent émerger de tous types d'interactions, et créer des effets positifs ou négatifs entre espèces. Par exemple, deux consommateurs partageant la même ressource ont un effet négatif l'un sur l'autre (i.e. compétition par exploitation (Begon *et al.*, 2006)). L'étude de la compétition pour les ressources prédit que l'espèce qui nécessite le minimum de ressource pour subsister est celle qui se maintient dans une communauté : c'est la théorie du  $R^*$  de Tilman (1982). Le principe de compétition apparente intervient quand deux proies partagent le même prédateur et ont donc un effet négatif l'une sur l'autre au travers de la densité de ce prédateur (Holt, 1977; Holt & Lawton, 1994). Si on s'intéresse à

la compétition apparente, c'est dans ce cas l'espèce capable de se maintenir pour la plus grande densité de prédateur qui subsiste et exclut les autres (théorie du P\*, Holt, 1977). Le cumul de ces deux prédictions donne un mécanisme amenant au maintien de la diversité dans les communautés : l'espèce la plus compétitive doit également être l'espèce la plus vulnérable (Paine, 1966; Holt *et al.*, 1994). Ainsi, les interactions indirectes sont très souvent invoquées lorsqu'il s'agit d'explicitier les mécanismes sous-jacents des différentes dynamiques trophiques existantes, et c'est également le cas en ce qui concerne l'étude des réseaux mutualistes. Des études montrent théoriquement (Bastolla *et al.*, 2009; Jelle Lever *et al.*, 2014) et empiriquement (Pocock *et al.*, 2012; Albrecht *et al.*, 2014) l'importance des effets indirects mutualistes. Si deux types d'interactions mutualistes sont considérés (pollinisateurs et disperseurs de graines), on observe une corrélation positive entre les deux types de réseaux. Ainsi, la propagation d'une perturbation telle que la fragmentation d'habitats entraîne alors une perte parallèle de plusieurs services écosystémiques (Albrecht *et al.*, 2014).

Les interactions positives et négatives ont été principalement étudiées indépendamment les unes des autres. La nécessité de relier les différents types d'interactions au sein des mêmes communautés, en une approche intégrée, a été soulignée par plusieurs études récentes (Loeuille, 2010b; Fontaine *et al.*, 2011; Kéfi *et al.*, 2012; Sauve *et al.*, 2013; Georgelin & Loeuille, 2014). Ce couplage entre antagonisme et mutualisme peut apparaître sous différents aspects : la même interaction entre deux espèces peut être antagoniste ou mutualiste selon les conditions environnementales (Thompson & Cunningham, 2002), des espèces peuvent être simultanément impliquées dans différents types d'interactions (Strauss & Irwin, 2004) ou bien, au travers d'un changement d'interaction au cours du cycle de vie (Altermatt & Pearse, 2011). Le couplage d'interactions antagonistes et mutualistes peut induire une asymétrie des effets indirects. Les plantes à fleurs, par exemple, sont impliquées dans des interactions mutualistes avec leurs pollinisateurs et des interactions antagonistes avec leurs herbivores (Strauss & Irwin, 2004). Au travers de la densité de plantes, les pollinisateurs ont un effet positif sur les herbivores alors que les herbivores ont un effet négatif sur les pollinisa-

teurs (Georgelin & Loeuille, 2014). On peut alors se demander ce qu'il advient de ces effets indirects, si l'herbivore et le pollinisateur appartiennent à la même espèce, et constituent deux stades différents. Les espèces peuvent en effet modifier leurs interactions au cours de leurs cycles de vie, et le couplage d'interactions antagonistes et mutualistes peut s'effectuer au sein d'une même espèce. Un exemple caractéristique est celui des Lépidoptères, qui sont herbivores au stade larvaire, et pollinisateurs au stade adulte (Altermatt & Pearse, 2011).

La prise en compte de la structure des populations a un effet très important sur la structure et le régime écologique des communautés (De Roos & Persson, 2002; De Roos *et al.*, 2007; Miller & Rudolf, 2011; Rudolf & Lafferty, 2011). Par exemple, des études montrent que la présence d'un prédateur peut faciliter le maintien d'un autre, s'ils sont spécialisés sur des stades différents de la même proie et si on considère une forte densité-dépendance chez les proies. La consommation d'un stade par son prédateur relâche la compétition intra-spécifique au sein de ce stade, et provoque une augmentation de biomasse de l'autre stade suffisante pour permettre le maintien d'un second prédateur, spécialisé sur ce deuxième stade. Ce même mécanisme peut être retrouvé si les deux prédateurs font partie de la même espèce structurée en deux stades, et si les stades du prédateur sont spécialisés sur les deux stades de la proie (De Roos *et al.*, 2008). Dans ce cas, la prise en compte de la structuration des espèces en stades favorise la coexistence. Un effet négatif de la structuration en stades peut également exister. Une espèce dont les stades sont très spécialistes, avec un faible recouvrement de niche, sera plus sensible à l'extinction qu'une espèce non-structurée (Rudolf & Lafferty, 2011). La probabilité de manquer de ressources à l'une des étapes du cycle de vie augmente avec le nombre de stades et leur spécialisation.

Les modèles structurés étudiés sont essentiellement trophiques. Or, certaines espèces structurées présentent également des interactions mutualistes. C'est notamment le cas des lépidoptères. Dans cette étude, nous nous intéressons donc à un système composé d'une espèce dite interacteur, structurée en un stade adulte mutualiste et un stade juvénile antagoniste. Cette espèce interagit avec deux plantes. Nous nous intéressons aux effets indirects

dans ce type de système. Une asymétrie est attendue concernant les interactions indirectes entre plantes. En effet, deux plantes consommées par le même juvénile sont en compétition apparente, tandis que deux plantes pollinisées par le même adulte sont engagées dans ce qui peut être appelé un mutualisme apparent. C'est alors l'effet net entre ces deux interactions indirectes, qui détermine si les plantes sont engagées dans une interaction globalement positive ou négative. Si une plante est très consommée par le stade juvénile, et peu pollinisée par le stade adulte, une prédiction possible est que la seconde aura un effet négatif sur la première puisqu'elle fera augmenter la densité du stade juvénile, tout en ne subissant pas la prédation. Ceci devrait avoir un effet négatif sur la coexistence des deux plantes.

Du point de vue de l'interacteur, des prédictions contradictoires concernant le recouvrement de niche entre les deux stades peuvent être faites. L'effet indirect du stade juvénile sur le stade adulte est négatif, si le recouvrement de niche est important entre les deux stades. En effet, le stade juvénile est en compétition avec le stade adulte s'il consomme la plante utilisée par le stade adulte pour la pollinisation. Du point de vue du stade adulte, une minimisation du recouvrement de niche entre les deux stades est attendue. En revanche, l'effet indirect du stade adulte sur le stade juvénile est positif, si on a un fort recouvrement de niche. Le stade juvénile bénéficie de l'augmentation en densité de la plante pollinisée par le stade adulte. Une maximisation du recouvrement de niche du point de vue du stade juvénile est donc prédite. Une méta-analyse des régimes alimentaires des stades larvaire et adulte de 995 espèces de lépidoptères européens a mis en évidence une corrélation significativement positive entre le régime alimentaire du stade adulte et le régime alimentaire du stade larvaire (Altermatt & Pearse, 2011). Les hypothèses avancées par les auteurs pour expliquer ce fort recouvrement de niche sont des contraintes physiologiques, comme des contraintes digestives si le nectar et les feuilles des plantes contiennent le même type de molécules, ou spatiales, si les sites de ponte des adultes qui détermineront les plantes hôtes du stade juvénile sont à proximité des sites de pollinisation. Nous proposons d'étudier une hypothèse alternative liant recouvrement de niche et asymétrie des effets indirects associés au couplage antagoniste-mutualiste dans

un tel système.

L'approche d'une telle question se fait dans la thématique plus générale de l'évolution de la spécialisation (Egas *et al.*, 2004; Ravigné *et al.*, 2009). Une notion centrale pour l'étude de l'évolution de la spécialisation est celle des contraintes temporelles, spatiales et physiologiques qui induisent les espèces à un trade-off de spécialisation : une espèce ne peut pas exploiter de façon maximale plusieurs ressources. Cependant on peut mettre en évidence des stratégies d'utilisation optimale en fonction du rendement énergétique de la ressource par rapport au temps de manipulation, décrites par la théorie de l'« optimal foraging » (Charnov, 1976; Pyke, 1984), ou en considérant une dynamique des forces interactions, décrite par l'« adaptive foraging » (Loeuille, 2010a). Ces modèles prédisent une distribution des interactions proportionnelle à la profitabilité des différentes ressources, c'est-à-dire leur rendement énergétique par rapport au temps passé à les manipuler et les assimiler.

C'est dans ce cadre que cette étude se place : une communauté est modélisée, composée d'une espèce dite interacteur structurée en deux stades juvénile et adulte, et de deux plantes, n'interagissant pas directement entre elles, engagées dans une interaction mutualiste avec le stade adulte de l'interacteur (pollinisation), et dans une interaction antagoniste avec le stade juvénile (herbivorie). Chaque interaction est modulée par la préférence de chaque stade pour chaque plante, et ces préférences permettent d'évaluer le degré de spécialisation de chaque stade et le degré de recouvrement de niche entre les deux stades. Un trade-off pour les préférences des deux stades est considéré, qui reflète une contrainte temporelle. Le temps passé sur une espèce de plante diminue le temps passé sur une autre espèce. Une contrainte énergétique est aussi envisageable, par une spécialisation physiologique pour métaboliser un seul type de plante. Nous nous intéressons aux questions suivantes : 1) d'un point de vue écologique, sous quelles conditions de recouvrement niche et de spécialisation de l'interacteur permet le maintien de la communauté de plantes ? Une prédiction possible est qu'une plante qui est majoritairement pollinisée par le stade adulte mais peu consommée par l'herbivore exclut l'autre plante. Le recouvrement de niche favorise la coexistence dans

ce cas. 2) Quelle est la dynamique évolutive de la préférence de chaque stade ? En se basant sur les effets indirects entre stades juvénile et adulte, deux prédictions opposées peuvent être faites. Si la préférence de l'adulte est fixée, alors il y a une pression de sélection pour une préférence similaire de l'herbivore. Au contraire, pour une préférence juvénile fixée, la pression de sélection favorise une séparation de niche. 3) d'un point de vue éco-évolutif, quel est l'effet de l'évolution sur la composition et la dynamique écologique des communautés ? Si l'évolution des traits amène à un généralisme pour les deux stades, on prédit un maintien de la coexistence pour un recouvrement de niche suffisant équilibrant la prédation et le mutualisme entre les deux plantes. Si l'évolution des traits de préférence amène à la spécialisation d'un stade, on prédit que la coexistence est diminuée.

## 2 Matériel et méthodes

### 2.1 Dynamique écologique de la communauté

La communauté est modélisée par un système d'équations différentielles ordinaires :

$$\frac{dP_1}{dt} = r_1P_1 - s^g a_1 P_1 J + m^h w_1 b_1 P_1 A \quad (1)$$

$$\frac{dP_2}{dt} = r_2P_2 - (1-s)^g a_2 P_2 J + (1-m)^h w_2 b_2 P_2 A \quad (2)$$

$$\frac{dJ}{dt} = V_A(P_1, P_2)A - V_J(P_1, P_2)J - d_J J \quad (3)$$

$$\frac{dA}{dt} = V_J(P_1, P_2)J - d_A A \quad (4)$$

avec

$$V_A(P_1, P_2) = m^h v_1 b_1 P_1 + (1-m)^h v_2 b_2 P_2 \quad (5)$$

$$V_J(P_1, P_2) = s^g k_1 a_1 P_1 + (1-s)^g k_2 a_2 P_2 \quad (6)$$

Les équations (1), (2), (3), (4) expriment respectivement les variations en densité de la plante  $P_1$ , de la plante  $P_2$ , du stade juvénile  $J$ , et du stade adulte  $A$  de l'espèce structurée, nommée « interacteur ». Toutes les densités sont exprimées en nombre d'individus par unité de surface. La table 1 synthétise les paramètres et variables du modèle, leurs unités et significations biologiques. En résumé, on peut représenter le système par la figure 1.

| Paramètre ou variable | Dimension               | Signification biologique                                  |
|-----------------------|-------------------------|---|
| $A$                   | $ind.m^{-2}$            | densité du stade adulte                                   |
| $J$                   | $ind.m^{-2}$            | densité du stade juvénile                                 |
| $P_i$                 | $ind.m^{-2}$            | densité de la plante $i$                                  |
| $d_J$                 | $tps^{-1}$              | taux de mortalité du stade juvénile                       |
| $d_A$                 | $tps^{-1}$              | taux de mortalité du stade adulte                         |
| $V_A(P_1, P_2)$       | $tps^{-1}$              | taux de reproduction de l'adulte                          |
| $V_J(P_1, P_2)$       | $tps^{-1}$              | taux de maturation du juvénile                            |
| $r_i$                 | $tps^{-1}$              | taux de croissance de la plante $i$                       |
| $a_i$                 | $ind^{-1}.m^2.tps^{-1}$ | taux d'attaque de la plante $i$ par le juvénile           |
| $b_i$                 | $ind^{-1}.m^2.tps^{-1}$ | taux de pollinisation de la plante $i$ par l'adulte       |
| $k_i$                 | sans dimension          | efficacité de conversion de la plante $i$ par le juvénile |
| $v_i$                 | sans dimension          | efficacité de conversion de la plante $i$ par l'adulte    |
| $w_i$                 | sans dimension          | efficacité de conversion du mutualisme par la plante $i$  |
| $s$                   | sans dimension          | préférence du juvénile pour la plante 1                   |
| $m$                   | sans dimension          | préférence de l'adulte pour la plante 2                   |

TAB. 1 – Table des paramètres et variables du modèle, définition et dimension.

La dynamique des plantes comporte un terme de croissance indépendant de l'interacteur.

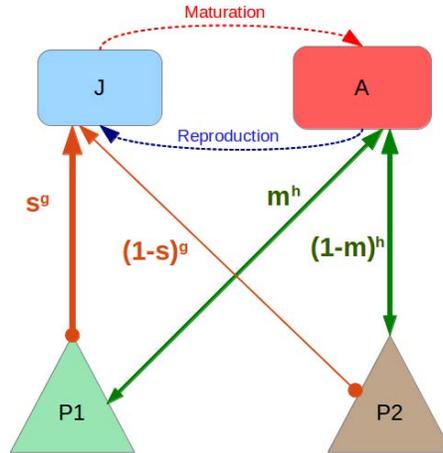


FIG. 1 – Représentation de la structure de la communauté étudiée. Les interactions entre espèces (prédation, en orange, et mutualisme, en violet) sont en traits pleins, le passage d'un stade à l'autre pour l'interacteur, en pointillés (bleu : reproduction, rouge : maturation).  $J$  représente le stade juvénile,  $A$  le stade adulte,  $P_1$  la plante  $P_1$  et  $P_2$  la plante  $P_2$ .

Ce terme est représenté par  $r_i P_i$ , où  $r_i$  est défini comme le taux de croissance intrinsèque de la plante  $P_i$  ( $i = 1, 2$ ). Ainsi, en l'absence d'interacteur, les plantes croissent exponentiellement ou s'éteignent, selon le signe des  $r_i$ . Si  $r_i < 0$  la population est dite *puits* pour la plante  $P_i$ , si  $r_i > 0$ , la population est dite *source* pour la plante  $P_i$  (Pulliam, 1988).

Les plantes subissent de la prédation, ici de l'herbivorie, par le stade juvénile de l'interacteur, et sont engagées dans une interaction mutualiste, de type pollinisation, avec le stade adulte. Toutes les interactions entre espèces sont modélisées par des réponses fonctionnelles de type I (Holling, 1959), et modulées par des taux d'attaque  $a_i$  et de pollinisation  $b_i$ . Une efficacité de conversion de l'herbivorie  $k_i$  est associée au taux de prédation, et représente la fraction d'énergie efficacement assimilée par le juvénile par rapport à sa consommation de la plante  $P_i$ . Deux efficacités de conversion sont associées à chaque interaction mutualiste :  $w_i$  correspond à la conversion du mutualisme par la plante  $i$ , tandis que  $v_i$  correspond à la conversion du mutualisme par le stade adulte.

Les préférences des deux stades pour la plante  $P_1$  sont  $m$  (préférence adulte) et  $s$  (préférence juvénile), avec  $0 < s < 1$  et  $0 < m < 1$ . Par symétrie,  $1 - m$  et  $1 - s$  sont les préférences

adultes et juvéniles pour la plante  $P_2$ . La forme du trade-off sur les préférences adultes et juvéniles est modulée par les exposants  $h$  et  $g$ , respectivement. Pour un trade-off concave, les coûts seront important quand la spécialisation est forte, tandis que pour un trade-off convexe, le généralisme a un coût important par rapport à la spécialisation.

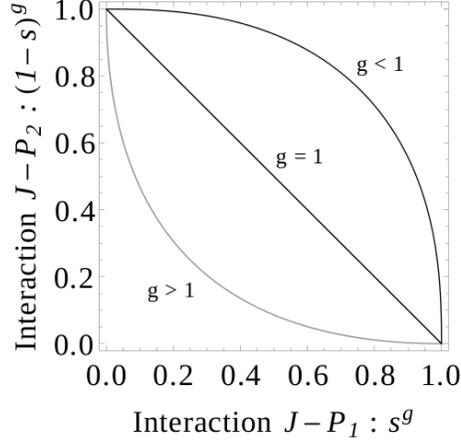


FIG. 2 – Intensité du trade-off entre la spécialisation sur la plante  $P_1$  et la plante  $P_2$  pour le juvénile, en fonction de l'exposant  $g$ . Pour des faibles valeurs de  $g$ , le trade-off est dit concave, tandis que pour des fortes valeurs de  $g$  le trade-off est dit convexe. Pour  $g = 1$  le trade-off est linéaire.

Les taux de passage d'un stade à l'autre sont dépendants de l'apport en énergie de chaque stade (Schreiber & Rudolf, 2008).  $V_A(P_1, P_2)$  correspond au taux de reproduction adulte et est proportionnel à la consommation du stade adulte, c'est-à-dire la somme des deux interactions mutualistes avec les deux plantes (voir équation (5)). De même,  $V_J(P_1, P_2)$  est le taux de maturation juvénile, et est proportionnel à la consommation juvénile qui est la résultante des deux interactions de prédation sur les deux plantes (voir équation (6)).

Les valeurs par défaut des paramètres sont :  $r_1 = r_2 = 1$ ,  $a_1 = 2$ ,  $a_2 = 1$ ,  $w_1 = 0.8$ ,  $w_2 = 0.7$ ,  $b_1 = b_2 = 0.5$ ,  $v_1 = 1$ ,  $v_2 = 0.7$ ,  $k_1 = k_2 = 0.5$ ,  $d_A = 0.6$ ,  $d_J = 1$ ,  $h = g = 1$ .

Les valeurs des équilibres écologiques sont déterminés analytiquement. Pour chaque équilibre non-trivial, la faisabilité est étudiée en analysant les conditions de positivité des densités des espèces à l'équilibre. Puis, la stabilité locale des équilibres est analysée en utilisant les outils classiques d'analyse des systèmes dynamiques (étude de la matrice jacobienne à l'équi-

libre et du critère de Routh-Hurwitz)

## 2.2 Dynamique évolutive des traits de préférence

L'évolution de la préférence des deux stades, c'est-à-dire les traits phénotypiques  $s$  et  $m$ , est étudiée en utilisant les outils de la dynamique adaptative.

### 2.2.1 Cadre théorique de la dynamique adaptative

**Hypothèses** La dynamique adaptative fournit un cadre théorique pour l'étude de la dynamique évolutive de traits phénotypiques, dans des communautés où la dynamique écologique est explicite. La dynamique adaptative repose sur la séparation des échelles de temps écologique et évolutive. Ceci permet l'étude de l'évolution d'un trait phénotypique en plusieurs étapes, sous les hypothèses de reproduction clonale, et de mutations rares et petites :

- on considère d'abord l'établissement de l'équilibre écologique, pour une population monomorphique de trait résident  $x_{res}$
- une fois l'équilibre écologique établi, on introduit un mutant de trait  $x_{mut}$ . Le devenir de ce mutant dépend du signe de sa fitness relative  $W(x_{mut}, x_{res})$ , c'est-à-dire son taux de croissance dans l'environnement fixé par l'équilibre du résident (Metz *et al.*, 1992). Si la fitness est positive, alors il y a possibilité d'invasion. Le mutant devient le nouveau résident et fixe un nouvel équilibre écologique. Le processus est ensuite réitéré.

**Équation canonique** À partir du processus précédemment évoqué, en partant d'un modèle individu-centré, il a été possible de dériver une approximation déterministe de l'évolution du trait considéré : l'équation canonique de la dynamique adaptative (Dieckmann & Law, 1996) :

$$\frac{dx}{dt} = \frac{1}{2} \mu \sigma^2 N^*(x_{res}) \left. \frac{\partial W(x_{mut}, x_{res})}{\partial x_{mut}} \right|_{x_{mut} \rightarrow x_{res}} \quad (7)$$

Le terme  $\frac{1}{2} \mu \sigma^2 N^*(x_{res})$  représente le potentiel évolutif, i.e. la variabilité phénotypique totale apportée par le régime de mutations, avec  $\mu$  la taux de mutation par individu,  $\sigma^2$

la variance phénotypique associée à ces mutations et  $N^*(x_{res})$  la densité de la population à l'équilibre fixé par le résident. Pour une population structurée,  $N^*(x_{res})$  est la densité de la classe reproductrice. Le terme  $\left. \frac{\partial W(x_{mut}, x_{res})}{\partial x_{mut}} \right|_{x_{mut} \rightarrow x_{res}}$  est le gradient de sélection, qui représente l'action des pressions de sélection sur la variabilité phénotypique existante. Lorsque celui-ci s'annule, les points fixes de l'équation canonique sont obtenus, qui sont appelés singularités évolutives. Il est alors possible d'étudier la dynamique des singularités à l'aide des dérivées partielles secondes de la fitness (Dieckmann & Law, 1996).

**Singularités évolutives :  $x^*$ .** Les singularités évolutives correspondent aux équilibres de la dynamique évolutive. Ce sont les racines de  $\left. \frac{\partial W(x_{mut}, x_{res})}{\partial x_{mut}} \right|_{x_{mut} \rightarrow x_{res}} = 0$ . Elles peuvent présenter différentes dynamiques. Ces dynamiques sont analysées au travers de deux propriétés, la propriété d'invasibilité (Maynard Smith, 1982) et la propriété de convergence (Christiansen, 1991), caractérisées à partir des dérivées partielles secondes de la fitness. L'invasibilité ou stabilité évolutive est donnée par le signe de  $\left. \frac{\partial^2 W(x_{mut}, x_{res})}{\partial x_{mut}^2} \right|_{x_{mut} \rightarrow x_{res} \rightarrow x_*}$ . La singularité est non-invasible si et seulement cette expression est inférieure à zéro, c'est-à-dire lorsqu'aucun autre mutant ne peut envahir cette singularité, qui est alors une ESS (Evolutionary Stable Strategy). Le critère de convergence est donné par le signe du terme  $\left. \frac{\partial^2 W(x_{mut}, x_{res})}{\partial x_{mut}^2} \right|_{x_{mut} \rightarrow x_{res} \rightarrow x_*} + \left. \frac{\partial^2 W(x_{mut}, x_{res})}{\partial x_{mut} \partial x_{res}} \right|_{x_{mut} \rightarrow x_{res} \rightarrow x_*}$ , qui détermine si, en partant d'une valeur de trait proche de la singularité, l'évolution conduit à cette singularité ou non. La stratégie est dite convergente si ce terme est négatif. Selon les signes de ces critères, il existe quatre dynamiques : si la singularité est non-invasible et convergente, il s'agit d'une CSS (Continuously Stable Strategy) ; si la singularité est invasible et convergente, il s'agit d'un EBP (Evolutionary Branching Point) ; si la singularité est invasible et non-convergente, il s'agit d'un repeller et si la singularité est non-invasible et non-convergente, il s'agit d'un jardin d'Eden (Geritz *et al.*, 1998).

### 2.2.2 Définition de la fitness d'un mutant en population structurée

La fitness est classiquement déterminée pour des populations non-structurées, comme le taux de croissance *per capita* d'un mutant initialement rare dans une population à l'équilibre fixée par le résident (Metz *et al.*, 1992). Afin de définir la fitness pour une population structurée, nous avons considéré une approche matricielle. On se place à l'équilibre défini par le résident (indice *res*). Nous avons défini la fitness relative d'un mutant (indice *mut*) comme le critère d'instabilité du point d'équilibre trivial  $(J^*_{mut}, A^*_{mut}) = (0, 0)$  dans cet équilibre résident. La stabilité de ce point équivaut à l'extinction déterministe du mutant. Si ce point est localement instable, le mutant peut envahir. Cette approche est analogue à l'étude du  $R_0$  dans les modèles épidémiologiques et aux critères adoptés dans le cadre de modèles spatialement structurés (Metz & Gyllenberg, 2001; Massol *et al.*, 2009). La fitness est ainsi définie comme la partie réelle de la valeur propre dominante de la matrice jacobienne évaluée au point  $(0, 0)$ . Les équations caractérisant la dynamique du mutant  $(J_{mut}, A_{mut})$  sont :

$$\frac{dJ_{mut}}{dt} = V_{A_{mut}}(P_{1res}^*, P_{2res}^*)A_{mut} - V_{J_{mut}}(P_{1res}^*, P_{2res}^*)J_{mut} - d_J J_{mut} \quad (8)$$

$$\frac{dA_{mut}}{dt} = V_{J_{mut}}(P_{1res}^*, P_{2res}^*)J_{mut} - d_A A_{mut} \quad (9)$$

avec

$$V_{A_{mut}}(P_{1res}^*, P_{2res}^*) = m_{mut}^h v_1 b_1 P_{1res}^* + (1 - m_{mut})^h v_2 b_2 P_{2res}^* \quad (10)$$

$$V_{J_{mut}}(P_{1res}^*, P_{2res}^*) = s_{mut}^g k_1 a_1 P_{1res}^* + (1 - s_{mut})^g k_2 a_2 P_{2res}^* \quad (11)$$

où  $(P_{1res}^*, P_{2res}^*)$  sont les densités des deux plantes à l'équilibre fixé par le résident. La matrice jacobienne évaluée en  $(0, 0)$  est :

$$Jac_{mut} = \begin{pmatrix} -V_{J_{mut}}(P_{1res}^*, P_{2res}^*) - d_J & V_{A_{mut}}(P_{1res}^*, P_{2res}^*) \\ V_{J_{mut}}(P_{1res}^*, P_{2res}^*) & -d_A \end{pmatrix} \quad (12)$$

Les parties réelles des valeurs propres sont négatives, i.e. l'équilibre est stable, si et seulement si la trace de la matrice est négative et son déterminant est positif. Ici, la trace vaut  $-V_{J_{mut}}(P_{1res}^*, P_{2res}^*) - d_J - d_A$  et est donc négative. Ainsi, la stabilité du point  $(0, 0)$  dépend uniquement du signe du déterminant. La fitness relative est positive si et seulement si le déterminant est négatif (on a alors une instabilité du point  $(0, 0)$ ). Dans l'étude analytique, l'opposé du déterminant sera utilisé comme un proxy de la fitness. On note  $W(x_{mut}, x_{res})$  la fonction de fitness relative d'un mutant de trait  $x_{mut}$  dans une population monomorphe de trait  $x_{res}$ , où  $x = s$  ou  $x = m$ .

### 2.2.3 Simulations d'évolution de traits

Nous avons également procédé à des simulations d'évolution, codées en C++. Les simulations numériques permettent de vérifier les résultats analytiques, de s'affranchir des hypothèses de la dynamique adaptative, notamment la séparation des échelles de temps et la fréquence et la magnitude des mutations, et également d'étudier la coévolution de plusieurs traits.

## 3 Résultats

### 3.1 Dynamique écologique

Quatre équilibres faisables existent : l'extinction des trois espèces, ou équilibre (0); l'équilibre interacteur- $P_1$ , équilibre (1); l'équilibre symétrique interacteur- $P_2$ , équilibre (2) et l'équilibre coexistant ou équilibre (3). Dans un premier temps, les conditions d'assemblage

de la communauté sont étudiées. Les expressions des densités aux différents équilibres ainsi que les résultats analytiques pour les conditions de faisabilité et de stabilité sont présentés en table 2.

### 3.1.1 Communauté contenant une espèce de plante

Les deux équilibres à une plante (1) et (2) sont symétriques, seul l'équilibre (1) est ici détaillé.

Si la condition d'existence de l'équilibre n'est pas vérifiée, alors l'interacteur ne peut se maintenir et la plante  $P_1$  croît exponentiellement. Le rapport de la mortalité des juvéniles sur celle des adultes doit être borné afin de maintenir une pression d'herbivorie suffisante sur la plante  $P_1$ , afin de permettre le maintien de l'interacteur mais ne doit pas être inférieur à 1, pour avoir stabilité. L'existence de l'équilibre est donc favorisée si l'herbivorie subie par la plante  $P_1$  par rapport au mutualisme est importante (terme  $\frac{a_1 s^g}{b_1 m^h w_1}$ ). On doit donc avoir  $\frac{v_1}{k_1 w_1} - 1 > 0$ . D'autre part, on note que l'interacteur ne peut permettre le maintien stable d'une plante dont le taux de croissance intrinsèque serait négatif. Cependant, la stabilité de l'équilibre au sens des valeurs propres de la jacobienne est une stabilité locale, mais ne garantit pas la stabilité de l'équilibre par rapport à l'invasion de la plante  $P_2$ .

Une deuxième plante,  $P_2$ , peut envahir si, et seulement si, son taux de croissance *per capita* est positif. On obtient la condition de non-invasibilité sur la ligne SI (stabilité par rapport à l'invasion) de la table 2. L'invasion de  $P_2$  dans l'équilibre (1) est facilitée si le terme  $(1 - s)^g a_2 J^{*(1)} - (1 - m)^h w_2 b_2 A^{*(1)}$  est faible, par exemple si la plante  $P_1$  maintient, seule, à l'équilibre, une population d'adulte suffisante par rapport à la population juvénile ( $A^{*(1)} > \frac{a_2(1-s)^g J^{*(1)} - r_2}{(1-m)^h w_2 b_2}$ ).  $P_2$  peut plus facilement envahir si elle est faiblement consommée par le juvénile, ou bien fortement pollinisée par l'adulte.

Il n'est pas nécessaire que  $r_2$  soit positif pour que la plante  $P_2$  envahisse le système. L'invasion d'une plante  $P_2$ , qui ne pourrait se maintenir seule, est rendue possible par la

|       |                        |   |   |  |
|-------|------------------------|---|---|--|
|       | Éq. (0)                | Éq. (1)   | Éq. (2)   | Éq. (3)  |
| $P_1$ | 0                      | $\frac{d_A + \sqrt{d_A^2 + \frac{4d_J d_A b_1 m^h v_1}{a_1 k_1 s^g}}}{2b_1 m^h v_1}$                    | 0   | $\frac{d_A b_2 (1-m)^h v_2 A^2 - a_2 k_2 (1-s)^g J (Ad_A + d_J J)}{AJ(a_1 b_2 k_1 (1-m)^h s^g v_2 - a_2 b_1 k_2 m^h (1-s)^g v_1)}$   |
| $P_2$ | 0                      | 0   | $\frac{d_A + \sqrt{d_A^2 + \frac{4d_J d_A b_2 (1-m)^h v_2}{a_2 k_2 (1-s)^g}}}{2b_2 (1-m)^h v_2}$                | $\frac{a_1 J (Ad_A + d_J J) k_1 s^g - A^2 d_A b_1 m^h v_1}{AJ(a_1 b_2 k_1 (1-m)^h s^g v_2 - a_2 b_1 k_2 m^h (1-s)^g v_1)}$   |
| $A$   | 0                      | $\frac{k_1 r_1 P_1}{d_A - b_1 k_1 m^h w_1 P_1}$   | $\frac{k_2 r_2 P_2}{d_A - b_2 k_2 (1-m)^h w_2 P_2}$   | $\frac{\frac{r_1}{r_2} - \frac{a_1 s^g}{a_2 (1-s)^g}}{b_1 w_1 m^h - \frac{b_2 w_2 (1-m)^h}{a_1 s^g}}$  |
| $J$   | 0                      | $A \frac{b_1 m^h v_1 P_1}{d_J + a_1 k_1 s^g P_1}$   | $A \frac{b_2 (1-m)^h v_2 P_2}{d_J + a_2 k_2 (1-s)^g P_2}$   | $\frac{d_A A}{V_J(P_1^*, P_2^*)}$  |
| SL    | $r_1 < 0$<br>$r_2 < 0$ | $r_1 > 0$<br>$1 < \frac{d_J}{d_A} < \frac{a_1 s^g}{b_1 m^h w_1} \left( \frac{v_1}{k_1 w_1} - 1 \right)$ | $r_2 > 0$<br>$1 < \frac{d_J}{d_A} < \frac{a_2 (1-s)^g}{b_2 (1-m)^h w_2} \left( \frac{v_2}{k_2 w_2} - 1 \right)$ | $\left( \frac{b_1 m^h v_1}{a_1 k_1 s} - \frac{b_2 (1-m)^h v_2}{a_2 k_2 (1-s)^g} \right) \left( \frac{b_1 m^h w_1}{a_1 s^g} - \frac{b_2 (1-m)^h w_2}{a_2 (1-s)^g} \right) > 0$<br><b>SL3a</b> C.N.<br>$r_2 P_2 \left( \frac{a_2 k_2 (1-s)^g J}{d_A A} + \frac{b_2 (1-m)^h v_2 A}{d_J J} \right)$<br>$r_1 P_1 \left( \frac{a_1 k_1 s^g J}{d_A A} + \frac{b_1 m^h v_1 A}{d_J J} \right) > 0$ <b>SL3b</b> C.N. |
| SI    |                        | $r_2 < (1-s)^g a_2 J - (1-m)^h w_2 b_2 A$   | $r_1 < s^g a_1 J - m^h w_1 b_1 A$   |  |

TAB. 2 – Valeurs des densités et conditions de stabilité des différents équilibres écologiques. Les 4 équilibres écologiques correspondent aux 4 colonnes. Les lignes  $P_1$ ,  $P_2$ ,  $A$ ,  $J$  correspondent aux densités des compartiments aux différents équilibres.  $SL$  représente les conditions de stabilité locale.  $SI$  représente les conditions de stabilité par rapport à l'invasion, pour les équilibres (1) et (2). Les conditions données sont des conditions nécessaires et suffisantes, sauf pour les conditions de stabilité de l'équilibre (3), mentionné par "C.N."

présence de la plante  $P_1$  et de l'interacteur. Dans ce cas, la plante  $P_2$  profite d'un mécanisme de mutualisme apparent.

On pose  $r_2^{(crit2)}$  le seuil d'invasibilité de la plante  $P_1$  dans l'équilibre (2). Il est obtenu en prenant la racine de la condition de non-invasibilité de l'équilibre (2) selon  $r_2$ , qui est en facteur dans les expressions de  $J^{*(2)}$  et  $A^{*(2)}$ . L'équilibre (2) est non-invasible si, et seulement si,  $r_2 > r_2^{(crit2)}$ . L'expression de  $r_2^{(crit2)}$  n'est pas détaillée. On pose  $r_2^{(crit1)}$  le seuil d'invasibilité de la plante  $P_2$  dans l'équilibre (1). On l'obtient en annulant la condition de non-invasibilité de l'équilibre (1) :  $r_2^{(crit1)} = (1-s)^g a_2 J^{*(1)} + (1-m)^h w_2 b_2 A^{*(1)}$ . L'équilibre (1) est non-invasible si et seulement si  $r_2 < r_2^{(crit1)}$ .

Pour illustrer ces résultats, nous représentons les différentes dynamiques écologiques selon les valeurs possibles de  $r_2$ , pour  $r_1 > 0$  fixé. La figure 3(a) présente un diagramme de bifurcation selon les valeurs de  $r_2$ . Lorsque  $r_2$  augmente, l'équilibre (1) est instable et le système passe à l'équilibre coexistant (3) puis à l'équilibre (2). Quand  $r_2 < r_2^{(crit1)}$  (limite verte), la plante  $P_2$  ne peut envahir. Ici,  $r_2^{(crit1)} < 0$  : on peut donc illustrer le cas d'invasion de la plante  $P_2$  dans l'équilibre (1), ce qui mène à l'équilibre (3) coexistant, alors que  $P_2$  ne pourrait se maintenir seule.

Sous certaines conditions, une bistabilité impliquant les deux équilibres à une plante est possible. Les conditions de bistabilité sont :

- $r_1 > 0$  et  $r_2 > 0$
- $1 < \frac{d_I}{d_A} < \text{Min} \left[ \frac{a_2(1-s)^g}{b_2(1-m)^h w_2} \left( \frac{v_2}{k_2 w_2} - 1 \right), \frac{a_1 s^g}{b_1 m^h w_1} \left( \frac{v_1}{k_1 w_1} - 1 \right) \right]$

Les deux conditions de non-invasibilité doivent être vérifiées (table 2, ligne SI). À partir des limites d'invasibilité en fonction de  $r_2$ ,  $r_2^{(crit2)}$  et  $r_2^{(crit1)}$ , la condition de bistabilité est  $r_2^{(crit2)} < r_2 < r_2^{(crit1)}$ . La bistabilité est donc possible si  $r_2^{(crit2)} < r_2^{(crit1)}$ .

La figure 3(b) illustre un cas de bistabilité entre les deux équilibres à une plante. Deux états alternatifs stables existent, soit l'équilibre avec la plante  $P_1$ , soit l'équilibre avec la

plante  $P_2$ . Ces deux équilibres stables sont reliés par l'équilibre coexistant (3) instable.

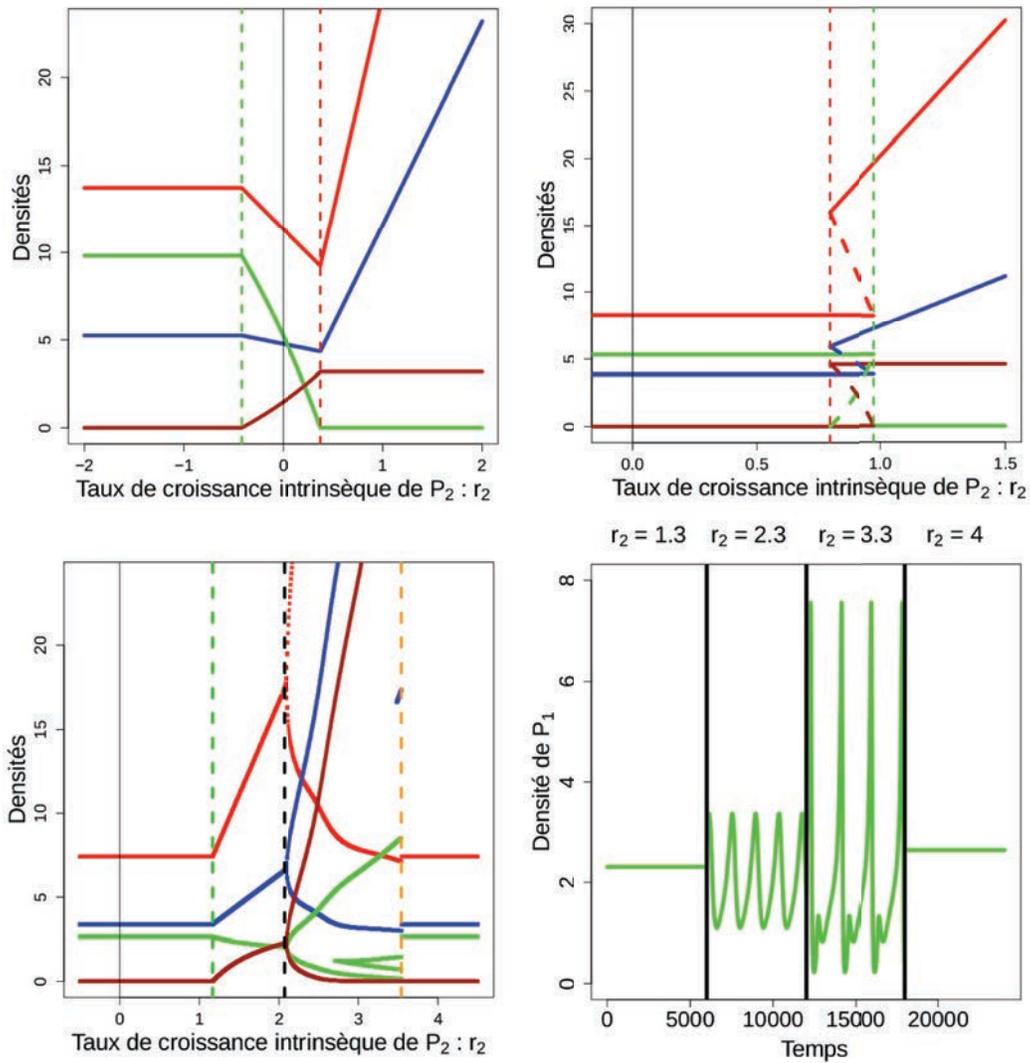


FIG. 3 – Diagrammes de bifurcation selon  $r_2$  illustrant les différents types de dynamiques écologiques. Les différentes dynamiques sont obtenues en variant les valeurs de  $s$  et  $m$ . Dans chaque graphique, les densités des différentes populations sont présentées ( $P_1$  en vert,  $P_2$  en marron,  $A$  en rouge,  $J$  en bleu). Les équilibres stables sont en traits pleins, et les équilibres instables sont en tirets (représentés en (b) seulement). Les seuils d'invasibilités de la plante  $P_2$  dans l'équilibre (1) et de la plante  $P_1$  dans l'équilibre (2) sont représentés par les lignes verticales en vert pointillé et en marron pointillé respectivement, pour les figures (a) et (b). Pour la figure (c), les lignes verticales tiretées noires et oranges marquent le changement du type de dynamique : équilibre (3) à cycles, cycles à équilibre (1). Ces dynamiques à l'équilibre sont représentées dans le temps en figure (d), pour la densité de  $P_1$  et pour différentes valeurs de  $r_2$ . Les valeurs des paramètres particuliers sont : (a)  $s = 0.2$ ,  $m = 0.2$ ,  $b_2 = 0.6$ ,  $k_1 = 0.4$ ; (b)  $s = 0.3$ ,  $m = 0.4$ ,  $k_1 = 0.4$ ; (c)  $s = 0.5$ ,  $m = 0.8$ ; (d)  $s = 0.5$ ,  $m = 0.8$ .

### 3.1.2 Étude de l'équilibre coexistant

Dans un premier temps, les conditions de faisabilité sont étudiées. Notons que si  $A^* > 0$ , alors  $J^* > 0$ . Les conditions de maintien de l'interacteur reviennent à l'étude des conditions de positivité de  $A^*$ . Le numérateur et le dénominateur de  $A^*$  doivent être de même signe. Le terme  $\frac{r_2}{a_2(1-s)^g}$  représente la croissance malthusienne de la plante  $P_2$  rapportée à la prédation subie. Le terme  $\frac{b_2 w_2 (1-m)^h}{a_2 (1-s)^g}$  est égal au taux d'interaction mutualiste par individu rapporté au taux de prédation par individu juvénile. Ainsi, si la plante  $P_2$  a un meilleur taux de croissance intrinsèque, rapporté à son taux de prédation, que la plante  $P_1$ , il faut pour maintenir l'adulte que la plante  $P_1$  surpasse la plante  $P_2$  pour le terme de mutualisme, rapporté à la prédation. En d'autres termes, si on normalise par la prédation, il faut qu'une plante ait une croissance forte, tandis que l'autre plante ait une interaction mutualiste forte. L'étude de la positivité des densités des plantes à l'équilibre coexistant est plus complexe, et n'est pas essentielle pour notre question initiale, on ne la détaille donc pas ici (voir Annexe A pour les expressions).

Les conditions de stabilité de l'équilibre coexistant sont ensuite étudiées. On s'intéresse à deux conditions nécessaires de stabilité : SL3a et SL3b reportées dans la table 2, ligne SL et colonne Éq.(3). Le raisonnement est détaillé en Annexe B.

La condition SL3a signifie que la plante qui bénéficie le plus du mutualisme par rapport à ce qu'elle subit en prédation doit aussi être celle qui apporte le plus à l'interacteur en mutualisme par rapport à ce qu'elle apporte en prédation. On note que la condition SL3b ne peut être vérifiée si  $r_1 < 0$  et  $r_2 < 0$ , et est vérifiée immédiatement si  $r_1 > 0$  et  $r_2 > 0$ . En utilisant la matrice jacobienne inverse, qui donne les effets indirects entre compartiments du système, on montre que la condition SL3b équivaut à ce que la somme des interactions indirectes intra-spécifiques des plantes, c'est-à-dire la somme du feedback de  $P_1$  sur elle-même et de  $P_2$  sur elle-même, doit être positive. Par ailleurs, si  $r_1$  et  $r_2$  sont de signes différents, par exemple  $r_1 > 0$  et  $r_2 < 0$ , il faut que le feedback de  $P_1$  sur  $P_1$  soit négatif et que le

feedback de  $P_2$  sur  $P_2$  soit positif. Pour avoir stabilité, le feedback de la plante  $P_1$ , doit être inférieur en magnitude au feedback intra-spécifique de  $P_2$ .

Par ailleurs, à l'équilibre stable, l'effet indirect de  $P_1$  sur  $P_2$  est du signe de  $-r_2$  et l'effet indirect de  $P_2$  sur  $P_1$  est du signe de  $-r_1$ . Si  $r_1 > 0$  et  $r_2 > 0$ , les deux plantes ont un effet négatif l'une sur l'autre : on a une relation (-,-), qui correspond à de la compétition apparente. En revanche, si les deux taux de croissance intrinsèques ne sont pas de même signe, on a une asymétrie dans les effets indirects puisque la plante pour laquelle le milieu est source a un effet positif sur la plante pour laquelle le milieu est puits et réciproquement la plante pour laquelle le milieu est puits a un effet négatif sur la plante pour laquelle le milieu est source. On a donc une relation (+, -) antagoniste. On note qu'on ne peut pas avoir de mutualisme apparent (+,+) dans notre modèle.

L'analyse de coexistence et d'invasion montre que la plante majoritairement pollinisée doit être plus consommée que la plante moins pollinisée. Ceci implique que la coexistence est facilitée pour un fort recouvrement de niche. On peut montrer graphiquement que la coexistence est facilitée dans un système où les deux stades de l'interacteur interagissent préférentiellement avec une des deux plantes, tandis que la seconde, selon son taux de croissance intrinsèque, bénéficie de cette interaction, par facilitation ou souffre de compétition apparente. Cette condition est illustrée par la figure 4. On représente dans le plan  $(s, m)$  les zones de stabilité des différents équilibres.

### 3.1.3 Dynamiques cycliques

Quand les conditions de stabilité ne sont pas respectées, le système présente d'autres types de dynamiques, en particulier des dynamiques cycliques. Des cycles limites permettant la coexistence des 3 espèces dans le temps peuvent apparaître, ou des foyers divergents qui amènent à l'extinction. Ces dynamiques sont présentées en figure 3(c). Après la zone de coexistence, des cycles à une période apparaissent, puis on observe pour  $P_1$  un dédoublement

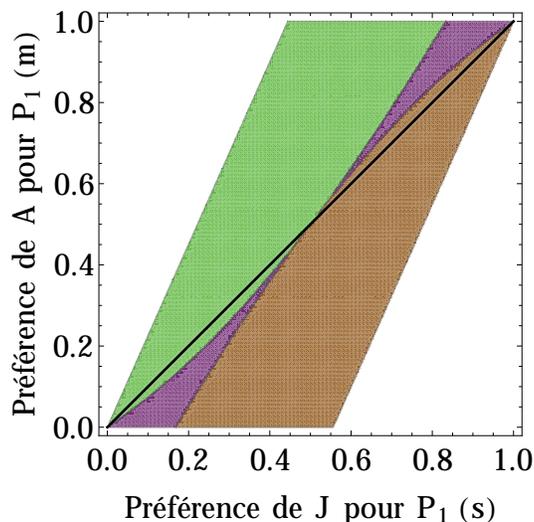


FIG. 4 – Représentation de la dynamique du système dans le plan  $(s, m)$ . En vert est représentée la zone de stabilité de l'équilibre (1), en marron la zone de stabilité de l'équilibre (2), en violet la zone de stabilité de l'équilibre (3) coexistant et en blanc la zone d'instabilité pouvant mener à l'extinction. On a un fort recouvrement de niche ( $s$  proche de  $m$ ) autour de la diagonale. Les angles du plan sont des extrêmes de spécialisation. Les paramètres de la plante  $P_2$  sont pris égaux aux valeurs par défaut des paramètres pour la plante  $P_1$ .

de période. La figure 3(d) donne l'évolution de la densité de  $P_1$  dans le temps, pour les différents attracteurs stables, qui correspondent aux différentes valeurs de  $r_2$ . Lorsqu'on augmente encore  $r_2$ , des foyers divergents apparaissent, qui conduisent à l'extinction de la plante  $P_2$ .

### 3.2 Dynamique évolutive

Au cours de l'étude de la dynamique écologique, les conditions de faisabilité et de stabilité des équilibres écologiques ont été décrites. On s'intéresse à présent à la dynamique évolutive des préférences adulte et juvénile. Pour des raisons de calcul analytique, on se place dans le cas où les deux populations de plantes sont sources ( $r_1 > 0, r_2 > 0$ ).

### 3.2.1 Évolution du trait de préférence juvénile $s$ , la préférence adulte $m$ étant fixée

On pose  $W(s_{mut}, s_{res})$  le proxy de la fitness relative du mutant de trait  $s_{mut}$  dans une population résidente de trait  $s_{res}$ .  $W(s_{mut}, s_{res})$  est l'opposé du déterminant de la matrice  $Jac_{mut}$ . En utilisant la condition  $V_{A_{res}^*}(s_{res}) - d_A = d_J \frac{J_{res}^*}{A_{res}^*}$  à l'équilibre du résident, on obtient :

$$W(s_{mut}, s_{res}) = (V_{A_{res}^*}(s_{res}) - d_A)V_{J_{mut}}(s_{mut}, s_{res}) - d_A d_J = d_J \frac{J_{res}^*}{A_{res}^*} V_{J_{mut}}(s_{mut}, s_{res}) - d_A d_J \quad (13)$$

Le gradient de fitness est donné par :

$$G(s_{mut}, s_{res}) = d_J \frac{J_{res}^*}{A_{res}^*} g (a_1 k_1 (s_{mut})^{g-1} P_1(s_{res}) - a_2 k_2 (1 - s_{mut})^{g-1} P_2(s_{res})) \quad (14)$$

Une singularité évolutive  $s^*$  est définie par :

$$a_1 k_1 (s^*)^{g-1} P_1(s^*) - a_2 k_2 (1 - s^*)^{g-1} P_2(s^*) = 0 \quad (15)$$

On ne peut pas obtenir d'expression analytique plus poussée de la singularité évolutive.

Si l'équilibre résident comporte une seule plante, par exemple l'équilibre (1), en remplaçant  $P_2(s_{res})$  par 0 dans l'expression du gradient de fitness, on montre qu'il est positif. La valeur du trait de préférence augmente donc jusqu'à atteindre sa limite :  $s \rightarrow 1$  au cours de l'évolution. On en déduit que si l'équilibre résident est un équilibre à une plante, alors l'évolution amène à la spécialisation totale du juvénile sur cette plante. Dans la suite de l'étude analytique, on suppose que l'équilibre résident est coexistant.

La condition d'invasibilité de  $s^*$  est donnée par :

$$\frac{\partial G(s_{mut}, s_{res})}{\partial s_{mut}} = d_J \frac{J_{res}^*(s_{res})}{A_{res}^*(s_{res})} (g-1)g (a_2 k_2 (1-s^*)^{g-2} P_{2res}^*(s^*) + a_1 k_1 s^{*g-2} P_{1res}^*(s^*)) \quad (16)$$

La singularité  $s^*$  est non-invasible si et seulement si  $g < 1$ , c'est-à-dire pour un trade-off concave.

En utilisant la condition (15), on montre que la singularité est convergente si et seulement si

$$C(s^*) = (g-1) + (1-s^*)s^* \left( \frac{1}{P_1(s^*)} \frac{\partial P_1}{\partial s_{res}} \Big|_{s_{res} \rightarrow s^*} - \frac{1}{P_2(s^*)} \frac{\partial P_2}{\partial s_{res}} \Big|_{s_{res} \rightarrow s^*} \right) < 0 \quad (17)$$

On peut montrer qu'à la singularité  $s^*$ ,  $\frac{\partial P_2}{\partial s_{res}} \Big|_{s_{res} \rightarrow s^*} > 0$  et  $\frac{\partial P_1}{\partial s_{res}} \Big|_{s_{res} \rightarrow s^*} < 0$ . Dans ce cas  $(1-s^*)s^* \left( \frac{1}{P_1(s^*)} \frac{\partial P_1}{\partial s_{res}} \Big|_{s_{res} \rightarrow s^*} - \frac{1}{P_2(s^*)} \frac{\partial P_2}{\partial s_{res}} \Big|_{s_{res} \rightarrow s^*} \right) < 0$ .

Par conséquent, si  $g < 1$ ,  $C(s^*) < 0$ . La singularité évolutive est donc convergente et non-invasible : c'est une CSS. Si  $g > 1$ ,  $C(s^*)$  est la somme d'un terme positif et d'un terme négatif. Dans ce cas,  $s^*$  est un EBP (si  $C(s^*) < 0$ ), ou un repeller (si  $C(s^*) > 0$ ).

La figure 5 illustre deux cas particuliers pour l'évolution de  $s$ . En 5(a), on a un cas de CSS avec un trade-off concave. Si on se place initialement dans la zone de coexistence, en violet, l'évolution amène à la singularité  $s^*$ . Par contre, si on se place dans une zone à une seule plante, on va vers la spécialisation sur cette plante. Cependant, le trait passe nécessairement dans la zone de coexistence. Ainsi, selon que l'on considère le système fermé ou non, c'est-à-dire que l'on considère possible l'invasion d'une deuxième plante, l'évolution peut amener à la spécialisation ou à la coexistence. On représente une simulation correspondante de l'évolution du trait  $s$  en 5(c). En 5(b), on a un cas de branching point pour un trade-off convexe. Si le trait  $s$  est initialement dans la zone de coexistence, l'évolution amène à la singularité puis on

observe un branchement évolutif illustré par la simulation en 5(d). La simulation permet de voir que les deux branches se maintiennent. On a alors un dimorphisme dans la population d'interacteur.

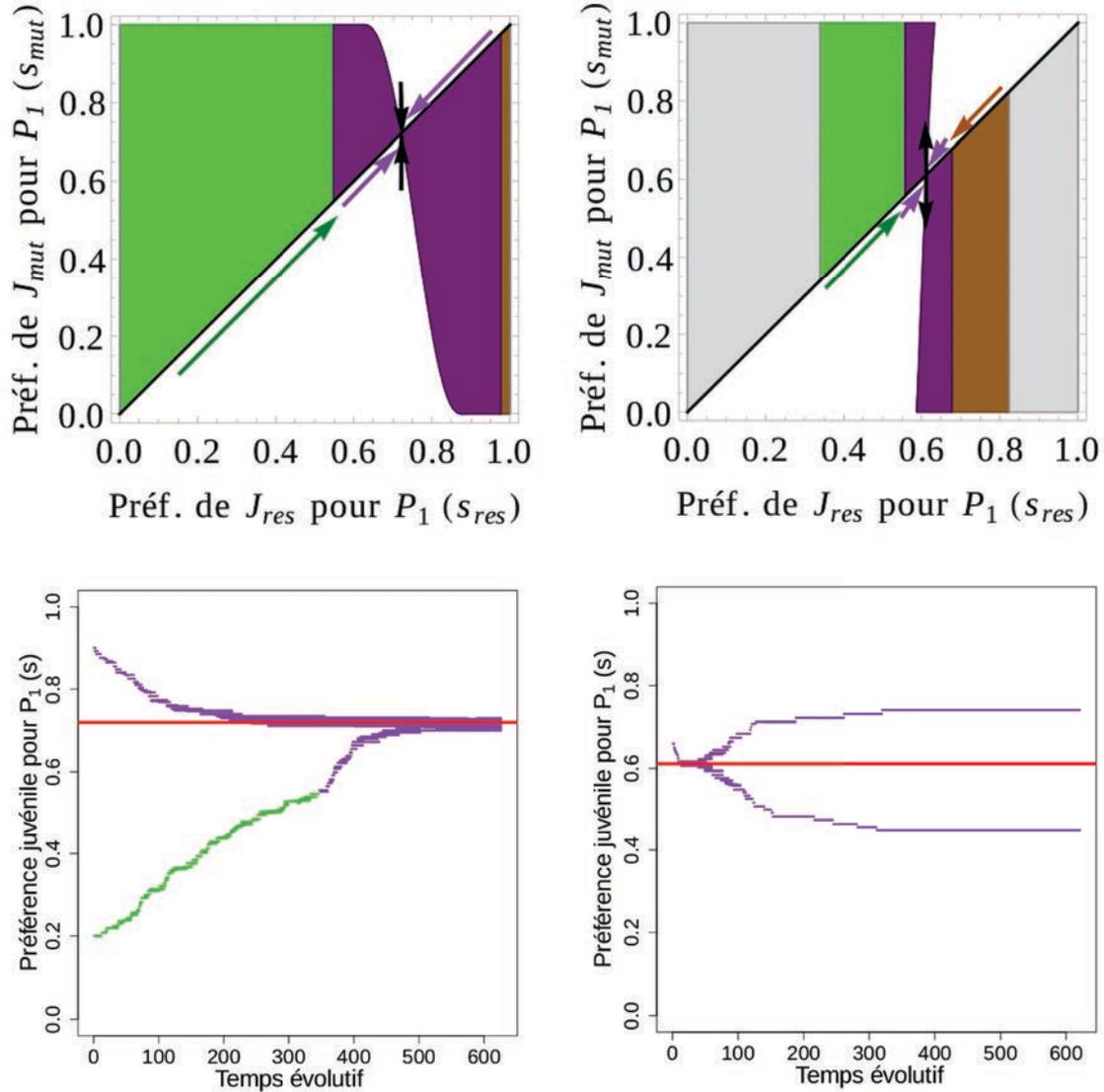


FIG. 5 – Évolution de la préférence juvénile  $s$  selon la forme du trade-off, la préférence adulte étant fixée ( $m = 0.8$ ). Pour les PIP (a) et (b), les zones colorées en violet, vert, et marron correspondent aux zones de fitness positive, quand l'équilibre résident est l'équilibre (3), l'équilibre (1), et l'équilibre (2), respectivement. En gris, on n'a pas d'équilibre écologique résident. Pour les simulations (c) et (d), la ligne rouge correspond à la valeur de la singularité prédite analytiquement, tandis que la couleur des points détermine le type d'équilibre écologique selon le même code couleur que pour les PIP. (a)  $g = 0.3$ ; (b)  $g = 1.7$ ; (c)  $g = 0.3$ ; (d)  $g = 1.7$

### 3.2.2 Évolution du trait de préférence adulte $m$ , la préférence juvénile $s$ étant fixée.

De la même façon que pour l'étude du trait  $s$ , on pose  $W(m_{mut}, m_{res})$  la fitness relative du mutant, de trait  $m_{mut}$  dans une population monomorphique de résident, de trait  $m_{res}$  :

$$W(m_{mut}, m_{res}) = -d_A (V_{J_{res}}(m_{res}) + d_J) + V_{A_{mut}}^*(m_{res}, m_{mut}) V_{J_{res}}(m_{res}) \quad (18)$$

On détermine le gradient de fitness  $G(m_{mut}, m_{res})$  :

$$G(m_{mut}, m_{res}) = h V_{J_{res}}^*(m_{res}) (b_1 m_{mut}^{h-1} v_1 P_1(m_{res}) - b_2 (1 - m_{mut})^{h-1} v_2 P_2(m_{res}))$$

Une singularité évolutive  $m^*$  est définie par

$$b_1 m^{*h-1} v_1 P_1(m^*) - b_2 (1 - m^*)^{h-1} v_2 P_2(m^*) = 0 \quad (19)$$

Si l'équilibre résident est un équilibre à une plante, l'évolution amène à la spécialisation de l'adulte sur cette plante. Ceci peut être montré en annulant le terme  $P_2(m_{res})$  dans l'expression du gradient de fitness : il est alors positif, et  $m \rightarrow 1$ . Dans la suite de l'étude analytique, on considère qu'il y a coexistence stable à l'équilibre résident.

Par un calcul analogue à celui effectué pour l'évolution de la préférence juvénile, le critère d'invasibilité de  $m^*$  est :

$$\left. \frac{\partial G(m_{mut}, m_{res})}{\partial m_{mut}} \right|_{m_{mut} \rightarrow m_{res} \rightarrow m^*} < 0 \Leftrightarrow h < 1 \quad (20)$$

Par conséquent,  $m^*$  est non-invasible si et seulement si le trade-off sur la préférence adulte

est concave.

La singularité  $m^*$  est convergente si et seulement si :

$$C(m^*) = (h-1) + (1-m^*)m^* \left( \frac{1}{P_1(m^*)} \frac{\partial P_1}{\partial m_{res}} \Big|_{m_{res} \rightarrow m^*} - \frac{1}{P_2(m^*)} \frac{\partial P_2}{\partial m_{res}} \Big|_{m_{res} \rightarrow m^*} \right) < 0 \quad (21)$$

À la singularité  $m^*$ ,  $\frac{\partial P_2}{\partial m_{res}} \Big|_{m_{res} \rightarrow m^*} < 0$  et  $\frac{\partial P_1}{\partial m_{res}} \Big|_{m_{res} \rightarrow m^*} > 0$ .

On a donc que  $(1-m^*)m^* \left( \frac{1}{P_1(m^*)} \frac{\partial P_1}{\partial m_{res}} \Big|_{m_{res} \rightarrow m^*} - \frac{1}{P_2(m^*)} \frac{\partial P_2}{\partial m_{res}} \Big|_{m_{res} \rightarrow m^*} \right) > 0$ . Ainsi, si  $h > 1$ , alors  $C(m^*) > 0$ . La singularité évolutive est donc non-convergente et non-invasible, c'est un repellor. Si  $h < 1$ ,  $m^*$  est une CSS (si  $C(m^*) < 0$ ), ou un jardin d'Eden (si  $C(s^*) > 0$ ). Si  $m^*$  est un repellor ou un jardin d'Eden, on considère que l'évolution amène à la spécialisation. Nous illustrons les deux types de dynamiques observés par des PIP, sur la figure 6.

On montre donc que les dynamiques évolutives sur les préférences adulte  $m$  et juvénile  $s$  sont très différentes. Si  $s$  évolue, l'évolution amène à un certain degré de généralisme si on a une CSS, ou à deux phénotypes spécialistes, si on a un EBP, et on conserve dans les deux cas l'équilibre coexistant. Si  $m$  évolue, on va vers la spécialisation sur une plante, ceci excluant l'autre plante, ou bien sur une CSS. Cette dernière dynamique est possible théoriquement mais n'a jamais été observée au cours des simulations.

### 3.2.3 Corrélation entre évolution de la préférence d'un stade par rapport à la préférence de l'autre stade.

D'après les hypothèses sur les effets indirects entre stades, on prédit que l'évolution de la préférence juvénile tend à maximiser le recouvrement de niche, tandis que l'évolution de la préférence adulte tend à favoriser une séparation de niche. On cherche à répondre à cette question, en étudiant la corrélation entre valeur des singularités évolutives pour différents cas d'évolution, la préférence de l'autre stade étant toujours fixée.

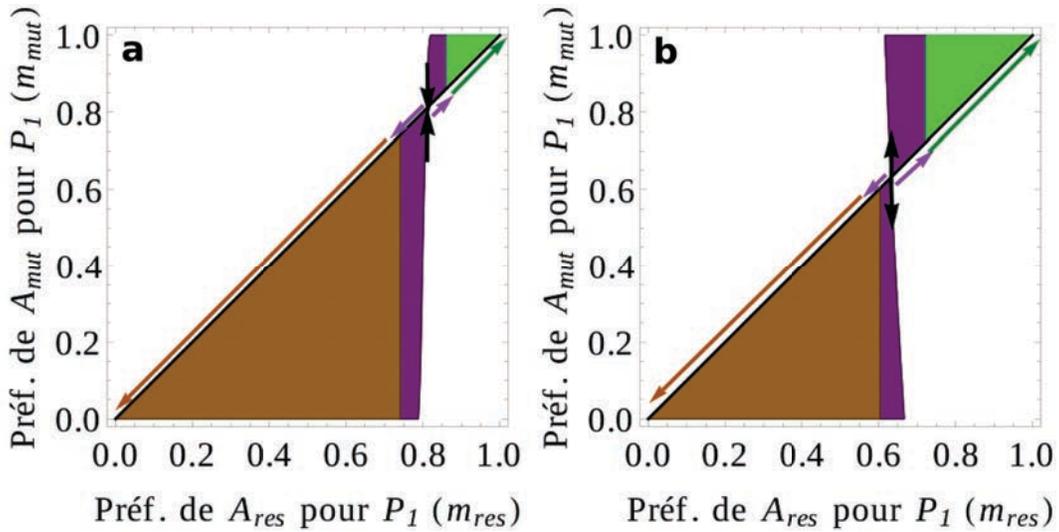


FIG. 6 – Évolution de la préférence adulte  $m$  selon la forme du trade-off, à préférence juvénile fixée ( $s = 0.5$ ). Pour les PIP, les zones colorées en violet, vert, et marron correspondent aux zones de fitness positive, quand l'équilibre résident est l'équilibre coexistant, l'équilibre (1), et l'équilibre (2), respectivement. (a)  $h = 0.5$ ; (b)  $h = 2$

On représente en figure 7 les valeurs de singularités évolutives obtenues numériquement pour l'évolution de la préférence juvénile, en fonction de la préférence adulte, et inversement. On montre une corrélation positive entre évolution de la préférence juvénile et la préférence adulte, en figure 7(a). On a aussi une corrélation positive entre valeur de la singularité pour la préférence adulte et valeur de la préférence juvénile, illustrée en figure 7(b). Cependant, ces singularités sont divergentes, ce qui amène à une bistabilité évolutive entre les deux équilibres à une plante. Le bassin d'attraction des équilibres, c'est-à-dire l'ensemble des valeurs initiales de trait pour la préférence adulte qui fait évoluer le trait vers l'équilibre en question, est déterminé par la position de la singularité évolutive. Plus la singularité est proche de 1, plus la gamme de traits qui conduisent à la spécialisation sur la plante  $P_2$  est grande. Ainsi, cela revient à une corrélation négative en termes de résultats de l'évolution : plus le juvénile est spécialisé sur une plante, plus la gamme de traits qui conduisent la préférence de l'adulte à évoluer sur cette même plante est petite.

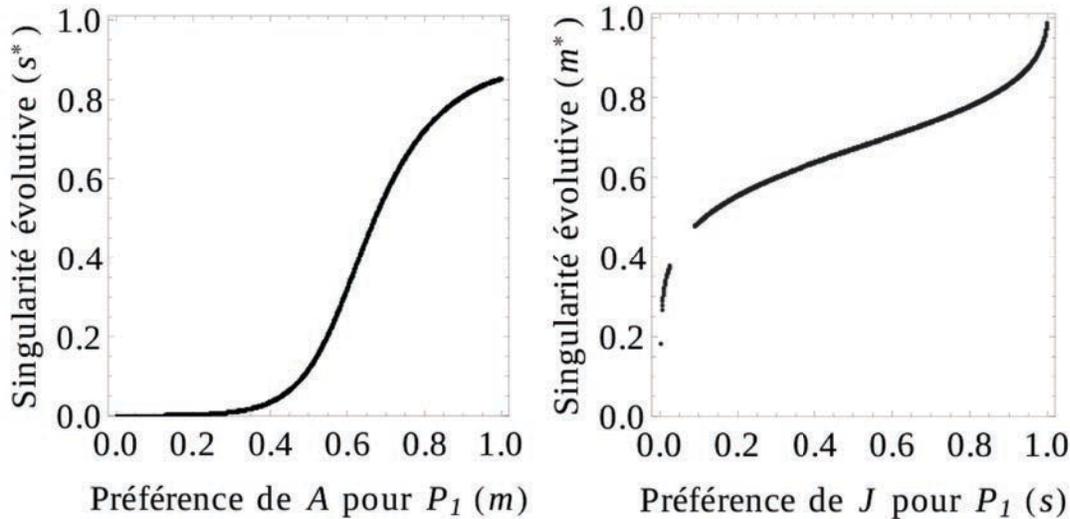


FIG. 7 – Corrélation entre la singularité évolutive correspondant à la préférence d’un stade et la préférence de l’autre stade. En (a), on observe une corrélation positive entre l’évolution de la préférence des juvéniles et la préférence adulte (singularité convergente). En (b), on observe une corrélation négative entre l’évolution de la préférence des adultes et la préférence des juvéniles (singularité divergente). (a)  $g = 0.3$  et  $h = 1.5$ ; (b)  $g = 0.3$  et  $h = 1.5$

## 4 Discussion

Nos résultats montrent que l’invasion d’une communauté par une plante peut engendrer différentes trajectoires écologiques. Une première possibilité est que la plante ne peut pas envahir le système, car son taux de croissance intrinsèque n’est pas suffisant pour permettre son maintien, qu’elle n’est pas suffisamment favorisée par le stade adulte de l’interacteur, ou qu’elle est trop consommée par le stade herbivore. Si la plante envahit, deux issues sont possibles : la seconde remplace la première, ou bien les deux plantes coexistent. Nous nous focalisons ici sur les cas de coexistence. Un patron particulièrement intéressant apparaît si la plante colonisatrice a un taux de croissance intrinsèque négatif. Dans ce cas, nous considérons qu’il y a facilitation de la plante colonisatrice par la plante résidente, au sens où la présence de la plante résidente peut permettre l’invasion d’une plante colonisatrice qui n’aurait pas pu se maintenir seule. Des cas où des plantes exotiques sont pollinisées et dispersées par des oiseaux natifs ont été mis en évidence (Richardson *et al.*, 2000). Le mécanisme qui permet d’expliquer cette facilitation est le maintien par la plante résidente d’une densité suffisante de

mutualistes, par rapport à la densité d'antagonistes. On note que l'effet indirect de la plante colonisatrice sur la plante native est négatif, tandis que l'effet indirect de la plante native sur la plante colonisatrice est positif : un antagonisme apparent existe donc, caractérisée par une relation (+,-). La facilitation au sens strict est définie comme une interaction qui bénéficie aux deux partenaires de l'interaction de type (+,+), ou du moins commensale de type (+,0) (Bruno *et al.*, 2003). Dans notre système, nous n'observons jamais de mutualisme apparent de type (+,+). On retrouve également l'idée de séquence de colonisation non aléatoire, ordonnée, et déterminée par la facilitation. La population source doit être présente avant la population puits pour que celle-ci se maintienne (Bruno *et al.*, 2003).

Pour que les deux plantes coexistent, la plante majoritairement pollinisée doit aussi être celle qui est le plus consommée, relativement aux termes de croissance intrinsèque. Ce résultat se rapproche des conditions classiques de coexistence d'espèces en compétition. L'espèce la plus compétitive doit également être l'espèce la plus vulnérable (Paine, 1966; Armstrong, 1979; Holt & Lawton, 1994; Leibold, 1996). Dans notre système, l'espèce la plus compétitive, en termes de mutualisme et de croissance intrinsèque, doit également être l'espèce la plus vulnérable par rapport à la prédation. Ces conditions sont nécessaires mais non suffisantes. Une condition supplémentaire est que si la plante  $P_1$  bénéficie plus du mutualisme - par rapport à la prédation subie - que la plante  $P_2$ , alors l'interacteur doit avoir un ratio pollinisation/prédation plus important pour la plante  $P_1$  que pour la plante  $P_2$ . Cette condition peut être rapprochée du résultat classique de Tilman (1982) : la coexistence stable est prédite si les espèces consomment plus la ressource qui leur est le plus limitante. Dans notre cas, le trade-off entre compétitivité et vulnérabilité n'est pas intrinsèque aux plantes, mais dépend des interactions antagonistes et mutualistes, et est déterminé par le changement de rôle au cours du cycle de vie de l'interacteur.

Dans certains cas, les deux équilibres à une plante peuvent être simultanément stables.

Ces états alternatifs stables ont une grande importance lorsqu'on étudie les régimes d'extinctions catastrophiques dans les communautés, puisqu'ils conduisent à des dynamiques d'hystérésis (Scheffer & Carpenter, 2003). Suite à une variation continue d'un paramètre, par exemple dans notre étude, une augmentation du taux de croissance intrinsèque, on peut passer d'un état stable à un autre de façon abrupte, si l'on considère une perturbation de la densité des espèces. Une implication écologique importante est qu'il n'est pas nécessaire d'avoir un changement brusque des conditions environnementales pour entraîner des comportements catastrophiques. Par contre, il faudra une amplitude importante de variation du paramètre pour retrouver l'état initial (Scheffer & Carpenter, 2003).

Les états alternatif stables sont fréquemment observés dans les réseaux mutualistes (Scheffer & Carpenter, 2003; Jelle Lever *et al.*, 2014) et souvent soulignés dans les études sur les populations structurées (Schreiber & Rudolf, 2008; Guill, 2009; Nakazawa, 2011). Le mécanisme avancé dans ces études est une rétro-action positive, causée par l'interaction mutualiste dans le cas des réseaux mutualistes, ou causée par de la compétition apparente entre les ressources des stades adultes et juvéniles pour des populations structurées (Schreiber & Rudolf, 2008). Par exemple, si les taux de maturation et de reproduction sont ressource-dépendents, une augmentation de la ressource du juvénile fait augmenter le taux de maturation, ce qui conduit à une diminution de la densité de la ressource adulte. Ceci conduit à une diminution du taux de reproduction, et bénéficie à la ressource juvénile. C'est ce feedback positif, ici sur la ressource du juvénile, qui conduit à l'un ou l'autre des équilibres stables.

Notre modèle présente à la fois un terme d'interaction mutualiste avec le stade adulte, et une population structurée pour laquelle on peut avoir un recouvrement de niche, ce qui peut diminuer l'obtention de bistabilité (Nakazawa, 2011). Si on considère des niches séparées pour les deux stades, on a alors une rétro-action négative. En effet, puisque les taux de maturation et de reproduction sont proportionnels à la densité de la ressource, une augmentation de la densité de la plante consommée par le juvénile fait augmenter le taux de maturation. Ceci bénéficie à la ressource adulte via l'interaction mutualiste. On a alors une augmentation du

taux de reproduction des adultes, ce qui conduit à une diminution de la ressource juvénile. En revanche, si on a un certain recouvrement de niche, nécessaire pour avoir coexistence, nous avons montré que la balance des interactions indirectes entre les deux plantes donnait lieu à des interactions de type compétition apparente, dans le cas où les deux populations de plantes sont sources. On peut alors retrouver le mécanisme de rétro-action positive pour expliquer la bistabilité puisque l'augmentation en densité d'une plante a un effet positif sur elle-même.

Enfin, des dynamiques cycliques, pouvant présenter des oscillations importantes peuvent aussi apparaître dans le système. On peut proposer deux mécanismes possibles pour l'obtention de ces dynamiques cycliques. La première explication est la structuration de la population d'interacteur en deux stades qui serait à l'origine de ces cycles, et qui imposeraient la cyclicité aux populations de plantes (de Roos & Persson, 2003). Par ailleurs, on a observé l'augmentation de la cyclicité vers des dynamiques instables lorsqu'on augmente le taux de croissance intrinsèque d'une des deux plantes, ce qui revient à enrichir le système : on peut donc rattacher cette observation au paradoxe de l'enrichissement (Rosenzweig, 1971).

La méta-analyse d'Altermatt et Pearse (2011) a montré une corrélation entre régimes alimentaires des stades adulte et juvénile chez les lépidoptères. Ce résultat n'est que partiellement retrouvé dans notre étude. Cependant nous avons pu vérifier nos prédictions quant à la sélection de la préférence d'un stade en relation avec la préférence de l'autre stade. En effet, quand la préférence des adultes est fixée, l'évolution mène à une corrélation positive entre préférence des juvéniles et préférence des adultes, ce qui conduit à une maximisation du recouvrement de niche. À l'inverse, si on fixe la préférence juvénile, l'évolution de la préférence adulte fait apparaître une corrélation négative entre préférence juvénile et préférence adulte. Nos prédictions sont donc retrouvées, mais ces résultats sont contraires à l'observation d'Altermatt et Pearse (2011). La préférence adulte évolue de manière à limiter

le recouvrement de niche, et à se spécialiser sur une plante différente de celle préférée par le juvénile.

Un conflit évolutif entre les stades existe, créant des pressions de sélection divergentes sur le recouvrement de niche. Le résultat d'Altermatt et Pearse (2011) peut être dû à une contrainte évolutive moins forte sur le trait de préférence juvénile, ce qui lui donnerait une capacité d'évolution plus grande par rapport au trait de préférence adulte. Notons cependant que l'on observe une variabilité dans les résultats d'Altermatt et Pearse (2011), ce recouvrement de niche n'étant pas observé pour toutes les espèces. En effet, 54 % des espèces incluent, au stade adulte, dans leur régime alimentaire la plante-hôte utilisée au stade juvénile. Afin de comprendre cette variabilité, nous travaillons à une analyse de coévolution des deux traits de préférence par simulation. Nous prédisons que le résultat de l'évolution conjointe des deux traits sera fortement dépendante des densités relatives des stades adultes et juvéniles, ainsi que des contraintes de sélection qui s'exercent sur les traits. On peut imaginer que la vitesse d'évolution des traits, selon l'équation canonique de la dynamique adaptative (Dieckmann & Law, 1996), déterminera si la stratégie évolutive est favorable au stade adulte ou au stade juvénile.

Nous avons montré que selon la forme du trade-off, l'évolution de la préférence du juvénile amène à une stratégie généraliste (trade-off concave) ou à deux stratégies spécialistes (trade-off convexe). Pour ce qui est de la préférence adulte, on peut avoir bistabilité évolutive avec spécialisation sur une des deux plantes, dès que le trade-off est convexe, mais aussi si le trade-off est concave. Si le trade-off est concave, on peut théoriquement avoir des cas de généralisme, mais qui n'ont pas pu être observés par simulation. L'effet de la forme du trade-off sur le résultat de l'évolution de la préférence juvénile est cohérent avec la signification de la courbature du trade-off sur les contraintes liées à la spécialisation : quand le trade-off est concave, on s'attend à favoriser le généralisme, puisqu'il y a des coûts plus importants à être spécialiste. En revanche, quand le trade-off est convexe, on s'attend à un coût plus important

du généralisme. Ceci favorise la divergence de la population au niveau de la singularité, en deux sous-populations qui chacune est plus spécialiste que la population originale, et on observe un branchement évolutif. Ce type de résultat est classique en évolution de la spécialisation (Ravigné *et al.*, 2009).

Nos résultats mettent en évidence l'importance des dynamiques évolutives pour le maintien des communautés. Nous montrons, lorsque le trade-off pour la préférence juvénile est concave, la possibilité d'évoluer vers un équilibre à deux plantes coexistantes. Ceci est valable si on considère l'introduction dans le système de propagules de la seconde plante. L'évolution permet donc l'invasion d'une deuxième plante dans le système, quand l'équilibre écologique initial ne le permettait pas, sur une échelle de temps évolutive. Par ailleurs, si l'équilibre écologique initial est déjà coexistant, l'évolution renforce la coexistence.

Lorsque la préférence juvénile présente un trade-off concave, l'évolution amène à une diversification de la communauté par un branchement évolutif. Le maintien de deux populations de spécialistes est observé. Un phénomène de complexification de la communauté à donc lieu.

Enfin, un dernier effet possible de l'évolution est le meurtre évolutif (Dieckmann & Ferrère, 2004; Dercole *et al.*, 2002) d'une des deux plantes si on considère l'évolution de la préférence adulte.

Le modèle choisi est volontairement simplifié afin de permettre une étude analytique restant focalisée sur les effets de l'interacteur, leur transmission sous forme d'effets indirects entre plantes. Une première perspective d'étude serait d'ajouter un niveau de complexité supplémentaire, en introduisant un modèle de compétition classique pour les plantes. On peut s'intéresser à la façon dont la structure de l'interacteur en stades modifie les conditions de coexistence des plantes par rapport à un modèle simple de compétition apparente (Wollrab *et al.*, 2013). Introduire un terme de densité-dépendance pourrait conduire à une saturation des interactions trophiques et mutualistes, qui pourrait favoriser le généralisme aux dépens de

la spécialisation pour l'interaction mutualiste. Cependant, un tel système n'est pas solvable analytiquement.

On pourrait également prendre en compte une variabilité environnementale spatiale et/ou temporelle, en prédisant que cela défavoriserait les cas de spécialisation sur une seule plante, et favoriserait le généralisme pour chaque stade, par analogie avec des modèles d'évolution de la dispersion (Kisdi, 2002). Cependant, ce généralisme pour les deux stades diminue la coexistence.

En dernier lieu, il est important de noter que notre modèle se veut très général. Nous avons pris pour cadre d'étude l'exemple des Lépidoptères, motivé par l'étude d'Altermatt et Pearse (2011). Les prédictions obtenues peuvent s'appliquer à toute espèce antagoniste au stade juvénile et mutualiste au stade adulte. Nous pourrions par exemple approximer une interaction indirecte positive par notre interaction positive directe. Si on considère une cascade trophique, un poisson antagoniste d'une espèce au stade juvénile pourrait être engagé dans une interaction indirecte positive avec cette même espèce au stade adulte, par effets top-down et bottom-up.

## Références

- Albrecht, J., Gertrud Berens, D., Jaroszewicz, B., Selva, N., Brandl, R. & Farwig, N. (2014). Correlated loss of ecosystem services in coupled mutualistic networks. *Nature communications*, 5, 3810.
- Altermatt, F. & Pearse, I. (2011). Similarity and specialization of the larval versus adult diet of European butterflies and moths. *The American naturalist*, 178, 372–382.
- Armstrong, R. (1979). Prey species replacement along a gradient of nutrient enrichment : a graphical approach. *Ecology*, 60, 76–84.
- Bascompte, J. & Jordano, P. (2007). Plant-Animal Mutualistic Networks : The Architecture of Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 38, 567–593.
- Bascompte, J., Jordano, P., Melián, C. & Olesen, J. (2003). The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100, 9383–9387.
- Bastolla, U., Fortuna, M., Pascual-García, A., Ferrera, A., Luque, B. & Bascompte, J. (2009). The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity. *Nature*, 458, 1018–1020.
- Begon, M., Townsend, C. & Harper, J. (2006). *Ecology : From Individuals to Ecosystems*. 4th edn. Blackwell Publishing, Malden.
- Bruno, J., Stachowicz, J. & Bertness, M. (2003). Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology & Evolution*, 18, 119–125.
- Charnov, E. (1976). Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical population biology*, 9, 129–136.
- Christiansen, F. (1991). On conditions for evolutionary stability for a continuously varying character. *The American naturalist*, 138, 37–50.

- De Roos, A. & Persson, L. (2002). Size-dependent life-history traits promote catastrophic collapses of top predators. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99, 12907–12912.
- De Roos, A., Schellekens, T., van Kooten, T., van de Wolfshaar, K., Claessen, D. & Persson, L. (2007). Food-dependent growth leads to overcompensation in stage-specific biomass when mortality increases : the influence of maturation versus reproduction regulation. *The American naturalist*, 170, E59–76.
- De Roos, A., Schellekens, T., Van Kooten, T. & Persson, L. (2008). Stage-specific predator species help each other to persist while competing for a single prey. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105, 13930–13935.
- Dercole, F., Ferrière, R. & Rinaldi, S. (2002). Ecological bistability and evolutionary reversals under asymmetrical competition. *Evolution*, 56, 1081–1090.
- Dieckmann, U. & Ferrière, R. (2004). Adaptive Dynamics and Evolving Biodiversity. In : *Evolutionary Conservation Biology* (eds. Ferrière, R., Dieckmann, U. & Couvet, D.). Cambridge University Press, Cambridge, pp. 188–224. 1st edn.
- Dieckmann, U. & Law, R. (1996). The dynamical theory of coevolution : a derivation from stochastic ecological processes. *Journal of mathematical biology*, 34, 579–612.
- Egas, M., Dieckmann, U. & Sabelis, M. (2004). Evolution restricts the coexistence of specialists and generalists : the role of trade-off structure. *The American naturalist*, 163, 518–31.
- Fontaine, C., Guimarães, P., Kéfi, S., Loeuille, N., Memmott, J., van der Putten, W., van Veen, F. & Thébaud, E. (2011). The ecological and evolutionary implications of merging different types of networks. *Ecology Letters*, 14, 1170–1181.

- Georgelin, E. & Loeuille, N. (2014). Dynamics of coupled mutualistic and antagonistic interactions, and their implications for ecosystem management. *Journal of theoretical biology*, 346C, 67–74.
- Geritz, S., Kisdi, E., Meszéna, G. & Metz, J. (1998). Evolutionarily singular strategies and the adaptive growth and branching of the evolutionary tree. *Evolutionary Ecology*, 12, 35–57.
- Guill, C. (2009). Alternative dynamical states in stage-structured consumer populations. *Theoretical population biology*, 76, 168–178.
- Hairston, N., Smith, F. & Slobodkin, L. (1960). Community structure, population control and competition. *The American Naturalist*, 94, 421–425.
- Holling, C. (1959). Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *Canadian Entomologist*, 91, 385–398.
- Holt, R. (1977). Predation, Apparent Competition and the structure of prey communities. *Theoretical Population Biology*, 12, 197–229.
- Holt, R., Grover, J. & Tilman, D. (1994). Simple rules for interspecific dominance in systems with exploitative and apparent competition. *The American Naturalist*, 144, 741–771.
- Holt, R. & Lawton, J. (1994). The ecological consequences of shared natural enemies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 25, 495–520.
- Jelle Lever, J., van Nes, E., Scheffer, M. & Bascompte, J. (2014). The sudden collapse of pollinator communities. *Ecology Letters*, 17, 350–359.
- Kéfi, S., Berlow, E., Wieters, E., Navarrete, S., Petchey, O., Wood, S., Boit, A., Joppa, L., Lafferty, K., Williams, R., Martinez, N., Menge, B., Blanchette, C., Iles, A. & Brose, U. (2012). More than a meal...integrating non-feeding interactions into food webs. *Ecology Letters*, 15, 291–300.

- Kisdi, E. (2002). Dispersal : Risk Spreading versus local adaptation. *The American naturalist*, 159, 579–596.
- Leibold, M. (1996). A graphical model of keystone predators in food webs : trophic regulation of abundance, incidence and diversity patterns in communities. *The American Naturalist*, 147, 784–812.
- Loeuille, N. (2010a). Consequences of adaptive foraging in diverse communities. *Functional Ecology*, 24, 18–27.
- Loeuille, N. (2010b). Influence of evolution on the stability of ecological communities. *Ecology Letters*, 13, 1536–1545.
- Massol, F., Calcagno, V. & Massol, J. (2009). The metapopulation fitness criterion : proof and perspectives. *Theoretical population biology*, 75, 183–200.
- Maynard Smith, J. (1982). *Evolution and the theory of games*. 1st edn. Cambridge University Press, Cambridge.
- Metz, J. & Gyllenberg, M. (2001). How should we define fitness in structured metapopulation models? Including an application to the calculation of evolutionarily stable dispersal strategies. *Proceedings of the Royal Society B*, 268, 499–508.
- Metz, J., Nisbet, R. & Geritz, S. (1992). How should we define 'fitness' for general ecological scenarios. *Trends in ecology & evolution*, 7, 198–202.
- Miller, T. & Rudolf, V. (2011). Thinking inside the box : community-level consequences of stage-structured populations. *Trends in ecology & evolution*, 26, 457–466.
- Nakazawa, T. (2011). Alternative stable states generated by ontogenetic niche shift in the presence of multiple resource use. *PloS one*, 6, e14667.
- Oksanen, L., Fretwell, S., Arruda, J. & Niemela, P. (1981). Exploitation ecosystems in gradients of primary production. *The American naturalist*, 118, 240–261.

- Paine, R. (1966). Food web complexity and species diversity. *The American naturalist*, 100, 65–75.
- Pocock, M., Evans, D. & Memmott, J. (2012). The robustness and restoration of a network of ecological networks. *Science*, 335, 973–977.
- Polis, G., Myers, C. & Holt, R. (1989). The ecology and evolution of intraguild predation : potential competitors that eat each other. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 20, 297–330.
- Polis, G. & Strong, D. (1996). Food web complexity and community dynamics. *The American Naturalist*, 147, 813–846.
- Pulliam, H. (1988). Sources, sinks, and population regulation. *The American naturalist*, 132, 652–661.
- Pyke, G. (1984). Optimal foraging theory : a critical review. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 15, 523–575.
- Ravigné, V., Dieckmann, U. & Olivieri, I. (2009). Live where you thrive : joint evolution of habitat choice and local adaptation facilitates specialization and promotes diversity. *The American Naturalist*, 174, E141–69.
- Richardson, D., Allsopp, N., D’Antonio, C., Milton, S. & Rejmánek, M. (2000). Plant invasions—the role of mutualisms. *Biological Reviews*, 75, 65–93.
- de Roos, A. & Persson, L. (2003). Competition in size-structured populations : mechanisms inducing cohort formation and population cycles. *Theoretical population biology*, 63, 1–16.
- Rosenzweig, M. (1971). Paradox of Enrichment : Destabilization of Exploitation Ecosystems in Ecological Time. *Science*, 171, 385–387.
- Rudolf, V. & Lafferty, K. (2011). Stage structure alters how complexity affects stability of ecological networks. *Ecology Letters*, 14, 75–9.

- Sauve, A., Fontaine, C. & Thébault, E. (2013). Structure-stability relationships in networks combining mutualistic and antagonistic interactions. *Oikos*, 3, 378–384.
- Scheffer, M. & Carpenter, S. (2003). Catastrophic regime shifts in ecosystems : linking theory to observation. *Trends in Ecology & Evolution*, 18, 648–656.
- Scheffer, M., Carpenter, S., Lenton, T., Bascompte, J., Brock, W., Dakos, V., van de Koppel, J., van de Leemput, I., Levin, S., van Nes, E., Pascual, M. & Vandermeer, J. (2012). Anticipating critical transitions. *Science*, 338, 344–348.
- Schreiber, S. & Rudolf, V. (2008). Crossing habitat boundaries : coupling dynamics of ecosystems through complex life cycles. *Ecology letters*, 11, 576–587.
- Strauss, S. (1991). Indirect effects in community ecology : Their definition, study and importance. *Trends in ecology & evolution*, 6, 206–210.
- Strauss, S. & Irwin, R. (2004). Ecological and Evolutionary Consequences of Multispecies Plant-Animal Interactions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35, 435–466.
- Thompson, J. & Cunningham, B. (2002). Geographic structure and dynamics of coevolutionary selection. *Nature*, 417, 735–738.
- Tilman, D. (1982). *Resource competition and community structure*. 1st edn. vol. 14. Princeton University Press, Princeton.
- Wollrab, S., De Roos, A. & Diehl, S. (2013). Ontogenetic diet shifts promote predator-mediated coexistence. *Ecological Research*, 94, 2886–2897.
- Wootton, J. (1994). The Nature and Consequences of Indirect Effects in Ecological Communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 25, 443–466.

## A Conditions de maintien des plantes pour l'équilibre coexistant

On peut obtenir ces conditions en étudiant  $P_1^*$  et  $P_2^*$  comme des fonctions de la mortalité juvénile  $d_J$ , sachant l'existence de l'interacteur. On note ces fonctions  $P_1^*(d_J)$  et  $P_2^*(d_J)$ . On suppose que le dénominateur commun pour les deux plantes est négatif :  $\frac{b_2 v_2 (1-m)^h}{a_2 k_2 (1-s)^g} < \frac{b_1 m^h v_1}{a_1 k_1 s}$ . Le cas opposé donne des résultats symétriques pour les expressions. Ceci signifie que le rapport du terme de mutualisme sur le terme de prédation par l'interacteur sur la plante  $P_2$  est inférieur au rapport du taux de mutualisme sur le taux de prédation sur la plante  $P_1$ . On note  $d_J^{(1)}$  la racine de  $P_1^*(d_J)$ , cf. expression (22) et  $d_J^{(2)}$  la racine de  $P_2^*(d_J)$  cf. expression (23).

$$d_J^{(1)} = d_A \frac{\frac{a_1 s^g}{r_1} - \frac{a_2 (1-s)^g}{r_2}}{\left(\frac{b_1 m^h w_1}{r_1} - \frac{b_2 (1-m)^h w_2}{r_2}\right)^2} \left( \frac{a_1 s^g}{r_1} \frac{b_2 v_2 (1-m)^h}{a_2 k_2 (1-s)^g} - \left( \frac{b_1 m^h w_1}{r_1} + \frac{b_2 w_2 (1-m)^h \left(\frac{v_2}{k_2 w_2} - 1\right)}{r_2} \right) \right) \quad (22)$$

$$d_J^{(2)} = d_A \frac{\frac{a_2 (1-s)^g}{r_2} - \frac{a_1 s^g}{r_1}}{\left(\frac{b_2 (1-m)^h w_2}{r_2} - \frac{b_1 m^h w_1}{r_1}\right)^2} \left( \frac{a_2 (1-s)^g}{r_2} \frac{b_1 v_1 m}{a_1 k_1 s} - \left( \frac{b_2 (1-m)^h w_2}{r_2} + \frac{b_1 m^h w_1 \left(\frac{v_1}{k_1 w_1} - 1\right)}{r_1} \right) \right) \quad (23)$$

Ces expressions sont complexes. Cependant, on montre que le rapport des densités adultes et juvéniles joue un rôle important dans le maintien de la coexistence. On peut illustrer ce résultat par la figure S1, qui montre les différentes dynamiques écologiques dans le plan  $(d_A, d_J)$  pour des scénarios particuliers de spécialisation et de recouvrement de niche.

## B Stabilité de l'équilibre coexistant

On étudie la stabilité de l'équilibre coexistant au moyen du critère de Routh-Hurwitz, qui donne des conditions nécessaires et suffisantes dérivées du polynôme caractéristique de la matrice jacobienne du système à l'équilibre. Les conditions sont, si on note  $c_n$  le coefficient de  $\lambda^n$  :

$$- \forall n, c_n > 0$$

$$- c_3 c_2 > c_4 c_1 \text{ et } c_3 c_2 c_1 > c_4 c_1^2 + c_3^2 c_0$$

$c_4 = 1, c_3 > 0$  s'il y a coexistence.

$c_0 > 0$  si et seulement si  $\frac{e_1 m v_1}{a_1 k_1 s} - \frac{e_2 (1-m)^h v_2}{a_2 k_2 (1-s)^g}$  et  $\frac{e_1 m w_1}{a_1 s} - \frac{e_2 (1-m)^h w_2}{a_2 (1-s)^g}$  sont de même signe : la plante qui bénéficie le plus du mutualisme par rapport à ce qu'elle subit en prédation doit aussi être celle qui apporte plus à l'insecte en mutualisme par rapport à ce qu'elle apporte en prédation.

Il reste donc  $c_1 > 0, c_2 > 0, c_3 c_2 > c_1, c_3 c_2 c_1 > c_1^2 + c_3^2 c_0$ .

En utilisant la condition  $c_1 > 0$ , on obtient une seconde condition nécessaire :  $c_1 > 0 \Leftrightarrow r_2 P_2^* \left( \frac{a_2 k_2 (1-s)^g J^*}{d_A A^*} + \frac{e_2 (1-m)^h v_2 A^*}{d_J J^*} \right) + r_1 P_1^* \left( \frac{a_1 k_1 s J^*}{d_A A^*} + \frac{e_1 m v_1 A^*}{d_J J^*} \right) > 0$  Le terme d'interaction indirecte de  $P_2$  sur  $P_2$ , c'est-à-dire le feedback de  $P_2$  sur elle-même, vaut :  $\frac{r_1 P_1 (d_J a_1 k_1 s J^2 + d_A e_1 m v_1 A^2)}{A J c_0}$ . Le terme d'interaction indirecte de  $P_1$  sur  $P_1$  vaut :  $\frac{r_2 P_2 (d_J a_2 k_2 (1-s)^g J^2 + d_A (e_2 (1-m)^h v_2 A^2))}{A J c_0}$ . Ainsi, on a que la somme des effets indirects intra-spécifiques des plantes vaut  $\frac{c_1}{A J c_0}$ . Pour avoir stabilité,  $c_0 > 0$ . On montre donc qu'une condition nécessaire à la stabilité est que la somme des effets indirects intra-spécifiques des plantes doit être positive.

# Bibliographie

- Abrams, P. (1992). Adaptive foraging by predators as a cause of predator-prey cycles. *Evolutionary Ecology*, 12, 56–72.
- Abrams, P. (2000). The evolution of predator-prey interactions : theory and evidence. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31, 79–105.
- Abrams, P. (2009). When does greater mortality increase population size ? The long history and diverse mechanisms underlying the hydra effect. *Ecology Letters*, 12, 462–474.
- Abrams, P. & Matsuda, H. (1997). Prey adaptation as a cause of predator-prey cycles. *Evolution*, 51, 1742–1750.
- Abrams, P. & Matsuda, H. (2005). The effect of adaptive change in the prey on the dynamics of an exploited predator population. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic sciences*, 62, 758–767.
- Adler, L. (2000). The ecological significance of toxic nectar. *Oikos*, 91, 409–420.
- Adler, L. & Bronstein, J. (2004). Attracting antagonists : does floral nectar increase leaf herbivory. *Ecology*, 85, 1519–1526.
- Adler, L., Seifert, M., Wink, M. & Morse, G. (2012). Reliance on pollinators predicts defensive chemistry across tobacco species. *Ecology Letters*, 15, 1140–1148.
- Agrawal, A. (2011). Current trends in the evolutionary ecology of plant defence. *Functional Ecology*, 25, 420–432.
- Agrawal, A. & Fishbein, M. (2006). Plant defense syndromes. *Ecology*, 87, S132–S149.
- Agrawal, A. & Fishbein, M. (2008). Phylogenetic escalation and decline of plant defense strategies. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105, 10057–10060.
- Aigner, P. (2001). Optimality modeling and fitness trade-offs : when should plants become pollinator specialists ? *Oikos*, 95, 177–184.
- Albrecht, J., Gertrud Berens, D., Jaroszewicz, B., Selva, N., Brandl, R. & Farwig, N. (2014). Correlated loss of ecosystem services in coupled mutualistic networks. *Nature communications*, 5, 3810.

- Ali, J. & Agrawal, A. (2012). Specialist versus generalist insect herbivores and plant defense. *Trends in Plant Science*, 17, 293–302.
- Altermatt, F. & Pearse, I. (2011). Similarity and specialization of the larval versus adult diet of European butterflies and moths. *The American naturalist*, 178, 372–382.
- Amo, L., Jansen, J., van Dam, N., Dicke, M. & Visser, M. (2013). Birds exploit herbivore-induced plant volatiles to locate herbivorous prey. *Ecology Letters*, pp. 1348–1355.
- Anderson, R., Jackson, H., May, R. & Smith, A. (1981). Population dynamics of fox rabies in Europe. *Nature*, 289, 775–771.
- Arditi, R. & Ginzburg, L. (1989). Coupling in Predator-Prey Dynamics : Ratio-Dependence. *Journal of theoretical biology*, 139, 311–326.
- Arias-Estévez, M., López-Periago, E., Martínez-Carballo, E., Simal-Gándara, J., Mejuto, J. & García-Río, L. (2008). The mobility and degradation of pesticides in soils and the pollution of groundwater resources. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 123, 247–260.
- Armbruster, W. (1997). Exaptation link evolution of plant-herbivore and plant-pollinator interactions : a phylogenetic inquiry. *Ecology*, 78, 1661–1672.
- Barber, N., Adler, L., Theis, N., Hazzard, R. & Kiers, E. (2012). Herbivory reduces plant interactions with above- and belowground antagonists and mutualists. *Ecology*, 93, 1560–1570.
- Bascompte, J. & Jordano, P. (2007). Plant-Animal Mutualistic Networks : The Architecture of Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 38, 567–593.
- Bascompte, J., Jordano, P., Melián, C. & Olesen, J. (2003). The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100, 9383–9387.
- Becerra, J. (1997). Insects on plants : macroevolutionary chemical trends in host use. *Science*, 276, 253–256.
- Begon, M., Townsend, C. & Harper, J. (2006). *Ecology : From Individuals to Ecosystems*. 4th edn. Blackwell Publishing, Malden.
- Bell, J., Burkness, E., Milne, A., Onstad, D., Abrahamson, M., Hamilton, K. & Hutchison, W. (2012). Putting the brakes on a cycle : bottom-up effects damp cycle amplitude. *Ecology Letters*, 15, 310–318.
- Bender, E., Case, T. & Gilpin, M. (1984). Perturbation experiments in community ecology : theory and practice. *Ecology*, 65, 1–13.
- Bezemer, T. & van Dam, N. (2005). Linking aboveground and belowground interactions via induced plant defenses. *Trends in ecology & evolution*, 20, 617–24.

- Bianchi, F., Booij, C. & Tschardtke, T. (2006). Sustainable pest regulation in agricultural landscapes : a review on landscape composition, biodiversity and natural pest control. *Proceedings of the Royal Society B*, 273, 1715–1727.
- Bommarco, R., Marini, L. & Vaissière, B. (2012). Insect pollination enhances seed yield, quality, and market value in oilseed rape. *Oecologia*, 169, 1025–1032.
- Bourguet, D., Guillemaud, T., Chevillon, C. & Raymond, M. (2004). Fitness costs of insecticide resistance in natural breeding sites of the mosquito *Culex pipiens*. *Evolution*, 58, 128–135.
- Bradshaw, H. & Schemke, D. (2003). Allele substitution at a flower colour locus produces a pollinator shift in monkeyflowers. *Nature*, 426, 176–178.
- Bronstein, J. (2001). The exploitation of mutualisms. *Ecology Letters*, 4, 277–287.
- Bronstein, J., Dieckmann, U. & Ferrière, R. (2004). Coevolutionary Dynamics and the Conservation of Mutualisms. In : *Evolutionary Conservation Biology* (eds. Ferrière, R., Dieckmann, U. & Couvet, D.). Cambridge University Press, chap. 16, pp. 305–326. 1st edn.
- Brooker, R., Maestre, F., Callaway, R., Lortie, C., Cavieres, L., Kunstler, G., Liancourt, P., Tielbörger, K., Travis, J., Anthelme, F., Armas, C., Coll, L., Corcket, E., Delzon, S., Forey, E., Kikvidze, Z., Olofsson, J., Pugnaire, F., Quiroz, C., Saccone, P., Schiffers, K., Seifan, M., Touzard, B. & Michalet, R. (2008). Facilitation in plant communities : the past, the present, and the future. *Journal of Ecology*, 96, 18–34.
- Bryden, J., Gill, R., Mitton, R., Raine, N. & Jansen, V. (2013). Chronic sublethal stress causes bee colony failure. *Ecology Letters*, no, no–no.
- Caldarelli, G., Higgs, P. & McKane, A. (1998). Modelling Coevolution in Multispecies Communities. *Journal of theoretical biology*, 193, 345–358.
- Carrière, Y., Crowder, D. & Tabashnik, B. (2010). Evolutionary ecology of insect adaptation to Bt crops. *Evolutionary Applications*, 3, 561–573.
- Carrière, Y., Deland, J., Roff, D. & Vincent, C. (1994). Life-history costs associated with the evolution of insecticide resistance. *Proceedings of the Royal Society B*, 258, 35–40.
- Carson, R. (1962). *Silent Spring*. vol. 1963. Houghton Mifflin.
- Chamberlain, S., Bronstein, J. & Rudgers, J. (2014). How context dependent are species interactions? *Ecology letters*, 17, 881–890.
- Chesson, P. (2000). Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31, 343–366.
- Cohen, J. (1977). Food webs and the dimensionality of trophic niche space. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 74, 4533–4536.

- Coley, P., Bryant, J. & Chapin, F. (1985). Resource Availability and Plant antiherbivore defense. *Science*, 230, 895–899.
- Coltman, D., O’Donoghue, P., Jorgenson, J., Hogg, T., Strobeck, C. & Festa-Bianchet, M. (2003). Undesirable evolutionary consequences of trophy hunting. *Nature*, 426, 655–658.
- Costanza, R., D’Arge, R., de Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O’Neill, R., Paruelo, J., Raskin, R., Sutton, P. & van den Belt, M. (1997). The value of the world’s ecosystem services and natural capital. *Nature*, 387, 253–260.
- Craine, J. & Dybzinski, R. (2013). Mechanisms of plant competition for nutrients, water and light. *Functional Ecology*, 27, 833–840.
- Cresswell, J., Page, C., Uygun, M., Holmbergh, M., Li, Y., Wheeler, J., Laycock, I., Pook, C., de Ibarra, N., Smirnoff, N. & Tyler, C. (2012). Differential sensitivity of honey bees and bumble bees to a dietary insecticide (imidacloprid). *Zoology*, 115, 365–371.
- Crowder, D., Northfield, T., Strand, M. & Snyder, W. (2010). Organic agriculture promotes evenness and natural pest control. *Nature*, 466, 109–12.
- Darwin, C. (1859). *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. 1st edn. John Murray, London, UK.
- Darwin, C. (1862). *The various contrivance by which orchids are fertilised by insects*. 2nd edn. John Murray, London.
- Dawkins, R. & Krebs, J. (1979). Arms races between and within species. *Proceedings of the Royal Society B*, 205, 489–511.
- De Moraes, C., Paré, P., Alborn, H. & Tumlinson, J. (1998). Herbivore-infested plants selectively attract parasitoids. *Nature*, 393, 570–573.
- Dean, A. (1983). A simple model of mutualism. *The American Naturalist*, 121, 409–417.
- Denison, R., Kiers, T. & West, S. (2003). Darwinian agriculture : when can humans find solutions beyond the reach of natural selection? *The Quarterly Review of Biology*, 78, 145–168.
- Dent, D. (1995). *Integrated pest management*. Springer, New York.
- Dercole, F., Ferrière, R. & Rinaldi, S. (2002). Ecological bistability and evolutionary reversals under asymmetrical competition. *Evolution*, 56, 1081–1090.
- Desneux, N., Decourtye, A. & Delpuech, J. (2007). The sublethal effects of pesticides on beneficial arthropods. *Annual Review of Entomology*, 52, 81–106.
- Després, L., David, J.P. & Gallet, C. (2007). The evolutionary ecology of insect resistance to plant chemicals. *Trends in ecology & evolution*, 22, 298–307.

- Dicke, M. & Baldwin, I. (2010). The evolutionary context for herbivore-induced plant volatiles : beyond the 'cry for help'. *Trends in plant science*, 15, 167–75.
- Dieckmann, U. & Ferrière, R. (2004). Adaptive Dynamics and Evolving Biodiversity. In : *Evolutionary Conservation Biology* (eds. Ferrière, R., Dieckmann, U. & Couvet, D.). Cambridge University Press, Cambridge, pp. 188–224. 1st edn.
- Dieckmann, U. & Law, R. (1996). The dynamical theory of coevolution : a derivation from stochastic ecological processes. *Journal of mathematical biology*, 34, 579–612.
- Dieckmann, U., Marrow, P. & Law, R. (1995). Evolutionary cycling in predator-prey interactions : population dynamics and the red queen. *Journal of theoretical biology*, 176, 91–102.
- Drossel, B., Higgs, P. & McKane, A. (2001). The influence of predator–prey population dynamics on the long-term evolution of food web structure. *Journal of theoretical biology*, 208, 91–107.
- Dussourd, D. & Eisner, T. (1987). Vein-cutting behavior : insect counterploy to the latex defense of plants. *Science*, 237, 898–901.
- Ehrlich, P.A. & Raven, P.H. (1964). Butterflies and plants : a study in coevolution. *Evolution*, 18, 586–608.
- Eisinger, D. & Thulke, H.H. (2008). Spatial pattern formation facilitates eradication of infectious diseases. *Journal of Applied Ecology*, 45, 415–423.
- Elton, C. & Nicholson, M. (1942). The ten-year cycle in numbers of the lynx in canada. *Journal of Animal Ecology*, 11, 215–244.
- van Emden, H. & Harrington, R. (2007). *Aphids as crop pests*. CABI, Cambridge.
- Estes, J. & Duggins, D. (1995). Sea otters and kelp forests in alaska : generality and variation in a community ecological paradigm. *Ecological Monographs*, 65, 75–100.
- Estes, J., Terborgh, J., Brashares, J., Power, M., Berger, J., Bond, W., Carpenter, S., Essington, T., Holt, R., Jackson, J., Marquis, R., Oksanen, L., Oksanen, T., Paine, R., Pickett, E., Ripple, W., Sandin, S., Scheffer, M., Schoener, T., Shurin, J., Sinclair, A., Soulé, M., Virtanen, R. & Wardle, D. (2011). Trophic downgrading of planet Earth. *Science*, 333, 301–306.
- Evans, M., Grimm, V., Johst, K., Knuuttila, T., de Langhe, R., Lessells, C., Merz, M., O'Malley, M., Orzack, S., Weisberg, M., Wilkinson, D., Wolkenhauer, O. & Benton, T. (2013). Do simple models lead to generality in ecology? *Trends in ecology & evolution*, 10, 578–583.
- Evenson, R.E. & Gollin, D. (2003). Assessing the impact of the green revolution, 1960 to 2000. *Science*, 300, 758–62.

- Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Burel, F., Crist, T., Fuller, R., Sirami, C., Siriwardena, G. & Martin, J.L. (2011). Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology Letters*, 14, 101–112.
- Feeny, P. (1976). Plant apparency and chemical defense. In : *Biochemical interaction between plants and insects* (eds. Wallace, J. & Richard, L.). Springer, New York, pp. 1–40. 1st edn.
- Fenster, C., Armbruster, W., Wilson, P., Dudash, M. & Thomson, J. (2004). Pollination Syndromes and Floral Specialization. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35, 375–403.
- Ferrière, R., Bronstein, J., Rinaldi, S., Law, R. & Gauduchon, M. (2002). Cheating and the evolutionary stability of mutualisms. *Proceedings of the Royal Society B*, 269, 773–80.
- Ferrière, R., Gauduchon, M. & Bronstein, J. (2007). Evolution and persistence of obligate mutualists and exploiters : competition for partners and evolutionary immunization. *Ecology Letters*, 10, 115–26.
- Ferriere, R. & Legendre, S. (2013). Eco-evolutionary feedbacks, adaptive dynamics and evolutionary rescue theory. *Philosophical transactions of the Royal Society of London B*, 368, 20120081.
- Fisher, R. (1930). *The genetical theory of natural selection*. 1st edn. Oxford.
- Foley, J., Ramankutty, N., Brauman, K., Cassidy, E., Gerber, J., Johnston, M., Mueller, N., O'Connell, C., Ray, D., West, P., Balzer, C., Bennett, E., Carpenter, S., Hill, J., Monfreda, C., Polasky, S., Rockström, J., Sheehan, J., Siebert, S., Tilman, D. & Zaks, D. (2011). Solutions for a cultivated planet. *Nature*, 478, 337–342.
- Fontaine, C., Guimarães, P., Kéfi, S., Loeuille, N., Memmott, J., van der Putten, W., van Veen, F. & Thébault, E. (2011). The ecological and evolutionary implications of merging different types of networks. *Ecology Letters*, 14, 1170–1181.
- Fontaine, C., Thébault, E. & Dajoz, I. (2009). Are insect pollinators more generalist than insect herbivores ? *Proceedings of the Royal Society B*, 276, 3027–3033.
- Frankham, R. (1996). Relationship of Genetic Variation to Population Size in Wildlife. *Conservation Biology*, 10, 1500–1508.
- Fukami, T. (2010). Community assembly dynamics in space. In : *Community Ecology : Processes, Models and Applications* (eds. Verhoef, H. & Morin, P.). Oxford University Press, chap. 4, pp. 45–54.
- Fussmann, G., Loreau, M. & Abrams, P. (2007). Eco-evolutionary dynamics of communities and ecosystems. *Functional Ecology*, 21, 465–477.
- Fussmann, G.F., Ellner, S., Shertzer, K. & Hairston, N. (2000). Crossing the Hopf Bifurcation in a Live Predator-Prey System. *Science*, 290, 1358–1360.

- Gallai, N., Salles, J.M., Settele, J. & Vaissière, B. (2009). Economic valuation of the vulnerability of world agriculture confronted with pollinator decline. *Ecological Economics*, 68, 810–821.
- Garibaldi, L., Steffan-Dewenter, I., Winfree, R., Aizen, M., Bommarco, R., Cunningham, S.a., Kremen, C., Carvalheiro, L.G., Harder, L.D., Afik, O., Bartomeus, I., Benjamin, F., Boreux, V., Cariveau, D., Chacoff, N.P., Dudenhöffer, J.H., Freitas, B.M., Ghazoul, J., Greenleaf, S., Hipólito, J., Holzschuh, A., Howlett, B., Isaacs, R., Javorek, S.K., Kennedy, C.M., Krewenka, K.M., Krishnan, S., Mandelik, Y., Mayfield, M.M., Motzke, I., Munyuli, T., Nault, B.a., Otieno, M., Petersen, J., Pisanty, G., Potts, S.G., Rader, R., Ricketts, T.H., Rundlöf, M., Seymour, C.L., Schüepp, C., Szentgyörgyi, H., Taki, H., Tscharrntke, T., Vergara, C.H., Viana, B.F., Wanger, T.C., Westphal, C., Williams, N. & Klein, A.M. (2013). Wild pollinators enhance fruit set of crops regardless of honey bee abundance. *Science*, 339, 1608–11.
- Gassmann, A., Carrière, Y. & Tabashnik, B. (2009). Fitness costs of insect resistance to *Bacillus thuringiensis*. *Annual review of entomology*, 54, 147–63.
- Gause, G. (1934). *The struggle for existence*. 1st edn. Williams and Wilkins, Baltimore.
- Geiger, F., Bengtsson, J., Berendse, F., Weisser, W., Emmerson, M., Morales, M., Ceryngier, P., Liira, J., Tscharrntke, T., Winqvist, C., Eggers, S., Bommarco, R., Pärt, T., Bretagnolle, V., Plantegenest, M., Clement, L., Dennis, C., Palmer, C., Oñate, J., Guerrero, I., Hawro, V., Aavik, T., Thies, C., Flohre, A., Hänke, S., Fischer, C., Goedhart, P. & Inchausti, P. (2010). Persistent negative effects of pesticides on biodiversity and biological control potential on European farmland. *Basic and Applied Ecology*, 11, 97–105.
- Georghiou, G. (1986). *Pesticide resistance : strategies and tactics for management*. National Academic Press, Washington.
- Geritz, S., Kisdi, E., Meszéna, G. & Metz, J. (1998). Evolutionarily singular strategies and the adaptive growth and branching of the evolutionary tree. *Evolutionary Ecology*, 12, 35–57.
- Gigord, L., Macnair, M. & Smithson, A. (2001). Negative frequency-dependant selection maintains a dramatic flower color polymorphism in the rewardless orchid *Dactylorhiza sambucina* (L.) Soo. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98, 6253–6255.
- Gill, R.J., Ramos-Rodriguez, O. & Raine, N.E. (2012). Combined pesticide exposure severely affects individual- and colony-level traits in bees. *Nature*, 491, 105–8.
- Goh, B. (1979). Stability in models of mutualism. *The American naturalist*, 113, 261–275.
- Goldwasser, L. & Roughgarden, J. (1993). Construction and Analysis of a Large Caribbean Food Web. *Ecology*, 74, 1216–1233.
- Gómez, J. (2005). Non-additive effects of herbivores and pollinators on *Erysimum mediohispanicum* (Cruciferae) fitness. *Oecologia*, 143, 412–418.

- Gómez, J., Perfectti, F., Bosch, J. & Camacho, J.P. (2009). A geographic selection mosaic in a generalized plant–pollinator–herbivore system. *Ecological Monographs*, 79, 245–263.
- Gomulkiewicz, R. & Holt, R. (1995). When does evolution by natural selection prevent extinction? *Evolution*, 49, 201–207.
- Gomulkiewicz, R., Nuismer, S. & Thompson, J. (2003). Coevolution in variable mutualisms. *The American naturalist*, 162, S80–93.
- Gomulkiewicz, R., Thompson, J., Holt, R., Nuismer, S. & Hochberg, M. (2000). Hot Spots, Cold Spots, and the Geographic Mosaic Theory of Coevolution. *The American naturalist*, 156, 156–174.
- González-Varo, J., Biesmeijer, J., Bommarco, R., Potts, S., Schweiger, O., Smith, H., Steffan-Dewenter, I., Szentgyörgyi, H., Woyciechowski, M. & Vilà, M. (2013). Combined effects of global change pressures on animal-mediated pollination. *Trends in ecology & evolution*, 28, 524–530.
- Gould, F. (1991). The evolutionary potential of crop pests. *American Scientist*, 79, 496–507.
- Goulson, D. (2013). An overview of the environmental risks posed by neonicotinoid insecticides. *Journal of Applied Ecology*, 50, 977–987.
- Green, R., Cornell, S., Scharlemann, J. & Balmford, A. (2005). Farming and the fate of wild nature. *Science*, 307, 550–555.
- Gronquist, M., Bezzerides, A., Attygalle, A., Meinwald, J., Eisner, M. & Eisner, T. (2001). Attractive and defensive functions of the ultraviolet pigments of a flower (*Hypericum calycinum*). *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98, 13745–13750.
- Gyllenberg, M. & Parvinen, K. (2001). Necessary and sufficient conditions for evolutionary suicide. *Bulletin of mathematical biology*, 63, 981–993.
- Hairston, N., Ellner, S., Geber, M., Yoshida, T. & Fox, J. (2005). Rapid evolution and the convergence of ecological and evolutionary time. *Ecology Letters*, 8, 1114–1127.
- Hairston, N., Smith, F. & Slobodkin, L. (1960). Community structure, population control and competition. *The American Naturalist*, 94, 421–425.
- Harder, L. & Barrett, S. (2006). *Ecology and Evolution of Flowers*. Oxford University Press.
- Harder, L. & Johnson, S. (2009). Darwin’s beautiful contrivances : evolutionary and functional evidence for floral adaptation. *The New phytologist*, 183, 530–545.
- Hare, J. (1990). Ecology and management of the colorado potato beetle. *Annual review of entomology*, pp. 81–100.
- Hastings, A. & Powell, T. (1991). Chaos in a three-species food chain. *Ecology*, 72, 896–903.

- Heithaus, E., Culver, D. & Beattie, A. (1980). Models of some ant-plant mutualisms. *The American naturalist*, 116, 347–361.
- Hendry, A., Kinnison, M., Heino, M., Day, T., Smith, T., Fitt, G., Bergstrom, C., Oakeshott, J., Jørgensen, P., Zalucki, M., Gilchrist, G., Southerton, S., Sih, A., Strauss, S., Denison, R. & Carroll, S. (2011). Evolutionary principles and their practical application. *Evolutionary Applications*, 4, 159–183.
- Henry, M., Béguin, M., Requier, F., Rollin, O., Odoux, J.F., Aupinel, P., Aptel, J., Tchamitchian, S. & Decourtye, A. (2012). A common pesticide decreases foraging success and survival in honey bees. *Science*, 336, 348–350.
- Herms, D. & Mattson, W. (1992). The dilemma of plants : to grow or defend. *The Quarterly Review of Biology*, 67, 283–335.
- Herrera, C. (1996). Floral traits and plant adaptation to insect pollinators : A devil's advocate approach. In : *Floral Biology : Studies on floral evolution in animal-pollinated plants* (eds. Lloyd, D.G. & Barrett, S.C.). Chapman & Hall, New York, chap. 3, pp. 65–87. 1st edn.
- Herrera, C., Medrano, M., Rey, P., Sanchez-Lafuente, A., Garcia, M., Guitian, J. & Manzaneda, A. (2002). Interaction of pollinators and herbivores on plant fitness suggests a pathway for correlated evolution of mutualism- and antagonism-related traits. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99, 16823–16828.
- Hiltunen, T., Hairston, N., Hooker, G., Jones, L. & Ellner, S. (2014). A newly discovered role of evolution in previously published consumer-resource dynamics. *Ecology Letters*, pp. n/a–n/a.
- Hochberg, M. & van Baalen, M. (1998). Antagonistic coevolution over productivity gradients. *The American naturalist*, 152, 620–634.
- Hochberg, M., Gomulkiewicz, R., Holt, R. & Thompson, J. (2000). Weak sinks could cradle mutualistic symbioses - strong sources should harbour parasitic symbioses. *Journal of Evolutionary Biology*, 13, 213–222.
- Holland, J., DeAngelis, D. & Bronstein, J. (2002). Population dynamics and mutualism : functional responses of benefits and costs. *The American naturalist*, 159, 231–244.
- Holland, J., Wang, Y., Sun, C. & DeAngelis, D. (2013). Consumer-resource dynamics of indirect interactions in a mutualism-parasitism food web module. *Theoretical Ecology*, 6, 475–493.
- Holt, R. (1977). Predation, Apparent Competition and the structure of prey communities. *Theoretical Population Biology*, 12, 197–229.
- Holt, R. (2005). Community Modules. In : *Multitrophic interactions in terrestrial systems* (eds. Gange, A. & Brown, V.). Blackwell Publishing, pp. 333–350. 1st edn.

- Holt, R. & Hochberg, M. (2001). Indirect interactions, community modules and biological control : a theoretical perspective. In : *Evaluation of Indirect Ecological Effects of Biological Control* (eds. Wajnberg, E., Scott, J. & Quimby, P.). CAB International, pp. 13–37.
- Holt, R. & Lawton, J. (1994). The ecological consequences of shared natural enemies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 25, 495–520.
- Hopkins, R. & Rausher, M. (2012). Pollinator-mediated selection on flower color allele drives reinforcement. *Science*, 335, 1090–2.
- Hunter, M. & Price, P. (1992). Playing Chutes and Ladders : heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. *Ecology*, 73, 724–732.
- Irwin, R., Adler, L. & Brody, A. (2004). The dual role of floral traits : pollinator attraction and plant defense. *Ecology*, 85, 1503–1511.
- Irwin, R., Strauss, S., Storz, S., Emerson, A. & Guibert, G. (2003). The role of herbivores in the maintenance of a flower color polymorphism in wild radish. *Ecology*, 84, 1733–1743.
- Jang, S. (2002). Dynamics of herbivore-plant-pollinator models. *Journal of Mathematical Biology*, 149, 129–149.
- Janzen, D. (1980). When is it Coevolution,. *Evolution*, 34, 611–612.
- Johnson, M. (2011). Evolutionary ecology of plant defences against herbivores. *Functional Ecology*, 25, 305–311.
- Johnson, S. & Steiner, K. (2000). Generalization versus specialization in plant pollination systems. *Trends in ecology & evolution*, 15, 140–143.
- Jones, E., Ferrière, R. & Bronstein, J. (2009). Eco-evolutionary dynamics of mutualists and exploiters. *The American naturalist*, 174, 780–94.
- Kaiser, J. (2001). The other global pollutant : nitrogen proves tough to curb. *Science*, 294, 64–65.
- Karban, R., Yang, L. & Edwards, K. (2013). Volatile communication between plants that affects herbivory : a meta-analysis. *Ecology Letters*, 17, 44–52.
- Kay, K.M. & Sargent, R.D. (2009). The Role of Animal Pollination in Plant Speciation : Integrating Ecology, Geography, and Genetics. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40, 637–656.
- Kearns, C., Inouye, D. & Waser, N. (1998). Endangered Mutualisms : The Conservation of Plant-Pollinator Interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 29, 83–112.
- Kéfi, S., Berlow, E., Wieters, E., Navarrete, S., Petchey, O., Wood, S., Boit, A., Joppa, L., Lafferty, K., Williams, R., Martinez, N., Menge, B., Blanchette, C., Iles, A. & Brose, U. (2012). More than a meal...integrating non-feeding interactions into food webs. *Ecology Letters*, 15, 291–300.

- Kessler, A., Halitschke, R. & Poveda, K. (2011). Herbivory-mediated pollinator limitation : negative impacts of induced volatiles on plant-pollinator interactions. *Ecology*, 92, 1769–1780.
- Kessler, D., Diezel, C., Clark, D., Colquhoun, T. & Baldwin, I. (2013). Petunia flowers solve the defence/apparency dilemma of pollinator attraction by deploying complex floral blends. *Ecology Letters*, 16, 299–306.
- Kinnison, M. & Hairston, N. (2007). Eco-evolutionary conservation biology : contemporary evolution and the dynamics of persistence. *Functional Ecology*, 21, 444–454.
- Klatt, B., Holzschuh, A., Westphal, C., Clough, Y., Smit, I., Pawelzik, E. & Tschardtke, T. (2014). Bee pollination improves crop quality, shelf life and commercial value. *Proceedings of the Royal Society B*, 281, 20132440.
- Klein, A., Vaissière, B., Cane, J., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S., Kremen, C. & Tschardtke, T. (2007). Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society B*, 274, 303–313.
- Koricheva, J., Nykänen, H. & Gianoli, E. (2004). Meta-analysis of trade-offs among plant antiherbivore defenses : are plants jacks-of-all-trades, masters of all? *The American naturalist*, 163, E64–75.
- Krause, A., Frank, K., Mason, D., Ulanowicz, R. & Taylor, W. (2003). Compartments revealed in food-web structure. *Nature*, 426, 282–285.
- Krebs, J., Wilson, J., Bradbury, R. & Sirwardena, G. (1999). A second silent spring? *Nature*, 400, 611–612.
- Krieger, R., Feeny, P. & Wilkinson, C. (1971). Detoxication enzymes in the guts of caterpillars : an evolutionary answer to plant defenses? *Science*, 172, 579–581.
- Labandeira, C. (2007). The origin of herbivory on land : Initial patterns of plant tissue consumption by arthropods. *Insect Science*, 14, 259–275.
- Lankau, R.a. (2007). Specialist and generalist herbivores exert opposing selection on a chemical defense. *The New phytologist*, 175, 176–84.
- Leibold, M. (1996). A graphical model of keystone predators in food webs : trophic regulation of abundance, incidence and diversity patterns in communities. *The American Naturalist*, 147, 784–812.
- Leibold, M., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J., Hoopes, M., Holt, R., Shurin, J., Law, R., Tilman, D., Loreau, M. & Gonzalez, A. (2004). The metacommunity concept : a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, 7, 601–613.
- Leimu, R., Mutikainen, P., Koricheva, J. & Fischer, M. (2006). How general are positive relationships between plant population size, fitness and genetic variation? *Journal of Ecology*, 94, 942–952.

- Li, W., Schuler, M. & Berenbaum, M. (2003). Diversification of furanocoumarin-metabolizing cytochrome P450 monooxygenases in two papilionids : Specificity and substrate encounter rate. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, pp. 14593–14598.
- Loeuille, N. (2010a). Consequences of adaptive foraging in diverse communities. *Functional Ecology*, 24, 18–27.
- Loeuille, N. (2010b). Influence of evolution on the stability of ecological communities. *Ecology Letters*, 13, 1536–1545.
- Loeuille, N., Barot, S., Georgelin, E., Kylafis, G. & Lavigne, C. (2013). Eco-Evolutionary Dynamics of Agricultural Networks : Implications for Sustainable Management. *Advances in Ecological Research*, 49, 339–435.
- Loeuille, N. & Leibold, M. (2008). Ecological consequences of evolution in plant defenses in a metacommunity. *Theoretical population biology*, 74, 34–45.
- Loeuille, N. & Loreau, M. (2004). Nutrient enrichment and food chains : can evolution buffer top-down control? *Theoretical population biology*, 65, 285–98.
- Loeuille, N. & Loreau, M. (2005). Emergence of complex food web structure in community evolution models. 1980.
- Lotka, A. (1925). *Elements of physical biology*. Williams and Wilkins, Baltimore.
- Lundin, O., Smith, H., Rundlöf, M. & Bommarco, R. (2013). When ecosystem services interact : crop pollination benefits depend on the level of pest control. *Proceedings of the Royal Society B*, 280, 20122243.
- Malézieux, E. (2012). Designing cropping systems from nature. *Agronomy for Sustainable Development*, 32, 15–29.
- Mallet, J. (1989). The evolution of insecticide resistance : Have the insects won. *Trends in ecology & evolution*, 4, 336–340.
- Maloof, J. & Inouye, D. (2000). Are nectar robbers cheaters or mutualists. *Ecology*, 81, 2651–2661.
- Massol, F., Calcagno, V. & Massol, J. (2009). The metapopulation fitness criterion : proof and perspectives. *Theoretical population biology*, 75, 183–200.
- Matson, P.A. (1997). Agricultural Intensification and Ecosystem Properties. *Science*, 277, 504–509.
- Matsuda, H. & Abrams, P. (1994). Timid consumers : self extinction due to adaptive change in foraging and anti-predator effect. *Theoretical population biology*, 45, 76–91.
- May, R. (1972). Limit cycles in predator-prey communities. *Science*, 177, 900–902.

- May, R. (1976). *Theoretical ecology : principles and applications*. 3rd edn. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- May, R. (1982). Mutualistic interactions among species. *Nature*, 296, 803–804.
- de Mazancourt, C. & Schwartz, M. (2010). A resource ratio theory of cooperation. *Ecology letters*, 13, 349–359.
- McCann, K. (2000). The diversity-stability debate. *Nature*, 405, 228–233.
- McCann, K., Hastings, A. & Huxel, G. (1998). Weak trophic interactions and the balance of nature. *Nature*, 395, 794–798.
- Melián, C., Bascompte, J., Jordano, P. & Krivan, V. (2009). Diversity in a complex ecological network with two interaction types. *Oikos*, 118, 122–130.
- Metz, J., Nisbet, R. & Geritz, S. (1992). How should we define 'fitness' for general ecological scenarios. *Trends in ecology & evolution*, 7, 198–202.
- Morin, P. (2011). Temporal patterns : seasonal dynamics, priority effects and assembly rules. In : *Community Ecology* (ed. Morin, P.). Blackwell Publishing, Oxford, chap. 9, pp. 215–237. 1st edn.
- Morton, R. & Law, R. (1997). Regional Species Pools and the Assembly of Local Ecological Communities. *Journal of theoretical biology*, 187, 321–331.
- Mougi, A. & Iwasa, Y. (2010). Evolution towards oscillation or stability in a predator-prey system. *Proceedings of the Royal Society B*, 277, 3163–71.
- Müller-Schärer, H., Schaffner, U. & Steinger, T. (2004). Evolution in invasive plants : implications for biological control. *Trends in ecology & evolution*, 19, 417–422.
- Nuismer, S., Jordano, P. & Bascompte, J. (2012). Coevolution and the architecture of mutualistic networks. *Evolution*, 67, 338–354.
- Ode, P. (2006). Plant chemistry and natural enemy fitness : effects on herbivore and natural enemy interactions. *Annual review of entomology*, 51, 163–185.
- Oerke, E.C. (2005). Crop losses to pests. *The Journal of Agricultural Science*, 144, 31.
- Ohgushi, T. (2005). Indirect interaction webs : Herbivore-Induced Effects Through Trait Change in Plants. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36, 81–105.
- Ohgushi, T., Schmitz, O. & Holt, R. (2012). *Trait-mediated indirect interactions : ecological and evolutionary perspectives*. 1st edn. Cambridge University Press, Cambridge.
- Oksanen, L., Fretwell, S., Arruda, J. & Niemela, P. (1981). Exploitation ecosystems in gradients of primary production. *The American naturalist*, 118, 240–261.

- Olsen, E., Heino, M., Lilly, G., Morgan, M., John, B., Ernande, B. & Dieckmann, U. (2004). Maturation trends indicative of rapid evolution preceded the collapse of northern cod. *Nature*, 428, 932–935.
- Paine, R. (1966). Food web complexity and species diversity. *The American naturalist*, 100, 65–75.
- Paine, R. (1992). Food-web analysis through field measurement of per capita interaction strength. *Nature*, 355, 73–75.
- Palumbi, S. (2001). Humans as the World’s Greatest Evolutionary Force. *Science*, 293, 1786–1790.
- Pelletier, F., Garant, D. & Hendry, A. (2009). Eco-evolutionary dynamics. *Philosophical transactions of the Royal Society of London B*, 364, 1483–9.
- Pocock, M., Evans, D. & Memmott, J. (2012). The robustness and restoration of a network of ecological networks. *Science*, 335, 973–977.
- Polis, G., Myers, C. & Holt, R. (1989). The ecology and evolution of intraguild predation : potential competitors that eat each other. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 20, 297–330.
- Polis, G. & Strong, D. (1996). Food web complexity and community dynamics. *The American Naturalist*, 147, 813–846.
- Post, D. & Palkovacs, E. (2009). Eco-evolutionary feedbacks in community and ecosystem ecology : interactions between the ecological theatre and the evolutionary play. *Philosophical transactions of the Royal Society of London B*, 364, 1629–1640.
- Potts, S., Biesmeijer, J., Kremen, C., Neumann, P., Schweiger, O. & Kunin, W. (2010). Global pollinator declines : trends, impacts and drivers. *Trends in ecology & evolution*, 25, 345–353.
- Power, M. (1992). Top-down and bottom-up forces in food webs : do plants have primacy. *Ecology*, 73, 733–746.
- Powles, S. & Yu, Q. (2010). Evolution in action : plants resistant to herbicides. *Annual review of plant biology*, 61, 317–47.
- van der Putten, W., Vet, L., Harvey, J. & Wäckers, F. (2001). Linking above- and below-ground multitrophic interactions of plants, herbivores, pathogens and their antagonists. *Trends in ecology & evolution*, 16, 547–554.
- Raguso, R. (2008). Wake Up and Smell the Roses : The Ecology and Evolution of Floral Scent. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39, 549–569.
- Ramírez, S., Eltz, T., Fujiwara, M., Gerlach, G., Goldman-Huertas, B., Tsutsui, N. & Pierce, N. (2011). Asynchronous diversification in a specialized plant-pollinator mutualism. *Science*, 333, 1742–1746.

- Rausher, M. (2008). Evolutionary Transitions in Floral Color. *International Journal of Plant Sciences*, 169, 7–21.
- REX Consortium (2013). Heterogeneity of selection and the evolution of resistance. *Trends in ecology & evolution*, 28, 110–118.
- Ricketts, T., Regetz, J., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S., Kremen, C., Bogdanski, A., Gemmill-Herren, B., Greenleaf, S., Klein, A., Mayfield, M., Morandin, L., Ochieng', A., Potts, S. & Viana, B. (2008). Landscape effects on crop pollination services : are there general patterns? *Ecology Letters*, 11, 499–515.
- Riffell, J.A., Shlizerman, E., Sanders, E., Abrell, L., Medina, B., Hinterwirth, a.J. & Kutz, J.N. (2014). Flower discrimination by pollinators in a dynamic chemical environment. *Science*, 344, 1515–1518.
- Ringel, M., Hu, H. & Anderson, G. (1996). The stability and persistence of mutualisms embedded in community interactions. *Theoretical Population Biology*, 50, 281–297.
- Rip, J. & McCann, K. (2011). Cross-ecosystem differences in stability and the principle of energy flux. *Ecology Letters*, 14, 733–740.
- Robinson, R. & Sutherland, W. (2002). Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain. *Journal of Applied Ecology*, 39, 157–176.
- Rohr, R., Saavedra, S. & Bascompte, J. (2014). On the structural stability of mutualistic systems. *Science*, 345, 1253497.
- Rosenzweig, M. (1971). Paradox of Enrichment : Destabilization of Exploitation Ecosystems in Ecological Time. *Science*, 171, 385–387.
- Rosenzweig, M. & MacArthur, R. (1963). Graphical representation and stability conditions of predator-prey interactions. *The American naturalist*, 97, 209–223.
- Rueffler, C., Van Dooren, T., Leimar, O. & Abrams, P. (2006). Disruptive selection and then what? *Trends in ecology & evolution*, 21, 238–45.
- Sauve, A., Fontaine, C. & Thébault, E. (2013). Structure-stability relationships in networks combining mutualistic and antagonistic interactions. *Oikos*, 3, 378–384.
- Schaefer, H., Schaefer, V. & Levey, D. (2004). How plant-animal interactions signal new insights in communication. *Trends in Ecology & Evolution*, 19, 577–584.
- Schemske, D. & Bradshaw, H. (1999). Pollinator preference and the evolution of floral traits in monkeyflowers (*Mimulus*). *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 96, 11910–5.
- Schiestl, F. & Johnson, S. (2013). Pollinator-mediated evolution of floral signals. *Trends in ecology & evolution*, 28, 307–315.

- Schiestl, F.P. & Dötterl, S. (2012). The evolution of floral scent and olfactory preferences in pollinators : coevolution or pre-existing bias? *Evolution*, 66, 2042–55.
- Staniczenko, P., Kopp, J. & Allesina, S. (2013). The ghost of nestedness in ecological networks. *Nature communications*, 4, 1391.
- Stebbins, G.L. (1970). Adaptive Radiation of Reproductive Characteristics in Angiosperms, I : Pollination Mechanisms. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1, 307–326.
- Stenseth, N., Falck, W., Bjornstad, O. & Krebs, C. (1997). Population regulation in snowshoe hare and Canadian lynx : asymmetric food web configurations between hare and lynx. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 94, 5147–5152.
- Stouffer, D. & Bascompte, J. (2010). Understanding food-web persistence from local to global scales. *Ecology Letters*, 13, 154–161.
- Stouffer, D., Sales-Pardo, M., Sirer, M. & Bascompte, J. (2012). Evolutionary conservation of species' roles in food webs. *Science*, 335, 1489–1492.
- Strauss, S. (1991). Indirect effects in community ecology : Their definition, study and importance. *Trends in ecology & evolution*, 6, 206–210.
- Strauss, S. (1997). Floral characters link herbivores, pollinators, and plant fitness. *Ecology*, 78, 1640–1645.
- Strauss, S. & Irwin, R. (2004). Ecological and Evolutionary Consequences of Multispecies Plant-Animal Interactions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35, 435–466.
- Strauss, S., Rudgers, J., Lau, J. & Irwin, R. (2002). Direct and ecological costs of resistance to herbivory. *Trends in Ecology & Evolution*, 17, 278–285.
- Strauss, S. & Whittall, J. (2006). Non-pollinator agents of selection on floral traits. In : *Ecology and Evolution of Flowers* (eds. Harder, L. & Barrett, S.). Oxford University Press, Oxford, chap. 7, pp. 120–138. 1st edn.
- Thébault, E. & Fontaine, C. (2010). Stability of ecological communities and the architecture of mutualistic and trophic networks. *Science*, 329, 853–856.
- Theis, N. (2006). Fragrance of Canada thistle (*Cirsium arvense*) attracts both floral herbivores and pollinators. *Journal of chemical ecology*, 32, 917–27.
- Theis, N., Lerdau, M. & Raguso, R.A. (2007). The challenge of attracting pollinators while evading floral herbivores : patterns of fragrance emission in *Cirsium arvense* and *Cirsium repandum* (asteraceae). *International Journal of Plant Sciences*, 168, 587–601.
- Thompson, J. (1998). *The Coevolutionary Process*. 1st edn. The University of Chicago Press, Chicago, USA.

- Thompson, J. (2005). *The geographic mosaic of coevolution*. University of Chicago Press, Chicago.
- Thompson, J. & Cunningham, B. (2002). Geographic structure and dynamics of coevolutionary selection. *Nature*, 417, 735–738.
- Thrall, P., Hochberg, M., Burdon, J. & Bever, J. (2007). Coevolution of symbiotic mutualists and parasites in a community context. *Trends in ecology & evolution*, 22, 120–126.
- Thrall, P., Oakeshott, J., Fitt, G., Southerton, S., Burdon, J., Sheppard, A., Russell, R., Zalucki, M., Heino, M. & Denison, R. (2011). Evolution in agriculture : the application of evolutionary approaches to the management of biotic interactions in agro-ecosystems. *Evolutionary Applications*, 4, 200–215.
- Tilman, D. (1982). *Resource competition and community structure*. Princeton University Press, Princeton.
- Tilman, D. (1999). Global environmental impacts of agricultural expansion : the need for sustainable and efficient practices. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 96, 5995–6000.
- Tilman, D., Cassman, K., Matson, P., Naylor, R. & Polasky, S. (2002). Agricultural sustainability and intensive production practices. *Nature*, 418, 671–677.
- Tilman, D., Fargione, J., Wolff, B., D’Antonio, C., Dobson, a., Howarth, R., Schindler, D., Schlesinger, W.H., Simberloff, D. & Swackhamer, D. (2001). Forecasting agriculturally driven global environmental change. *Science*, 292, 281–4.
- Tscharntke, T., Klein, A., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I. & Thies, C. (2005). Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity, ecosystem service management. *Ecology Letters*, 8, 857–874.
- Urban, M., Leibold, M., Amarasekare, P., De Meester, L., Gomulkiewicz, R., Hochberg, M., Klausmeier, C., Loeuille, N., de Mazancourt, C., Norberg, J., Pantel, J., Strauss, S., Vellend, M. & Wade, M. (2008). The evolutionary ecology of metacommunities. *Trends in ecology & evolution*, 23, 311–317.
- Van Valen, L. (1973). A new evolutionary law. *Evolutionary Theory*, 1, 1–30.
- Verhulst, P. (1838). Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement. *Correspondance Mathematique et Physique*, X, 183–192.
- Volterra, V. (1926). Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. *Nature*, 118, 558–560.
- Wang, Y., DeAngelis, D. & Holland, J. (2012). Uni-directional interaction and plant-pollinator-robber coexistence. *Bulletin of Mathematical Biology*, 74, 2142–2164.
- Wardle, D., Bardgett, R., Klironomos, J., Setälä, H., van der Putten, W. & Wall, D. (2004). Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science*, 304, 1629–33.

- Waser, N. & Ollerton, J. (2006). *Plant-pollinator interactions : from specialization to generalization*. 1st edn. The University of Chicago Press, Chicago.
- Webb, C. (2003). A complete classification of darwinian extinction in ecological interactions. *The American Naturalist*, 161, 181–205.
- van der Werf, H. (1996). Assessing the impact of pesticides on the environment. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 60, 81–96.
- White, T. (1978). The importance of a relative shortage of food in animal ecology. *Oecologia*, 86, 71–86.
- Whitehorn, P., O'Connor, S., Wackers, F. & Goulson, D. (2012). Neonicotinoid pesticide reduces bumble bee colony growth and queen production. *Science*, 336, 351–2.
- Willmer, P. (2011). *Pollination and floral ecology*. 1st edn. Princeton University Press, Princeton.
- Wise, M.J. & Rausher, M.D. (2013). Evolution of resistance to a multiple-herbivore community : genetic correlations, diffuse coevolution, and constraints on the plant's response to selection. *Evolution*, 67, 1767–79.
- Wolin, C. & Lawlor, L. (1984). Models of facultative mutualism : density effects. *The American naturalist*, 124, 843–862.
- Wootton, J. (1994). The Nature and Consequences of Indirect Effects in Ecological Communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 25, 443–466.
- Wright, D. (1989). A simple, stable model of mutualism incorporating handling time. *The American naturalist*, 134, 664–667.
- Wright, G. & Schiestl, F. (2009). The evolution of floral scent : the influence of olfactory learning by insect pollinators on the honest signalling of floral rewards. *Functional Ecology*, 23, 841–851.
- Yang, L. & Rudolf, V. (2010). Phenology, ontogeny and the effects of climate change on the timing of species interactions. *Ecology letters*, 13, 1–10.
- Yodzis, P. (1988). The indeterminacy of ecological interactions as perceived through perturbations experiments. *Ecology*, 69, 508–515.
- Yodzis, P. (2000). Diffuse Effects in Food Webs. *Ecology*, 81, 261–266.
- Yoshida, T., Jones, L., Ellner, S., Fussmann, G. & Hairston, N. (2003). Rapid evolution drives ecological dynamics in a predator-prey system. *Nature*, 424, 303–6.
- Zhang, F., Hui, C. & Terblanche, J. (2011). An interaction switch predicts the nested architecture of mutualistic networks. *Ecology Letters*, 14, 797–803.

## **Couplage entre interactions antagonistes et mutualistes et dynamiques éco-évolutives des communautés**

Les communautés écologiques présentent une diversité importante d'organismes et d'interactions. Comprendre le fonctionnement et la dynamique de ces différents types d'interactions, qu'elles soient compétitives, mutualistes ou de prédation, constitue l'un des enjeux majeurs de l'écologie des communautés. Cependant, une large majorité des travaux s'intéressant à ces questions s'est focalisée sur les différents types d'interactions séparément. Si de telles études ont beaucoup apporté pour la compréhension des systèmes écologiques, les différents types d'interactions ne sont pas indépendants au sein des milieux naturels et devraient être considérés de manière conjointe.

Cette thèse cherche à comprendre comment le couplage entre différents types d'interactions affecte la dynamique des communautés naturelles. Au travers d'une approche théorique, des modèles simples de communautés comprenant deux types d'interactions sont construits. Ces communautés sont constituées de trois espèces : une espèce basale qui représente une plante interagissant avec un antagoniste, herbivore et un mutualiste, pollinisateur. Dans un premier temps, nous décrivons comment l'effet indirect entre interactions antagonistes et mutualistes affecte les dynamiques écologiques et évolutives des communautés face à une perturbation. Nous montrons que la relation entre pollinisateurs et herbivores a des conséquences importantes pour le maintien éco-évolutif de la communauté et pour sa stabilité. Si les pollinisateurs facilitent le maintien des herbivores dans la communauté face à une perturbation, au travers des dynamiques écologiques et évolutives, ces herbivores, au contraire, augmentent le risque d'extinction des pollinisateurs. La dynamique globale de la communauté face à une perturbation dépend fortement des sensibilités relatives des différents organismes aux perturbations extérieures, et du potentiel évolutif de chaque population. Dans un deuxième temps, nous étudions la dynamique évolutive de traits particuliers, qui sont impliqués dans chaque type d'interactions. Certains traits attractifs ou de défense des plantes, affectent à la fois les interactions avec les pollinisateurs et les herbivores. Nous montrons comment les pressions de sélection opposées dues à la pollinisation et à l'herbivorie modifient l'évolution de ces traits et peuvent amener à la diversification des plantes. À partir de cette diversification, l'émergence coévolutive de réseaux d'interactions complexes est étudiée.

Bien que les modèles utilisés au cours de cette thèse soient simples, les résultats sont discutés dans le cadre particulier du milieu agricole. En effet, les communautés plante-pollinisateur-herbivore constituent un exemple frappant de communautés antagoniste-mutualiste importantes pour la gestion des milieux agricoles et sont soumises à différents types de perturbations (utilisation de pesticides, enrichissement, ...). Les mécanismes et phénomènes décrits dans cette thèse apportent donc des réflexions nouvelles sur le fonctionnement de ces communautés particulières et sur la gestion simultanée des ravageurs de cultures et du service de pollinisation en milieu agricole.

**Mots clés :** communautés écologiques, antagonisme, mutualisme, attractivité des plantes, traits de défenses, perturbation, effets indirects, stabilité, dynamique éco-évolutive, diversification, pollinisation, lutte anti-ravageurs

## **Interplay between antagonistic and mutualistic interactions and ecoevolutionary dynamics of communities**

Ecological communities involve an amazing diversity of organisms and interactions. Understanding how this diversity of interaction types (competition, mutualism or predation) affects the ecological and evolutionary dynamics of natural systems is an important challenge of community ecology. However, a large majority of works in community ecology theory considers interaction types separately. While this approach has yielded great insights on the functioning of ecological systems, the different interaction types are not independent in natural communities and this diversity must be accounted for explicitly.

This thesis focus on the interplay between antagonism and mutualism. With a theoretical approach, small community models, including antagonistic and mutualistic interactions are built. These communities contain three species : one basal species (a plant) with an antagonist (herbivore) and a mutualistic species (pollinator). First, we study how the indirect effect between the two interaction types affects the ecological and evolutionary dynamics of communities in the currency of a disturbance. We show that, while the pollinators help the herbivores to sustain in the community, both through ecological and evolutionary dynamics, herbivores increase the extinction probability of pollinators. We highlight that the community dynamics are strongly dependent on the sensitivities of organisms to disturbances and on the evolutionary potentials of the populations. Second, we study the evolutionary dynamics of special traits, that are involved in each interaction type. Attractive traits or defensive traits of plants affect both interaction with pollinators and herbivores. We depict how the opposite selective pressures due to pollination and herbivory modify the evolution of these traits and show that they can lead to evolutionary diversification of plants. Following this diversification, the coevolutionary emergence of complex interaction networks is studied.

While the models used in this work are simple, we discuss the results in an agricultural perspective. Plant-pollinator-herbivore communities are a good example of antagonistic-mutualistic systems whose understanding is crucial for the management of agricultural landscapes. Such systems are frequently confronted to agricultural disturbances (pesticide use, nutrient enrichment, ...). Results shown through the thesis therefore bring a new perspective on the simultaneous management of herbivorous pests, pollination services and fertilization strategies in agricultural landscapes.

**Keywords:** ecological communities, antagonism, mutualism, plant attractiveness, plant defense, disturbance, indirect effect, stability, ecoevolutionary dynamics, diversification, pollination, pest control