



THÉSE PRÉSENTÉE À L'UNIVERSITÉ PIERRE ET MARIE CURIE

ÉCOLE DOCTORALE DIVERSITÉ DU VIVANT

Par
Vincent LE BOURLOT

Pour obtenir le grade de docteur de l'Université Pierre et Marie Curie
SPÉCIALITÉ : écologie

COMPÉTITION PAR INTERFÉRENCE, TEMPÉRATURE ET DYNAMIQUE DES POPULATIONS STRUCTURÉES

**Etude expérimentale et théorique chez le Collembole
*Folsomia candida***

Soutenue à Paris le 16 Mai 2014.

Devant le jury composé de :

Pr. Amaury LAMBERT, Professeur à l'Université Pierre et Marie Curie	Président du jury
Pr. André M. DE ROOS, Professeur à l'Université d'Amsterdam	Rapporteur
Dr. Ophélie RONCE, Chargée de recherche l'Université de Montpellier 2	Rapporteuse
Pr. Jean-Christophe POGGIALE, Professeur à l'Université d'Aix-Marseille	Examinateur
Dr. Bruno ERNANDE, Cadre de recherche à l'Ifremer	Examinateur
Dr. David CLAESSEN, Maître de conférence à l'Ecole Normale Supérieure	Directeur de thèse
Dr. Thomas TULLY, Maître de conférence à l'Université Paris-Sorbonne	Directeur de thèse

Résumé

De plus en plus reconnue comme jouant un rôle majeur dans la régulation des populations, la compétition par interférence et ses effets sur la dynamique des populations suscitent un intérêt croissant. De plus, la température est connue comme facteur abiotique ayant un fort impact sur la physiologie et les comportements individuels ainsi que sur les dynamiques des populations.

Dans un contexte de réchauffement planétaire, comprendre comment les interactions directes entre les individus se répercutent sur la dynamique globale d'une population et comment cela interagit avec l'effet de la température constitue un enjeu important pour la biologie des populations.

Les interactions interindividuelles étant fortement liées à la taille corporelle des individus, la structure en taille de plusieurs populations de deux lignées clonales du collembole *Folsomia candida* a été finement suivie pendant deux à quatre ans à six températures de 6°C à 26°C. Une première analyse des séries temporelles de la structure des populations à 21°C a révélé une dépendance forte de la structure des populations et de sa dynamique aux conditions d'accès de chaque individu à la ressource, liées notamment à la présence d'individus adultes de grande taille. Nous avons ensuite modifié artificiellement la structure de plusieurs populations en isolant certaines classes de taille dans des populations séparées, et observé le retour à l'équilibre de la structure en taille. Parallèlement, nous avons observé en temps réel le comportement d'accès à la ressource. Ces études ont permis de montrer le rôle déterminant joué par la présence d'adultes de grande taille dans la régulation de la population en interférant avec les individus plus petit et en monopolisant la ressource.

La compétition par interférence a donc été implémentée dans un modèle théorique de dynamique des populations structurées pour étudier l'impact du niveau d'interférence sur la dynamique d'une population. Nous avons montré que l'intensité de l'interférence peut avoir des effets variés sur la dynamique d'une population structurée, tels que stabiliser des cycles de générations, permettre la survie d'individus de très grande taille, et causer une déstabilisation vers des cycles de très grande période et amplitude.

Nous avons ensuite comparé des normes de réactions à la température sur des individus isolées et dans les populations suivies afin de comprendre comment la compétition interagit avec la température dans la régulation de la dynamique de la population. Ceci a également permis de montrer la nécessité d'englober plusieurs niveaux de complexité pour comprendre comment des changements environnementaux peuvent se répercuter sur la dynamique des populations. Cette étude a enfin servi de base à une intégration de la température dans le modèle précédemment développé afin d'étudier d'un point de vue théorique les interactions entre température et compétition.

Mots clés: Collembole, dynamique des populations, populations structurées, compétition, exploitation, interférence, modèles physiologiquement structurés, température, norme de réaction

Table des matières

Table des matières	ii
I Introduction Générale et Méthodologie	1
1 État de l'art	5
1.1 Les conséquences écologiques de la structuration des populations	5
1.1.1 Différents niveaux de structuration	5
1.1.2 L'importance de la taille corporelle	7
1.2 Densité dépendance, compétition et régulation des populations	11
1.2.1 Densité dépendance	11
1.2.2 La compétition par exploitation	14
1.2.3 La compétition par interférence	15
1.3 Le rôle de la température	18
1.3.1 Température et changement climatique	18
1.3.2 Les effets de la températures sur les individus	18
1.3.3 Température et dynamique des populations	20
2 Problématiques étudiées	23
2.1 Le rôle de la compétition par interférence dans la dynamique des populations structurées	24
2.1.1 Compétition par interférence et populations structurées, analyse de séries temporelles de populations expérimentales (Chapitre 4)	24
2.1.2 Analyse théorique du rôle de la compétition par interférence dans la dynamique des populations structurées (Chapitre 5)	25
2.1.3 Vérification expérimentale de l'importance des individus de grande taille et de la compétition par interférence dans la dynamique des populations structurées (Chapitre 6)	25
2.2 Interaction entre température et compétition par interférence dans la régulation des populations structurées (Chapitre 7)	26
3 Éléments de méthodologie	27
3.1 Le collembole, un modèle d'étude en écologie des populations	27
3.1.1 Quelques généralités	27

3.1.2	Le Collembole <i>Folsomia candida</i>	28
3.1.3	Modalités d'élevage au laboratoire	30
3.2	Phenotypage haut débit des populations	32
3.2.1	Méthode	33
3.2.2	Fiabilité de la méthode	35
3.2.3	En conclusion	37
3.3	Méthode de représentation graphique	38
3.3.1	Méthode	40
3.3.2	Lire et interpréter les diagrammes	42
II	Résumé des travaux de thèse	45
4	Accès à la ressource taille dépendant et compétition par interférence : Analyse de séries temporelles longues de populations de collemboles <i>Folsomia candida</i>	47
4.1	Éléments de méthodologie	48
4.1.1	Conditions d'élevage et mesures des populations	48
4.1.2	Analyse qualitative des séries temporelles	48
4.1.3	Analyse quantitative des dynamique de populations	48
4.2	Résultats	50
4.2.1	Etude descriptive	50
4.2.2	Analyse quantitative des dynamiques	54
4.3	Discussion	59
4.3.1	Conséquences des différences génétiques sur la dynamique des populations	59
4.4	En conclusion	61
5	Interférence vs. exploitation et dynamique des populations structurées	63
5.1	Éléments de méthodologie	64
5.1.1	Définition du modèle	64
5.1.2	Analyse de bifurcation	68
5.2	Résultats	69
5.2.1	Des cycles dirigés par les juvéniles	70
5.2.2	Un équilibre stable avec des petits ou des géants	70
5.2.3	Des cycles induits par l'interférence	71
5.2.4	Bifurcation dans le plan (I, μ)	74
5.3	Discussion	76
5.3.1	Déetecter la compétition par interférence dans des populations naturelles	77
5.3.2	L'interférence dans nos populations expérimentales	78
5.4	En conclusion	78

6 Confirmation du rôle de l'interférence : modification de la structure des populations et observation de l'accès aux ressources	81
6.1 Introduction	81
6.2 Matériel et méthodes	82
6.2.1 Perturbation de la structure d'une population	82
6.2.2 Accès à la ressource	85
6.3 Résultats	87
6.3.1 Manipulation de la structure	87
6.3.2 Observation comportementale	93
6.4 Discussion	97
6.4.1 Résilience de la structure en taille des populations	97
6.4.2 Compétition par interférence	97
7 FIP	99
III Conclusion Générale	101
IV Annexes	103
A Comptage haut débit de populations en microcosmes élevées au laboratoire	105
Abstract	105
A.1 Introduction	106
A.2 Materials and methods	107
A.2.1 Method overview	107
A.2.2 Application examples from various biological systems	109
A.2.3 Method reliability	112
A.2.4 Automated implementation	116
A.3 Results and discussion	116
A.3.1 Counting and tracking individuals in various biological systems	116
A.3.2 Testing the method's reliability in an optimised acquisition system	119
A.3.3 Automated implementation	120
A.4 Conclusion	120
A.5 Supplementary material	121
A.6 Acknowledgments	127
B Diagramme structure – temps: remprésentation graphiques de la dynamique d'une population structurée	129
Abstract	129
B.1 Introduction	130
B.2 Method overview	133
B.3 Package STdiag usage	133

B.3.1	Importaing and formating the data	134
B.3.2	Generating the plots	135
B.3.3	Improving the graphical representation	135
B.4	Reading and interpreting structure time diagrams through four case studies	138
B.4.1	Dynamics of laboratory populations of collembolans	138
B.4.2	Dynamics of a wild population of common lizards.	140
B.4.3	Antibiotics consumption during the H1N1 influenza pandemic .	140
B.4.4	The age-structure dynamics of the French population during the last century	142
B.5	Conclusion	143
B.6	Acknowledgments	145
B.7	Supporting Information	145
B.7.1	Dynamics of a laboratory population of collembolan	145
B.7.2	Dynamics of a wild population of common lizards	146
B.7.3	Code for generating the plots in Figure B.2	146
C	Accès à la ressource taille dépendante et dominance des géants: étude à long terme de populations expérimentales du Collembole <i>Folsomia candida</i>	147
D	Interférence vs. exploitation et dynamique des populations structurées	149
	Abstract	149
D.1	Introduction	150
D.2	Methods	153
D.2.1	Individual level methods	153
D.2.2	Sample dynamics	156
D.2.3	Bifurcation analysis	157
D.3	Results	157
D.3.1	Juvenile-driven generation cycles	159
D.3.2	Stable equilibrium with small or giant adults	159
D.3.3	(I, μ) Bifurcation	163
D.4	Discussion	164
D.4.1	How to detect interference-induced population dynamics empirically?	165
D.4.2	Interference-induced giants in a laboratory experiment	167
D.4.3	Sensitivity to energy allocation rules	169
D.5	Supplementary materials	172
D.5.1	Experimental support for PSP assumptions	172
D.5.2	Individual level model	175
D.5.3	Dynamics for $I=1.6$ and $I=1.7$	179
D.5.4	An alternative energy allocation rule: the net production model	180
D.5.5	Graphical illustration of competitive superiority of length l_β over length l_α	187

E De l'individu à la population: quand la densité dépende casse la règle taille – température	189
Summary	189
E.1 Introduction	190
E.2 Material and methods	191
E.2.1 Model organism	191
E.2.2 Rearing conditions	192
E.2.3 Thermal reaction norms of isolated individuals	192
E.2.4 Population dynamics and cohort growth rates measurements . .	194
E.2.5 Thermal reaction norms of demographic traits	194
E.2.6 Measuring the thermal reaction norms for growth rate and adult size in populations	195
E.3 Results	196
E.3.1 Thermal reaction norms	196
E.3.2 Density dependence and temperature	198
E.4 Discussion	200
E.4.1 Thermal reaction norms of isolated individuals.	201
E.4.2 Density dependence in the populations	203
E.4.3 Thermal reaction norms in the populations	204
E.5 Conclusion	206
E.6 Theoretical perspectives	206
E.7 Supplementary material	207
Bibliographie	211
Liste des tables	225
Liste des figures	226

Première partie

Introduction Générale et Méthodologie



« L'altération de l'environnement du fait des actions humaines a déclenché la sixième grande extinction de l'histoire de la vie... » (Stuart Chapin III *et al.*, 2000)

Voici comment les experts mondiaux concluent sur le statut actuel et les évolutions futures de la biodiversité, incluant la diversité de tous les groupes taxonomiques à tous les niveaux : diversité génétique, diversité spécifique, diversité des communautés et des écosystèmes dans tous les habitats naturels. Dans le contexte du changement climatique et du déclin de la biodiversité, il est particulièrement important d'améliorer notre compréhension de la réponse des espèces aux changements globaux afin de prédir leur devenir. Afin de faire face à ce déficit, il est d'abord nécessaire de comprendre correctement le fonctionnement des écosystèmes et des populations qui les habites et de leur dynamique.

Le travail présenté dans cette thèse s'inscrit dans le champs de l'étude expérimentale et théorique de la dynamique des populations. Plus précisément, ce travail apporte des éléments réponses quant aux mécanismes fins de régulation des populations, via la densité dépendance, notamment lorsque l'on considère leur structure en taille. Nous nous sommes d'abord intéressés à la description de la dynamiques de populations structurées en taille et des mécanismes en jeu dans leur régulation. Ceci nous a conduit à identifier la compétition par interférence comme un élément clé dans la régulation des populations. Nous avons ensuite établi un cadre théorique au rôle de l'interférence dans la dynamique des populations structurées. Puis, en intervenant expérimentalement sur la structure en taille de populations, nous avons pu démontrer l'existence de certains mécanismes proposés à la suite des études descriptive et théorique. Enfin, nous nous sommes intéressés au rôle de la température sur la dynamique des populations structurées, et à ses interactions avec les mécanismes de densité dépendance.

1 Etat de l'art

1.1 Les conséquences écologiques de la structuration des populations

POUR COMPRENDRE le fonctionnement des écosystèmes et les réponses des espèces à leur environnement, il est d'important de comprendre leur démographie et la dynamique de leurs populations. De nombreuses études empiriques ont montré que ces populations étaient structurées de façon non triviales. Ce résultat très général a été vérifié à de nombreuses reprises, que ce soit en laboratoire, comme chez la drosophile (Madalena & Robertson, 1974) et les acariens par exemple (Benton & Beckerman, 2005), ou dans des populations naturelles telles que les populations de moutons de Soay (Coulson *et al.*, 2001 ; Ozgul *et al.*, 2009) ou de cerfs élaphes (Langvatn & Loison, 1999). Cela implique que la description d'une population comme un tout ou comme un assemblage de classes créées artificiellement représente généralement mal la réalité et n'intègre pas suffisamment de complexité pour décrire fidèlement les mécanismes qui régulent sa dynamique.

1.1.1 Différents niveaux de structuration

Dans une population, la structure émerge de l'hétérogénéité entre les individus d'une même espèce (Benton *et al.*, 2006). Plusieurs formes de structuration ont été classiquement prises en compte en écologie.

Structuration spatiale

Une première forme de structuration évidente est la structuration spatiale. Celle-ci décrit comment les individus d'une population s'organisent dans l'espace, et ce faisant, modifient leurs interactions entre eux et avec leur environnement.

La structuration spatiale des populations répond souvent à l'hétérogénéité de leur habitat. Ces hétérogénéités ont des conséquences directes sur la dynamiques des populations, par exemple en modifiant les schémas de dispersion des individus (Hiebeler, 2000), leur fitness (Zajac *et al.*, 2008), l'accès aux ressources (Bürger & Goldoni, 2008), la sensibilité aux parasites ou pathogènes (Su *et al.*, 2009), *etc.*

L'étude de la dynamique des populations structurées spatialement constitue un champs de recherche extrêmement large et varié auquel notre étude ne se rattache pas directement.

Structuration génétique

Conséquence de la structuration spatiale, les populations sont souvent également structurées génétiquement. Les individus spatialement les plus proches les uns des autres, notamment dans des méta-populations, sont également plus proches génétiquement. L'analyse génétique d'une population permet alors d'obtenir des informations sur ses origines et sa structuration spatiale (Repaci *et al.*, 2006 ; Jorde *et al.*, 2007 ; Booth *et al.*, 2009).

Structuration en stades

Une des causes principales de l'hétérogénéité à l'origine de la structuration des populations vient du cycle de vie des individus. Lorsque le cycle de vie d'une espèce est tel que les traits d'histoire de vie comme la croissance, la reproduction ou la mortalité varient beaucoup entre des étapes différentes mais sont très similaires au sein d'une même étape, on peut alors séparer la population en plusieurs stades définis par les différentes étapes du cycle de vie.

Cette forme de structuration, intégrée dans des modèles de dynamique de population depuis une trentaine d'année (Gurney *et al.*, 1983 ; Nisbet & Gurney, 1983), permet une description plus rigoureuse des relations entre les traits d'histoire de vie individuels et la dynamique de la population. Cette forme de structuration et les modèles qui en découlent ont principalement été appliqués à des populations d'invertébrés et d'insectes dont le cycle de vie contient un ou plusieurs événements de métamorphose (Gurney *et al.*, 1980, 1983 ; Nisbet & Gurney, 1983 ; Nisbet *et al.*, 1989 ; McCauley *et al.*, 1996).

Structuration en âges

La structuration en âge d'une population est également couramment utilisée en dynamique des populations lorsque l'âge de l'individu devient l'unité pertinente pour suivre les variations des traits d'histoire de vie. L'âge des individus est maintenant très couramment incorporé lors des études de dynamique de populations naturelles ou théoriques (par ex. Marteinsdottir & Begg, 2002 ; Coulson & Tuljapurkar, 2008 ; Worden *et al.*, 2010 ; Robinson *et al.*, 2013). Cependant, considérer une structuration par l'âge uniquement oblige à fixer pour tous les individus une même progression dans les trajectoires de vie. Or, il peut exister des différences d'histoire de vie entre deux individus du même âge dans une même population.

Structuration physiologique

Afin de palier à ce défaut, les écologues ont considéré des caractères physiologiques comme éléments structurants des populations. De cette façon, les traits d'histoire de vie des individus n'ont pas besoin d'être divisibles en des classes bien distinctes, mais l'impact de l'état physiologique de l'individu sur ses traits d'histoire de vie – que sont par exemple la reproduction, la croissance, la mortalité ou la vitesse d'ingestion de l'énergie – est tout de même pris en compte.

Un cadre théorique complet a été développé pour permettre d'étudier la dynamique des populations structurées physiologiquement. Les modèles de population physiologiquement structurés (modèles PSP pour "Physiologically Structured Population") constituent une part importante de ce cadre théorique (Metz & Diekmann, 1986 ; De Roos *et al.*, 1992 ; De Roos, 1997), et permettent de tenir compte des histoires de vie dans lesquelles les traits physiologiques et les interactions écologiques varient de façon continue.

Une sous partie des modèles PSP s'intéressent particulièrement au rôle de la taille corporelle dans les interactions écologiques, l'histoire de vie, et les répercussions sur la dynamique des populations.

1.1.2 L'importance de la taille corporelle

La taille corporelle constitue un facteur clé dans la compréhension des rapports entre état individuel et traits d'histoire de vie, et leur conséquences sur la dynamique des populations et des communautés.

Impact sur les traits d'histoire de vie

L'influence de la taille corporelle sur les performances écologiques, mesurées notamment par les taux vitaux (croissance, reproduction ou mortalité) ou les interactions trophiques, fait l'objet d'un grand nombre d'études théoriques et expérimentales (Peters, 1986 ; Calder, 1996 ; De Roos & Persson, 2001 ; Claessen *et al.*, 2004, ...). Par exemple, des individus plus larges vont généralement être plus efficaces dans leur recherche de nourriture, pouvoir se nourrir de proies plus grandes et courir un risque réduit de prédation comparé à des individus plus petits (Paradis *et al.*, 1996). Dans un autre registre, les capacités de recherche de nourriture de la daphnée en fonction de sa taille ont été mesurées en détail dans un grand nombre de conditions différentes, et reliées à l'allocation de l'énergie assimilée à la croissance, à la reproduction ou au métabolisme (par ex. Lampert, 1978 ; Gurney *et al.*, 1990 ; McCauley *et al.*, 1990 ; Kooijman, 2000). De nombreuses études se sont également intéressées au comportement de recherche de nourriture et à la gestion de l'énergie chez des populations de poissons (par ex. Elliott, 1975 ; Mittelbach, 1981 ; Fuiman, 1994 ; Hjelm & Persson, 2001). Ces différentes études expérimentales ont conduit au développement de modèles génériques reliant énergie et traits d'histoire de vie tels que la capacité à rechercher de la nourriture, la croissance et le développement (Kooijman, 2000 ; Nisbet *et al.*, 2000 ; West *et al.*, 2001). Dans ses travaux, Kooijman (2000) propose un cadre théorique à la fois concis et complet, le budget énergétique dynamique (“dynamic energy budget”), qui décrit la consommation de l'énergie et des nutriments à l'échelle de l'individu en relation avec sa taille corporelle, et leur utilisation pour les différents traits d'histoire de vie. C'est dans ce cadre théorique notamment que l'on étudie l'impact sur la dynamique des populations de la dépendance des traits d'histoire de vie à la taille corporelle.

Interaction histoire de vie et la dynamique des populations

Les premiers modèles de dynamique des populations structurées par stade (Gurney *et al.*, 1980 ; Lawton & Hassell, 1981 ; Gurney *et al.*, 1983 ; Nisbet & Gurney, 1983) ont été inspirés par des observations de populations d'insectes, naturelles ou en laboratoire. Ces populations montraient une dynamique fluctuante, même si l'environnement pouvait être considéré comme constant (Nicholson, 1954 ; Gurney *et al.*, 1983 ; Ebenman, 1988 ; Godfray & Hassell, 1989). Ces dynamiques fluctuantes présentaient la particularité d'être due à une succession dans le temps de générations sans chevauchement,

même si les histoires de vie individuelles le rendaient possible. Ces études ainsi que les travaux de Gurney & Nisbet (1985) ont alors permis d'identifier deux types de cyclicité différentes suivant la période du cycle, par rapport au temps de génération : (i) des cycles d'une seule génération ("single generation cycles") avec une périodicité autour du temps de génération, éventuellement légèrement supérieure, mais toujours inférieure à deux fois le temps de génération ; et (ii) des cycles dit "delayed-feedback cycles" où la périodicité est cette fois entre deux et quatre fois le temps de génération. Ces cycles de différentes périodes sont expliqués par une compétition différentielle entre les différents stades présents dans la population, et à un changement des taux vitaux individuels avec la densité d'individus dans les chaque stade.

L'identification de ces deux types de cycles a été une avancée majeure dans la théorie des interactions entre histoire de vie et dynamique des populations. Ces deux concepts sont généraux et s'appliquent plus largement qu'aux seuls modèles structurés par stades. Ils se retrouvent notamment dans des modèles structurés en âge. Ces cycles ont par la suite fait l'objet d'études expérimentales. McCauley & Murdoch (1987) ont par exemple observé l'existence de cycles "single generation" dans le système ressources – consommateur constitué d'algues et de daphnées. Plus récemment, Murdoch *et al.* (2002) ont démontré l'importance des deux types de cycles dans les populations naturelles en citant plus de cent espèces différentes montrant des dynamiques cycliques ressemblantes. Ceci a permis de montrer qu'un grand nombre de dynamiques de populations observées dans la nature sont en partie expliquées par des aspects individuels liés aux histoires de vie et à la structure des populations.

L'existence de ces cycles est principalement due au temps nécessaire à un juvénile pour atteindre la maturité, appelé "juvenile delay". De Roos *et al.* (1990) et De Roos (1997) ont montré, en modélisant une population de daphnées se nourrissant d'algues, que les cycles de génération apparaissaient à cause des changements dans la relation âge-taille avec le niveau de ressources. L'augmentation du niveau de ressource a plusieurs effets : (i) les individus se développent plus vite et matures donc plus tôt ; (ii) ils atteignent une plus grande taille et sont plus efficace dans leur recherche de nourriture ; et (iii) possèdent une plus grande fécondité. La variation dans l'âge à maturité est un facteur majeur de la déstabilisation en cycles de génération.

L'étude plus approfondie de modèles PSP et de modèles à deux stades (juvéniles et adultes, De Roos & Persson, 2003) a également montré que les cycles de génération apparaissaient dans le cas d'un déséquilibre de compétition entre des individus de taille différente. Si les individus les plus petits sont compétitivement supérieurs,

la dynamique de la population tend vers des cycles de génération dominés par la présence des juvéniles, appelés “juvenile driven cycles”. A l'inverse, lorsque l'avantage compétitif est aux plus grands individus, les caractéristiques des cycles observés changent. En particulier, l'amplitude diminue, la fécondité et le nombre d'adulte n'oscillent plus en phase, et la survie des adultes est grandement allongée. Ces cycles, dominés par la présence des adultes, sont appelés “adult driven cycles”. Si les capacités de compétition sont équilibrées entre les individus de différentes tailles, les oscillations disparaissent et la dynamique se stabilise.

Toutefois, ces modèles n'ont jusqu'à présent pas permis d'expliquer les cycles dit “delayed-feedback cycles” qui ne sont présents que dans les modèles structurés en stades dans lesquels un effet différé de la compétition intra-stade sur les performances écologiques est explicitement incorporé.

Bien que les cycles de générations soit présents dans un grand nombre de modèles de populations structurées, certains modèles plus complexes développent de nouvelles dynamiques. Par exemple, l'ajout de cannibalisme intra-stade permet de prédire des dynamiques fluctuantes apériodiques, voir chaotiques (Costantino *et al.*, 1997 ; Dennis *et al.*, 1997).

Impact sur la structure et la dynamique des communautés

L'incorporation de la structure des populations dans la compréhension de leurs dynamiques a aussi un impact direct sur la compréhension de certaines dynamiques de communautés. Si l'on considère une population de proie structurée en âge, taille ou stade, il est possible d'imaginer que des prédateurs se spécialisant sur des étapes différentes de la vie des proies occuperaient des niches écologiques différentes, et pourraient ainsi coexister dans une même communauté.

Une conséquence nouvelle de la prédation spécialisée sur une classe de taille précise a été montrée par De Roos & Persson (2002) en modélisant une chaîne trophique linéaire à trois niveaux : (i) une ressource non structurée ; (ii) un consommateur structuré en taille ; et (iii) un prédateur non structuré qui s'attaque aux consommateurs de petite taille. Alors que le modèle classique non structuré prédit une corrélation positive entre la densité de prédateur et celle de la ressource dès lors que le prédateur peut se maintenir, le modèle structuré prédit une bistabilité entre un équilibre sans prédateur et un équilibre avec prédateur pour une grande région de productivité de la ressource. Cette bistabilité est due aux changements que le prédateur cause dans la distribution en taille des proies. En s'attaquant aux plus petits individus, le prédateur

relâche la pression de compétition subie par les plus grands consommateurs, ce qui leur permet de grandir et de se reproduire d'avantage. A son tour, cela augmente la disponibilité en proies vulnérables aux prédateurs. Ainsi, les prédateurs montrent alors un effet Allee émergent alors même qu'ils ne possèdent aucune des caractéristiques classiquement requises telles que la recherche de nourriture en groupe ou la reproduction sexuelle. Cet effet Allee émergent n'est en revanche possible que si, en l'absence de prédateurs, la croissance et le développement des juvéniles chez les proies dépendent de leur densité (De Roos & Persson, 2003). Dans ce cas de figure, dans la zone de bistabilité, le prédateur ne peut s'établir que s'il est présent en densité suffisante pour impulser un changement durable dans la distribution en taille de la population de consommateur, nécessaire à sa propre subsistance.

En conséquence de cet effet Allee émergent, le prédateur est susceptible de subir un effondrement de sa population si la productivité du système passe sous un seuil critique. Passé ce seuil, le prédateur ne pourra plus se réinstaller dans la communauté, même si la productivité repasse le seuil en question. Cet effet Allee émergent ainsi que ses conséquences sur les populations de prédateurs sont probablement relativement communs dans les populations naturelles, en particulier chez les daphnéennes (McCauley & Murdoch, 1987) ou certaines populations de poissons, et pourraient expliquer la disparition de certaine populations de prédateurs sans observer leur retour, comme pour la morue dans le nord-ouest de l'Atlantique (Carscadden *et al.*, 2001).

Ainsi, contrairement aux modèles classiques de réseaux trophiques où les conséquences de la consommation d'un niveau trophique sont toujours négatives, les résultats liés aux populations structurées montrent qu'à cause de la dépendance des performances écologiques aux histoires de vies et à la taille des individus, les rétroactions des individus sur leurs propres performances peuvent être subtiles, et donner lieu à des phénomènes nouveaux en écologie des populations et des communautés.

1.2 Densité dépendance, compétition et régulation des populations

1.2.1 Densité dépendance

Les organismes grandissent, se reproduisent puis meurent ; ils se développent dans un environnement donné, et sont affectés par les ressources à leur disposition. Pendant

toute ou partie de leur vie, ils sont entourés d'autres individus de leur propre espèce pour constituer ce que l'on appelle une population (Begon *et al.*, 2009).

Une population évolue dans son écosystème à une échelle géographique finie, ce qui la soumet à sa propre densité. On appelle alors densité dépendance le principe qui décrit comment les taux intrinsèques de la population – tels que le taux d'accroissement, les taux de naissance ou de mort, les taux d'immigration ou d'émigration, *etc.* – varient à cause de la taille de la population elle-même, ou de sa densité.

Principes généraux et définition

Formulée simplement, la densité dépendance représente l'idée que les comportements ou les traits écologiques varient en fonction du nombre d'individus présents dans la population. Ces traits écologiques comprennent classiquement le taux de croissance de la population ainsi que les principaux taux démographiques de la population (naissance, mort, immigration et émigration), mais peuvent également se référer au taux de croissance individuel, au taux de fécondité, ou à d'autres taux ou comportements au niveau individuel (Royama, 1977).

Le principe de densité dépendance, ou densité dépendance directe, impose un effet négatif sur les taux responsables de l'accroissement de la population, et un effet positif sur les taux responsable de sa décroissance (par opposition à la densité indirecte ou effet Allee qui a l'effet inverse). Si l'on note N la densité d'individus dans une population, alors une augmentation de N entraînera une diminution des taux tels que le taux de fécondité ou le taux de croissance, le taux de naissance dans la population ou d'immigration, et par incidence, du taux d'accroissement de la population. A l'inverse, l'augmentation de N provoque l'augmentation du taux de mortalité ou d'émigration (Hixon & D. Johnson, 2009). Dans le cas où le paramètre comportemental ou écologique à l'étude ne varie pas avec N il est alors dit densité indépendant.

Le principe de la densité dépendance est un élément fondamental, que ce soit en écologie et biologie des populations (Kingsland, 1995), en pêcherie (Rose *et al.*, 2001), en gestion de la biodiversité et de la vie sauvage (Gordon *et al.*, 2004), dans le contrôle des ravageurs (Walde & Murdoch, 1988), ou en biologie de la conservation (Ginzburg *et al.*, 1990). En effet, ce mécanisme est essentiel dans la régulation des populations (Turchin, 1990 ; Murdoch, 1994). Le principe de la densité dépendance dans le contexte de la régulation des populations a été modélisé pour la première fois par Verhulst (1838) et a été très largement réutilisé et adapté depuis dans de nombreux modèles.

Une densité dépendance positive peut également se manifester sous la forme de l'effet Allee (Courchamp *et al.*, 1999). Dans ce cas, il existe un niveau minimum de densité que doit avoir la population pour être viable. En dessous de ce minimum, la dynamique de la population tendra inexorablement vers l'extinction. Ce phénomène se produit par exemple lorsqu'avec le déclin de la population, les rencontres entre partenaires sexuels se font de plus en plus difficiles, et la population ne parvient plus à se reproduire en nombre suffisant pour se maintenir. Bien qu'étant relativement répandu, nous n'accorderont pas ici plus de place à ce mécanisme. Nous nous intéresserons dans la suite uniquement à la densité dépendance négative, ou densité dépendance directe.

Les mécanismes de la densité dépendance

Les causes directes de la densité dépendance sont en premier lieu la compétition, et dans certains cas la préation (incluant le parasitisme et les maladies). Par définition, la compétition est densité dépendante puisqu'elle relie le nombre d'individu à la disponibilité d'une ressource donnée. Ainsi, la compétition pour un territoire, pour un refuge contre les conditions environnementales ou contre un prédateur, pour la nourriture, ou pour la possibilité de se reproduire peuvent tous être à l'origine d'une réponse densité dépendante des taux démographiques d'une population (Keddy, 1989 ; Begon *et al.*, 2009).

De la même façon, les prédateurs peuvent également causer de la densité dépendance chez les proies, notamment sur la mortalité, par différents mécanismes (Taylor, 1984) : (i) si la population de prédateur réagit suffisamment vite à la présence de proie, l'augmentation de la population de proie provoque l'augmentation de la mortalité par préation ; (ii) la configuration spatiale de l'environnement peut être telle que de nombreux prédateurs se retrouvent dans un même endroit si les proies y sont nombreuses, imposant alors une forte mortalité ; (iii) une réponse développementale du prédateur peut entraîner une augmentation du taux de consommation du prédateur lorsque les proies sont plus abondantes ; et (iv) une réponse fonctionnelle du prédateur de type III (Holling, 1965) cause une mortalité densité dépendante chez la proie lorsqu'elle est en faible densité.

Dans la suite des travaux, nous laisserons de côté les mécanismes de régulation par la préation pour nous intéresser exclusivement à la régulation liée à la compétition pour les ressources.

1.2.2 La compétition par exploitation

La compétition pour les ressources est l'une des interactions écologiques essentielles dans la régulation des populations et des communautés. Elle est définie comme une interaction entre organismes telle que les performances d'un individus en termes de fécondité, croissance ou survie, sont réduites par la présence d'un autre organisme (Volterra & Brelot, 1931 ; Gause, 1932 ; Park, 1948, 1954, 1957). La compétition peut intervenir aussi bien entre des individus d'espèces différentes (compétition inter-spécifique) qu'au sein d'une population d'individus de la même espèce (compétition intra-spécifique). Il existe dans la nature deux grands types de compétition : (i) la compétition par exploitation ; et (ii) la compétition par interférence (Park, 1954, 1962 ; Begon *et al.*, 2009).

Définition

La compétition par exploitation est une forme de compétition où les individus ont un effet négatif les uns sur les autres en consommant une ressource qui leur est commune (Goss-Custard, 1980 ; Vance, 1984 ; Begon *et al.*, 2009). Les individus concernés n'interagissent alors pas directement les uns avec les autres, ils sont sensibles au niveau de ressources disponible après consommation par d'autres individus. Cette compétition est donc dite indirecte car elle ne requiert pas de contact physique entre les individus pour entrer en jeu. Enfin, il est indispensable que la ressource considérée soit limitante pour que les individus entrent en compétition (Begon *et al.*, 2009).

Dans les modèles de population non structurés

En écologie des populations, la compétition par interférence a été introduite dans les premiers modèles par la fonction logistique (Verhulst, 1838), sous la forme d'une capacité de charge (classiquement notée K). La variation de la densité N de la population s'écrit alors sous la forme

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right)$$

où r est le taux d'accroissement de la population. On constate alors que le taux de croissance per capita de la population $\frac{dN}{dt} \cdot \frac{1}{N}$ suit alors une loi affine décroissante dont la pente est $-\frac{1}{K}$. En d'autres termes, le taux de croissance de la population tend vers 0 lorsque la densité de la population s'approche de K . De plus, si la population est moins dense que K , elle va croître jusqu'à atteindre sa capacité de charge, mais à

l'inverse, si elle est plus dense que K , le taux de croissance de la population est négatif et la densité va décroître jusqu'à K .

Ce modèle de dynamique de population intégrant de la densité dépendance fut un des premiers modèles présentés, mais il existe depuis un très grand nombre de déclinaisons ou d'alternatives à ce modèle. On peut citer par exemple les modèles à reproduction discrète où la compétition a été intégrée sous la forme de la loi de Beverton Holt. Dans ces différents modèles, la compétition est représentée sous une forme symétrique, sans aucune différence entre les individus constituants de la population.

En dynamique des populations structurées

L'aspect symétrique de la compétition telle que décrite précédemment représente bien les comportements moyens d'une population. Cependant, il est aisément d'imaginer que tous les individus d'une population ne sont pas identiques, et donc pas égaux non plus face à la compétition.

Si les différences entre individus sont fortement marquées, ou influent beaucoup sur leurs performances individuelles et écologiques, il devient alors important de considérer la structure de la population lorsque l'on cherche à décrire sa dynamique. Nous avons déjà fait référence au conséquences de la compétition par exploitation sur la dynamique d'une population structurée en taille (cf. section 1.1.2 page 8). L'étude des modèles physiologiquement structurés a montré que des capacités compétitives différentielles selon l'état physiologique de l'individu avaient un impact très fort sur la dynamique que suivait la population. Dans un modèle simplifié en deux stades aux capacités de compétition différentes, juvéniles et adultes, un avantage compétitif aux juvéniles entraînait des cycles de génération dit "juvenile driven", alors qu'un avantage aux adultes conduisait à des cycles "adult driven" aux caractéristiques différentes. Une compétition équilibrée se traduit par une dynamique stable de la population dans son ensemble.

1.2.3 La compétition par interférence

Définition

A l'opposé de la compétition par exploitation, il existe une autre forme de compétition appelée compétition par interférence. Cette compétition intervient quand les individus subissent une interaction directe négative où l'un d'eux réduit la compétitivité de l'autre à exploiter une ressource commune, quelque soit le niveau de cette

ressource (Park, 1954 ; Vance, 1984). Ces interactions peuvent prendre différentes formes : agressivité (Schoener, 1976), territorialité (Walls, 1990 ; Kennedy & White, 1996), allelopathie (Harper, 1977 ; Rice, 1984 ; Nilsson, 1994), surdéveloppement et prolifération (Connell, 1961 ; Paine, 1966), ... Par définition dans la compétition par interférence, le compétiteur le plus fort réduit les performances du compétiteur le plus faible en lui interdisant partiellement ou totalement l'accès à la ressource convoitée (Schoener, 1983 ; Thompson & B. Fox, 1993). De fait, la domination dans une interaction par interférence est donc souvent liée aux différences physiologiques entre les individus, et notamment, souvent aux différences de taille corporelle, auquel cas, le plus grand est généralement le plus compétitif (McCormick & Weaver, 2012). Dans le cas de la compétition intra-spécifique, les conséquences de la compétition par interférence sur la dynamique de la population dépendent donc directement de la distribution en taille des individus de la population, ainsi que de leurs traits d'histoire de vie.

Modèles de compétition par interférence

La compétition par interférence a été largement observée et décrite dans la nature, que ce soit dans les cas inter-spécifiques ou intra-spécifiques. Cependant, les tentatives d'incorporer la compétition par interférence dans les modèles de dynamique de populations sont encore relativement rares. De plus, la plupart de ces études se concentrent sur la compétition inter-spécifique (Case & Gilpin, 1974 ; Carothers & Jaksić, 1984 ; Vance, 1984 ; Adler & Mosquera, 2000). Une version de la compétition par interférence a notamment été proposée par Arditi et Ginzburg dans leur modèle ratio-dépendant (Arditi & Ginzburg, 1989 ; Arditi *et al.*, 1991 ; Arditi & Ginzburg, 2012). Dans ce modèle de dynamique de populations dans un système prédateur-proie, le taux annuel de consommation de la proie par le prédateur dépend du nombre de proies présentes par prédateur, plutôt que du nombre absolu de proie dans le système (voir Arditi & Ginzburg, 2012, pour les détails et dérivations du modèle). Ce modèle dit "ratio dépendant" conduit à des dynamiques différentes de ce qui est attendu dans le modèle de comparaison pour la compétition par exploitation, à savoir le modèle Rosenzweig-MacArthur, dans lequel le taux d'attaque du prédateur dépend uniquement de la densité de proie. Par exemple, le paradoxe de l'enrichissement qui conduit sous certaines conditions à un accroissement de la population de proies lorsque les prédateurs augmentent en nombre, est absent du modèle ratio-dépendant (Arditi & Ginzburg, 2012).

D'autres études proposent des approches différentes. Par exemple, Amarasekare (2002) propose un modèle réunissant compétition par exploitation et par interférence dans lequel la dynamique de la ressource est décrite explicitement. Avec ce modèle, l'auteur étudie la possibilité de la coexistence de deux espèces en compétition pour une même ressource. Cette étude montre alors deux cas de figure contrastés : (i) si la compétition par interférence a un coût pour les deux compétiteurs, les deux espèces ne peuvent pas cohabiter, même si l'espèce dominée dans la compétition par exploitation est dominante dans la compétition par interférence ; et (ii) si la compétition par interférence est coûteuse pour le perdant, mais strictement bénéfique pour le gagnant, les deux espèces peuvent cohabiter si l'infériorité dans la compétition par exploitation est contrebalancée par une supériorité dans la compétition par interférence.

La compétition par interférence peut également être considéré du point de vu intra-spécifique (Walde & Davies, 1984 ; Crowley *et al.*, 1987 ; Maddonni & Otegui, 2004 ; Smallegange *et al.*, 2006). Dans une étude récente, De Villemereuil & López-Sepulcre (2011) ont étudié différentes réponses fonctionnelles pour le consommateur, en étendant les réponses fonctionnelles classiques pour tenir compte des comportements d'interférence inter et intra-spécifiques. Dans plusieurs exemples, ils montrent notamment que la compétition par interférence intra-spécifique a un impact plus fort sur la régulation de la dynamique des populations étudiées que la compétition par interférence inter-spécifique.

Modéliser la compétition par interférence dans une population structurée

Le signe et l'intensité de la compétition par interférence dépend généralement des différences d'histoire de vie entre les compétiteurs (différences de force, de sexe, de taille corporelle,...). Pour décrire précisément sa dynamique, il est donc nécessaire d'adopter une approche tenant compte de la structure de la population. Dans ce cadre, modéliser un système ressource-consommateur simple incluant de la compétition par interférence chez le consommateur nécessite une approche centrée sur l'individu. Les modèles de population structurées physiologiquement (cf. section 1.1.2 page 8) apporte les éléments nécessaire à l'étude de la compétition intra-spécifique chez une population de consommateur structurée en taille. En effet, ces modèles tiennent compte explicitement de la distribution en taille de la population et dérive la dynamique à l'échelle de la population des processus modélisés à l'échelle de l'individu, tels que la croissance, la reproduction ou la mortalité (Kooijman & Metz, 1984 ; Metz & Diekmann, 1986 ; De Roos, 1997). De plus, puisque ces modèles intègrent directe-

ment le développement ontogénétique des individus, ils rendent possible l'intégration d'interactions compétitives dépendantes de la taille.

Ces modèles ont déjà été étudiés dans de nombreuses configurations, et ont donné le jour à une théorie des conséquences du développement ontogénétique sur la dynamique des populations et des communautés (De Roos & Persson, 2013). Ce cadre servira de base à l'étude théorique des conséquences de la compétition par interférence sur la dynamique d'une population structurée.

1.3 Le rôle de la température

1.3.1 Température et changement climatique

Devenu incontesté dans la communauté scientifique, le réchauffement climatique affecte la planète et ses systèmes biologiques à tous les niveaux d'organisation (Sagarin *et al.*, 1999 ; Sala *et al.*, 2000 ; Walther *et al.*, 2002 ; IPCC, 2007). Les prédictions actuelles, regroupées et validées par le Groupe d'experts Intergouvernemental sur l'Évolution du Climat, projettent une augmentation de la température moyenne à la surface du globe de 2 à 8°C d'ici à la fin du siècle (IPCC, 2007). Ce changement de température sera resenti différemment suivant les régions du globe, avec par exemple un réchauffement plus prononcé aux pôles qu'à l'équateur.

Des études sur le long terme ont montré que ces changements de température peuvent modifier la distribution des traits d'histoires de vie dans les populations naturelles (Parmesan, 2006 ; Ozgul *et al.*, 2009), mais également leur distribution géographique, leur activité ou leur phénologie (Walther *et al.*, 2002 ; Parmesan, 2006). Face à ces changements déjà engagés et à ceux à venir, il est important de comprendre et prédire l'impact que peut avoir la température et ses changements sur la dynamique des populations (Lavergne *et al.*, 2010).

1.3.2 Les effets de la température sur les individus

Une population étant constituée de ses individus, il faut connaître les effets de la température sur les individus pour comprendre les répercussions sur les populations.

Selon la règle de Bergmann (1848), l'application de la thermodynamique aux organismes endothermes prédit que les individus grandissent moins dans un environnement chaud que dans un environnement froid. En effet, la perte de chaleur se fait par la surface de l'individu alors que sa production se fait proportionnellement à

son volume. En environnement chaud, il est donc avantageux d'avoir une petite taille pour maximiser son rapport surface sur volume et favoriser ainsi la perte de chaleur. A l'inverse, en environnement froid, une plus grande taille confère un avantage en réduisant la perte de la chaleur produite par le corps. Cette règle a été énoncée pour les organismes produisant leur propre chaleur et a été effectivement vérifiée en comparant les tailles d'un grand nombre d'espèces de mammifères et leur température moyenne de vie.

Cependant, de façon plus surprenante, les organismes ectothermes suivent eux aussi une règle similaire et tendent également à avoir une plus petite taille corporelle dans des environnements plus chauds (Angilletta, 2009 ; Ohlberger, 2013). Cette tendance généralisée est appelée la règle taille-température (“temperature-size rule” Atkinson, 1994). Celle-ci suggère donc que les arguments thermodynamiques avancés par Bergmann ne sont probablement pas les seuls à conduire à une réduction de la taille corporelle en environnement chaud (Edeline *et al.*, 2013).

Dans une revue parue récemment, Ohlberger (2013) fait le point sur les implications de la température du niveau de l'individu et de sa physiologie à celui de la communauté. Une première observation est que la température agit sur la taille corporelle par l'intermédiaire de son action sur les réactions biochimiques, et notamment celles issues du métabolisme et de l'acquisition des ressources. La relation entre la vitesse des réactions biochimiques et la température n'est pas linéaire, le taux de réaction augmente régulièrement avec la température jusqu'à un optimum puis diminue très rapidement, conduisant à une sensibilité asymétrique à la température (Hochachka & Somero, 2002 ; Angilletta, 2009). Il existe donc un compromis entre performance à basse et haute température, et se spécialiser sur une température donnée n'est possible qu'au détriment des autres (Angilletta, 2009).

Cette sensibilité asymétrique à la température se répercute ensuite au niveau de l'individu dans son ensemble, et en particulier sur son taux de croissance. Ainsi, pour un individu vivant à une température sous-optimale, une augmentation de température sera bénéfique alors qu'elle sera néfaste pour un individu vivant déjà à sa température optimale. De même, si l'amplitude de l'augmentation est trop importante, la température peut dépasser l'optimum et le réchauffement a alors un effet néfaste. Ceci est illustré par la Figure 1.1, d'après Ohlberger (2013). Cependant, les individus sont souvent capables d'adapter leur sensibilité à la température par plasticité phénotypique. Ces réponses plastiques peuvent alors différer suivant la fréquence et la longueur des changements de température (Huey *et al.*, 1999 ; Angilletta, 2009).

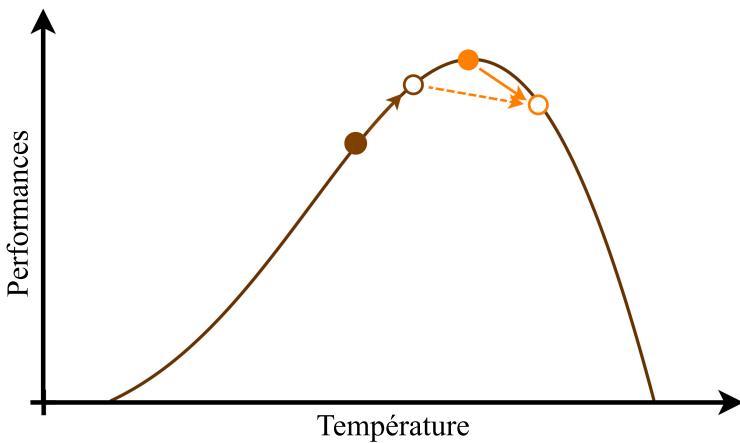


FIGURE 1.1 – Performance théorique en fonction de la température. D’après Ohlberger (2013), Figure 1. Un réchauffement du climat améliore les performances d’un individu qui vit dans des conditions sous optimales si le changement est de petite amplitude (flèche marron). Si l’individu est à l’optimum (point orange plein), le réchauffement lui fait diminuer ses performances (flèche orange pleine). Si le changement est de trop grande amplitude, les performances diminuent également (point marron vide, flèche orange pointillée)

Lorsque les températures subies sont contenues dans des valeurs non extrêmes, permettant à un individu de se développer sans provoquer la diminution du taux de croissance, la plupart des ectothermes suivent alors règle taille-température déjà énoncée (Atkinson, 1994). Ainsi, au cours du développement, une plus forte température entraîne une augmentation du taux de croissance mais une diminution de la taille adulte (Figure 1.2). On observe donc une modification de la taille à un âge ou un stade donné avec la température (par exemple la taille à maturité). Le suivi de ces modifications permet de déterminer précisément la norme de réaction à la température et la réponse d’un organisme à son changement.

1.3.3 Température et dynamique des populations

La taille corporelle des individus et sa distribution étant un élément essentiel dans la dynamique des populations, les variations de taille corporelle avec la température ont des conséquences sur les dynamiques des populations et des communautés.

En effet, la température de l’environnement peut provoquer un changement de la taille moyenne et de la structure d’une population. On retient en particulier deux changements possibles : (i) la diminution de la taille à un âge donné avec l’augmentation de la température (“size-at-age shift”) ; et (ii) le changement de l’abondance

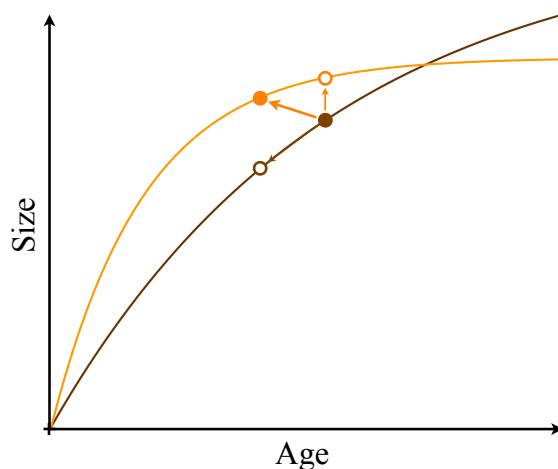


FIGURE 1.2 – Norme de réaction théorique à la température (Ohlberger, 2013, Figure 2). Lors d'un changement de température, le changement de taille à un âge donné (point orange plein) dépend de l'importance relative de l'accélération de la croissance corporelle (point orange vide), et de l'accélération du développement (point marron vide).

relative des différents stades ou âges présents dans la population (“structure shift”). Ces changements de structures sont causés par l’intermédiaire de la croissance densité-dépendante, de la survie taille-dépendante, de la compétition asymétrique entre les différentes classes de taille et de la prédation taille-spécifique. Ces changements de structures au niveau population peuvent ensuite se répercuter au niveau de la communauté en affectant l’abondance relative de ses différentes espèces et son organisation trophique.

De plus, la température interagit fortement avec les mécanismes de densité dépendance. Ainsi, il a par exemple été montré que le taux de croissance d'une population peut augmenter avec la température si la population est présente en faible densité, et à l'inverse diminuer avec la température si la population est trop dense (chez le saumon royal Crozier *et al.*, 2010). Dans le même ordre d'idées, l'étude des registres de pêche du saumon d'atlantique a montré qu'une température plus chaude était associée à des individus de grande taille si la densité de la population était faible et l'inverse en climat froid (Huusko & Hyvärinen, 2012).

La densité dépendance étant notamment lié à la compétition pour l'accès aux ressources, qui elle-même dépend de la taille corporelle, l'augmentation de la température peut provoquer une diminution de la taille moyenne dans une population en favorisant des individus plus petits, plus compétitifs dans la gestion de l'énergie s'il y

a peu d'interférence (Persson *et al.*, 1998 ; Ohlberger *et al.*, 2012). Si la compétition par interférence est forte, et une grande taille corporelle fourni un avantage compétitif conséquent, l'effet de la température sur la compétition devient alors plus difficile à prédire.

Enfin, la température peut avoir des effets différentiels suivant le stade ou l'âge des individus. En effet, il a été suggéré que des individus juvéniles survivent plus facilement à un réchauffement que des individus plus grands ou plus vieux (Peck *et al.*, 2009). Une élévation de la température a donc des effets différents suivant l'âge, le stade et la taille des individus, ce qui se répercute sur la distribution de la taille dans la population, impactant fortement sa dynamique. Ces changement de dynamique d'une population se répercutent alors en cascade sur les communautés dont elles font partie, avec des issues encore difficiles à prévoir.

Problématiques étudiées



DANS UN contexte de changements globaux affectant l'ensemble des écosystèmes et leurs populations, et en particulier de changement climatique, il est essentiel de décrypter et de comprendre correctement les dynamiques des populations pour pouvoir les prédir le plus fidèlement possible et anticiper les changements auxquels elles sont susceptibles de subir.

Nous avons pu voir au cours de ce chapitre que plusieurs éléments entrent en jeu quand il s'agit de décrire précisément la dynamique d'une population naturelle. En particulier, la taille corporelle des individus joue un rôle essentiel à tous les niveaux de régulation de la population. En effet, la taille de chacun des individus d'une population constitue la structure en taille de la population, et cette structure est un élément essentiel dans la dynamique des populations. La taille des individus détermine fortement leur capacité à accéder et gérer les ressources et l'énergie acquise, ce qui influe sur la dynamique de la population. Prendre en compte la structure de la population dans la modélisation de sa dynamique permet de prédir des dynamiques observées dans la nature, qui ne sont pas expliquées par les modèles classiques non structurés.

De plus, la taille des individus a un impact direct sur le résultat de leurs interactions, que ce soit au sein d'une population ou entre différentes populations. Les interactions entre individus interviennent en particulier dans la compétition par interférence qui influe sur les performances écologiques des individus et donc sur la dynamique de la population.

Enfin, la taille individuelle est déterminante dans la réponse à la température et à ses changements, puisque la température influe directement sur la taille atteinte à un âge donnée. A son tour, cela impacte directement les performances individuelles, la structure de la population et la composition de la communauté.

Au vu de l'importance de la taille individuelle et de la structure de la population dans la régulation de la dynamique des populations via les interactions entre individus

et la réponse à l'environnement, je me suis intéressé dans cette thèse au rôle que joue la compétition par interférence dans la régulation des populations structurées, à la fois d'un point de vu empirique et théorique, d'abord à une seule condition de température, puis à plusieurs températures pour comprendre comment la température modifie les effets de la compétition par interférence. Afin de répondre à ces différents points, j'ai séparé mon étude en deux questions principales :

1. Quelle est le rôle de la compétition par interférence dans la régulation des populations structurées en taille ?
2. Comment la température interagit avec les mécanismes de compétition et modifie leurs impacts sur la régulation des populations structurées ?

2.1 Le rôle de la compétition par interférence dans la dynamique des populations structurées

Comme nous l'avons dit, la structure de la population et les différences de performances des individus de différentes taille est à l'origine d'un certains nombre de dynamiques que les modèles classique de dynamique des populations ne peuvent pas expliquer. La compétition par exploitation a déjà été largement étudiée, mais peu d'études empiriques ou théoriques se sont attelées au rôle de la compétition par interférence dans la dynamiques de populations, et particulièrement dans la dynamiques des populations structurées.

2.1.1 Compétition par interférence et populations structurées, analyse de séries temporelles de populations expérimentales (Chapitre 4)

Dans un premier temps, nous nous sommes intéressé aux effets de la compétition par interférence dans la régulation des populations structurées d'un point de vu empirique. Au cours de cette étude, nous avons suivi pendant plusieurs années des populations de collemboles *Folsomia candida* dans un environnement contrôlé. Le collembole constitue en effet une espèce modèle en écologie (Fountain & Hopkin, 2005) qui permet le suivi fin et précis de nombreuses population avec assez peu de difficultés. Des mesures hebdomadaires de la structure détaillée des populations nous

ont permis d'étudier le rôle des structures passées et présentes des populations dans la régulation de la dynamique future, ainsi que l'importance de la présence dans les populations d'individus de grande taille, particulièrement performants dans la compétition par interférence, dans les dynamiques observées.

2.1.2 Analyse théorique du rôle de la compétition par interférence dans la dynamique des populations structurées (Chapitre 5)

D'un point de vu théorique, les conséquences de la compétition par interférence sur la dynamique des population structurées n'ont encore pas été explorées. Dans une seconde étude, nous proposons une extension du modèle classique de Kooijman & Metz (1984) en ajoutant explicitement de la compétition par interférence. Nous définissons l'interférence comme une interactions directe entre deux individus où le plus grand des deux a un avantage compétitif qui réduit les possibilités du plus petit d'accéder à la ressource. Nous étudions différentes conditions allant d'une compétition par exploitation pure à une domination de la compétition par interférence. Notre objectif est d'étudier le rôle de la compétition intra-spécifique par interférence sur la dynamique des populations structurées en utilisant les effets largement étudiés de la compétition par exploitation comme référence. Nous comparons ensuite les prédition de notre modèle aux résultats tirés de l'analyse des séries temporelles issues des populations expérimentales de l'étude précédente.

2.1.3 Vérification expérimentale de l'importance des individus de grande taille et de la compétition par interférence dans la dynamique des populations structurées (Chapitre 6)

Nos observations expérimentales et notre étude théorique semblent confirmer le rôle prépondérant que jouent les individus de grande taille dans la dynamique de la structure d'une population de collemboles. Afin de vérifier expérimentalement les conclusions des précédentes études et de déterminer le rôle exacte des individus de grande taille dans la structuration de nos populations, nous avons réalisé une seconde étude expérimentale. Au cours de cette étude, nous avons utiliser des populations arrivées à l'équilibre présentant des structures similaires, et nous avons alors isolé certaines classes d'individus de ces populations et fondé avec chacune de nouvelles populations. Nous avons ensuite observer le retour à l'équilibre de chaque sous po-

pulation après perturbation. Parallèlement à cette analyse sur le long terme, nous avons réalisé des suivis comportementaux au niveau de la ressource afin d'observer qui accède à la nourriture et dans quelles conditions. Cette étude permet de répondre à deux questions : (i) quel rôle jouent les individus de grande taille dans l'établissement d'une structure cyclique ou stable dans nos populations de collemboles ? Et (ii) L'accès à la nourriture se fait-il de façon homogène ou peut-on observer des comportement d'interférence dans l'accès aux ressources ?

2.2 Interaction entre température et compétition par interférence dans la régulation des populations structurées (Chapitre 7)

Nous avons pu voir que la température est un élément extérieur essentiel dans la régulation physiologique des individus, et a des répercussions immédiates sur les dynamiques des populations et des communautés.

Ayant démontré l'importance de la compétition par interférence dans la régulation de la dynamique des populations structurées, nous nous intéressons maintenant aux interactions entre effet de température et processus individuels dans la dynamique des populations structurées. Les approches classiques dans l'étude de l'influence de la température consistent à mesurer des normes de réaction à la température sur des individus isolés ou des petites cohortes. Mais les connaissances acquises par ces études ne permettent pas d'extrapoler directement au niveau de la population car il manque les processus de densité dépendance. Nous nous demandons donc si les normes de réactions individuelles peuvent aider dans la prédition de la réponse des populations à un changement de température. Nous cherchons à comprendre comment les effets de la température sur les traits d'histoire de vie sont modulés par les rétroactions démographiques.

En comparant des normes de réactions mesurées sur des individus isolés à leur équivalents mesurées dans des populations, nous cherchons à extraire les effets de la température sur les traits d'histoire de vie au niveau individuel pour voir comment la température affecte les poids relatifs de la compétition par interférence et par exploitation dans la régulation de la population et de sa structure en taille.

3 Éléments de méthodologie

LE TRAVAIL présenté dans cette thèse repose sur de travaux expérimentaux et théoriques. En particulier, la partie expérimentale est centrée sur l'étude de populations de Collemboles de l'espèce *Folsomia candida* élevées en microcosmes au laboratoire. Dans ce chapitre, nous présenterons notre espèce modèle du point de vu de sa biologie, de son intérêt pour les études menées, et des conditions d'élevages. Puis nous détaillerons quelques développements méthodologique qui ont permis l'accomplissement de nos travaux.

3.1 Le collembole, un modèle d'étude en écologie des populations

3.1.1 Quelques généralités

les Collemboles sont de petits arthropodes hexapodes entognathes aptères mesurant généralement 1 à 5 mm. C'est un groupe très anciens qui compte notamment l'un des plus vieux fossiles d'héxapode connu (*Rhyniella praecursor* 410 millions d'années). Aujourd'hui, plus de 8000 espèces ont été décrites (Bellinger *et al.*, 1996-2014), réparties dans l'ensemble des écosystèmes terrestres connus, en faisant une des lignées d'arthropodes les plus communes au monde. Bien que proches des Insectes, les Collemboles forment une classe à part, à côté des Diploures et des Protoures (Grimaldi, 2010). Ils sont classés en quatre ordres : les Poduromorphes, les Entomobryomorphes, les Symphypléones et les Néanuridés.

Les Collemboles se distinguent de leurs groupes frères par plusieurs caractéristiques qui leur sont propres. En particulier, on note la présence d'un organe de saut, la furca, à l'extrémité de l'abdomen. La furca est habituellement repliée sous l'abdomen, retenue par le rétinacle. L'ouverture du rétinacle relâche la furca, ce qui propulse le collembole sur plusieurs centimètres. Certaines espèces de collemboles ont perdu

secondairement cet organe. On note également la présence d'un tube ventral, essentiel dans la régulation de l'équilibre osmotique des individus.

Répandus dans l'ensemble des écosystèmes terrestres à toutes les latitudes, les collemboles vivent généralement dans le sol où ils peuvent atteindre des densité jusqu'à plusieurs dizaines de milliers d'individus par m^2 . Il se nourrissent principalement de déchets organiques présents dans la litière, ou d'hyphes de champignons, et participent ainsi au recyclage de la matière organique.

Les collemboles sont amétaboles et sont caractérisés par un développement direct et une reproduction itéropare. Les juvéniles sont semblables aux adultes et ne diffèrent que par leur taille. De parts leur mode de respiration cuticulaire, ils sont extrêmement sensibles à l'humidité relative de leur environnement, et se regroupent généralement dans les microcosmes les plus humides de leur habitat.

3.1.2 Le Collembole *Folsomia candida*

Présentation



FIGURE 3.1 – Collembole *Folsomia candida*

Folsomia candida (Figure 3.1) est un représentant très commun des Collemboles, que l'on retrouve dans le monde entier. Il s'agit d'un Collembole Arthropléone de la super-famille des *Entomobryoidae* et de la famille des *Isotomidae*. Cette famille comprend plus de 1000 espèces. Une des caractéristiques principales de la famille des *Isotomidae* est que les segments abdominaux sont de même taille, contrairement aux autres familles où le 4ème segment est généralement plus grand.

Folsomia candida vit principalement dans les couches profondes du sol (euedaphique) et quelques fois dans des caves ou des grottes. Il est très répandu mais difficile à observé car extrêmement sensible à la dessiccation. On le retrouve couramment dans des bois morts en phase avancée de décomposition dans un sol humide. C'est une

espèce petite ($\approx 1 - 2\text{mm}$) aveugle et blanche qu'il est aisé de maintenir en laboratoire dans des boites de petites dimension.

Mode de reproduction

La grande majorité des populations de collembole *Folsomia candida* est composé exclusivement de femelles dont la reproduction est parthénogénétique. Cependant, certaines populations possèdent des mâles rares avec une reproduction sexuelle facultative, et d'autre sont encore strictement sexuées. Chez *Folsomia candida* la parthénogénèse est possible grâce à l'infection par la bactérie *Wolbachia* qui permet vraisemblablement la duplication de l'ADN dans l'oeuf sans division cellulaire, et ainsi à l'oeuf de passer d'un état haploïde à un état diploïde sans fécondation.

Ce mode de reproduction conduit à des lignées génétiques distinctes dont les trajectoires évolutives sont diversifiées, conduisant aujourd'hui à des populations aux stratégies d'histoires de vie parfois contrastés (Tully, 2004 ; Tully & Ferrière, 2008). Dans ces travaux de thèse, Tully (2004) a réalisé une classification de 11 lignées clonales issues de zones géographiques différentes. Cette classification a permis de distinguer deux clades dont les stratégies d'histoires de vie sont très variées. Au cours de cette thèse, nous nous sommes intéressés à deux lignées génétiques à reproduction clonale, issues chacune d'un clade différent, "HA" et "TO". Ces deux lignées nous permettent de comparer les réponses à la compétition par interférence et à la température de populations aux stratégies biodémographiques contrastées.

Croissance et reproduction continues

Comparée à d'autres espèces couramment utilisées en écologie, *Folsomia candida* présente plusieurs avantages en tant qu'espèce modèle, en particulier lorsque l'on s'intéresse aux traits d'histoire de vie comme la taille corporelle qui détermine la dynamique de la structure de la population. Les collemboles de cette espèce se développent toute leur vie dans le même environnement en consommant la même ressource (amétabole). Il ne possèdent ni stade larvaire, ni stade immobile, et seule la taille des individus différencie les juvéniles des adultes. Cela permet de maintenir l'ensemble de la population dans un environnement contrôlé sans avoir à séparer les individus par leur stade. De plus, il n'a pas été rapporté de cannibalisme au sein des populations, et le régime alimentaire constant au cours de la vie permet de maintenir des populations en environnement contrôlé pendant plusieurs années. Les individus poursuivent leur croissance toute au long de leur vie par mue successive, et une fois la maturité atteinte,

se reproduisent pendant une très large majorité de leur vie (la reproduction comme les autres traits étant soumise à sénescence).

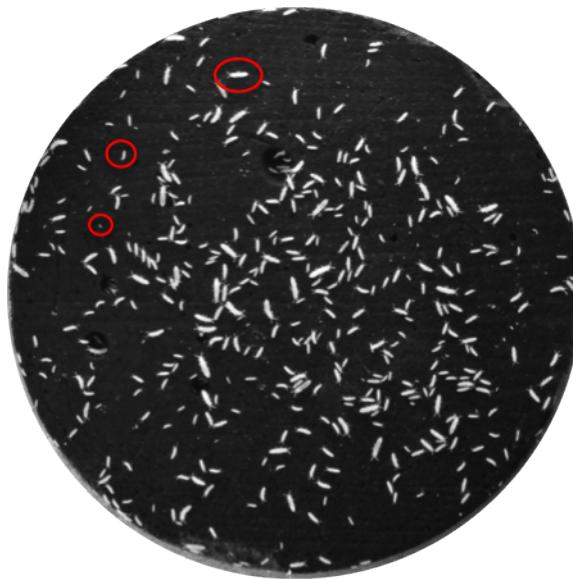


FIGURE 3.2 – Illustration de la structuration en taille d'une population de collemboles. Les cercles rouges montrent trois tailles différentes de collembole.

Ce mode de développement continu tout au long de la vie et la facilité d'élevage en laboratoire (décrise ci-après) font du collembole une espèce particulièrement adaptée à l'étude de la dynamique des populations structurées (Figure 3.2). Des suivis fins de plusieurs populations nous permettront l'étude des problématiques expérimentales et la paramétrisation du modèle dans l'étude théorique.

3.1.3 Modalités d'élevage au laboratoire

Les méthodes d'élevage au cours de chacune de nos expériences sont issues du protocole développé par Tully (2004) pendant sa thèse.

Boites d'élevage

Les collemboles sont maintenus dans des boites cylindriques en plastique transparent de 5.1cm de diamètre fermées avec un couvercle de couleur permettant de codifier la lignée clonale présente dans la boite, et dont le fond a été troué. Les boites sont remplies d'un substrat de pâtre de Paris de 3cm peint en noir à l'encre de chine Pebeo©.

Ce plâtre est réalisé suivant la recette de la Table 3.1a. Le plâtre imbibé d'eau permet de maintenir une humidité relative proche de 100% à la surface.

(a) Substrat de plâtre		(b) Pastilles de levure	
$37mL$	d'eau	$5mL$	d'eau
$1mL$	d'encre de Chine	$0.08g$	d'agar agar
$50g$	de plâtre de Paris	$0.8g$	de levure de bière
		$150\mu L$	de colorant

TABLE 3.1 – Recettes

Préalablement au démarrage d'une population, les boîtes d'élevage sont humidifiées en les trempant dans de l'eau. L'humidification du plâtre peut être contrôlée en vérifiant sa teinte qui devient plus foncée lorsqu'il absorbe l'eau. L'épaisseur du substrat de plâtre permet d'absorber suffisamment d'eau pour qu'une population dans une boîte fermée puisse être conservée plusieurs mois sans manipulation.

Nourriture

Les populations sont nourries une fois par semaine. Afin de contrôler précisément la quantité de ressource apportée, les populations sont nourries avec une de pastille de $15\mu L$ d'un mélange de levure de bière déshydratée et d'agar agar (cf. Table 3.1b).

Contrôle de la température et manipulation des boîtes d'élevage

Les boîtes d'élevage sont maintenue à température constante ($\pm 0.5^\circ C$) dans des étuves dans le noir. Toutes les populations expérimentales étudiées dans cette thèse ont été élevées dans ces conditions, et n'ont été manipulées que lors des opérations de comptage ou de nourrisage. Au cours de l'expérience présentée dans le Chapitre 6, les boîtes ont été changées au moment de la perturbation de la structure. Toutefois, si une boîte s'est trop dégradée au cours du temps (développement de moisissures et de champignons notamment), elle est changée pour une nouvelle boîte propre. Bien qu'un soin particulier ait été apporté à cette opération pour impacter au minimum les populations concernées, cette manipulation constitue une perturbation exceptionnelles des conditions d'élevage pouvant avoir un impact sur la dynamique de la population (cf. Chapitre 4).

3.2 Phenotypage haut débit des populations

L'étude de la dynamique de la structure des populations de collemboles nécessite une mesure non invasive mais précise de la structure au cours du temps. De plus, cette mesure doit pouvoir être répétée un grand nombre de fois sans difficulté, soit pour des populations différentes afin de multiplier les réplicats ou les conditions testées, soit dans le temps pour accumuler suffisamment de données pour avoir des séries temporelles exploitables. Ces besoins spécifiques de précision et d'efficacité nous ont conduit à développer une méthode semi-automatisée de dénombrement des populations et de mesures des individus. Cette mesure se base sur l'analyse automatique de photographies standardisées des populations (Figure 3.3, Mallard *et al.*, 2012, 2013).

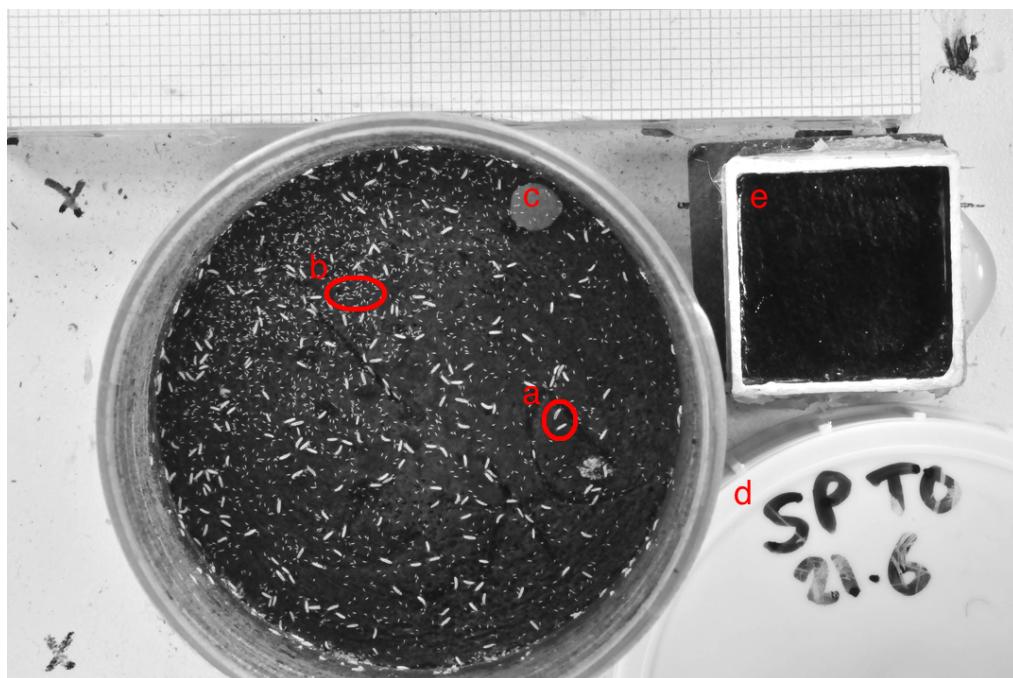


FIGURE 3.3 – Photographie d'une boîte pour le comptage et la mesure des individus. Cette population contient des individus de toutes tailles, des adultes (a) aux jeunes fraîchement éclos (b). La pastille de nourriture est également visible (c). La boîte est repérée par un code unique (d) contenant le code d'expérience (SP), la lignée (TO), la température d'élevage (21°C) et le numéro de boîte (6). Le carré noir (e) sert d'échelle pour la mesure des individus

Les progrès incessants en matière de photographie numérique et de capacité de stockage de données ont radicalement changé la façon dont les chercheurs utilisent

l'image pour acquérir et stocker des données (Walter, 2005). Parallèlement, de nombreux outils se sont développés pour traiter ces données (Eliceiri *et al.*, 2012 ; Schneider *et al.*, 2012). En écologie théorique, ces progrès ont permis l'acquisition de larges jeux de données de comportements individuels, de fécondités ou de trajectoires de croissance avec une très bonne résolution temporelle. Mais le traitement de ces jeux de données reste long et peut rapidement devenir infaisable.

Plusieurs solutions ont déjà été proposées pour traiter automatiquement des jeux de photographies, ou dénombrer des populations de petits organismes (Krogh *et al.*, 1998 ; Hooper *et al.*, 2006 ; Marçal & Caridade, 2006 ; Lukas *et al.*, 2009 ; Auclerc *et al.*, 2010). Mais ces méthodes ne permettent pas de prendre en compte l'hétérogénéité du substrat de plâtre qui emplit nos boîtes d'élevage, ni ne fait la différence entre des individus vivant et morts ou des particules parasites sur le fond de la boîte, très communes dans nos populations (morceaux de pastilles de nourritures, mues, oeufs,...). Nous avons donc développé une méthode d'analyse d'image permettant de prendre en compte ces considérations, et d'améliorer la fiabilité des mesures de taille individuelle et de densité des populations sur un substrat hétérogène. Le principe de notre méthode repose sur un plugin du logiciel de traitement d'image ImageJ appelé multi-tracker (Kuhn, 2001 ; Schneider *et al.*, 2012).

3.2.1 Méthode

Le principe de base de la méthode développée consiste à comparer plusieurs photographies du même microcosme prises à quelques secondes d'intervalle, en gardant l'ensemble du dispositif immobile. Cela permet d'obtenir une série d'images de la même population où seuls les éléments mobiles au cours de la prise de vue diffèrent entre les images. Cette série d'image est appelée une "pile". Généralement, trois à cinq photos sont suffisantes pour que tous les individus vivants aient bougé entre au moins entre la première et la dernière photo de la série (Figure 3.4a).

Au cours de nos expériences, l'ensemble des photos utilisées pour les suivis de populations ont été prises avec un appareil photo réflex piloté par ordinateur (Nikon D300 et CameraControlPro©). Il est également important de disposer d'un éclairage stable afin que les conditions d'éclairage des prises de vue soient constantes entre toutes les photos. Nous avons utilisé des ampoules à LED afin de limiter les risques de fluctuation d'éclairage au cours du temps.

Une fois la pile d'image obtenue, pour chacune des positions possibles, on sélectionne dans la pile d'image le pixel le plus sombre. Les collemboles étant clairs sur un

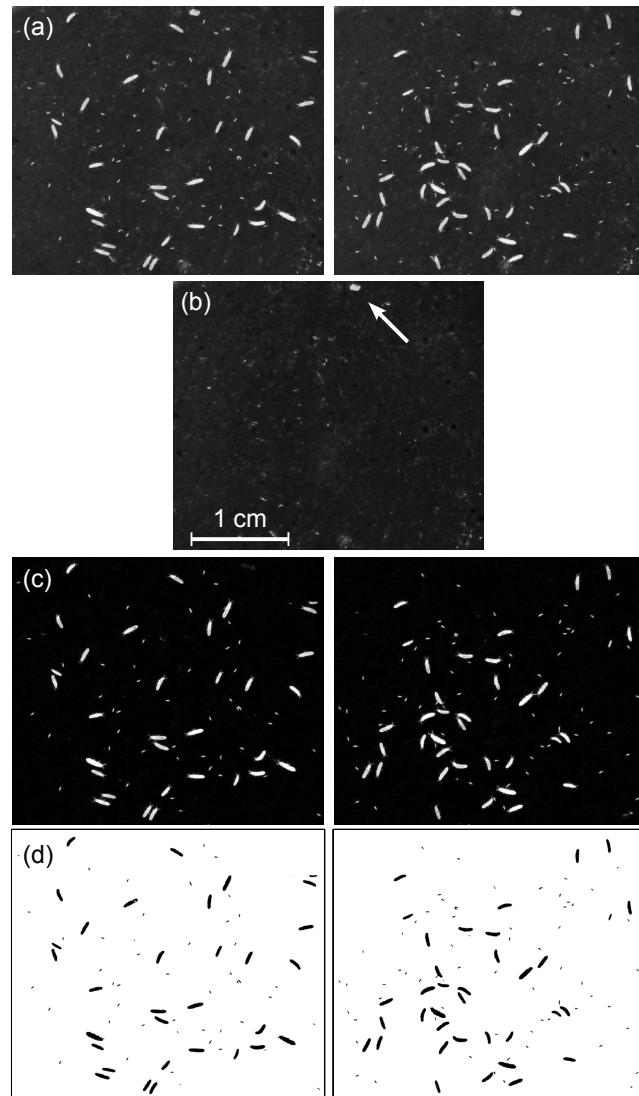


FIGURE 3.4 – Les étapes successives de l’analyse d’image (exemple d’une population de collemboles). (a) Deux photos extraites de la série d’images. (b) Le fond de l’image reconstruit. Chaque pixel est sélectionné comme étant le plus sombre de la pile d’image à cette position. (c) On soustrait le fond (b) à l’image de départ (a) pour retirer le fond immobile et révéler les éléments mobiles. Le point blanc (flèche en b) a été éliminé. (d) Après sélection de la limite d’intensité, on peut compter et mesurer facilement chacune des particules.

fond sombre, on reconstruit ainsi une image composite qui contient uniquement les éléments les plus sombres et ceux immobiles au cours de la prise de vue (Figure 3.4b). Ainsi, il suffit que tous les pixels de l’image soit au moins une fois sans collembole dans la série de photos pour que l’image composite représente fidèlement le “fond” de

la boite. Si un élément clair (une mue par exemple) est présent sur le substrat, s'il est strictement immobile, il sera également sélectionné comme fond de l'image (flèche sur la Figure 3.4b). On peut alors soustraire le fond immobile de chacune des photos de départ pour obtenir des images ne contenant que les éléments mobiles (Figure 3.4c).

La dernière étape consiste alors à convertir les images en image 8-bits (256 niveaux de gris), et à sélectionner le niveau de gris qui permettra de faire la différence entre les collemboles et le reste de l'image (limite d'intensité, Figure 3.4d). Cela crée une image 2-bits (noir ou blanc) sur laquelle le logiciel ImageJ peut détecter les contours et mesurer les particules (pour nous les collemboles). A cette étape, le logiciel nous permet d'obtenir la taille et la surface de chacune des particules présentes sur chacune des photos analysées.

Cette série d'opération a été automatisée dans un plugin afin de bénéficier d'un rendement accru dans le traitement des images. Grâce à ce plugin, un grand nombre de populations peuvent être mesurées en peu de temps et sans interventions. Pour chacune des populations, le plugin fournit en sortie un tableau contenant une ligne par particule mesurée, et en colonne des informations telles que le nom de la photo (afin d'accéder à la date de prise de vue et aux codes de l'expérience), la longueur des particules, leur surface, ...

3.2.2 Fiabilité de la méthode

Nous avons testé notre méthode sur différents critères : (i) le nombre d'image nécessaires au calcul du fond ; (ii) la répétabilité de la mesure de la structure de la population ; et (iii) la fiabilité du dénombrement de la population

Nombre d'image pour le calcul du fond

Dix populations contenant des densités croissantes d'individus de 0.25 à 0.5mm ont été prises en photos dans les conditions décrites précédemment avec des séries de 20 photos. La biosurface d'individus (surface occupée sur la photo par les individus) a été mesurée pour chacune des dix populations en utilisant un nombre croissant d'image pour le calcul du fond. Si la densité d'individus est élevée dans la populations, un plus grand nombre de photos sont nécessaires pour obtenir une image fidèle du fond de la boite, dépourvue d'individus mobiles qui auraient du être éliminés. Bien qu'à faible densité le nombre de photos utilisées pour le fond de la boite ait peu d'effet sur la mesure de densité, à forte densité, les mesures répétées dans les populations montrent

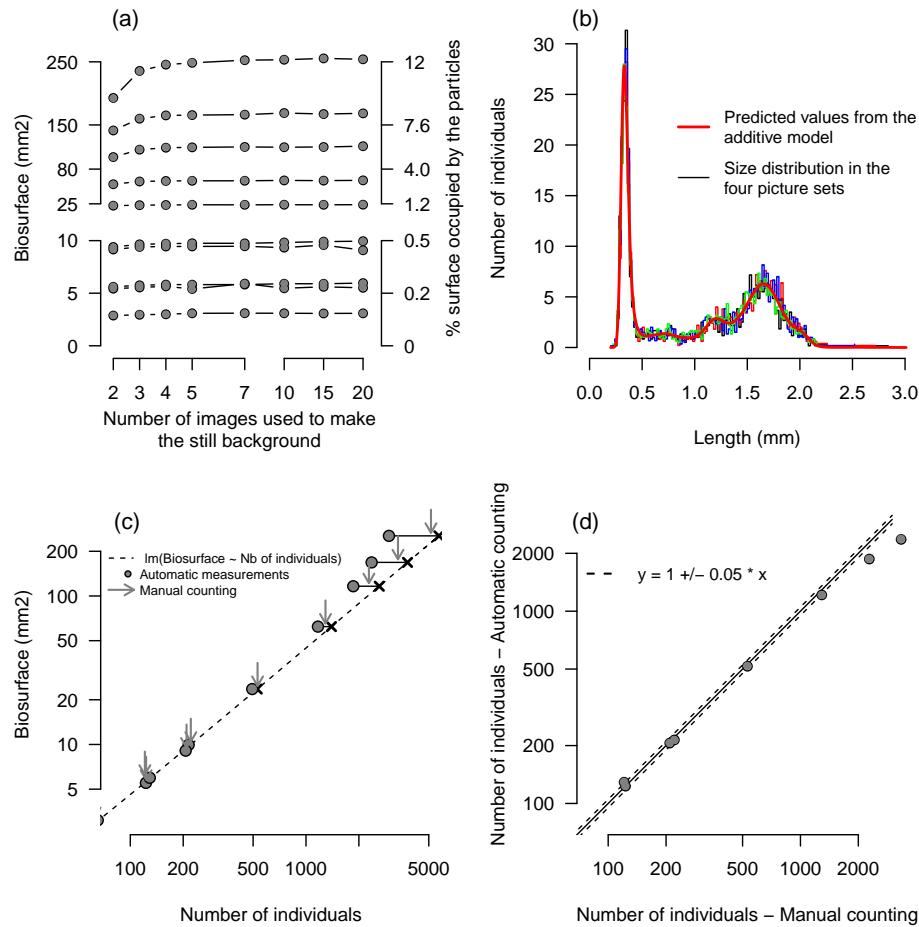


FIGURE 3.5 – Analyse de la fiabilité de la méthode de mesure. (a) Biosurface totale de collemboles mesurée (mm^2) en fonction du nombre de photos utilisées pour constituer le fond. (b) Distribution en taille d'une même population de collemboles mesurée quatre fois indépendamment par deux utilisateurs différents, la ligne rouge représente un modèle général additif qui ne montre aucune différence significative entre les photos ou les séries de mesures. (c) Biosurface en fonction du nombre d'individus (cercles) comptés automatiquement, les flèches montrent le nombre d'individus comptés à la main, la ligne pointillée représente une régression linéaire sur les premiers points de mesure. (d) Comparaison du nombre d'individus comptés automatiquement et à la main.

que la biosurface mesurée augmente avec le nombre d'image utilisées pour fabriquer le fond (Figure 3.5a). Il faut un minimum de quatre à cinq images à très fortes densités pour obtenir une mesure fiable. En revanche il n'est pas nécessaire d'utiliser plus que six images pour établir le fond, la mesure de densité n'en étant pas améliorée.

Répétabilité de la mesure de la structure en taille

Quatre jeux de cinq photos ont été analysés. Deux utilisateurs différents ont pris chacun deux jeux de photos à quelques minutes d'intervalle pour assurer l'indépendance des mesures. Les distributions en taille mesurées pour chacun des quatre jeux de photos sont alors superposées et comparées en utilisant un modèle additif autorégressif (Figure 3.5b). Les quatre distributions obtenues se recouvrent largement et aucune différence significative n'a pu être mise en évidence. Notre méthode permet donc une mesure fiable et répétable de la structure en taille des populations de collemboles.

Fiabilité du dénombrement

Le nombre de particules et leur surface ont été comptés avec la procédure automatique sur dix populations de densités croissantes. Ces mesures automatiques sur des jeux de vingt photos ont ensuite été comparées à des comptages manuels du nombre d'individus.

En dessous de 1000 individus, notre méthode de comptage d'individus présente une remarquable fiabilité (Figure 3.5d). Au delà de cette densité, le nombre d'individus comptabilisés par la méthode automatique est de plus en plus sous-estimé par rapport au comptage manuel. En effet, lorsque la densité augmente, de plus en plus d'individus se touchent sur les photos et sont alors détectés comme une seule grosse particule. La biosurface devient alors un meilleur proxy pour le nombre d'individu à supposer que tous les individus aient une taille similaire, ce qui est le cas dans cet exemple. On peut alors projeter la relation entre biosurface et nombre d'individus obtenue à faible densité pour les fortes densités et ainsi connaître le nombre d'individus en mesurant la biosurface (Figure 3.5c).

3.2.3 En conclusion

En conclusion, cette méthode présente une grande fiabilité et permet d'accéder à moindre coût à plusieurs mesures au sein des populations de collemboles pour une perturbation minimale. Pour cette thèse, cette méthode permet d'accéder au nombre d'individus ainsi qu'à la longueur corporelle et la biosurface de chacun des individus, donnant ainsi une mesure de la structure des populations.

De plus l'implémentation automatisée de la méthode permet de mesurer un grand nombre de population dans un temps réduit. Une centaine de populations sont ainsi

dénombrées en environ trois heures sur un ordinateur dual-core cadencé à 2.5GHz (à raison de 20 à 30s par jeu de 5 photos).

D'autre part, cette méthode peut également être appliquée à d'autres organismes ou systèmes expérimentaux. Plusieurs exemples d'utilisation sont décrits en détail en annexe (voir Annexe ??).

3.3 Méthode de représentation graphique

Notre méthode automatisée d'analyse d'image pour le dénombrement et la mesure de la structure en taille des populations de collemboles nous permet d'accumuler rapidement un grand nombre de données. Précisément, à chaque date de mesure nous disposons pour chacune des populations étudiées du nombre d'individus, et pour chacun des individus de sa taille corporelle et de sa biosurface. Au cours de nos expérimentations, nous avons été amenés à suivre plusieurs dizaines de populations durant plusieurs dizaines de semaines. Face à ces jeux de données de grande taille, il a été nécessaire de développer des techniques de représentation et d'analyse spécifique afin d'être capable d'extraire l'ensemble des informations présentes. Nous avons donc mis en place une méthode graphique simple permettant la représentation de la dynamique temporelle de la structure d'une population.

Plusieurs approches sont couramment utilisées pour décrire la dynamique de populations structurées (Figure 3.6c-e) en représentant par exemple la dynamique de la population dans son ensemble, sans prendre en compte la structure (Figure 3.6c, Schrautzer *et al.*, 2011). La structure peut être prise en compte grossièrement en séparant les individus en classes de taille (ou de stade) arbitraires et en représentant ces dynamiques sur des graphiques séparés (Plaistow & Benton, 2009) ou sur le même graphique en superposant les courbes pour faciliter la comparaison (Figure 3.6d) ou à l'aide d'une représentation empilée pour faire ressortir la dynamique globale (Figure 3.6e, Madsen & Shine, 2000). Mais cette méthode ne permet de comparer et d'étudier qu'un petit nombre de classes pour conserver de la lisibilité.

Si l'élément structurant de la population est continu, comme c'est le cas pour la taille corporelle chez les collemboles, il est nécessaire d'opter pour une représentation à trois dimensions (le temps, l'élément structurant et une mesure de la densité d'individus) pour représenter finement la dynamique de la structure de la population. Parmi ces représentations, on retrouve notamment les diagrammes dits "event history diagrams" qui représentent les traits d'histoire de vie individuels au niveau de l'ensemble

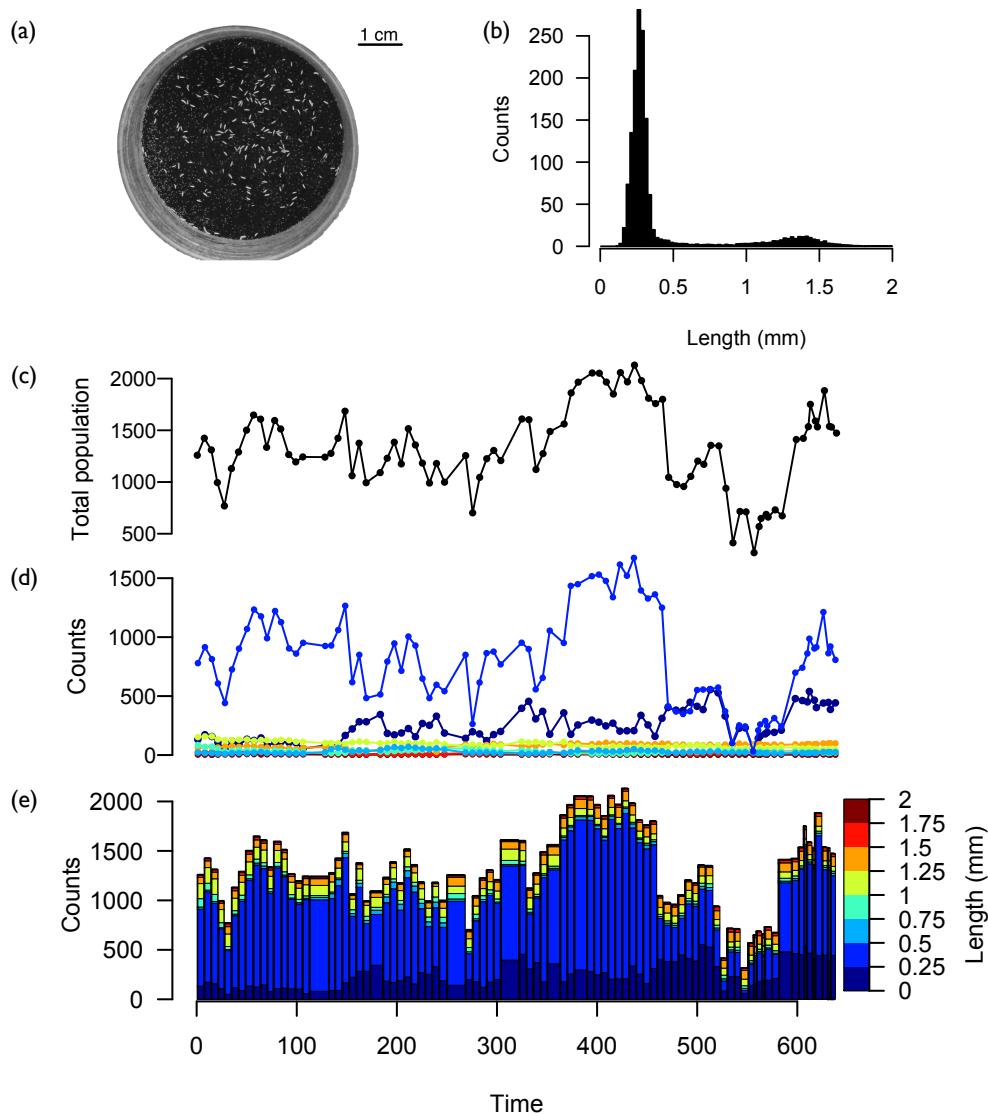


FIGURE 3.6 – Exemple de représentations classiques de la structure d'une population de collembole *Folsomia candida*. (a) Photographie de la population. (b) A une seule date, la structure est classiquement représentée par un histogramme de la taille corporelle. (c) Dynamique de la population totale. (d) Pour représenter à la fois la structure et sa dynamique, la population a été divisée en classes de taille et leur dynamiques ont été tracées sur le même graphique indépendamment, ou (e) empilées. Ces représentations montrent la dynamique globales et au sein des classes définies a priori, mais ne montrent pas les dynamiques transversales.

d'une cohorte (Carey *et al.*, 1998, 2008), ou les diagrammes colorés (“shaded contour maps”) tels que ceux utilisés pour représenter la dynamique temporelle de taux vitaux dépendant de l’âge (mortalité ou natalité chez les humains par exemple, Vaupel *et al.*,

1997, 1998). Ces représentations sont principalement utilisées chez les humains pour montrer des changements séculier dans des taux démographiques dépendant de l'âge (Vaupel *et al.*, 1987, 1997, 1998 ; Andreev, 2000 ; Erlangsen *et al.*, 2003).

A notre connaissance, ce type de représentations colorées n'a pratiquement jamais été utilisé en écologie pour représenter la dynamique temporelle de la structure d'une population. Nous avons développé une suite d'outils pour le logiciel de statistique R (R Core Team, 2013) spécifiquement orientés vers les données de populations structurées permettant la manipulation des données, leur représentation graphique et quelques manipulations simples sur ces graphiques. Ces outils sont disponibles dans une librairie R appelée STdiag. Cette librairie est téléchargeable à l'adresse <http://r-forge.r-project.org/projects/stdiag>. Nous détaillerons dans cette section comment utiliser cette librairie pour générer les graphiques et discuterons brièvement de leur intérêt pour l'écologie des populations.

3.3.1 Méthode

Dans la suite de cette thèse, les diagrammes produits avec cette méthode seront appelés "diagrammes structure-temps". Cette nomenclature vient du fait que ces diagrammes représentent le temps en abscisse et l'élément structurant en ordonnées. Pour chaque date de mesure, on représente sur un histogramme codé par une échelle colorée le nombre d'individus le long de l'élément structurant. La taille des classes utilisées pour les histogrammes dépend de la qualité et de la précision des données. Dans notre cas, les mesures de taille dans les populations de collemboles sont discrétisées en classes de 0.1 mm entre 0 et 3 mm. Bien que l'on discrétise encore des données continues, cette méthode permet d'avoir une bien meilleure résolution qu'avec les méthodes décrites précédemment car on peut conserver une grand nombre de classes de tailles sans difficultés (dans notre cas 30 classes). De plus, en utilisant la même discrétisation pour toutes les dates de mesures et en juxtaposant les histogrammes obtenus, on obtient alors une représentation visuelle de la dynamique de la structure de la population.

Le package STdiag peut être installé dans R avec la commande :

```
install.packages('STdiag', repos="http://r-forge.r-project.org")
```

La librairie fournit un jeu de données en exemple, sample que nous utiliserons pour illustrer l'utilisation et l'intérêt de la méthode. Les données sont issues d'une population de collemboles élevée dans les conditions décrites précédemment et dénombrée et mesurée avec notre méthode automatique.

Importation et formattage des données

La fonction principale d'affichage est une interface de la fonction `levelplot` du package `lattice` (Sarkar, 2008). Le format principale pour les données est donc le format `data frame` de R. Les données sont alors organisées en 3 colonnes, X le temps, Y l'élément structurant (pour nous la taille) et Z le nombre d'individus. Le tableau de données a donc $T \times S$ lignes où T est le nombre de dates de mesures et S le nombre de classes de taille.

La fonction de tracé accepte également le format `matrix` tel qu'utilisé par la fonction `image`. La librairie propose une fonction de conversion du format matrice au format `data frame` (`Matrix2Dataframe`).

Enfin, la fonction incluse `Indiv2DataFrame` permet de formatter des données individuelles telles que celles fournies par notre méthode d'analyse d'image en données utilisables par la fonction de tracer. Cette fonction prend en entrée un tableau contenant une ligne par individu mesuré dans une population et contient dans deux colonnes respectivement la date de la mesure et la valeur de la mesure de l'élément structurant. On peut alors contrôler le nombre de classe pour discréteriser les données avec l'argument `classes` qui est soit un entier spécifiant le nombre de classes voulues. Les classes sont alors découpées régulièrement pour contenir l'ensemble des données fournies; soit un vecteur de longueur `nombre de classes + 1` précisant les bords de chacune des classes de taille (comme pour l'argument `breaks` de la fonction de base `hist`).

Tracé du diagramme

La façon la plus simple de tracer le diagramme est d'utiliser le format tableau de données. En utilisant la syntaxe de formule, on peut préciser les éléments du tableau de données à tracer :

```
STdiag(z ~ x * y, data=sample).
```

Toutes les options classique de personnalisation du graphique sont disponibles, notamment pour les légendes des axes, les titres, *etc.*

Amélioration du graphique

Plusieurs options sont également disponibles pour améliorer la lisibilité du diagramme. En particulier, il est possible de choisir différentes palettes de couleur pour le nombre

d'individus avec l'option `color`. Il est également possible d'utiliser un axe colorimétrique suivant une échelle logarithmique avec l'option `log=TRUE/FALSE`.

Enfin, si les données ne sont pas régulières, il est possible des les interpoler avec la fonction `Interpolation` fournie ou l'option `interp=TRUE/FALSE` directement dans la fonction de tracé. Il faut toutefois être prudent avec l'interpolation afin de ne pas risquer d'interpréter des données fausses. Il est également possible de lisser la représentation en traçant la densité en deux dimension calculée en utilisant une fonction dérivée de la fonction `kde2d` de la librairie `MASS`.

Les différentes possibilités d'amélioration graphiques sont illustrées par la Figure 3.7. Dans la suite de cette thèse, les diagrammes structure-temps seront généralement réalisés en utilisant la palette de couleur `tim.colors` (librairie `fields`) avec une échelle de couleur logarithmique et sans interpolation ou lissage.

Mesure quantitatives sur le diagramme

La librairie fournit une fonction `STdiag.measure` qui permet d'interagir avec le diagramme pour sélectionner un point ou une ligne en cliquant dessus (un clic pour le point, deux pour les extrémités de la ligne, voir Figure 3.7c). Cette fonction fournit alors les coordonnées en x , y et z du point cliqué ou des extrémités de la ligne sélectionnée. Dans le cas d'une ligne, la fonction renvoie également la pente de la ligne sélectionnée dans le repère formé par (x, y) . Enfin, les options `region` et `range` permettent d'extraire des données initiales les points correspondant à une région autour du point ou de la ligne sélectionnées.

3.3.2 Lire et interpréter les diagrammes

La Figure 3.7 illustre donc la dynamique d'une population de collemboles élevées dans les conditions décrites précédemment. On constate rapidement que la dynamique est dominée par des individus de petite taille ($\approx 0.5\text{mm}$, flèches blanches en b). De plus, la structure de la population semble avoir une distribution bimodale stable, avec un groupe d'adultes autour de 1.2mm (étoile en c). Ces diagrammes révèlent également des dynamiques interclasses que l'on ne pouvait distinguer sur aucune des représentation de la Figure 3.6. Notamment, la ligne du panel (c) montre une cohorte qui recrute depuis les juvéniles vers les adultes avec un taux de croissance d'environ $0.22\text{mm}/\text{mois}$. Enfin, il est possible d'observer des dynamiques au long terme. En effet, la couleur jaune semble s'estomper dans le groupe d'adulte alors que la taille moyenne

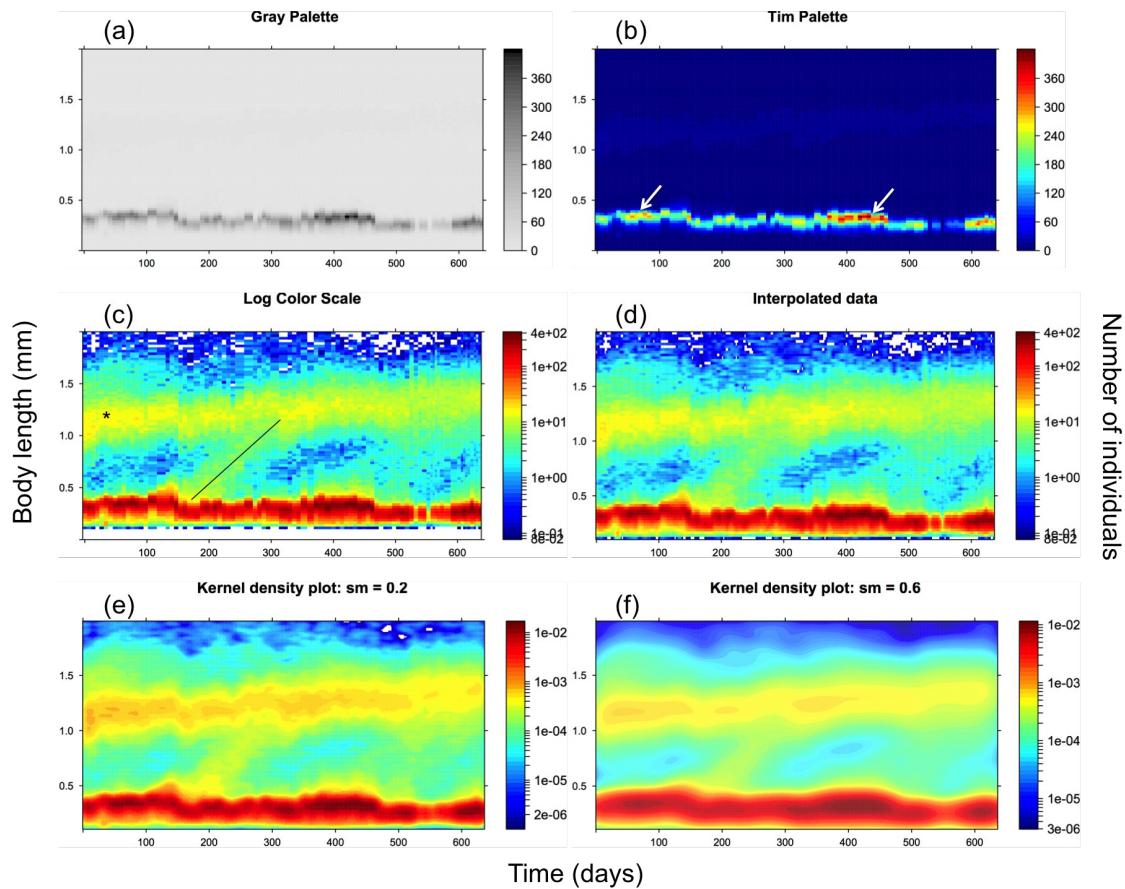


FIGURE 3.7 – Exemple de diagrammes structure-temps de la population de collemboles de la Figure 3.6 pour illustrer les possibilités offertes par la librairie STdiag. (a) Palette de couleur sur une échelle de gris linéaire. (b) Palette de couleur `tim.colors` linéaire. Les flèches blanches révèlent des pulses d'éclosions de collemboles. (c) Palette de couleur logarithmique. L'étoile marque la taille adulte mesurée avec la fonction `STdiag.measure`. La ligne marque une cohorte mesurée avec la fonction `STdiag.measure` dont le taux de croissance est la pente de la droite. (e) Interpolation des données présentées en (c). (e) et (f) Deux représentation lissées avec des largeurs de kernel différentes (option `smooth=TRUE` et `sm`).

augmente au cours des 600 jours. Ainsi, il semblerait que les adultes atteignent des tailles de plus en plus grandes alors que leur nombre diminue légèrement.

Ces diagrammes permettent ainsi d'entrer dans le détail de la dynamique de la structure des populations. L'analyse détaillée de 28 populations de collembole des clones HA et TO (16 HA et 12 TO) est présentée dans le Chapitre 4 page 47 ainsi que dans l'Annexe C.

Deuxième partie

Résumé des travaux de thèse



Accès à la ressource taille dépendant et compétition par interférence : Analyse de séries temporelles longues de populations de collemboles *Folsomia candida*

Aujourd’hui, les conséquences de la compétition par interférence sur les populations physiologiquement structurées, et plus particulièrement les populations structurées en taille, restent assez peu explorées. Nous présenterons dans ce chapitre les résultats d’une étude expérimentale au cours de laquelle nous avons suivi 28 populations de collemboles *Folsomia candida* pendant 800 à 1200 jours. Cette étude nous a permis d’en apprendre d’avantage sur le rôle que joue la structure des populations à un instant donné sur la détermination de sa dynamique. Durant cette étude, nous avons dénombré et mesuré la structure détaillée de 12 populations du clone TO et 16 populations du clone HA. Nous avons ensuite réalisé une analyse qualitative et quantitative des séries temporelles obtenues afin de relier les états (les structures) passés et présents de chaque population avec sa dynamique future. En particulier, cette étude nous a permis de mieux comprendre le rôle essentiel que joue la présence d’individus de grande taille dans la régulation de la dynamique des populations et de leur structure.

Les travaux présentés dans ce chapitre sont en cours d’écriture pour publication, et peuvent être retrouvés dans l’Annexe C.

4.1 Éléments de méthodologie

4.1.1 Conditions d'élevage et mesures des populations

Nous avons élevé 28 populations de deux clones de collemboles *Folsomia candida* dans les conditions décrites dans le Chapitre 3 : 12 populations du clone TO et 16 populations du clone HA. Pour chaque population les mesures de nombre d'individus et de structure en taille des populations ont été réalisées toutes les unes à deux semaines en suivant la méthode automatisée décrite dans le Chapitre 3, Section 3.2.

4.1.2 Analyse qualitative des séries temporelles

Nous nous sommes d'abord intéressés aux dynamiques sur le long terme de la structure des populations. Nous avons étudié de manière qualitative ces dynamiques en traçant les séries temporelles structurées sur des diagrammes structure-temps afin de faire ressortir le maximum d'information sur la dynamique de la structure. Nous avons alors séparé notre analyse en deux temps.

Etat de la population

Dans un premier temps, nous avons regardé la structure en taille des populations de manière globale afin de repérer les structures caractéristiques que l'on pouvait observer, sans considérer les dynamiques de court terme. Nous décrivons alors plusieurs structures typiques différentes suivant le clone considéré et le niveau de densité de la population.

Dynamique de la structure de la population

Dans un second temps, nous nous sommes attachés à décrire les dynamiques temporaires que l'on peut observer sur les diagrammes structure-temps. Nous avons essayé de déterminer des motifs dynamiques que l'on pouvait rattacher à certains types de structures de populations, telles que celles décrites au par avant, ou à certains changements dans ces structures.

4.1.3 Analyse quantitative des dynamique de populations

Suite à la description qualitative des dynamiques, nous avons réalisé une analyse quantitative des structures observées et de leur dynamique.

Analyse en composante principale

A chaque date de mesure, les données comprennent le nombre d'individus et pour chaque individu sa longueur corporelle. Nous avons regroupé les données de l'ensemble des populations à toutes les dates de mesures et nous avons discrétisé la taille en classes de 0.1mm de 0 à 3mm . Nous obtenons ainsi un tableau de données de 3341 lignes (une ligne par classe de taille par date par population) et 30 colonnes. Chacune des colonne peut alors être considéré comme un vecteurs de base dans l'espace à 30 dimensions qui constitue l'espace des structures de nos populations, et chaque ligne comme une observation dans cet espace. Étant donnée la différence d'ordre de grandeur dans les nombres d'individus entre juvéniles et adultes, nous avons utilisé le logarithme des nombre d'individus dans chacune des classes de taille.

En considérant que chaque ligne est indépendante des autres, nous avons alors réalisé une analyse en composantes principales (ACP) de nos données compilées. Cela nous a permis d'extraire les quelques premières composantes et les vecteurs et valeurs propres correspondantes. Ainsi, en ne conservant que peu de composantes, on obtient une représentation condensée à quelques dimensions (deux ou trois dans notre cas) des données de départ. Nous avons alors projeté chacune des dynamiques de la structure des populations sur les deux première composantes de la décomposition. Un point dans l'espace à deux dimension représente alors une condensation de la structure d'une population à une date donnée.

Regroupement non hiérarchique et projection sur les premières composantes

Parallèlement à l'ACP, nous avons effectué un regroupement non hiérarchique par l'algorithme des “k-means” de nos données compilées. Ceci permet de regrouper ensemble les structures de populations qui partagent des caractéristiques communes, indépendamment de la date de mesure, du clone ou de la dynamique de la population. Ainsi, nous avons pu déterminer quatre groupes cohérents de structures de populations et identifier leur caractéristiques précises. Une fois projetés sur les deux premières composantes de l'ACP, les groupes obtenus délimitent quatre régions distinctes du plans, confirmant ainsi la cohérence du regroupement.

Dynamique des populations

La visualisation des données sur le plan des deux premières composantes de l'ACP et le regroupement en quatre types de structures permettent de représenter la dynamique

de la structure des populations comme une trajectoire dans ce plan. Cette trajectoire permet alors une analyse objective des dynamiques en déterminant par exemple des temps de résidence dans chacune des structures type, les nombres de transitions entre différentes structures types et la direction de ces transitions.

4.2 Résultats

Nous présenterons ici l'analyse détaillée de quatre populations, deux du clone TO et deux du clone HA, ainsi que les résultats de l'analyse de l'ensemble des populations. L'analyse graphique de chacune des populations est disponible à la fin de l'article en Annexe C page 147.

4.2.1 Etude descriptive

Etats des populations

La première partie de cette étude concerne une description qualitative des périodes stables de la structure des populations (Figure 4.1). On appellera état des populations ces structures caractéristiques que l'on retrouve dans les différentes populations.

Les Figures 4.1a et b montrent deux populations aux structures relativement stables, mais dont la distribution en taille diffère. Dans le premier cas, on constate que la distribution de la taille est fortement bi-modale avec un groupe de juvéniles très dense (> 700 individus de moins de $0.5mm$) et un groupe de d'adultes (< 250 individus de plus de $0.8mm$), mais très peu d'individus de taille intermédiaire. Dans le second cas, on retrouve ces deux même groupes pendant la totalité de la série temporelle, mais avec une longue période pendant laquelle un troisième groupe de très grands adultes subsiste ($> 1.2mm$). Ces distributions multi-modales sont universelles dans les populations étudiées. La plupart des populations ont une structure bi-modale, plus ou moins stable dans le temps, tandis que certaines populations montrent une structure tri-modale, exclusivement chez le clone HA. Le clone HA est donc capable de produire des adultes de très grande taille à la survie très longue, ce que TO est incapable de faire.

Dynamique de la structure

Dans un second temps, on s'intéresse maintenant aux événements dynamiques rapides à l'échelle des séries temporelles. En effet, même si la structure peut être relativement

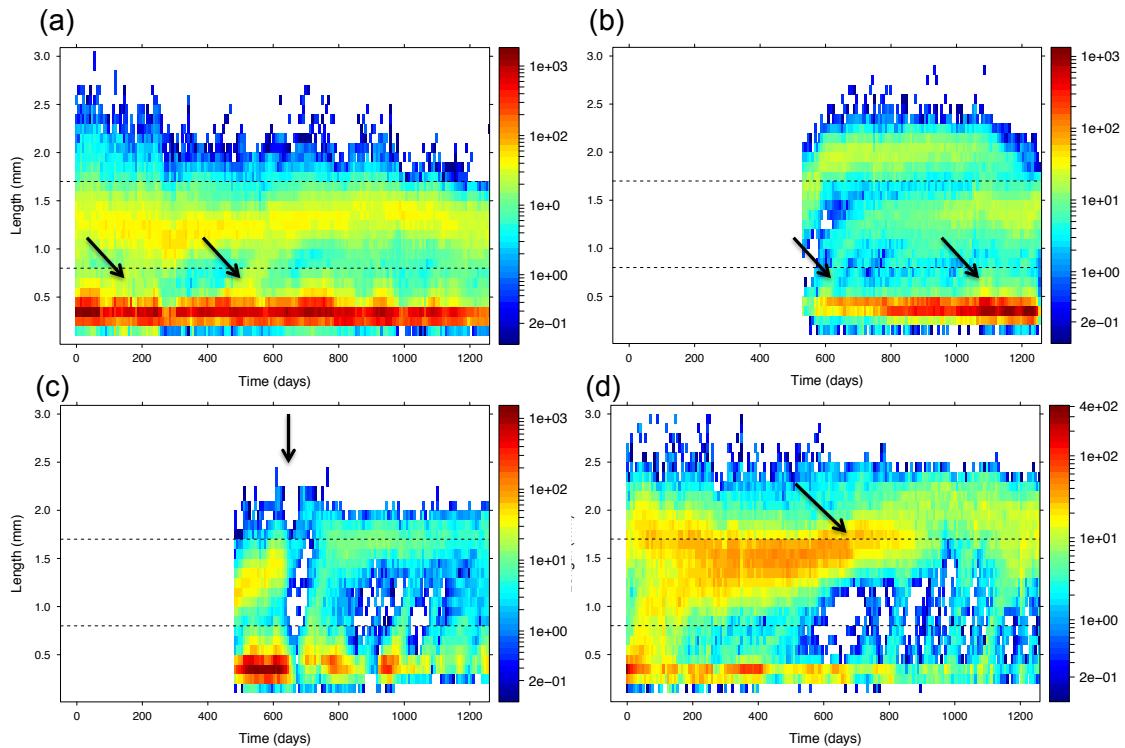


FIGURE 4.1 – Dynamique de la structure de 4 populations de collembole. (a) Clone TO, réplicat 3. (b) Clone HA, réplicat 15. (c) Clone TO, replicat 11. (d) Clone HA, réplicat 4. Les flèches noires en (a) et (b) montrent des périodes de recrutement. Les flèches noires de (c) et (d) montrent des événements conduisant à un nouveau recrutement, respectivement une catastrophe (c) et la sénescence de la cohorte d'adultes (d).

stable (Figure 4.1a et b), on peut observer que des processus dynamiques sont à l'oeuvre.

Recrutement de cohortes Un premier processus remarquable est le recrutement de juvéniles dans les classes d'adultes (flèches sur les Figures 4.1a et b). Ces périodes de recrutement durent entre quelques dizaines et quelques centaines de jours, et se retrouve plus ou moins fréquemment, mais dans l'ensemble des populations étudiées. On constate sur la Figure 4.1b que ces recrutements n'atteignent jamais la cohorte d'adultes les plus grands. Ceci est vrai pour toutes les populations dans les quelles un groupe d'adultes de très grande taille subsiste. Lorsque ces individus géants sont présents dans une populations, il semble alors impossible pour les autres de grandir jusqu'à ces tailles.

Ces périodes de recrutement permettent également d'estimer des taux de croissance

corporelle en fonction des conditions de la population (clone et densité dans les différentes classes) en mesurant la pente de la cohorte qui recrute. Ainsi, le taux de croissance de la cohorte marquée par la seconde flèche de la Figure 4.1a est d'environ $5 \cdot 10^{-3} \text{ mm/j}$, soit 1 mm tous les 200 jours. L'étude de ces taux de croissance en fonction de la densité et des conditions de température fera l'objet du Chapitre 7 et de l'Annexe E.

Ces périodes de recrutement surviennent parfois à la suite d'événements catastrophiques. On constate sur la Figure 4.1c (flèche) que c'est après la disparition brutale et quasi-totale des adultes que survient un des plus gros recrutements d'individus de la série temporelle. Ceci se retrouve également sur d'autre population (voir Table 4.1). Ainsi, la disparition brutale des adultes de la population déclenche le recrutement de nouveaux individus chez les adultes.

Enfin, le recrutement de nouvelles cohortes de juvéniles peut également intervenir après le déclin naturel du groupe d'adultes, soit chez le groupe de géants (Figure 4.1b, seconde flèche), soit le seul groupe présent (Figure 4.1d, flèche). On constate par exemple dans le second cas que pendant une très longue période la population est composée de quelques jeunes et d'une très large cohorte d'adulte, avec très peu de recrutement de nouveaux adultes. Ce groupe d'adulte décline au cours du temps, et lorsqu'il a suffisamment diminué en densité (aux environs de 800 jours, flèche), des recrutements de jeunes commencent à survenir. Ceci confirme le rôle des adultes de plus grande taille dans le contrôle de la dynamique de la structure et le renouvellement des populations.

Plasticité de la taille adulte L'étude de ces séries temporelles révèle également des ajustements de la taille des adultes au cours des différents événements décrits précédemment. Tout d'abord, suivant les conditions démographiques, les cohortes d'adultes se stabilisent à différentes tailles. Les populations montrées en exemple sur la Figure 4.1 montrent chacune une taille d'équilibre différente. En particulier, la taille adulte a tendance à être plus grande quand la densité de la population est plus faible. Ce point fera également l'objet d'une étude approfondie dans le Chapitre 7.

De plus, les individus sont capables d'ajuster rapidement leur taille corporelle en fonction des changements de conditions environnementales et démographiques. Après la chute catastrophique de la cohorte d'adulte montrée Figure 4.1c, les adultes survivants reprennent une croissance très rapide sur une courte durée (augmentation de près de 40% de leur taille corporelle en quelques semaines). De même dans le cas

de la sénescence des adultes (Figure 4.1d), où les adultes restant grandissent de 1.7mm à près de 2.2mm.

De façon plus étonnante, les adultes sont également capables de diminuer leur taille corporelle. Par exemple au cours des 200 premiers jours sur la Figure 4.1d où la taille des adultes diminue pendant qu'une grande cohorte de juvéniles atteint la maturité. Ces rétrécissements des adultes ont été observées dans d'autres populations (HA réplicats 1 à 3, TO réplicats 5 et 9 par exemple). La plasticité de la taille adulte des collemboles est décrite et étudiée par Mallard (2013) dans ses travaux de thèse.

La Table 4.1 résume les dates où les différents événements décrits ont été observés dans les populations étudiées.

TABLE 4.1 – Dates d'observations des états et dynamiques décrites. Les nombres correspondent aux dates en jours ou aux intervalles pendant lesquels les événements ont été observés.

Populations	Structure Trimodale	Longue pé- riode sans recrutement	Recrutement fréquent	Evénement catastro- phique	Senescence de la cohorte adulte	Croissance adulte d'ajuste- ment	Rétrécissement adulte d'ajuste- ment
HA r1	-	-	-	-	500	500-650	650-750
HA r2	-	-	-	-	800	650-900	-
HA r3	-	-	-	-	800	900-1000	1000-1250
HA r4	-	-	-	-	800	600-1000	-
HA r5	600-1000	-	-	-	1000	-	-
HA r6	-	800-1250	-	-	-	-	-
HA r7	700-1100	-	-	-	1000	-	-
HA r8	600-1000	-	-	-	950	-	-
HA r9	700-1200	700-1100	-	-	-	-	-
HA 10	600-900	-	-	-	900	-	-
HA 11	600-1100	700-1250	-	-	1100	-	-
HA 12	600-900	-	600-1250	-	1000	-	-
HA 13	600-1100	-	600-1250	-	1100	-	-
HA 14	600-1100	600-1000	-	-	1100	-	-
HA 15	600-1100	-	600-1250	-	1100	-	-
HA 16	600-1200	-	-	-	1200	-	-
TO r1	-	400-600	0-400	-	400	400-600	-
		700-1000	1000-1250				
TO r2	-	500-750	0-450	-	400	500-700	-
			1000-1250				
TO r3	-	600-1250	-	-	-	-	0-200
TO r4	-	-	0-1250	-	400	-	700-1000
TO r5	-	-	-	900	-	900-1000	500-700
TO r6	-	600-950	-	950	-	950-1000	-
TO r7	-	-	500-1250	-	-	-	-
TO r8	-	600-800	800-1250	-	1000	1000-1100	-
TO r9	-	600-1000	-	-	950	900-1000	500-600
TO 11	-	-	700-1250	650	-	650-750	-
TO 12	-	-	-	750	-	750-850	-
TO 13	-	500-800	800-1250	800	-	-	-

4.2.2 Analyse quantitative des dynamiques

Composantes principales

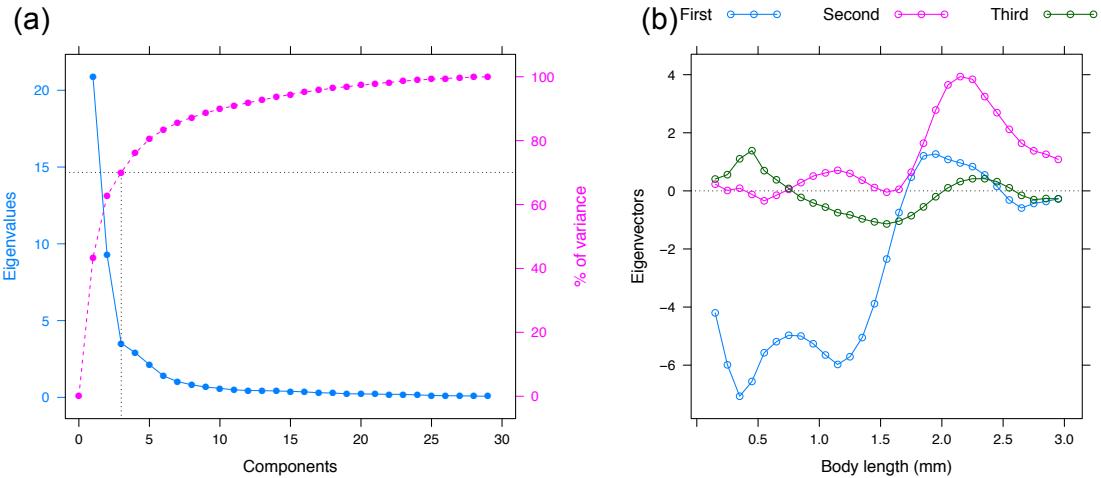


FIGURE 4.2 – (a) Scree plot de l'ACP. La ligne bleue pleine donne les valeurs propres, la ligne pointillée donne le pourcentage cumulé de variance expliquée. (b) Coordonnées des trois premiers vecteurs propres.

La Figure 4.2a représente les valeurs propres de l'ACP et le pourcentage cumulé de variance expliquée. On observe une cassure nette après la troisième composante, les trois premières composantes expliquant 70% de la variance totale. Cela montre que les trois premières composantes permettent d'expliquer l'essentiel des variations entre les structures dans nos différentes populations. La Figure 4.2b montre que ces trois composantes expliquent des variations sur l'ensemble de notre espace de départ sans classe de taille non expliquée.. En particulier, la première composante expliquant 43% de la variance correspond essentiellement aux variations dans les individus de moins de 1.5mm. La seconde composante quand à elle, qui représente 20% de la variance explique une partie des variations des petits adultes (0.8 à 1.3mm), et principalement au niveau des individus de plus de 1.6mm. La troisième composante enfin permet de distinguer entre les individus de taille intermédiaire (0.8 à 1.9mm) et les petits individus (< 0.8mm). Ces trois composantes permettent de définir plusieurs groupes de classes de taille sans a priori : (i) les juvéniles (< 0.6mm), négatifs sur le premier axe et positif sur le troisième ; (ii) les petits adultes (entre 0.6 et 1.2mm) positif sur le second axe, négatif sur les autres ; (iii) les adultes intermédiaires (1.2 à 1.9mm) négatifs sur le troisième axe ; et (iv) les grands adultes (> 1.9mm), positifs sur le second axe.

Ces groupes recoupent bien la description qualitative des diagrammes mais sans a priori sur les limites entre groupes.

Les deux premières composantes représentant 63% de la variance, nous ne conserveront pas la troisième composante dans la suite de l'étude. Cela nous permettra une représentation graphique simplifiée des structures des populations dans le plan des deux premières composantes.

Groupement non hiérarchique

En utilisant l'algorithme des “k-means”, nous avons regroupé les structures qui partageaient des caractéristiques communes en quatre groupes. En traçant ces structures ensemble, nous avons pu déterminer quatre grandes structures typiques de populations expérimentales (Figure 4.3) : (i) une structure avec beaucoup de juvéniles et des adultes de petite taille (type 1); (ii) une structure avec des adultes de taille intermédiaire (type 2); (iii) une structure avec moins de juvéniles et des adultes de grande taille (type 3); et (iv) une structure trimodale avec des juvéniles, des petits et des grands adultes (type 4).

En projetant la structure de chacune des populations à chaque date de mesure sur les deux premières composantes de l'ACP, et en séparant les points en fonction du type de structure auxquels ils appartiennent, on constate que la séparation en quatre groupes reste remarquablement cohérente dans l'espace réduit à deux dimensions (Figure 4.4), et délimitent quatre régions distinctes du plan.

Cette représentation permet une classification objective de la structure d'une population à un temps donné dans un des quatre types de structure, ainsi que d'observer la trajectoire temporelle dans le plan des deux premières composantes de l'ACP et donc sa dynamique entre les différentes structures caractéristiques.

Trajectoires dans le plan des composantes

La Figure 4.5 montre les mêmes populations que sur les diagrammes structure-temps de la Figure 4.1, en projetant les structures dans le plan des deux premières composantes. Cette représentation permet de confirmer numériquement que la population TO 3 (Figures 4.1a et 4.5a) reste tout le temps dans une structure de type 1 alors que la population TO 11 (Figures 4.1c et 4.5c) débute dans une structure de type 1 mais converge finalement vers une structure de type 2 avec moins de juvéniles et des adultes plus grands. De même pour les populations HA (Figures 4.1bd et 4.5bd) qui restent toutes les deux dans une configuration de type 4 trimodale avant de basculer,

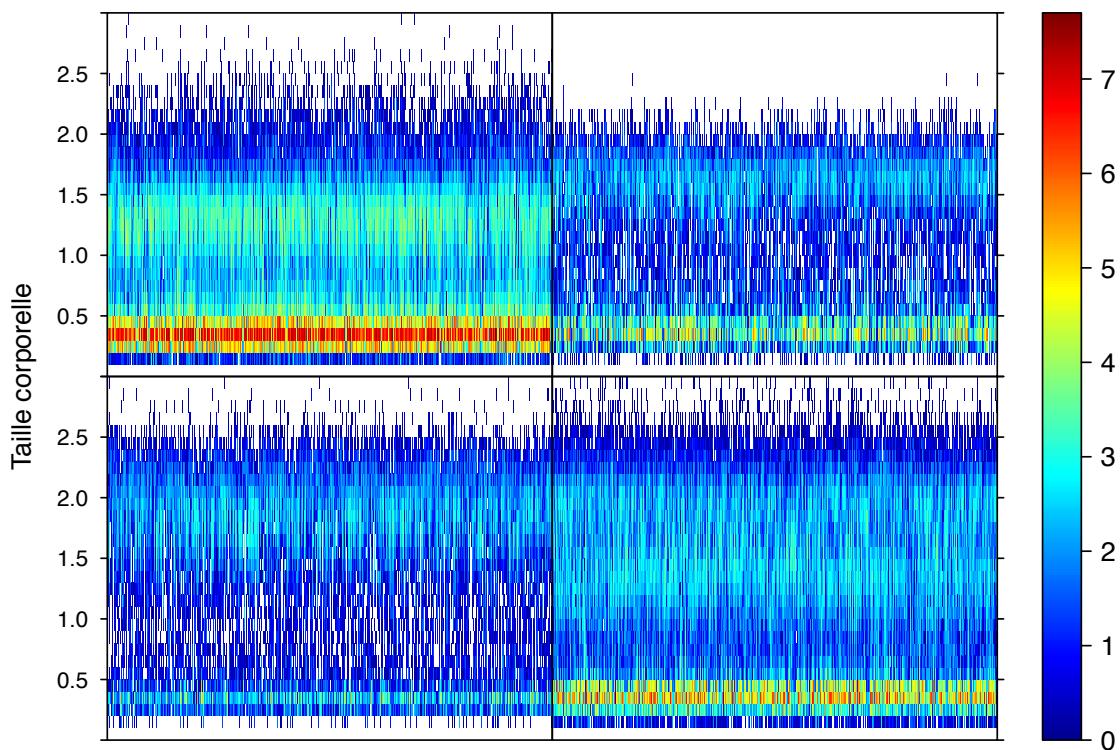


FIGURE 4.3 – Structures caractéristiques des quatre grands types de structure identifiés.

l'une vers une structure de type 2 avec des adultes petits à intermédiaires (panels b), l'autre vers une structure de type 3 avec des grands adultes (panels d).

Stabilité des structures et transitions

L'ACP et la projection des dynamiques sur les deux premières composantes permettent de mesurer des temps de résidence dans chacun des 4 types de structure, et des transitions entre les grands types. Par exemple, alors que la population TO 3 (Figures 4.1a et 4.5a) est très stable et passe 1200 jours dans le même type de structure, les autres populations ont tendance avoir des transitions entre plusieurs types de structures. En particulier, la population HA 15 (panels b) a une phase transitoire d'une cinquantaine de jours en type 2 avant de se stabiliser en type 4 pendant 550 jours, puis de revenir en type 2. En conduisant la même analyse sur chacune des 28 populations, nous pouvons alors étudier la distribution du temps passé dans chacune des régions par chacun des clones.

On constate alors que les différents types de structures ne sont pas tous aussi stables

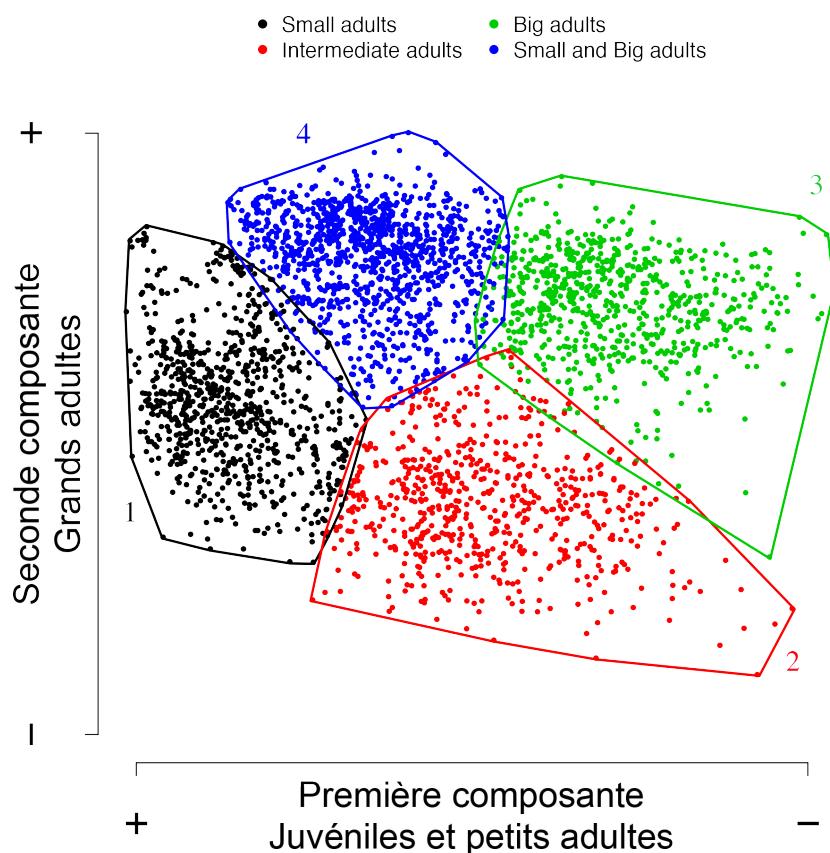


FIGURE 4.4 – Projection des structures sur les deux premières composantes de l’ACP et groupement en 4 types de structure. Les domaines délimités seront reportés sur les trajectoires temporelles dans le plan des deux premières composantes.

(Figure 4.6). Ainsi, bien que la variabilité soit très grande, les temps de résidence les plus longs observés sont dans le type 3, avec des adultes de grande taille. Ces adultes de grande taille ont une très grande longévité et subissent peu de compétition de la part des autres individus, ce qui a un effet stabilisant sur la structure de la population. Cet effet est également visible pour les structures trimodales (type 4) ou les temps de résidences sont également très long. A l’opposé, les structures de types 2 sont les moins stables, en effet, les adultes intermédiaires vont être soit exclus compétitivement par les plus petits, ce qui fait revenir la population en type 1, soit plus fréquemment continuer à grandir, ce qui fait basculer la population en type 3.

On constate également qu’il existe des différences marquées entre clones. Ainsi, TO passe plus de temps dans les structures de type 1 et 2 où les adultes sont plus petits et la densité de juvéniles est importante, alors que HA est plus souvent dans une

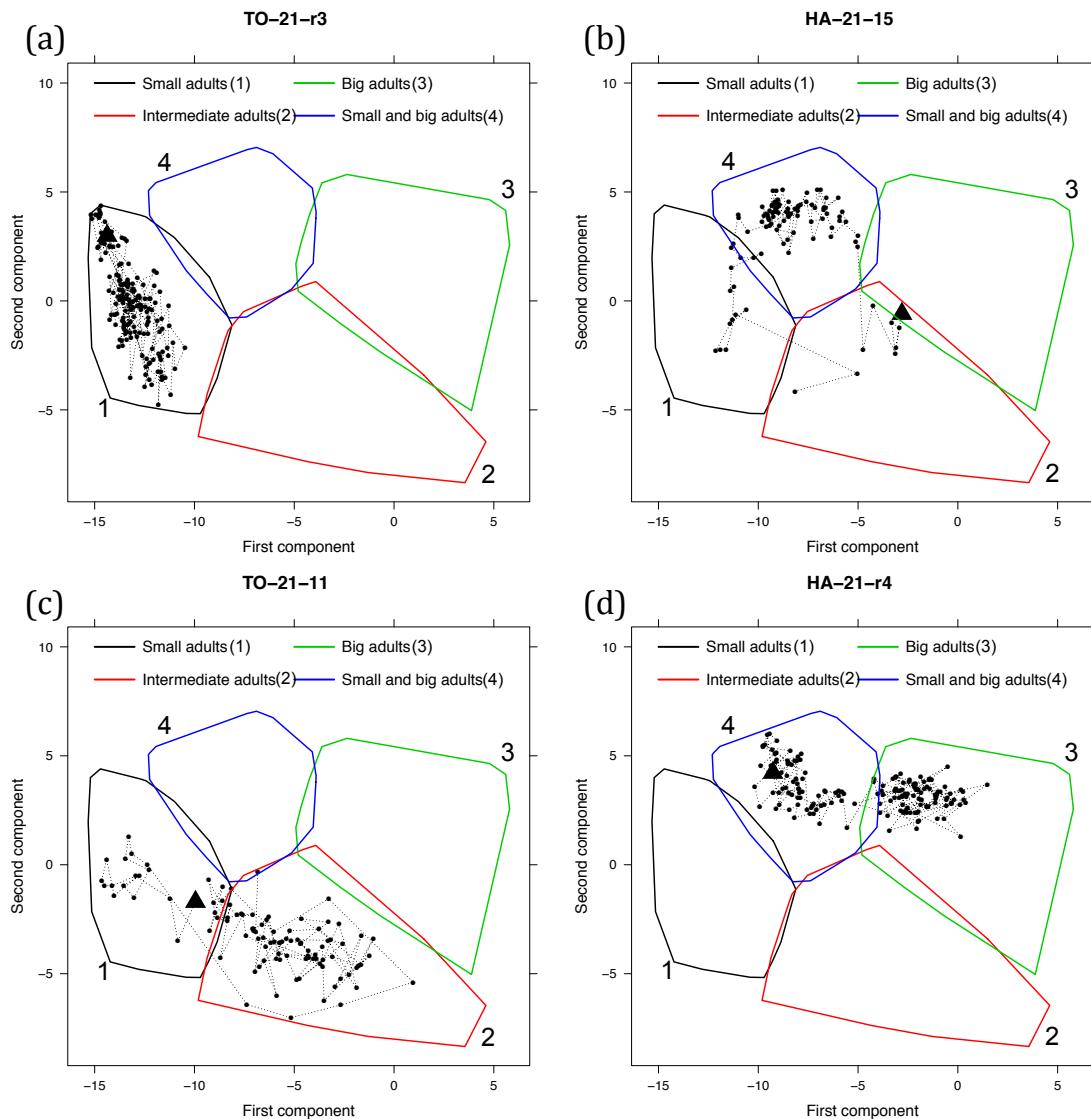


FIGURE 4.5 – Trajectoires des populations exemples dans le plan des composantes. Les lignes colorées et numérotées représentent les quatre grands types de structure issus de la classification non hiérarchique. Chaque points est une mesure de structure à une date donnée. Le triangle représente le début de la trajectoire. Les lignes pointillées relient chronologiquement les points.

structure de type 3 ou 4 avec des adultes de très grande taille et moins de juvéniles. Cela reflète des stratégies d'histoire de vie différentes des clones TO et HA, le premier ayant tendance à privilégier la reproduction sur la croissance, alors que le second privilégie la croissance sur la reproduction.

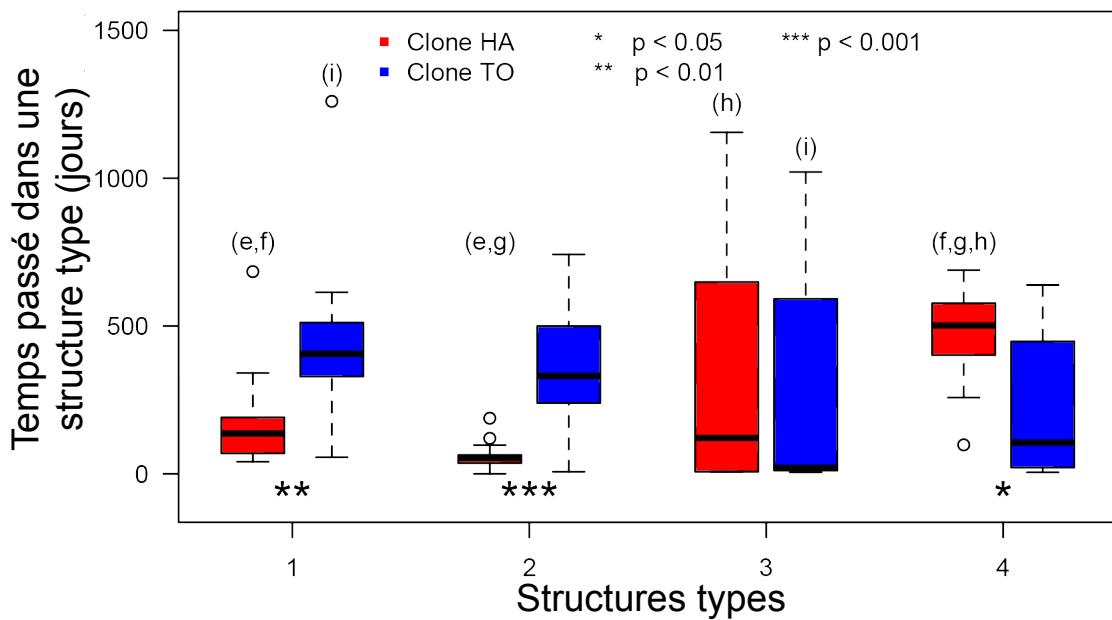


FIGURE 4.6 – Temps passé dans chacun des types de structure caractéristique suivant les clones. Les lettres montrent les différences significatives dans les distributions (Tests de Kolmogorov-Smirnov à deux échantillons : (e) $D=0.54$, $p=0.02$, (f) $D=0.78$, $p=0.0003$, (g) $D=0.93$, $p=3 \times 10^{-6}$, (h) $D=0.53$, $p=0.03$, (i) $D=0.67$, $p=0.04$). Les étoiles montrent les différences significatives entre clones dans un même type de structure.

4.3 Discussion

4.3.1 Conséquences des différences génétiques sur la dynamique des populations

Les différences de stratégies d'histoires de vie peuvent avoir un effet très fort sur la dynamique des populations via notamment deux impacts. Le premier est sur la réponse à la compétition, en effet les juvéniles sont plus compétitif dans le cas de l'exploitation alors que les grands adultes sont supérieurs dans le cas de l'interférence. Le second concerne la réponse à des changements de températures puisqu'on a vu que ces derniers pouvaient affecter la taille individuelle et les structures des populations. Les deux clones étudiés sont connus pour leur stratégies différentes (Tully *et al.*, 2006 ; Tully & Ferrière, 2008), TO étant très flexible dans son investissement reproducteur au détriment de sa taille corporelle, alors que HA l'est moins mais atteint des plus grandes tailles.

Ces différences affectent la dynamique de la structure des populations puisque la faible flexibilité de HA et sa capacité à produire des adultes de grande taille lui permettent d'atteindre des structures de type 3 voir 4 très stables alors que TO reste dans des structures de type 1 ou 2. Une fois établis, les adultes de grande taille dominent la population et empêchent les autres individus de grandir monopolisant la ressource, ce qui amène notamment à la stabilisation d'un groupe de petits adultes et des structures de type 4 trimodales. Cela montre l'importance de connaître les stratégies d'histoire de vie des espèces étudiées afin de comprendre correctement la dynamique de leur structure et *in fine* de prédire la dynamique de la population dans son ensemble.

Le rôle des conditions initiales

Bien que la structure de type 4 semble très stable, il est intéressant de noter qu'elle n'est visible qu'au début de certaines séries temporelles. En effet, ce type de structure est très stable localement, mais n'est atteignable que dans des conditions très particulières. Il est nécessaire : (i) que les individus puissent grandir vite jusqu'à des très grandes tailles, ce qui est le cas de HA mais pas de TO ; et (ii) que le niveau de compétition soit à son minimum, ce qui se traduit par une absence d'adulte dans la population, et une faible densité de jeunes. Dans ces conditions, les jeunes présents vont alors grandir jusqu'aux plus grandes tailles et commencer à se reproduire tout en monopolisant la ressource, ce qui n'autorise les autres juvéniles à grandir que jusqu'à des tailles intermédiaires.

Les autres types de structures dépendent aussi des conditions initiales. Une forte densité de juvéniles comme condition initiale d'une population conduira à une structure de type 1 alors qu'une distribution relativement homogène en densité moyenne conduira à une structure de type 2 chez TO et de type 3 chez HA. L'importance des conditions initiales montre la coexistence des quatre attracteurs quasi-stables de la structure des populations. De plus, les transitions entre ces attracteurs sont généralement dues soit à un événement catastrophique, soit à la sénescence des adultes de grande taille.

Enfin, cette sensibilité aux conditions initiales montre l'importance de considérer la structure dans l'étude de la dynamique des populations. En effet, bien que le nombre d'individus globale puisse être le même, une structure différente pourra mener à des dynamiques très différentes, ce qui inclue la survie potentielle de la population. Cela va dans le sens des résultats de Benton & Beckerman (2005) sur la dynamique de

populations d'acariens structurées en âge montrant que des séquences données de changements environnementaux peuvent amener à des dynamiques très différentes en fonction de détails des conditions initiales de la structure en âge et de la densité des populations.

La compétition par interférence

Nous avons montré à plusieurs reprise le rôle déterminant que jouent les adultes de grande taille dans la dynamique de nos populations. Si l'accès à la ressource n'était régulé que par la compétition par exploitation, tous les individus parviendraient à accéder à la ressource, et la théorie du budget énergétique dynamique nous prédit que les grands individus seraient exclus par les plus petits, plus efficaces dans leur gestion de l'énergie. Dans ces conditions, les structures tendraient vers une majorité de juvéniles et des adultes qui ne grandissent plus une fois la maturité atteinte.

Or, nos dynamiques montrent clairement que les individus de grande taille exercent une domination sur les populations : (i) certaines conditions permettent l'émergence et le maintient à long terme de cohortes d'adultes géants ; (ii) lors de la disparition catastrophique d'une cohorte d'adultes, les juvéniles présents commencent immédiatement à grandir ; (iii) la sénescence d'une cohorte d'adulte et sa disparition progressive se traduit aussi par une reprise de la croissance des juvéniles ; et (iv) des cohortes très dense d'adultes s'accompagnent généralement de longues périodes sans recrutement. Ainsi, il semble que nos populations soient régulées par la domination des adultes. Un mécanisme probable permettant cette domination adulte serait la position privilégiée qu'ils occupent dans l'accès à la ressource disponible, privant les plus petits individus, les empêchant de grandir. Ceci est un mécanisme caractéristique de la compétition par interférence. Lorsque le nombre d'adultes de grande taille diminue, la pression de compétition est relâchée et les plus petits individus parviennent de nouveau à accéder à la ressource et à se développer.

4.4 En conclusion

Cette étude montre ainsi que l'analyse de la dynamique temporelle de la structure des populations permet d'accéder plus précisément aux mécanismes en jeu dans leur régulation, tels que le rôle des stratégies individuelles d'histoire de vie, ou le type d'interaction compétitive à l'oeuvre. Nous pensons que cette étude est un exemple concret du fait qu'une population puisse être contrôlée par ses adultes les plus grands,

donnant lieu à des dynamiques complexes qui dépendent directement des stratégies d'histoire de vie des individus et des conditions environnementales, y compris la densité de la population. Modéliser le rôle de la compétition par interférence dans la dynamique des populations structurées, dans le cadre des modèles PSP, nous permettra de confirmer son rôle essentiel dans la survie des individus de grande taille, et dans l'émergence de dynamiques temporelles impliquant des distributions de taille multi-modales (Chapitre 5).

De plus, il serait nécessaire de vérifier précisément le rôle joué par les adultes, notamment pour confirmer leur domination dans l'accès aux ressources, ce qui viendrait confirmer l'hypothèse de l'interférence comme mécanisme de régulation des populations. Ceci fera l'objet d'une étude expérimentale présentée dans le Chapitre 6.

5

Interférence vs. exploitation et dynamique des populations structurées

Le Bourlot, Vincent, Thomas Tully and David Claessen, "Interference versus Exploitative Competition in the regulation of Size-Structured Populations" under review at The American Naturalist

DANS LE CHAPITRE précédent, nous avons pu voir le rôle prépondérant que jouent les individus de grande taille dans la régulation des populations de collembole *Folsomia candida* élevées en laboratoire. Les individus de grande taille impactent fortement la population par l'intermédiaire des interactions entre individus et de la compétition pour les ressources. La compétition est un des facteurs principaux dans la régulation de la dynamique des populations et des communautés. Son effet peut être soit direct entre plusieurs individus via la compétition par interférence, ou par l'intermédiaire de la ressource dans la compétition par exploitation.

L'impact de la compétition par exploitation sur la dynamique des populations a déjà été largement étudié, tant d'un point de vue empirique que théorique, mais les effets de la compétition par interférence restent quant à eux mal compris. Nous avons déjà donné des arguments empiriques quant au rôle de l'interférence dans la régulation de la dynamique des populations structurées (Chapitre 4), mais à ce jour, il n'existe pas encore de cadre théorique aux effets de la compétition par interférence sur les populations structurées.

Nous étudions dans ce chapitre les effets de différents niveaux de compétition intra-spécifique par interférence sur la dynamique d'une population structurée en taille. Nous basons notre étude sur un modèle ressource – consommateur physiologiquement structuré (modèle de Kooijman & Metz, 1984) prenant en compte des interactions

directes entre les individus, autorisant ainsi un gradient depuis une compétition purement par exploitation à une compétition totalement dominée par l’interférence. Nous paramétrons notre modèle en utilisant les données issues des suivis expérimentaux de populations de collemboles *Folsomia candida*.

Notre modèle prédit une variété de dynamiques possibles suivant le niveau de compétition par interférence imposé. A un faible niveau d’interférence, notre modèle se comporte de manière similaire au modèle classique de Kooijman et Metz. Un niveau légèrement supérieur d’interférence agit comme une force stabilisatrice sur les cycles de générations causés par les juvéniles. A niveau intermédiaire, des géants émergent dans la populations et commencent à la dominer. Enfin, à un niveau très élevé d’interférence, un nouveau type de cycles apparaît que l’on appelle “cycles causés par l’interférence”. Nos résultats théoriques permettent d’apporter un nouvel éclairage dans l’interprétation des dynamiques de la structure en taille des populations de collemboles élevées au laboratoire. Les travaux présentés dans ce chapitre feront l’objet d’une publication présentée dans l’Annexe D.

5.1 Éléments de méthodologie

5.1.1 Définition du modèle

Paramètres du modèle

Notre modèle repose sur celui développé par Kooijman & Metz (KM-model 1984) et De Roos *et al.* (1992). Ce modèle est un modèle mécaniste qui définit les processus au niveau individuel et laisse la dynamique émerger au niveau de la population. Les paramètres du modèle sont tirés des suivis expérimentaux des populations de collembole présentés dans le Chapitre précédent.

Densité dépendance

L’objectif de ce modèle est de prendre en compte les processus d’interférence dans les mécanismes de densité dépendance qui régulent la population. Nous avons défini l’état physiologique d’un individu par sa longueur corporelle l . Cette longueur varie de la taille à la naissance l_b à la taille maximum atteignable sans aucune compétition l_m . Nous décrivons les interactions individuelles au travers de la fonction $A(t, l)$. Cette fonction que l’on appelle fonction “d’accès à la ressource” dépend de la densité de

la population telle qu'elle est resentie par un individu, en fonction de sa taille. Cette densité resentie, notée $\eta(t, l)$, repose sur le fait qu'un individu de petite taille est plus impacté par la présence d'un individu de grande taille que l'inverse. Les paramètres de la fonction A nous permettent alors d'ajuster le niveau de compétition par interférence dans la population. Cette fonction est définie comme suit, avec η_H un coefficient de demi-saturation :

$$A(t, l) = 1 - \frac{\eta(t, l)}{\eta_H + \eta(t, l)} \quad (5.1)$$

La densité ressentie η est définie pour un individu de taille l , au temps t , par :

$$\eta(t, l) = \int_{l_b}^{l_m} C(l, \lambda) \cdot n(t, \lambda) \cdot \lambda^2 d\lambda \quad (5.2)$$

La densité de la population ressentie par un individu dépend donc de la structure effective de la population, et d'une fonction de compétition $C(\lambda, l)$. Cette fonction de compétition représente la supériorité d'un individu de taille λ sur un individu de taille l en fonction de la différence de taille entre les deux :

$$C(l, \lambda) = \max[0.01, 1 + I \cdot (\lambda - l)] \quad (5.3)$$

où I est le paramètre d'interférence qui permet de régler le niveau de compétition par interférence dans la population. $I = 0$ conduira à une population régulée uniquement par de la compétition par exploitation. A l'inverse, une valeur de I très élevée indique une forte domination de l'interférence sur l'exploitation.

règle du κ et taux individuels

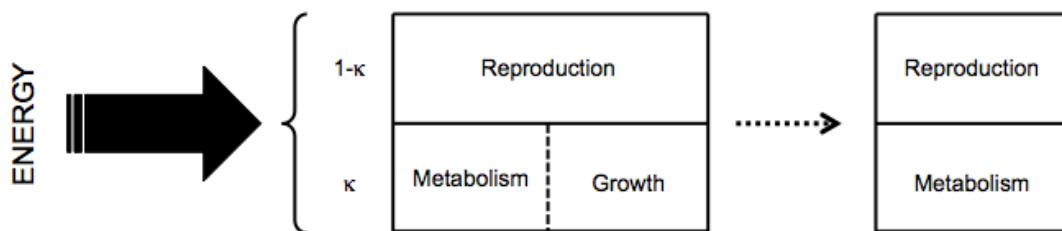


FIGURE 5.1 – Schéma de la règle du κ et de ses implications

Outre les interactions entre individus, le modèle se base sur les règles d'allocation dynamique du budget énergétique (Kooijman, 2000). Une fois la règle fixée, on peut en dériver les taux vitaux individuels.

Nous nous basons sur la règle d'allocation appelée règle du κ (κ -rule), schématisée par la Figure 5.1. Cette règle suppose qu'une proportion κ de l'énergie acquise par un individu est allouée à la maintenance (métabolisme) et à la croissance, le reste ($1 - \kappa$) étant attribué à la reproduction. Cela implique automatiquement qu'un individu à sa taille maximum continue de se reproduire, ce qui n'est pas toujours le cas pour d'autres règles d'allocation de l'énergie (voir Annexe D, Supplementary Materials D.5.4). Lorsque l'individu ne grandit plus, l'énergie est alors divisé en une fraction fixe pour couvrir le métabolisme et le reste pour la reproduction. Si l'énergie acquise diminue, le métabolisme étant fixé par la taille de l'individu, la quantité allouée à la reproduction diminue. Si l'énergie acquise n'est pas suffisante pour couvrir l'intégralité du métabolisme, l'individu meure.

On suppose que l'acquisition de la ressource est proportionnelle à l^2 et que le métabolisme est proportionnel à l^3 , cette règle d'allocation de l'énergie nous permet alors de définir les taux vitaux individuels tels que décrit dans la Table 5.1. Le détail de la dérivation des équations du modèle est disponible dans les Supplementary Materials D.5.2 de l'Annexe D.

Minimum vital d'accès aux ressources

Nous définissons le minimum vital d'accès aux ressources comme la quantité A^* telle que la croissance individuelle est nulle.

$$A^*(l) = \frac{l}{l_m} \quad (5.4)$$

Bien que dépendante de l , cette quantité est analogue au R^* de Tilman dans le sens où elle définit des conditions minimums permettant la croissance des individus.

Les paramètres utilisés dans ce modèle sont rappelés dans la Table 5.2. Les données expérimentales permettant de justifier ces données sont présentées dans les Supplementary Materials D.5.1 de l'Annexe D.

TABLE 5.1 – Equations du modèle d'après la règle du κ .

Equation	Description
$A(t, l) = 1 - \frac{\eta(t, l)}{\eta_H + \eta(t, l)}$	Access to the resource
$\eta(t, l) = \int_{l_b}^{l_m} C(l, \lambda) \cdot n(t, \lambda) \cdot \lambda^2 d\lambda$	Experienced population density
$C(l, \lambda) = \max[0.01, 1 + I \cdot (\lambda - l)]$	Competition function
$g(t, l) = \gamma \cdot (l_m \cdot A(t, l) - l)$	Growth rate
$b(t, l) = r_m \cdot A(t, l) \cdot l^2$	Birth rate if $l \geq l_j$
$\frac{\partial n(t, l)}{\partial t} + \frac{\partial g(t, l) \cdot n(t, l)}{\partial l} = -\mu \cdot n(t, l)$	Population level equation
$g(t, l_b) \cdot n(t, l_b) = \int_{l_b}^{l_m} b(t, l) \cdot n(t, l) dl$	Boundary conditions

TABLE 5.2 – Variables et paramètres pour *Folsomia candida*

Objects and symbols	Default values	Units	Description
<i>i</i> -state variable			
l		mm	Individual length
Parameters			
l_b	0.25	mm	Length at birth
l_j	0.6	mm	Length at maturity
l_m	3.0	mm	Length at infinite resources
γ	0.015	d^{-1}	Van Bertalanffy growth rate
η_H	1000	individuals	Half saturation constant
μ	0.0065	d^{-1}	Background mortality
r_m	3.0	$d^{-1} mm^{-2}$	Reproduction rate
κ	0.7	–	Fraction of energy intake allocated to reproduction
I	0	–	Level of interference

Intégration au niveau population

Au niveau de la population, le nombre d'individus au temps t est donné par

$$\int_{l_b}^{l_m} n(t, l) dl \quad (5.5)$$

où $n(t, l)$ est le nombre d'individus de taille l au temps t . La dynamique de la population est alors donnée par les équations et conditions initiales suivantes (Kooijman & Metz, 1984 ; De Roos, 1997) :

$$\frac{\partial n(t, l)}{\partial t} + \frac{\partial g(t, l) \cdot n(t, l)}{\partial l} = -\mu \cdot n(t, l) \quad (5.6)$$

$$g(t, l_b) \cdot n(t, l_b) = \int_{l_b}^{l_m} b(t, l) \cdot n(t, l) (d) l \quad (5.7)$$

$$n(0, l) = \Psi(l) \quad (5.8)$$

5.1.2 Analyse de bifurcation

Afin d'étudier le rôle de l'interférence dans les dynamiques produites par notre modèle, nous avons réalisé une analyse de bifurcation sur le paramètre I du modèle. Bien que cette analyse ne soit pas une analyse de continuation à proprement parler, elle nous permet d'identifier les intervalles de paramètre correspondant à différents types de dynamiques.

Le principe de cette analyse est comme suit : (i) une première simulation est exécutée avec la valeur initiale du paramètre dit de bifurcation (ici I) jusqu'à ce que la population ait quitté le régime transitoire ; (ii) l'état final de la population (soit sa distribution à la fin de la simulation) est utilisé comme état initial d'une nouvelle simulation ; (iii) le paramètre d'interférence est incrémenté ; et (iv) le processus est répété jusqu'à exploration de l'ensemble de l'intervalle voulu. Notons que cette analyse peut également être réalisée avec des valeurs décroissantes du paramètre de bifurcation, ce qui peut permettre d'identifier des zones de bistabilité.

Dans un premier temps, cette analyse a été réalisée pour une valeur fixe des paramètres excepté le paramètre de bifurcation I . Puis, sachant que la mortalité a un fort effet sur la dynamique de ce type de modèle, cette analyse a été faite pour des valeurs successives de mortalité avec le paramètre I comme paramètre de bifurcation, et pour des valeurs successives d'interférence avec le paramètre de mortalité μ comme paramètre de bifurcation. Ainsi, l'ensemble de l'espace (I, μ) a été quadrillé pour des valeurs de I de 0 à 3 et des valeurs de μ de 0.001 à 0.02

5.2 Résultats

Nous nous intéressons dans un premier temps à l'effet du niveau de compétition par interférence pour une valeur assez faible de mortalité ($\mu = 0.0065$, Figure 5.2).

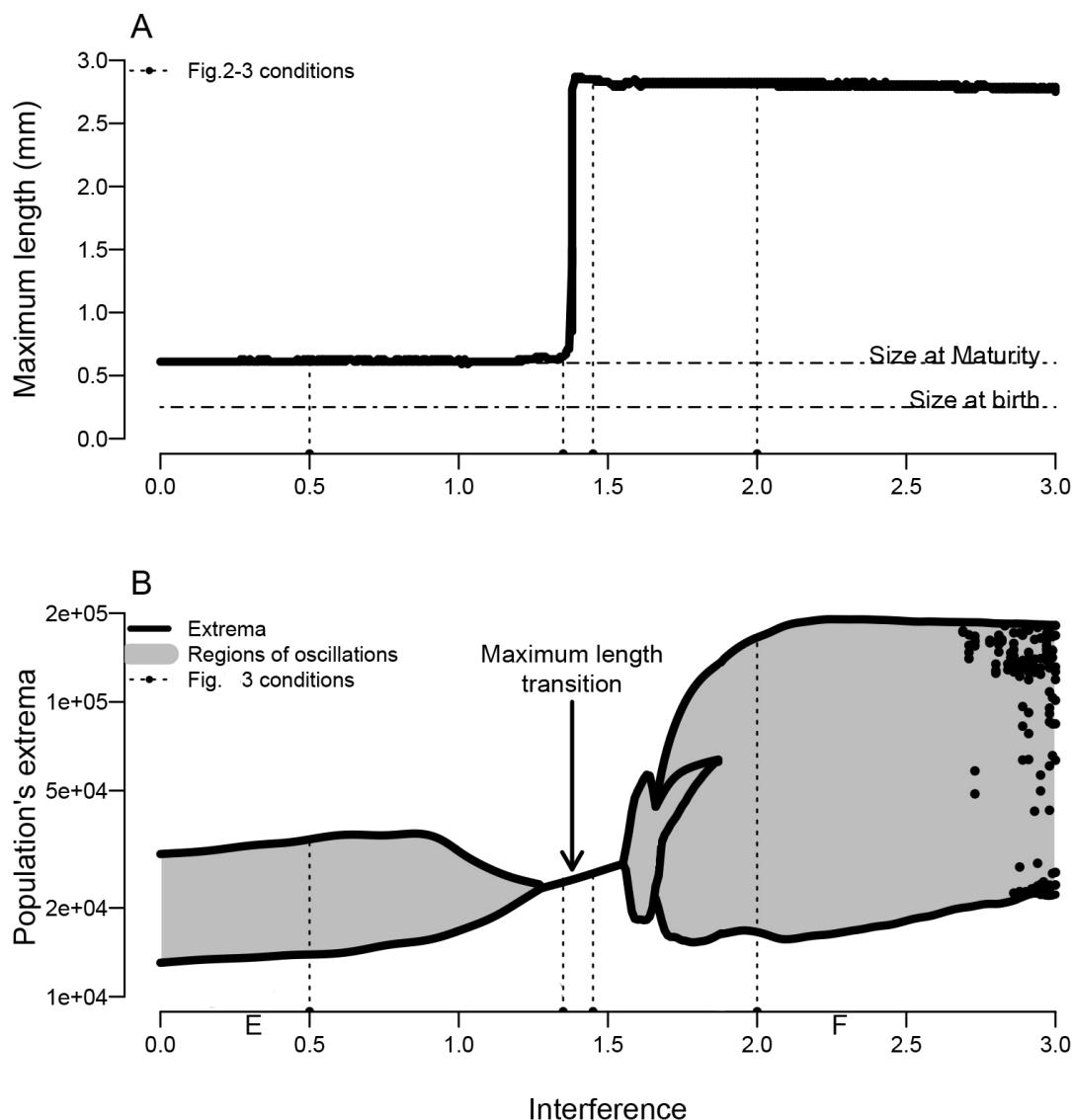


FIGURE 5.2 – Taille maximum atteinte dans la population (A) et extrema de la population (B, nombre d'individus) en fonction du niveau de compétition par interférence I pour une valeur constante de mortalité ($\mu = 0.0065$). Les lignes pointillées représentent les valeur d'interférence des simulations présentées en Figure 5.3. Les zones grisées marquent les zones où la population est cyclique. La flèche marque la transition de taille maximum atteinte.

On constate dans un premier temps qu'un niveau suffisamment élevé de compétition par interférence ($I = 1.4$) provoque une transition dans la taille maximum atteinte par les individus (Figure 5.2A). Lorsque le niveau d'interférence est plus faible que cette valeur, la taille maximum atteint ($l = 0.63mm$) reste proche de la taille à maturité ($l_j = 0.6mm$). Au delà de la valeur critique, la taille atteinte ($l = 2.85mm$) se rapproche fortement de la taille maximum atteignable ($l_m = 3mm$).

De plus, la Figure 5.2B montre trois régions distinctes : (i) à faible interférence, la population est cyclique ; (ii) pour un niveau intermédiaire de compétition par interférence, la population est stable ; et (iii) pour une forte interférence, la population cycle autour d'un nouveau type de cycles de plus grande amplitude que les précédents.

5.2.1 Des cycles dirigés par les juvéniles

Les modèles PSP classiques prédisent qu'à faible mortalité, la différence de capacité de compétition entre les juvéniles et les adultes conduit à des cycles de génération dirigés par les juvéniles (De Roos *et al.*, 1992 ; De Roos, 1997). La Figure 5.3abc montre la dynamique de la population pour un faible niveau d'interférence ($I = 0.5$). On observe sur le diagramme structure-temps (a) que la dynamique cyclique correspond à des vagues successives de recrutement de juvéniles avec des adultes ne dépassant que très peu la taille à maturité. Cette dynamique est caractéristique des cycles de génération dirigés par les juvéniles (De Roos *et al.*, 1992 ; De Roos & Persson, 2003).

Les Figures 5.3b et c montrent le taux de croissance et l'accès aux ressources pour cette dynamique. Le taux de croissance décroît quasi-linéairement avec la taille, de façon très similaire au modèle classique sans interférence. L'accès aux ressources est très légèrement croissant mais devient rapidement inférieur à A^* pour tous les individus après la maturité.

5.2.2 Un équilibre stable avec des petits ou des géants

Pour des valeurs intermédiaires de compétition par interférence, l'avantage que les grands individus retirent de l'interférence contrebalance la compétition par exploitation imposée par les juvéniles. Ceci vient contrer les mécanismes de déséquilibre compétitif à l'origine des cycles de génération, et tend à stabiliser la population (Figure 5.3d-i).

Pour une valeur d'interférence sous le seuil critique de $I = 1.4$, la dynamique se stabilise autour d'une distribution étroite de la taille corporelle (Figure 5.3d). Le taux

de croissance et l'accès à la ressource ont tendance à se courber vers le haut pour les plus grands individus, mais la courbure n'est pas suffisante pour permettre à l'accès au ressources de rester au dessus de A^* , et les individus s'arrêtent de grandir rapidement après la maturation (Figure 5.3ef).

Au delà de ce seuil critique, la courbure est suffisante pour que l'accès aux ressources soit toujours supérieur à A^* et le taux de croissance soit toujours positif (Figure 5.3hi). Après un ralentissement de leur croissance proche de la maturité ("goulet d'étranglement de la croissance"), les individus peuvent reprendre une croissance rapide jusqu'à des tailles très élevées. La distribution de la taille dans la population est alors très asymétrique vers les juvéniles, mais reste continue jusqu'à des tailles proches de la taille maximum possible l_m (Figure 5.3g). Les formes particulières des fonctions de croissance et d'accès à la ressource s'expliquent d'abord par la faible densité d'adultes au delà de $0.6mm$ et leur grande compétitivité, ils sont donc rapidement capables de monopoliser la ressource et grandissent très rapidement. La partie linéaire après $l = 1.4mm$ est quand a elle la conséquence de la forme naturelle de la fonction de croissance de Von Bertalanffy.

5.2.3 Des cycles induits par l'interférence

La bifurcation sur l'interférence montre l'apparition de cycles lorsque le niveau de compétition par interférence est suffisamment élevé ($I > 1.56$ Figure 5.2). La Figure 5.3 (j-l) montre le détail de la dynamique pour une valeur de compétition par interférence de $I = 2.0$. On constate sur le diagramme structure temps (j) que les cycles dans la structure de la population sont très différents des cycles de génération induits par les juvéniles (a). La période des cycles a été multipliée par 3 et l'amplitude est environ 7.5 fois supérieure. Un cycle dans la dynamique commence par un pulse de naissance qui fait fortement augmenter la taille de la population lorsqu'une cohorte d'individus atteint la maturité. La population est alors multi-modale avec une majorité de juvéniles, des adultes nouvellement matures et quelques vieux individus de très grande taille. Après le pulse de naissance, les individus qui viennent de maturer grandissent, ce qui réduit la ressource disponible pour les individus les plus petits qui stoppent leur croissance. Deux groupes se forment, des juvéniles de moins de $0.35mm$ et des juvéniles et jeunes adultes entre 0.5 et $0.75mm$. Pendant cette période, les adultes continuent de se reproduire, augmentant la densité de juvéniles. Les individus les plus vieux commencent ensuite à mourir, diminuant progressivement la pression de compétition sur les jeunes adultes qui atteignent à leur tour des tailles extrêmes.

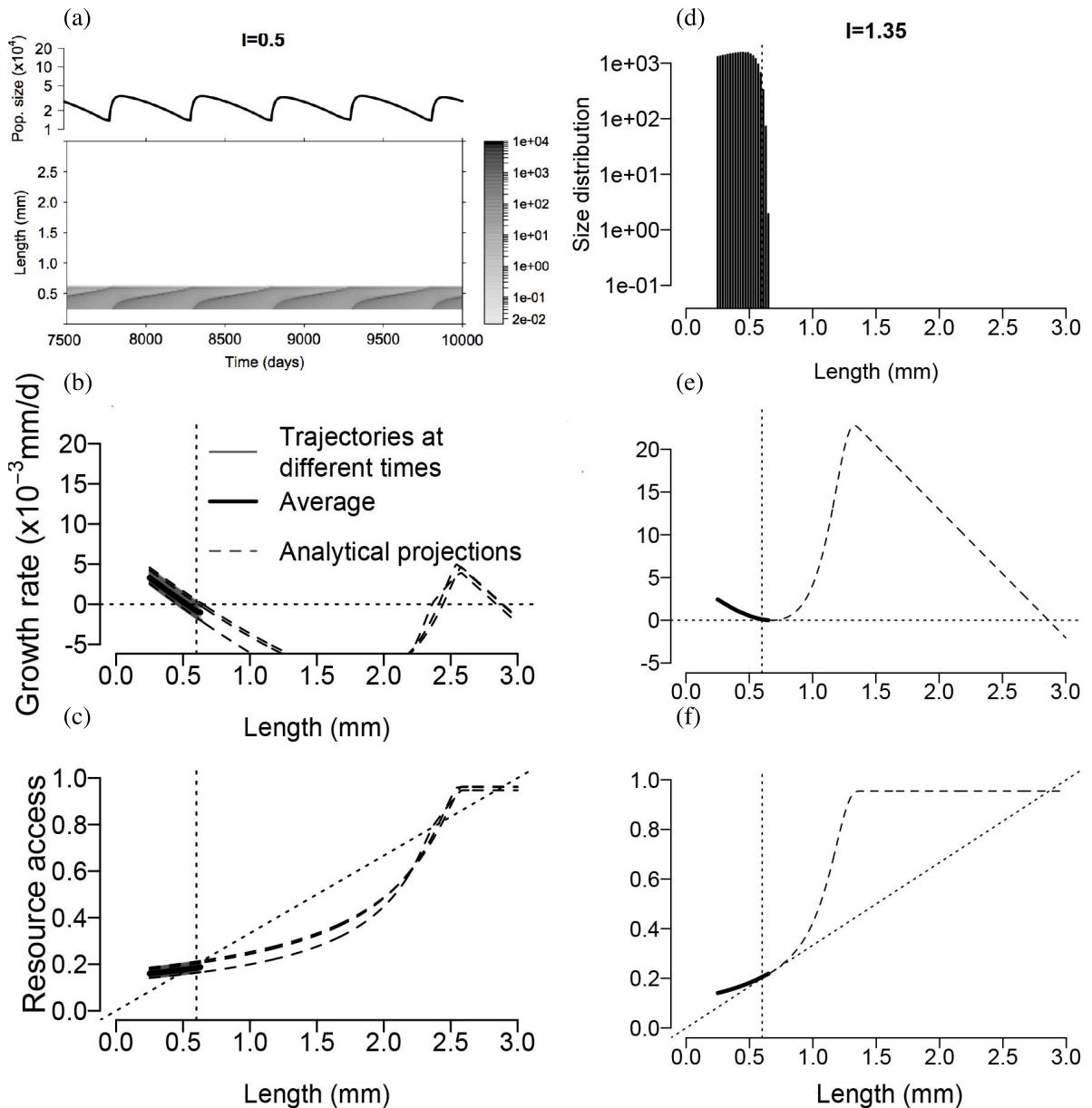
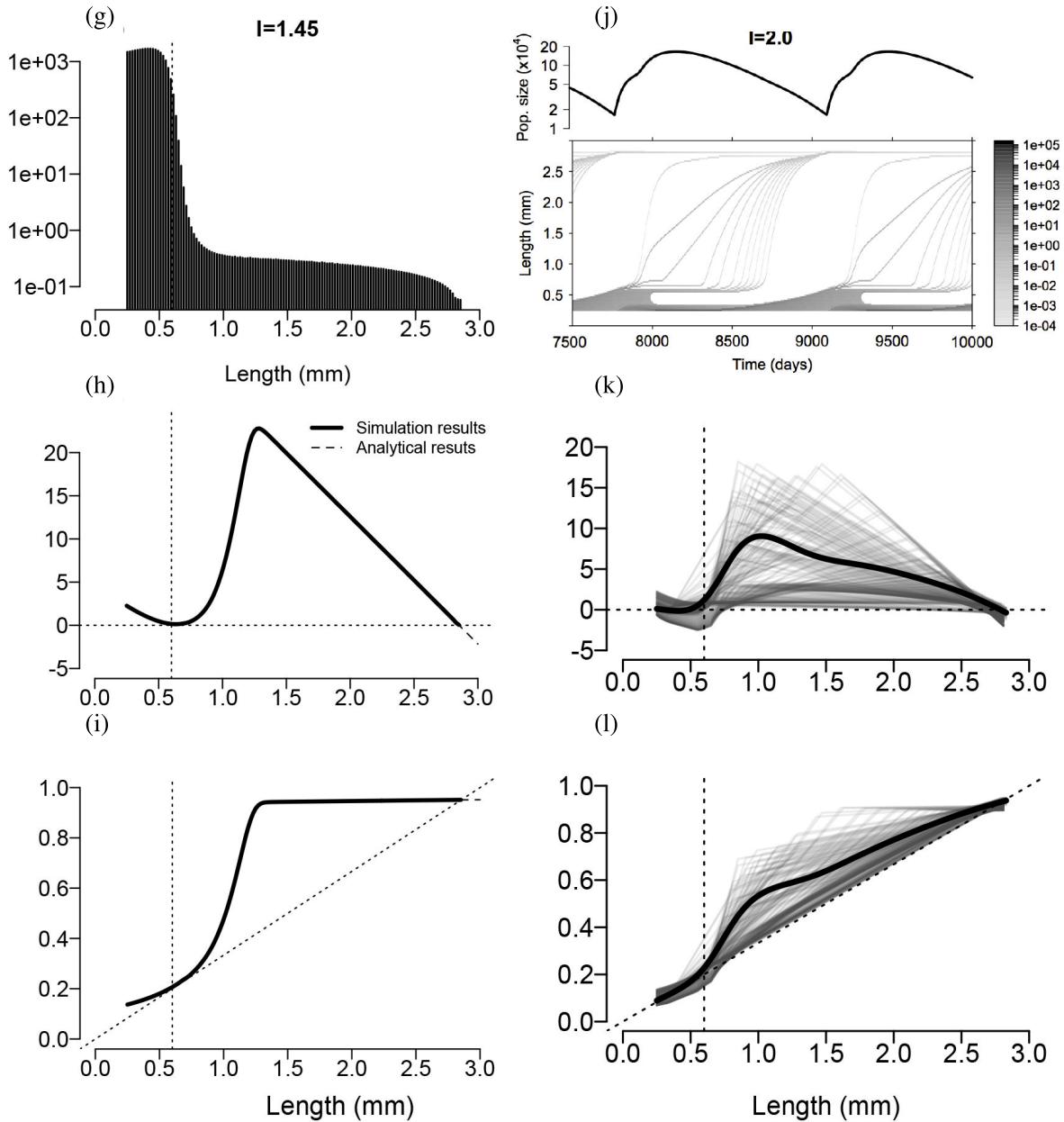


FIGURE 5.3 – Exemples de dynamiques pour quatre valeurs d’interférence : 0.5, 1.5, 1.45 et 2.0. La première ligne de panels (a,d,g,j) montre soit la dynamique de la structure à l’aide d’un diagramme structure-temps (a,j), soit la distribution de la taille si elle est stable dans le temps (d,g). La seconde ligne (b,e,h,k) représente le taux de croissance en fonction de la longueur corporelle...



... Lorsque la dynamique est cyclique, plusieurs trajectoires sont présentées, ainsi que leur moyenne en trait épais. La ligne pointillée horizontale est le 0, la ligne verticale marque la taille à maturité. Enfin, la dernière ligne de panels (c,f,i,l) présente l'accès à la ressource. La ligne verticale marque la taille à maturité, la ligne oblique marque l'accès minimum requis A^* . Pour le taux de croissance et l'accès aux ressources, les lignes tiretées représentent les projections analytiques des fonctions tracées.

La pression de compétition est cependant maintenue sur les plus petits juvéniles qui ne peuvent pas grandir. Le nombre d'individus reproducteur commence alors à diminuer, réduisant progressivement la taille de la population et la pression de compétition due à l'interférence. Quand suffisamment d'adultes sont mort, la pression de compétition a assez diminué pour que les plus petits juvéniles reprennent leur croissance et murent, provoquant un nouveau cycle dans la dynamique.

On constate sur le panel (k) que la position du goulet d'étranglement du taux de croissance sur l'axe des X varie entre 0.33 et 0.55mm suivant le moment dans le cycle, mais reste systématiquement inférieur à la taille à maturité $l_j = 0.6mm$, ce qui provoque l'accumulation d'individus immature dans la population. L'accès aux ressources (l) montre le même phénomène. Les individus n'accèdent plus suffisamment aux ressources pour poursuivre leur croissance dont le taux devient négatif (causant une mortalité accrue). Ils arrêtent donc leur croissance à un stade immature, ce qui fait diminuer le nombre de reproducteur et relâche progressivement la pression de compétition par interférence. C'est précisément la position du goulet d'étranglement sous la taille à maturité qui déstabilise la dynamique vers ces nouveaux cycles.

5.2.4 Bifurcation dans le plan (I, μ)

Le taux de mortalité basal μ étant connu pour affecter la dynamique des populations structurées par taille, en stabilisant la dynamique vers un point fixe lorsqu'il augmente, nous nous sommes intéressé à son effet couplé à celui du niveau de compétition par interférence. La Figure 5.4 montre le type de dynamique obtenu en fonction de la position dans le plan de paramètres (I, μ) .

Dans un premier temps, on peut distinguer deux régions différentes sur ce diagramme (régions blanches et grises) qui délimitent les zones où la taille maximale atteinte est soit proche de la taille à maturité (en blanc), soit proche de la taille maximum possible (en gris). Il est intéressant de noter que la limite entre ces deux régions dépend assez peu de la mortalité basale (I entre 1.2 et 1.6).

On remarque également qu'en l'absence d'interférence, les cycles de génération induits par les juvéniles sont stabilisés lorsque la mortalité basale augmente, conformément à la théorie déjà établie (De Roos, 1997). Lorsque la compétition par interférence est présente, cette stabilisation se produit pour des valeurs plus basses de mortalité. De plus, l'augmentation du taux de mortalité semble également stabiliser les cycles due à l'interférence, mais pour des valeurs très élevées ($\mu > 0.02$).

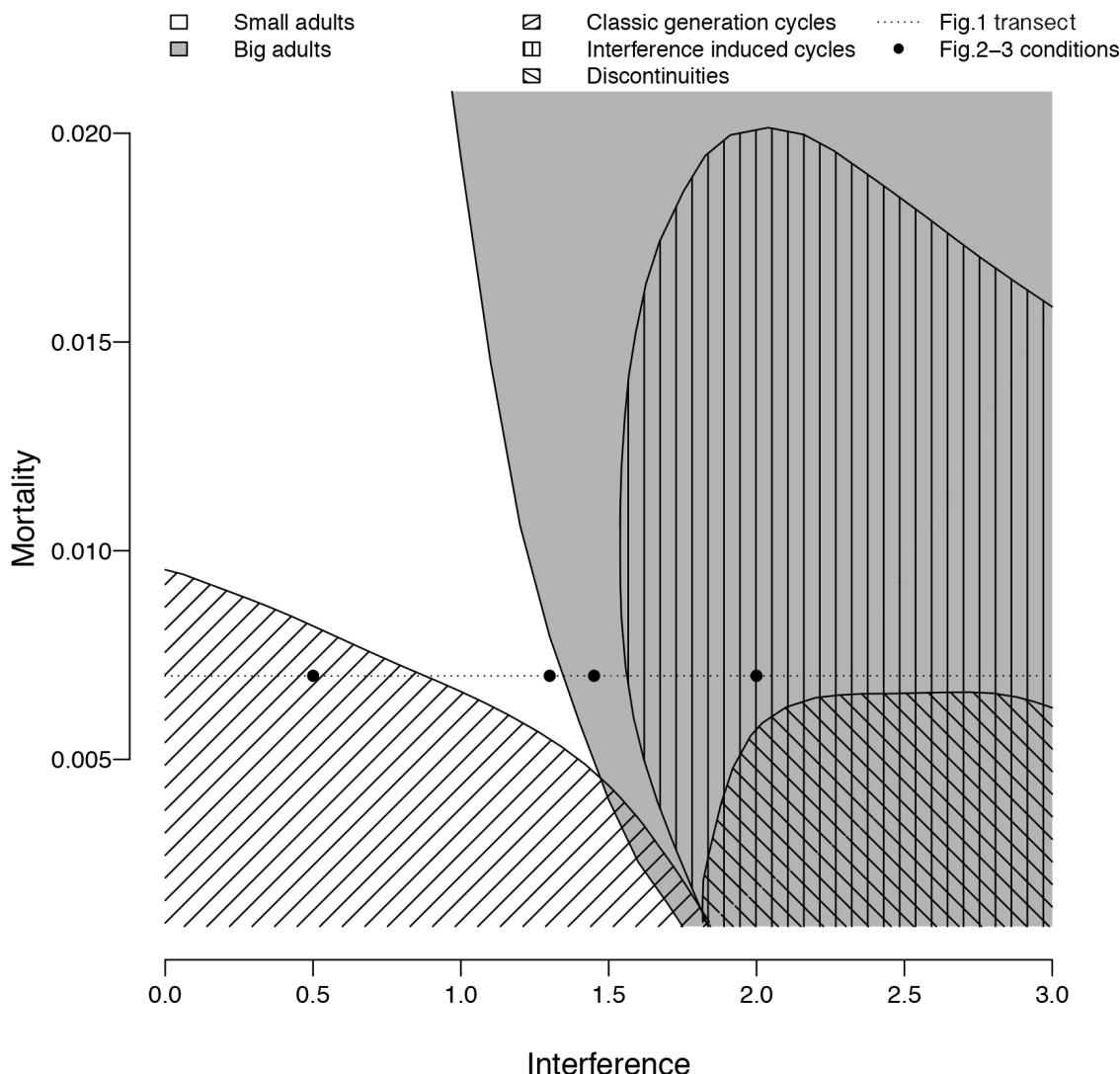


FIGURE 5.4 – Diagramme de bifurcation dans le plan (I, μ) . Les régions sans hachure sont les régions correspondant à un point fixe. Les hachures représentent le type de cycle obtenu. La zone grise correspond à la zone de survie des individus de très grande taille. La ligne pointillée et les points marquent respectivement la bifurcation de la Figure 5.2 et les simulations de la Figure 5.3

A faible mortalité mais haut niveau d'interférence, la dynamique est irrégulière et les résultats sont peu fiables à cause de problèmes numériques liés à l'intégration des équations du modèle. En revanche, pour une interférence intermédiaire et une faible mortalité, on peut observer une situation intéressante. En effet, on constate qu'il existe une petite région où des cycles de génération semblables à ceux dues aux juvéniles se

maintiennent alors que la taille maximum atteinte est proche de la taille maximum possible. Mais ces cycles sont dégénérés et quelques individus parviennent de temps en temps à s'échapper du goulet de croissance et atteindre des tailles géantes. Ces individus sont rares et les dynamiques irrégulières.

5.3 Discussion

Nous avons mis en évidence au cours de cette étude que la compétition par interférence est une interaction qui, en conférant un avantage aux individus les plus grands, vient contrecarrer les effets de la compétition taille dépendante par exploitation. La dépendance à la taille de l'ingestion d'énergie et de son utilisation confère un avantage aux individus les plus petits par la compétition par exploitation (Peters, 1986 ; Persson *et al.*, 1998 ; De Roos *et al.*, 2013) comme le prédit la théorie du budget énergétique dynamique (Kooijman, 2000). Dans l'intervalle de niveaux de compétition par interférence que nous étudions ici, l'équilibre compétitif entre les plus petits et les plus grands individus bascule progressivement d'un avantage aux juvéniles, du à la compétition par exploitation, à un avantage aux grands adultes, du à la compétition par interférence. Entre les deux extrêmes, les compétitions par exploitation et interférence s'équilibrent et la population se stabilise. Les transitions observées dans la Figure 5.2 sont très comparables à celles causées par des modifications de la dépendance en taille de la compétition par exploitation, telles que l'augmentation des pentes des fonctions allométriques pour le taux d'attaque (Persson *et al.*, 1998) ou pour le taux de consommation (De Roos & Persson, 2003). Cependant, les mécanismes sous-jacents restent très différents. En effet, la transition vers des cycles dominés par les adultes dans les études de Persson *et al.* (1998) et De Roos & Persson (2003) se produisent pour des valeurs de paramètre peu réalistes. Déjà prédicta par De Roos & Persson (2003), notre étude propose une hypothèse alternative conduisant à des cycles de génération dominés par les adultes.

Bien que les cycles induits par l'interférence ne soient pas strictement des cycles dominés par les adultes (“adult driven generation cycles”) selon la définition de De Roos & Persson (2003), ils partagent avec eux une caractéristique essentielle, à savoir le fait que les oscillations reposent sur la domination compétitive des individus les plus grands qui empêchent une nouvelle génération de dominer la population tant qu'ils sont suffisamment nombreux. Dans ce sens, les cycles induits par l'interférence font partie des cycles dominés par les adultes.

5.3.1 Déetecter la compétition par interférence dans des populations naturelles

Le cannibalisme est un autre mécanisme qui confère un avantage aux plus grands individus d'une population sur les plus petits en les protégeant de la compétition par exploitation (Claessen *et al.*, 2000, 2002), et peut ainsi conduire à la stabilisation des cycles dominés par les juvéniles et l'émergence d'individus de grande taille. Ces similarités font qu'il est nécessaire d'avoir des clés permettant de discriminer différentes causes pouvant mener aux même observations dans des populations naturelles.

D'après nos résultats théoriques, plusieurs critères peuvent être utilisés pour identifier le rôle de la compétition par interférence dans la dynamique d'une population structurée. (i) L'observation la plus évident de l'effet de l'interférence est l'émergence de géants dans la population. Bien que d'autres cause puissent provoquer cette émergence telles que le cannibalisme ou une niche spécifique pour les plus grands individus, combiné aux éléments suivant, c'est un indice en faveur de la compétition par interférence. (ii) La présence d'un goulet d'étranglement de la croissance est un signe fort de l'action d'une compétition par interférence assez intense. (iii) Ce goulet d'étranglement provoque une distribution de la taille fortement asymétrique en faveur des plus petits individus dans une population stable. (iv) Dans une population cyclique, cela résulte en une distribution multi-modale. (v) Dans les deux cas, les trajectoires de croissance individuelles ressemblent à une double courbe de croissance. Les individus subissent un ralentissement violent de la croissance autour de la maturité avant une accélération brutale passé le goulet d'étranglement. (vi) L'observation des traits d'histoire de vie individuels permets donc de distinguer les cycles causés par l'interférence des cycles dominés par les juvéniles. Dans le dernier cas, les individus grandissent rapidement et s'arrêtent après maturation alors que dans le premier cas la croissance s'arrête vers la maturation pour ne reprendre que si la cohorte adulte dominante a suffisamment diminuée. (vii) Enfin, dans le cas où les données individuelles ne sont pas accessibles, le ratio du temps de maturation moyen par la période des cycles tel que défini par Murdoch *et al.* (2002) permet également de faire la distinction entre les différents cycles. Comme expliqué en introduction de cette thèse (Section 1.1.2 page 8), une valeur du ratio autour de 1 correspond à des cycles de génération. Dans notre modèle, les cycles dominés par les juvéniles ont un ratio autour de 0.8 alors que les cycles induits par l'interférence ont un ratio proche de 1.5. Ainsi, des cycles de génération avec un ratio supérieur à 1 pourraient être une indication du rôle de

l’interférence. Cela pourrait par exemple être le cas pour les saumons dans la baie de Bristol (ratio= 1.2) ou de la rivière Togiak (1.3), la morue d’Iceland (1.6), le castor de Californie (1.6), ou l’ours noir du Yukon (1.5, Murdoch *et al.*, 2002). Ces espèces étant territoriales, elles sont en effet susceptibles à la compétition intra-spécifique par interférence.

5.3.2 L’interférence dans nos populations expérimentales

Nous avons montré dans le Chapitre 4 que nos populations expérimentales de collemboles se caractérisent systématiquement par l’existence de plusieurs modes dans la distribution de la taille des individus. Généralement deux, un mode assez dense de juvéniles dont la taille est proche de la taille à la naissance, et un mode d’adultes dont la taille est très supérieure à la taille à maturité (parfois jusqu’à plus de trois fois supérieur). Exceptionnellement, un troisième mode peut être observé, on a alors un premier mode de juvéniles, un mode avec des petits adultes et un mode avec des grands adultes. Mais nous avons montré que cette situation n’était stable que localement, et ne pouvait être atteinte qu’avec des conditions initiale de distribution de la taille très particulières qui ne se retrouvent quasiment jamais hors de l’initialisation des populations.

De plus, nous avons montré que les individus de grande taille jouent un rôle prépondérant dans la dynamique de la population notamment en empêchant la croissance des juvéniles lorsque les cohortes d’adultes sont suffisamment denses.

Ces observations recoupent ainsi plusieurs des critères proposés à l’issue de notre étude théorique pour identifier le rôle de la compétition par interférence. Cette analyse apporte des arguments supplémentaires pour confirmer le rôle de la compétition par interférence dans la dynamique des populations de collemboles, et confirment ainsi du même fait l’intérêt des méthodes empiriques employées dans l’étude précédente pour extraire le rôle de l’interférence des données.

5.4 En conclusion

Notre objectif était ici d’étudier les conséquences de la compétition taille dépendante par interférence sur la dynamique des populations, permettant ainsi de compléter les résultats existants sur la compétition par exploitation et le cannibalisme comme mécanismes intra-spécifiques de régulation des populations. Nous avons donc déve-

loppé un modèle simple de dynamique de populations physiologiquement structurées qui à notre avis rassemble les aspects essentiels de la compétition intra-spécifique par interférence. Ce modèle n'a ainsi pas pour vocation de prédire précisément des dynamiques de populations, bien qu'il ait été paramétré pour les Collemboles *Folsomia candida*, mais plutôt de démontrer les conséquences dynamiques de la compétition par interférence. La comparaison avec nos données expérimentales issues des populations de collemboles montre qu'il est possible de détecter le rôle de la compétition par interférence dans des populations expérimentales ou naturelles.

Dans notre cas, nous avons pu apporter de nouveaux éléments confirmant le rôle de la compétition par interférence dans les dynamiques des populations de collemboles, mais il reste encore des différences entre le modèle et les séries temporelles observées, et les mécanismes détaillés à l'oeuvre dans les populations expérimentales ne sont encore pas éclaircis. Dans le Chapitre suivant, nous avons mené en parallèle deux études expérimentales afin de mieux comprendre la façon dont les individus se répartissent l'accès à la ressource, et le rôle des individus de différentes tailles dans la dynamique de la structure des populations.

Confirmation du rôle de l’interférence : modification de la structure des populations et observation de l’accès aux ressources

6.1 Introduction

NOTRE étude de l’effet des interactions entre individus dans la dynamique des populations structurées nous a mené dans le Chapitre 4 à proposer la compétition par interférence comme mécanisme responsable de la structuration multi-modale de nos populations expérimentales de collemboles *Folsomia candida*. Au cours du Chapitre 5, nous avons étudié dans un modèle théorique les conséquences d’une compétition par interférence plus ou moins intense sur la dynamique d’une population structurée où la compétition par exploitation entre également en jeu. Nous avons montré qu’une compétition par interférence suffisamment intense pouvait être à l’origine d’une stabilisation des cycles de génération dominés par les juvéniles, puis de l’apparition de cycles de plus longue période au cours desquels des individus parviennent à atteindre de très grandes tailles, et où la population a une structure multimodale. Ces deux études semblent donc montrer que la compétition par interférence est un mécanisme suffisant pour l’apparition de distributions multimodales dans des populations structurées par la taille, et la survie d’individus à des tailles bien supérieures à leur taille à maturité.

Suite aux résultats de notre étude théorique, nous avons voulu vérifier dans nos populations expérimentales quel était le rôle précis des individus de différentes tailles

dans les dynamiques de structures observées, afin de pouvoir affirmer le rôle de la compétition par interférence avec plus de certitudes. Pour ce faire, nous avons mené deux expériences en parallèle. Dans une première expérience nous sommes intervenus sur des populations dont la dynamique semblait stable en perturbant la structure de la population afin d'en observer le retour à l'équilibre et de pouvoir comparer la situation finale à celle avant la perturbation. Cette expérience a été réalisée sur les deux clones étudiés jusque-là, HA et TO.

Dans une seconde expérience nous nous sommes intéressés aux comportement d'accès à la ressource dans les populations. Nous avons réalisé une série d'observations en temps réel dans les populations afin de mieux comprendre comment la ressource était partagée entre les individus d'une population. Ces observations ont été réalisées dans certaines des populations de la première expérience. Elles ont permis de comparer la distribution en taille des individus accédant à la ressource à celle de l'ensemble de la population au moment de l'observation. Cette comparaison a mis en évidence un accès différentiel en fonction de la taille avec un biais quasi systématique en faveur des individus les plus grands dans l'accès à la ressource.

6.2 Matériel et méthodes

6.2.1 Perturbation de la structure d'une population

Dans la première expérience, nous avons suivis des populations de collemboles *Folsomia candida* jusqu'à stabilisation de leur structure, puis nous avons perturbé la structure afin d'observer le retour à une situation stabilisée ou à un régime permanent.

Les populations étudiées

Nous avons élevé et dénombré régulièrement 16 populations de collemboles, 8 du clone HA et 8 du clone TO, pendant un an jusqu'à stabilisation de la structure. Les populations ont été élevées à 21°C dans les conditions décrites dans le Chapitre 3. Les populations ont été mesurées régulièrement pour suivre leur structure en suivant également la méthode de phénotypage haut débit présentée précédemment.

Perturbation de la structure

Témoins Après 12 mois, nous considérons que la période transitoire de la dynamique est terminée. La perturbation de la structure que nous imposons aux populations fait

intervenir un changement de boite d'élevage. Afin de vérifier l'impact d'un changement de boite sur la dynamique de la structure d'une population, nous conservons deux témoins pour chacun des clones pour lesquels la structure n'est pas modifiée mais la population est intégralement transférée dans une nouvelle boite d'élevage.

Clone HA Avant la perturbation de la structure les populations du clone HA ont toutes convergé vers une distribution tri-modale de la taille corporelle. Nous avons donc réalisé trois traitements différents, chacun sur deux populations. Chaque traitement consiste à diviser une population en deux en fonction de la taille des individus. La structure de la population étant séparée en trois modes, un des modes est prélevé et isolé dans une nouvelle boite d'élevage, tandis que les deux autres sont conservés ensemble et également transférés dans une nouvelle boite.

Les trois modes de distribution sont désignés respectivement par les lettres J pour les juvéniles, M pour le premier mode d'adultes de petite taille, et G pour le mode d'adultes de grande taille. Les différents traitements consistent donc à : (i) isoler la cohorte J et conserver les cohortes M et G ; (ii) isoler la cohorte M et conserver les cohortes J et G ; et (iii) isoler la cohorte G et conserver les cohortes J et M. Après la séparation des cohortes, les populations nouvellement fondées sont replacées dans les conditions d'élevage habituelles et dénombrées et mesurées régulièrement pendant 15 mois pour observer la période de transition et le retour à une structure stable.

Clone TO Contrairement au clone HA, les populations du clone TO ont convergé au cours de la première phase de l'expérience vers des structures bimodales. L'analyse des populations HA a montré que les adultes se répartissent en moyenne en $\frac{2}{3}$ de petits adultes et $\frac{1}{3}$ de grands adultes. Afin de conserver des manipulations comparables entre les clones HA et TO, et mettre les nouvelles populations dans des conditions similaires entre les deux clones, nous avons décidé de séparer la cohorte d'adultes en un groupe contenant deux tiers des individus (M) et un groupe contenant le tiers restant (G) afin de suivre les mêmes traitements que pour le clone HA. Ainsi, les traitements sont : (i) isoler la cohorte J et conserver ensemble tous les adultes (M et G) ; (ii) isoler deux tiers des adultes (M) et conserver les cohortes J et le reste des adultes (G) ; et (iii) isoler un tiers des adultes (G) et conserver les cohortes J et deux tiers des adultes (M). Les nouvelles populations suivent alors le même traitement que pour le clone HA et sont suivies pendant 15 mois pour suivre la phase transitoire et observer le nouvel équilibre.

Afin de vérifier le résultat de la séparation des populations en deux, nous avons

tracé pour chaque population, sur un même graphique, la distribution de la taille dans la population d'origine et dans chacune des deux nouvelles populations. L'ensemble des graphiques obtenus est présenté sur la Figure 6.1

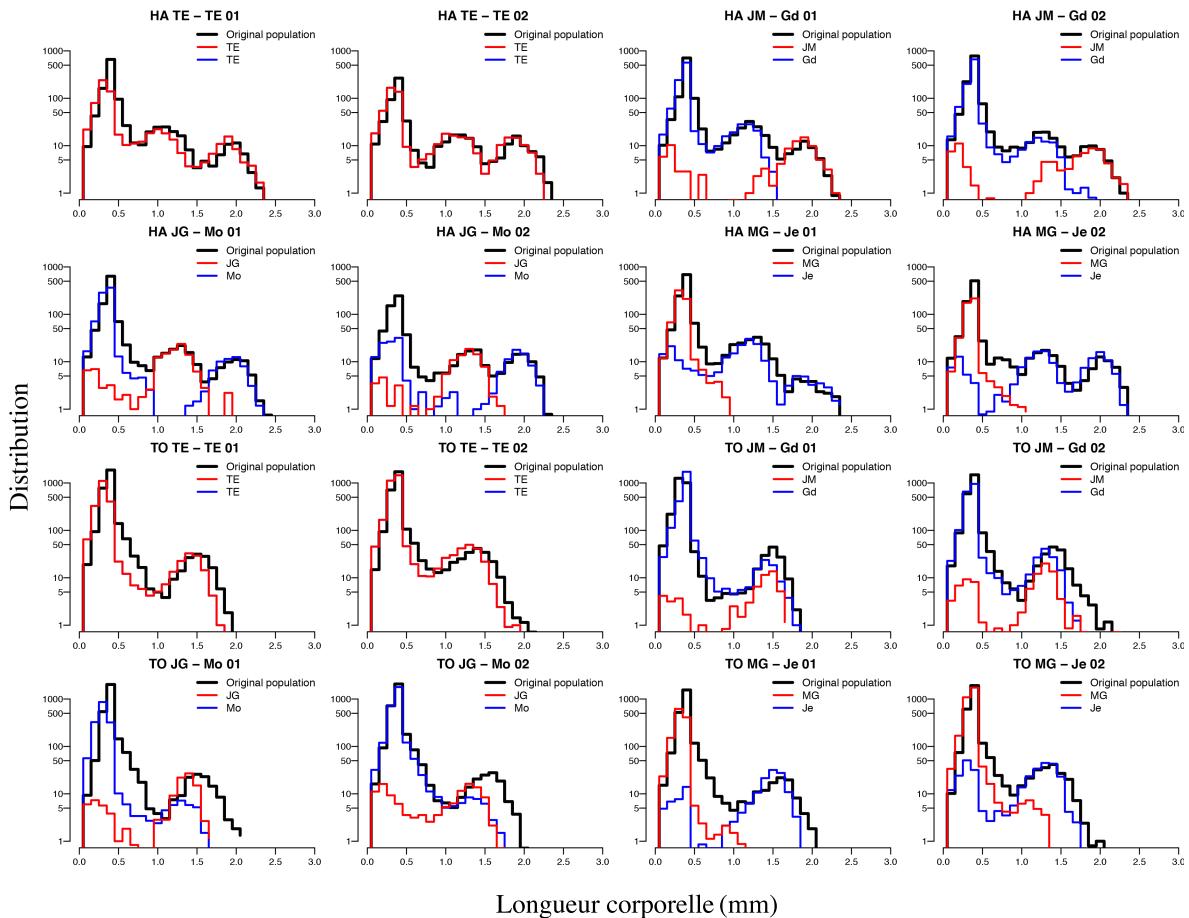


FIGURE 6.1 – Résultat de la séparation des populations en deux en fonction de la taille des individus. La ligne noire est la population d'origine, les lignes bleu et rouges sont les populations séparées. Je, Mo et Gd se réfèrent respectivement aux cohortes J, M et G.

Analyse des dynamiques

Les dynamiques des structures avant et après perturbation sont analysées grâce aux diagrammes structure-temps (Chapitre B). Les structures après stabilisations sont alors comparées aux structures avant perturbation et aux autres traitements.

6.2.2 Accès à la ressource

Dans la seconde expérience de cette étude, nous réalisons une série d'analyses in-situ des comportements d'accès aux ressources.

Observations comportementales

La ressource est composée d'une pastille de quelques millimètres de diamètre de levure de bière dissoute dans $15\mu\text{L}$ d'agar agar. Afin d'observer les comportements individuels d'accès à cette ressource, nous avons placé les boîtes observées dans une étuve à 21°C , sous des microscopes usb permettant une observation en temps réel de la surface de la boîte. Nous avons alors pris une série de 10 photographies de la zone de la boîte contenant la pastille de ressource. Les clichés ont été pris avec 15 minutes d'intervalle afin de pouvoir considérer une indépendance temporelle entre les photos. Au cours de ces observations, la pastille est principalement consommée par le dessus, la surface de ressource accessible pendant la période d'observation varie donc peu.

Les séries de photographies récoltées permettent de mesurer la taille des individus accédant à la ressource à 10 moments que l'on considère indépendants. L'ensemble des individus accédant à la ressource est mesuré à la main à l'aide du logiciel d'analyse d'image ImageJ. Sur chacune des photos analysées, la pastille est coupée verticalement en deux. Sur une des moitiés, l'ensemble des individus en contact avec la pastille, qu'ils soient partiellement ou intégralement sur la pastille. Sur la seconde moitié, seuls les individus intégralement sur la pastille sont mesurés. Ainsi on obtient dix distributions de la taille des individus accédant à la ressource, dont on compare la moyenne à la distribution de la taille dans la population totale.

Mesure du biais d'accès aux ressources

La distribution de la taille des individus accédant à la ressource comparée à celle dans la population totale nous permet de mesurer un biais de taille dans l'accès aux ressources.

Les différences de distribution en taille des individus qui accèdent à la ressource sont mesurées et comparées à la population originale en comparant les fonctions de distribution cumulées de la taille (Figure 6.2a). Nous utilisons le test de Kolmogorov-Smirnov (KS) à deux échantillons afin de tester la significativité de la différence et sa direction. Si la distribution cumulée de la taille des individus accédant à la pastille est au-dessus de celle de la population totale, cela signifie qu'il y a en proportion

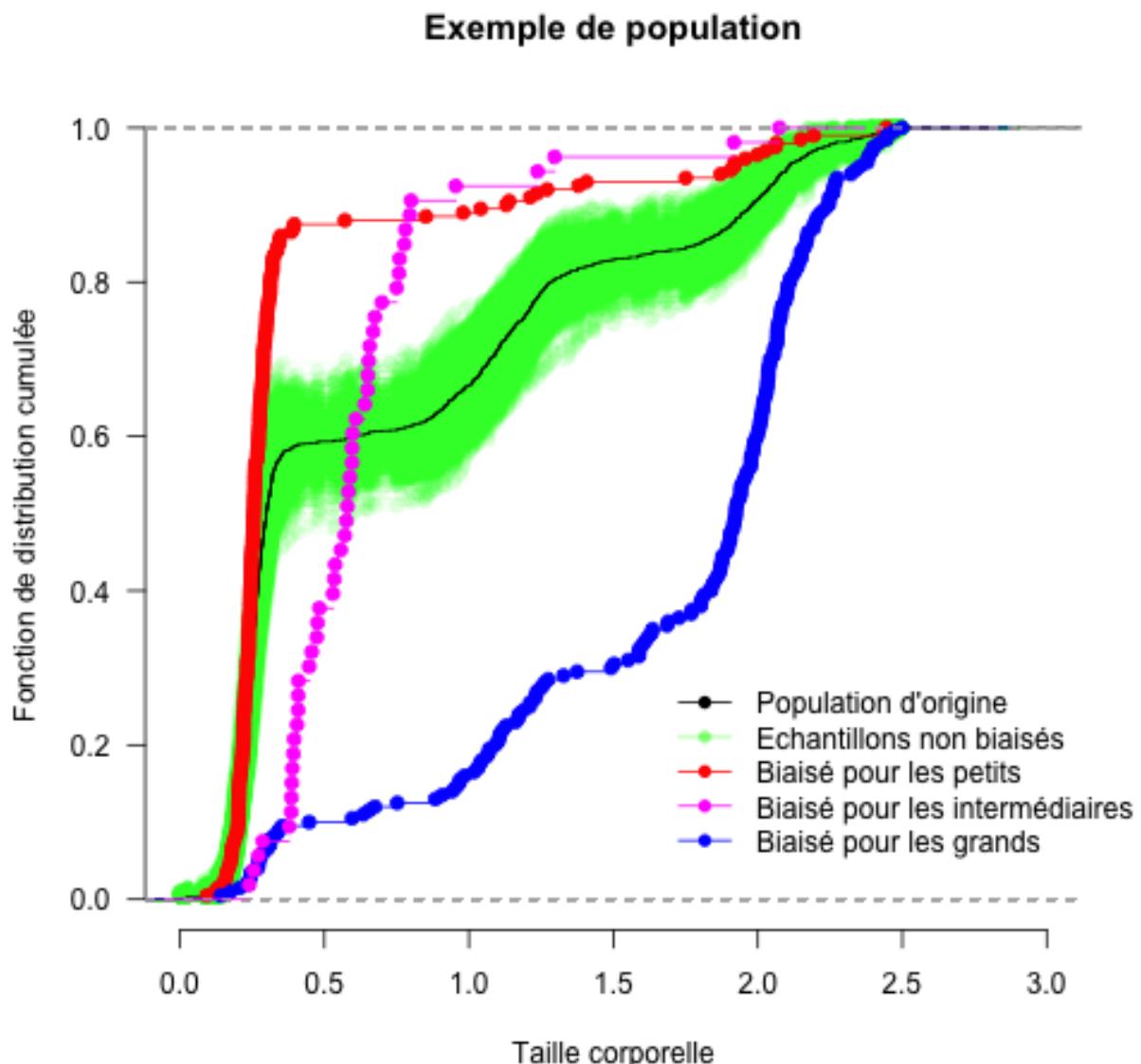


FIGURE 6.2 – (a) Comparaison des distributions cumulées entre la population totale (890 individus) et différents échantillons (200 individus).

d'avantage de petits individus accédant à la pastille de ressource que dans la population totale (Figure 6.2a, échantillon rouge). A l'inverse, si la fonction de distribution cumulée de la taille des individus accédant à la pastille est en dessous de celle dans la population totale, cela signifie qu'en proportion, plus d'individus de grande taille se trouvent sur la ressource que dans la population totale (Figure 6.2a, échantillon bleu).

Les individus qui accèdent à la ressource représentent un sous échantillon de la

population totale. Même si le test KS est significatif, nous avons vérifié que cet échantillon est significativement différent d'un échantillon de même taille tiré aléatoirement dans la population. Pour chaque population observée, nous avons tiré aléatoirement 1000 échantillons de même taille que celui des individus accédant aux ressources afin de créer un intervalle de confiance des échantillons aléatoires de la population totale (Figure 6.2a, échantillons verts). Si la distribution des individus accédant aux ressources est en dehors de cet intervalle, cela confirme que le biais mesuré par le test KS n'est pas du au hasard.

Afin d'avoir une mesure de ce biais et de sa direction, nous comparons la distance entre la distribution cumulée de la taille dans la population d'origine et la distribution moyenne de la taille des individus accédant à la ressource. La distance est calculée comme étant l'aire entre les deux courbes. La distance est soit absolue, il s'agit alors simplement de la mesure de l'aire entre les deux courbes, soit relative, il s'agit alors d'une aire positive si la distribution de l'échantillon est au dessus de celle de la distribution d'origine, négative si elle est en dessous. On peut alors tracer sur un graph la distance relative en fonction de la distance absolue (??). La position du point donne une indication de la direction et de l'intensité du biais.

6.3 Résultats

6.3.1 Manipulation de la structure

Les diagrammes structure-temps des populations témoins sont montrés figure 6.3 et les populations manipulées sont présentés sur la Figure 6.4.

Dans les populations témoins, on constate que le changement de boite d'élevage n'a pas eu d'effet immédiat sur les dynamiques des structures de populations. En effet, on ne remarque pas de changement abrupte dans la structure de la population au moment du transfert. Au contraire, les dynamiques observées peuvent être comparées aux dynamiques présentées dans les Chapitre 4. Chez le clone HA, les deux populations témoins sont trimodales au moment du transfert de boite d'élevage. Il semble que dans les deux boites le mode des adultes les plus grands soit déjà décroissant au moment du transfert et s'éteigne quelque temps après. Le temps de survie de ce mode dans chacune des populations est de l'ordre de 500 jours, ce qui correspond aux durées observées dans les populations non manipulées du Chapitre 4. Les deux populations TO montrent également des dynamiques similaires aux populations non manipulées.

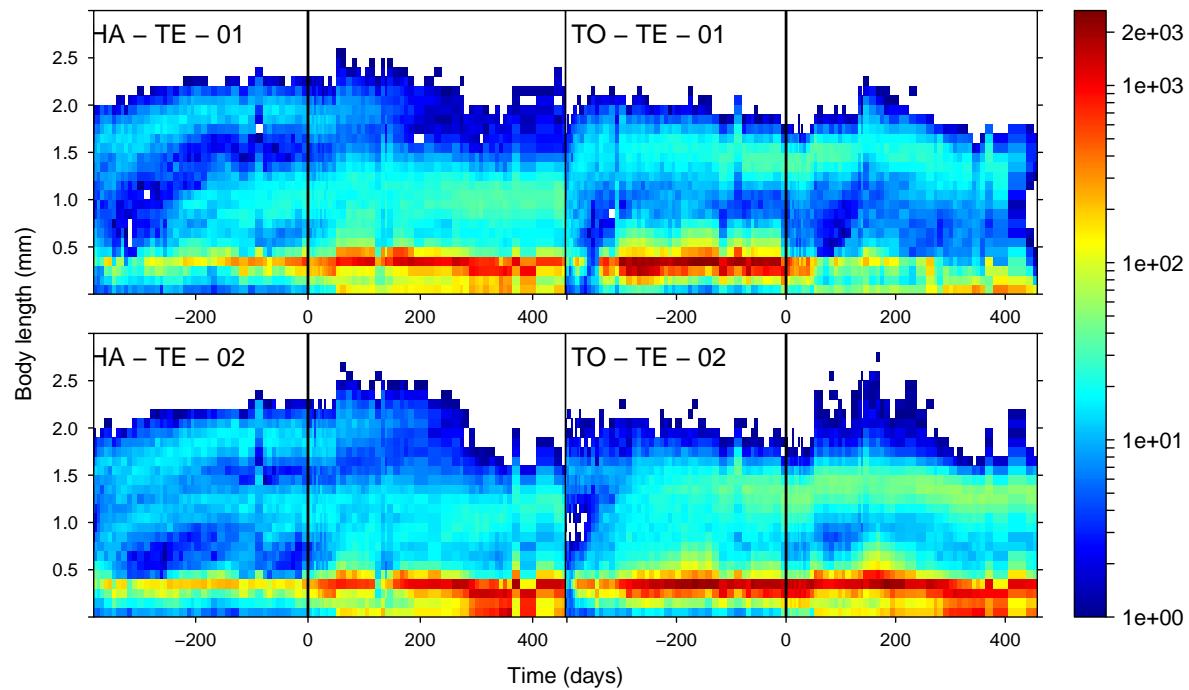


FIGURE 6.3 – Population témoins des clones HA et TO. La ligne verticale à la date 0 marque le moment où les populations ont été manipulées.

On ne constate pas de modification majeure dans la dynamique suite au transfert des populations dans une nouvelle boite d'élevage.

Traitements 1 : J - MG

Dans ce traitement, la classe des juvéniles est isolée dans une boite alors que les petits et grands adultes sont conservés ensemble et placés également dans une nouvelle boite. Que ce soit pour le clone HA ou TO, on constate dans les populations de juvéniles isolés le démarrage de la croissance d'une grande partie des juvéniles dès le jour 0 (jour du transfert). Les ressources étant apportées dans la même quantité qu'avant la manipulation, on observe l'effet du relâchement de la compétition qui donne la possibilité aux juvéniles de grandir. La cohorte qui démarre une croissance est très dense et conduit la structure de la population vers une structure de type 1 avec des petits adultes en grande quantité et un grand nombre de juvéniles. Dans ce traitement, les dynamiques des clones HA et TO sont très semblables. En effet, le nombre de juvéniles qui matures d'un coup est suffisamment important pour empêcher à HA d'exprimer sa capacité à produire des adultes de grande taille.

Dans les populations des adultes (MG), on constate chez HA que dès la séparation les adultes reprennent également de la croissance. Ceci coïncide également avec une disparition de la cohorte des adultes les plus grands. Cette reprise de croissance semble montrer que malgré leurs faibles capacités d'interférence, les juvéniles, de part leur grand nombre, exerce quand même une pression de compétition par exploitation sur les adultes, limitant leur possibilité de croissance. D'un point de vue de la dynamique de la structure, dès la séparation, les adultes ont pondu et de nouvelles éclosions surviennent après quelques semaines. On se retrouve alors de nouveau dans une situation proche des structures de type 1. Ainsi, malgré le relâchement de la compétition par exploitation, les adultes les plus grands finissent par s'éteindre comme dans les populations témoins, et ne sont pas remplacés.

Chez le clone TO, la situation est similaire, avec un léger ajustement de la taille immédiatement après la séparation de la population. Mais cet ajustement s'accompagne de pontes très importantes et de nombreuses éclosions suivies de la croissance d'une cohorte qui ramènent de nouveau les populations vers une structure de type 1. Ainsi, le retrait des juvéniles n'a que peu d'effet car les adultes renouvellent très rapidement le pool de juvéniles grâce à leur grande capacité de ponte. En quelques semaines, les populations ont absorbé la perturbation et la dynamique semble peu affectée. Ainsi, il semble que ce soient les adultes de la population qui soient responsable de la résilience de sa structure en taille : le retrait des juvéniles modifie peu la dynamique de la structure, alors que le retrait de l'ensemble des adultes a un effet important sur cette dynamique et peut faire basculer entre différents types de structure.

Traitements 2 : M - JG

Dans ce traitement, les adultes de taille intermédiaire (M) sont isolés et les juvéniles et les grands adultes (JG) sont conservés ensemble.

Chez les deux clones, l'isolation des adultes moyens (clone HA) ou de deux tiers des adultes (clone TO) provoque une légère reprise de croissance accompagnée de larges pontes et de la croissance d'une cohorte, qui ramène les populations dans une structure de type 1. Encore une fois, les retrait d'une partie de la population relâche la compétition, ce qui explique la reprise de croissance, mais celle-ci n'est pas suffisante comparée à la croissance des juvéniles pour que les adultes HA atteignent les tailles du groupe de géant, ce qui ne permet pas aux la populations HA de retrouver une structure trimodale. Chez TO, la deuxième population (TO Mo - 02) présente une réponse différente à la perturbation. Lors du transfert des adultes moyens dans une

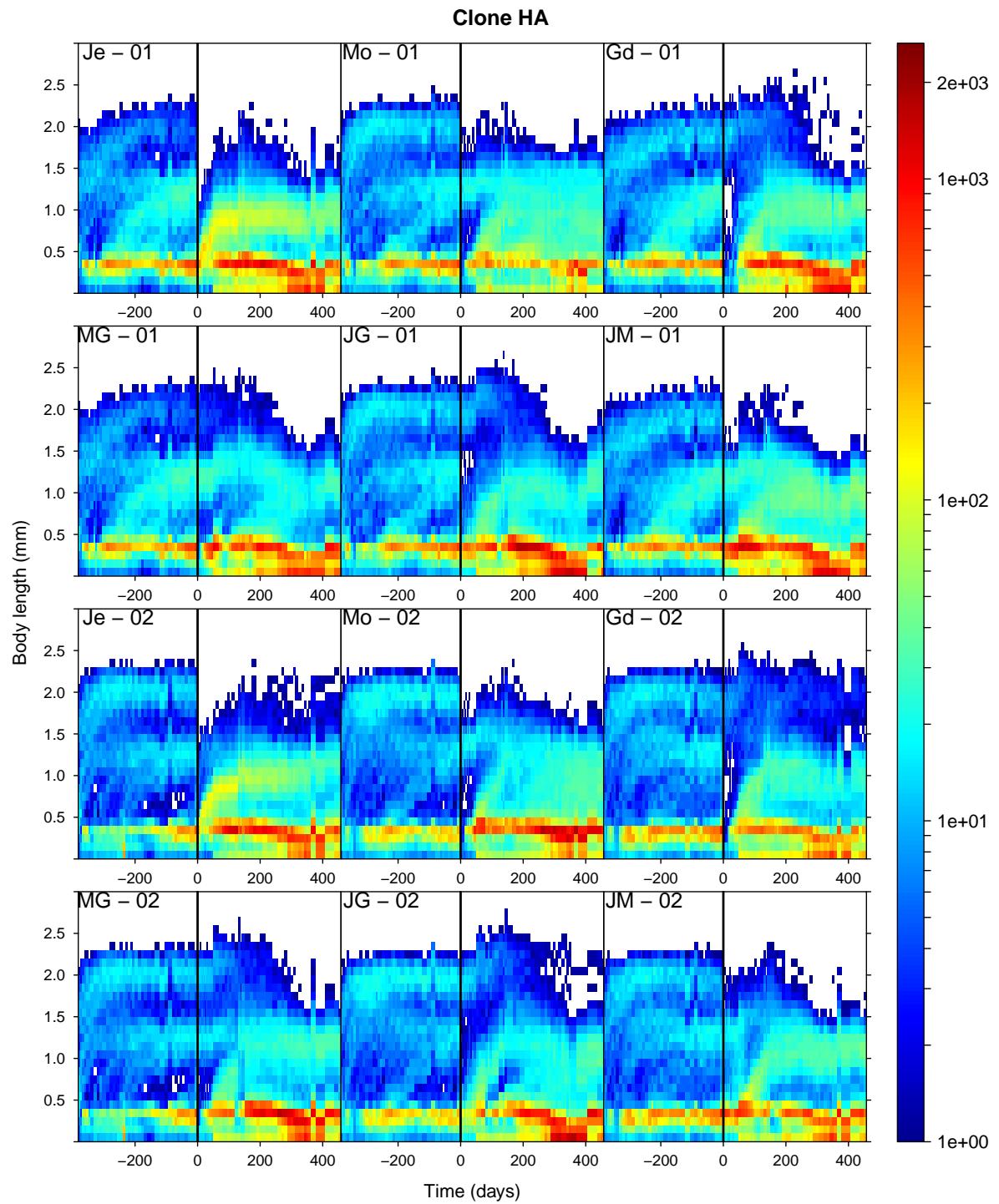
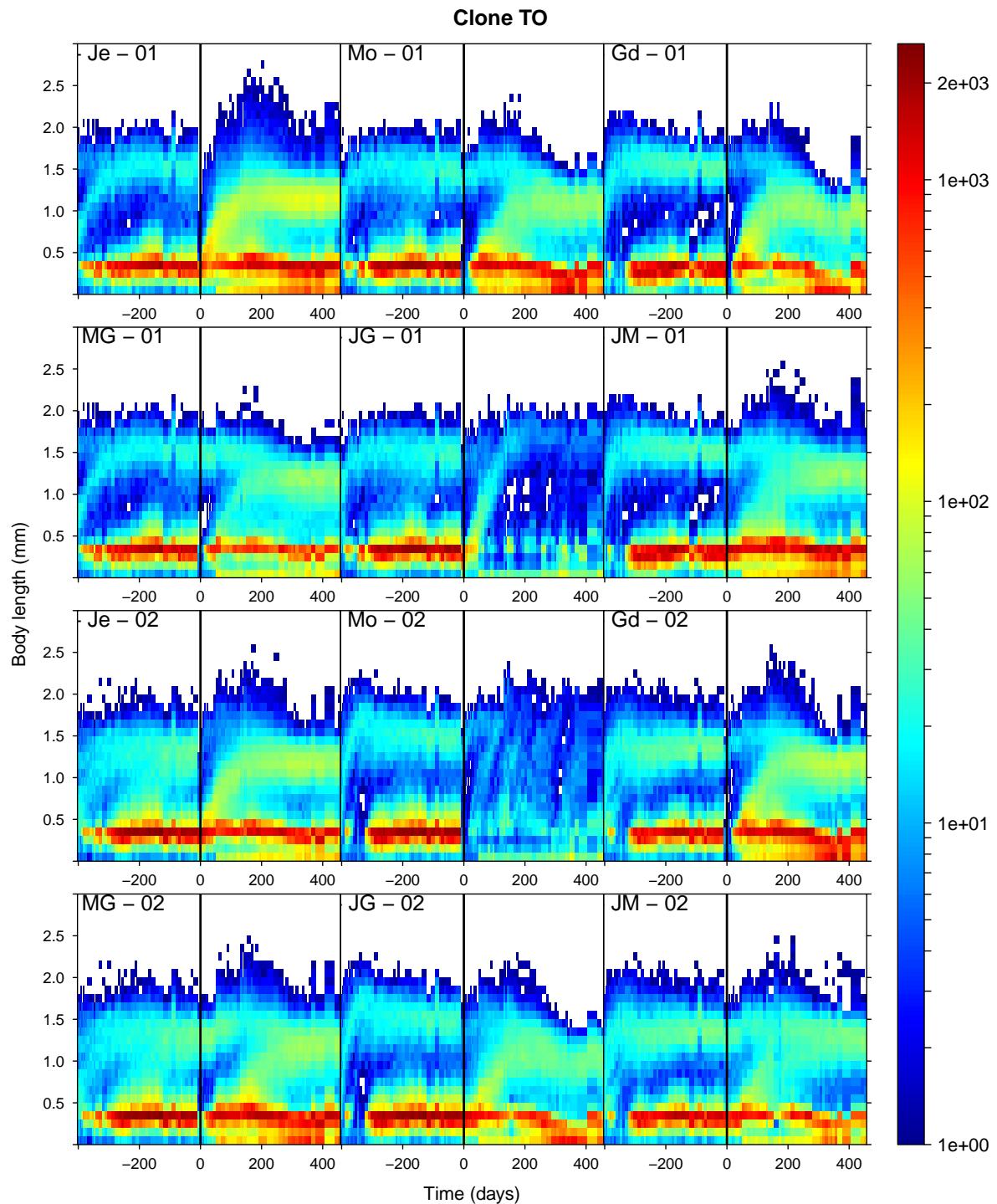


FIGURE 6.4 – Diagrammes structure-temps des populations manipulées. La ligne verticale à la date 0 marque le moment où les populations ont été manipulées. Clone HA...



... et Clone TO.

nouvelle boîte, il semblerait qu'il y ait eu une forte mortalité et la population entre dans une sorte de période cyclique avec des recrutements et remplacement des adultes successifs. Ceci s'apparente d'avantage à une situation où les plus petits individus dominent la population, ce qui pourrait s'expliquer par l'éclosion rapide d'un grand nombre de juvéniles alors que peu d'adultes sont présents.

Dans les populations JG, on constate là encore une reprise de croissance chez les adultes restant, et des éclosions massives peu de temps après la séparation. Chez HA, les adultes de grande taille meurent peu à peu et les populations retournent à une distribution bimodale. Chez TO, on observe là encore deux cas différents, dans le premier, une cohorte de petite densité parvient à grandir jusqu'à une taille relativement importante, il y a alors relativement peu de pontes, et la population se maintient avec une structure de type 2, alors que dans le second cas, on observe le comportement classique avec un recrutement massif d'individus, et une population qui converge vers une structure de type 1.

Ainsi, alors que le retrait des juvéniles avait relativement peu d'effet sur la structure des populations comparé aux populations témoins, le retrait des adultes de taille intermédiaire provoque une période transitoire un peu plus longue qu'au par avant, voir un changement d'attracteur et la convergence vers une structure et une dynamique très différente.

Traitements 3 : G - JM

Dans ce traitement, les juvéniles et les adultes de petite taille (clone HA) ou les deux tiers des adultes (clone TO) sont conservés ensemble, le reste des adultes (les grands pour HA et le tiers restant pour TO) est isolé.

Dans les populations de grands adultes isolés (G), la réponse à la perturbation est similaire à ce qui était observé pour les populations d'adultes intermédiaires (M). En effet, la séparation des populations est suivie par une période transitoire où les adultes restant grandissent légèrement et produisent de nouvelles pontes. Lorsque ces pontes éclosent, une cohorte recrute directement chez les adultes intermédiaires mais pas chez les plus grands. De même pour TO, des cohortes très denses recrutent et atteignent rapidement la taille adulte.

Il est plus intéressant de noter que le retrait des adultes les plus grands des populations HA (JM 01 et 02) provoque également le recrutement d'une nouvelle cohorte, mais plus dense que dans les traitements JG (où les adultes intermédiaires sont retirés). Ainsi, bien que l'on retire moins d'individus de la population (la cohorte

d'adultes de grande taille est moins dense), le fait de retirer les individus les plus grands des populations HA permet un recrutement plus massif chez les juvéniles, ce qui signifie que la compétition pour la ressource est retombé à un niveau plus bas que pour les traitements JM. Chez TO, on n'observe pas ce phénomène car les traitements JM et JG diffèrent par le nombre d'individus retirés des populations mais pas par la taille des individus. Ainsi, en retirant le groupe G, on retire deux fois moins d'individus que dans le groupe M, mais de la même taille. L'effet sur la compétition est donc d'avantage lié au nombre d'individus retirés, plus qu'à la taille de ces derniers.

En résumé

Ces différents traitements semblent montrer que la présence d'adultes dans la population affecte directement la capacité des juvéniles à grandir et arriver à maturité. En effet, dès la suppression d'une partie des adultes, les juvéniles présents dans la population se mettent immédiatement à grandir, et si aucun juvénile n'est présent, les nouveaux nés démarrent également leur croissance immédiatement. Cet effet des adultes sur la dynamique de la structure des populations se manifeste au travers de deux facteurs, leur nombre et leur taille. Si tous les adultes sont de même taille, le retrait d'une plus grande quantité d'adultes permet à un plus grand nombre de juvéniles de recruter. Mais ce qui est plus intéressant, ce que si des adultes de taille différentes sont présents, le retrait des adultes les plus grands, même s'ils sont moins nombreux permet à d'avantage de juvéniles de grandir. Cela montre que la taille des adultes joue un rôle direct sur la pression de compétition qu'ils imposent aux juvéniles, ce qui est un argument fort en faveur de la compétition par interférence comme mécanisme de régulation de la dynamique.

6.3.2 Observation comportementale

Dans un second temps, nous nous sommes donc intéressés aux comportements individuels d'accès à la ressource disponible. Les observations ont été réalisées sur certaines des populations ont été manipulées. Ces observations comportementales et la mesure du biais de taille dans la capacité à accéder aux ressource va nous permettre de confirmer le rôle de la compétition par interférence.



FIGURE 6.5 – Cliché d’observation de l’accès à la ressource pour la population témoin HA-01 et cliché de la population totale.

Exemple d’observation comportementale

La Figure 6.5 montre un exemple de cliché pris au cours de l’observation comportementale de l’accès aux ressources. Ce cliché a été pris pour la population témoin HA 01. Bien que ce ne soit qu’un seul exemple de cliché, cet exemple est très représentatif de ce qui a été observé dans toutes les populations mesurées. On peut observer sur ce cliché une forte concentration d’individus regroupés sur la pastille de nourriture (en rouge au centre) et des individus plus dispersés aux alentours. Il est intéressant de constater la différence de taille des individus sur ou aux abords de la pastille de ressource comparée à la celle des individus plus éloignés et à l’ensemble des individus de la population. Alors que les individus éloignés semblent quasiment tous être des juvéniles, les individus les plus gros présents sur ce clichés sont tous sur la pastille de ressource ou dans ses environs proches. Ceci est observé alors même qu’en nombre d’individus, cette population est largement dominée par les juvéniles. Si l’accès à la ressource était indépendant de la taille, on s’attendrait donc à avoir davantage de juvéniles présents sur la pastille que de grands individus. Il y a donc un biais de taille corporel manifeste dans l’accès à la ressource.

Le cliché présenté en Figure 6.5 fait parti d’une série de 10 clichés de la même population à 15 minutes d’intervalle. La Figure 6.6 présente les fonctions de distribution cumulées de la population totale (rouge), des individus accédant à la ressource sur chacun des clichés (gris clair), de la moyenne des individus accédant à la ressource

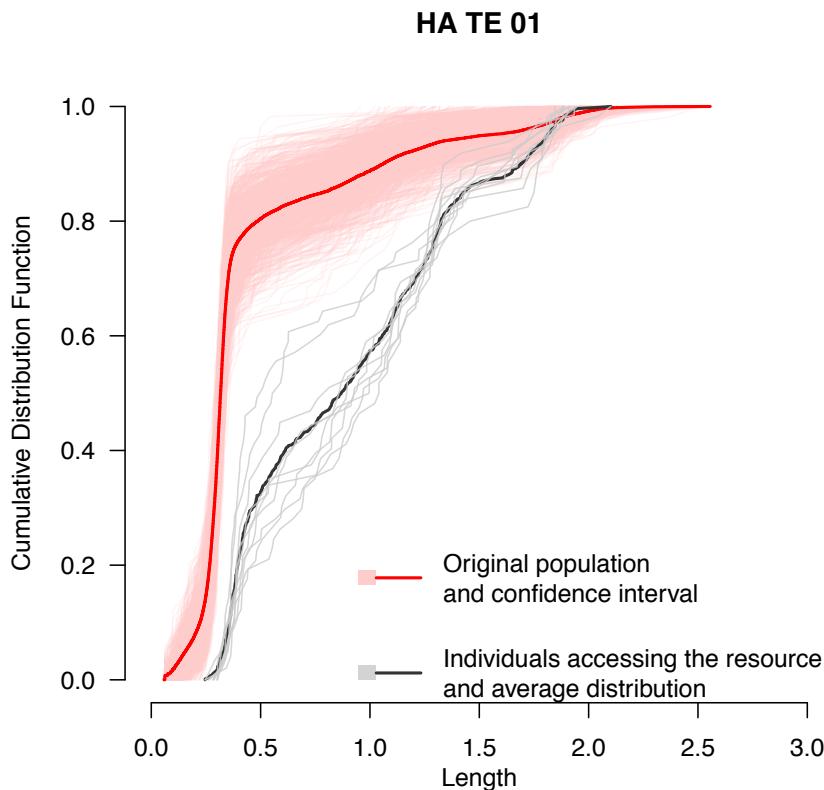


FIGURE 6.6 – Mesure du biais d'accès aux ressources pour la population témoin HA 01. Test de Kolmogorov-Smirnov de comparaison de deux échantillons : gris en dessous du rouge : $p < 10^{-10}$.

(gris foncé), et de 1000 échantillons aléatoires de même taille que la distribution moyenne des individus accédant à la ressource. On constate que les dix distributions gris sont systématiquement en dessous de la distribution dans la population entière. Qui plus est, elles sont également systématiquement en dehors de l'intervalle des sous échantillons aléatoires. Le test de comparaison des distributions, effectué avec la comparaison moyenne est également extrêmement significatif. Cela nous permet d'affirmer qu'il y a un biais significatif en faveur des individus les plus grands de la population dans l'accès à la ressource. En effet, alors que 80% des individus de la population mesurent moins de 0.5mm, ils ne représentent qu'un tiers des individus présents sur ou aux abords de la pastille de nourriture. De plus, 13% des individus sur la ressource mesurent plus de 1.6mm alors qu'ils représentent moins de 5% de la population totale. Enfin, 50% des individus présents sur la pastille ont une taille entre

0.45 et 1.35mm alors que cette classe de taille ne constitue que 15% de la population totale.

Mesure du biais d'accès aux ressources

La mesure du biais par comparaison des distributions cumulées a été réalisée sur 10 populations. La Figure 6.7. On constate que dans tous les cas il existe un biais en faveur des individus les plus grands pour l'accès à la ressource. On constate également que même dans les populations où le nombre de grands individus est relativement important, telle que TO TE 01, le biais reste significatif avec une large sous représentation des 40% d'individus de moins de 0.5mm.

On remarque encore que même dans les populations où les juvéniles représentent plus de 80% de la population totale (HA JM 01, HA JM 02, HA TE 02, TO MG 02), on ne comptabilise sur la ressource jamais plus de 50% d'individus de moins de 0.6mm. Sur l'ensemble des cas étudiés, les 10% les plus grands des individus de la population totale représentent jusqu'à plus de 50% des individus mesurés sur les ressources, et généralement autour de 20%.

Les biais en faveur des grands individus dans l'accès à la ressource semble donc être systématique, quelque soit la population étudié. Nous avons utilisé dans ces observations des populations dont la structuration en taille était différente. Ainsi, même avec très peu de grands individus dans la population, ceux-ci sont très largement sur-représentés lors des comptages sur les pastilles. Il semble donc que la capacité des individus de grande taille à dominer la ressource soit commune à nos deux clones, et ne dépende que peu des conditions de densité de la population. Lors de la prise des clichés servant de base à ces mesures, nous avons également pu identifier en temps réel des comportements au cours desquels des individus se mettaient à tourner rapidement en rond lorsque d'autre s'approchaient de trop près, provoquant leur fuite. Ces comportements étaient particulièrement visibles chez les individus les plus grands, faisant fuir rapidement les plus petits. L'inverse n'a jamais été observé. Ainsi, la domination des plus grands individus sur la ressource passe notamment par des comportements pendant lesquels ils chassent les individus plus faibles de leur environnement direct, empêchant les fuyards d'accéder à la ressource. Ce comportement répond à notre définition précédente de la compétition par interférence.

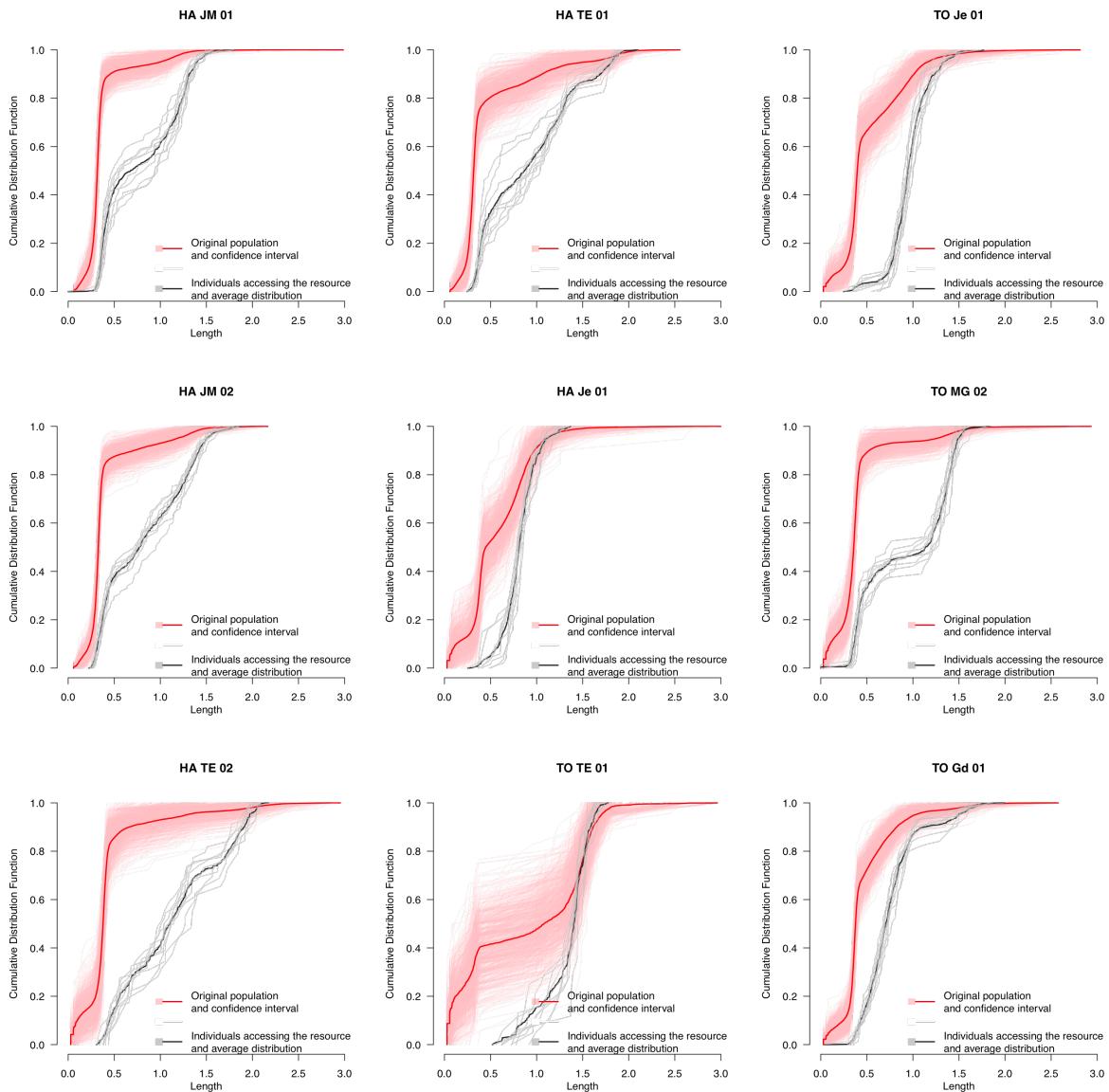


FIGURE 6.7 – Mesures du biais d'accès aux ressources pour 9 autres populations.

6.4 Discussion

Au cours de cette étude, nous avons analysé la réponse de la structure en taille de populations de collemboles à des perturbations. Plusieurs perturbations ont été appliquées aux deux clones étudiés jusque là, HA et TO. Ces perturbations ont consisté à manipuler la structure en taille de la population pour observer l'établissement d'un nouvel équilibre en fonction des nouvelles conditions imposées.

Nous avons également réalisé une série d'observations des comportements individuels d'accès aux ressources. Ces observations nous ont permis de mettre en évidence un biais systématique dans l'accès à la ressource en faveur des individus les plus grands de la population.

6.4.1 Stabilité et résilience des différentes structures en taille

Au cours de la première expérience, nous avons manipulé la structure de plusieurs populations des clones HA et TO. Les différentes manipulations réalisées ont permis de tester la stabilité des différents attracteurs décrits dans le Chapitre 4. En effet, les populations huit HA utilisées dans étude étaient toutes dans une structure de type 4 au moment de la perturbation, alors que les populations TO étaient dans des structures de type 1 ou 2. Nous avions déjà constaté que les structures de type 4 n'étaient stable que le temps que survivent les adultes les plus grands, mais une fois disparus, ces derniers n'étaient pas remplacés et les populations convergeaient vers différentes structures. Ceci est encore confirmé par nos populations HA témoins, en effet, les adultes les plus grands survivent le changement de boite d'élevage mais meurent de vieillesse après quelques centaines de jours. La structure observée subit alors le même type de transition que les populations présentées dans le Chapitre 4. De plus, lorsque les adultes les plus grands sont retirés des populations, ils ne sont pas remplacés malgré une légère croissance des adultes de taille intermédiaire. A la place, une cohorte de juvéniles parvient à grandir et rejoint les adultes intermédiaires, augmentant la compétition au sein de cette classe, ce qui empêche une croissance vers les très grandes tailles. Enfin, lorsque l'on enlève les juvéniles ou les adultes de taille intermédiaire, les plus grands parviennent à se maintenir quelques temps après perturbation mais non sont pas remplacés après leur mort. Cette structure trimodale est donc stable localement, mais le bassin d'attraction est trop petit pour permettre de l'atteindre, à part dans des conditions très particulières telles que décrites dans le Chapitre 4.

A l'inverse, la plupart des populations dont la structure a été modifiée au moment de la manipulation converge vers une structure avec un grand nombre de juvéniles, et des adultes plutôt petits et en assez forte densité. Cette structure, similaire aux structures de type 1, semble donc avoir un bassin d'attraction plus large que les autres car elle est atteinte quelque soit la manipulation effectuée sur la structure. Cette structure est généralement atteinte lorsque beaucoup de juvéniles grandissent et atteignent la maturité en même temps. Au cours de nos différentes manipulations, soit des juvéniles

étaient présents et pouvaient grandir dès que la pression de compétition était relâchée par le retrait de tout ou partie des adultes, soit seul des adultes étaient gardés, mais ils se sont alors massivement reproduits et à cause d'une faible compétition, une large cohorte de juvénile a pu rapidement commencer à grandir et atteindre la maturité.

On constate également que le temps nécessaire à la stabilisation d'une nouvelle structure semble dépendre principalement de la présence ou de l'absence des adultes. En effet, les populations les plus rapides à atteindre un équilibre sont celles dont tous les adultes ont été prélevés (2 à 3 semaines). A l'inverse, les plus lentes sont celles dont seuls les juvéniles ont été prélevés (> 200 jours). En diminuant la possibilité des juvéniles d'accéder à la ressource, les adultes acquièrent une longue survie, ce qui fait d'eux une force stabilisatrice de la structure, mais en ralentissant la capacité de grandir des juvéniles, cela ralentie également la possibilité de la population à se remettre d'une perturbation et notamment du prélèvement de ses juvéniles.

6.4.2 Compétition par interférence

L'impact du retrait des adultes d'une population sur la reprise de croissance des juvéniles, ainsi que le biais dans l'accès aux ressources en faveur des individus les plus grands viennent confirmer l'hypothèse de la compétition par interférence comme force régulatrice de la dynamique de nos populations de collemboles. Cette interférence s'exprime principalement via des comportement individuels lors de l'accès à la ressource. En effet, les individus ont tendance à chasser leur voisins lorsqu'ils sont trop proche. Au cours de cette opération, les individus les plus grands parviennent à chasser la plupart de leur voisins alors que les plus petits ne les affectent pas. Au contraire, les plus petits ont davantage tendance à fuir, et limitent ainsi leur accès à la ressource. De ce fait, la présence, même en faible densité, d'individus très grands affecte fortement la dynamique de la structure comme proposé par notre étude théorique du Chapitre 5. En monopolisant la ressource, ils bloquent la croissance des individus plus petits, et une nouvelle cohorte de juvénile ne parvient à grandir que lorsque les adultes les plus grands ont disparu, comme observé dans les premières expériences présentées ici, et dans le Chapitre 4.

En revanche, contrairement à ce qui est prévu par le modèle, la disparition ou le retrait de la cohorte des individus les plus grands ne provoque pas de remplacement, mais plutôt un changement de dynamique car lors de cette disparition, beaucoup de juvéniles se mettent à grandir d'une fois, ce qui modifie fortement les rapports de compétition entre les différentes cohortes et au sein de chacune.

De plus, les résultats de ces expériences montrent également que la compétition par exploitation continue de jouer un rôle dans la régulation des populations. En effet, la suppression de l'ensemble des juvéniles, les individus les plus compétitifs par exploitation, affecte les adultes, qui sont alors capables de reprendre leur croissance jusqu'à l'éclosion de nouvelles cohortes de juvéniles.

6.5 En conclusion

Cette série d'expérience a permis de confirmer le rôle prépondérant que jouent les adultes dans la régulation de la dynamique des populations structurées de Collembole. Mais elle a également apporté des arguments montrant l'existence d'une régulation par la compétition par exploitation. Les deux mécanismes semblent donc intimement liés, et c'est l'équilibre entre les deux qui conduit aux dynamiques observées dans le Chapitre 4. Un changement brutal de cet équilibre en prélevant une partie de la population, diminuant rapidement l'impact de la compétition par interférence (en retirant les adultes) ou par exploitation (en retirant les juvéniles) affecte la population en la conduisant généralement vers un nouvel équilibre de structure.

L'équilibre entre compétition par interférence et compétition par exploitation dans la régulation des populations structurées dépend de la structure de la population elle-même, mais est également susceptible de dépendre des conditions environnementales. La température est un élément connu pour son impact sur la taille des individus, et est donc susceptible d'affecter cet équilibre en venant non seulement modifier les trajectoires d'histoire de vie individuelles, mais également les interactions entre les individus et les mécanismes de densité dépendance. Les interactions entre mécanismes de compétition et effets de la température feront l'objet du chapitre suivant.

7

De l'individu à la population : quand la densité dépendante casse la règle taille – température

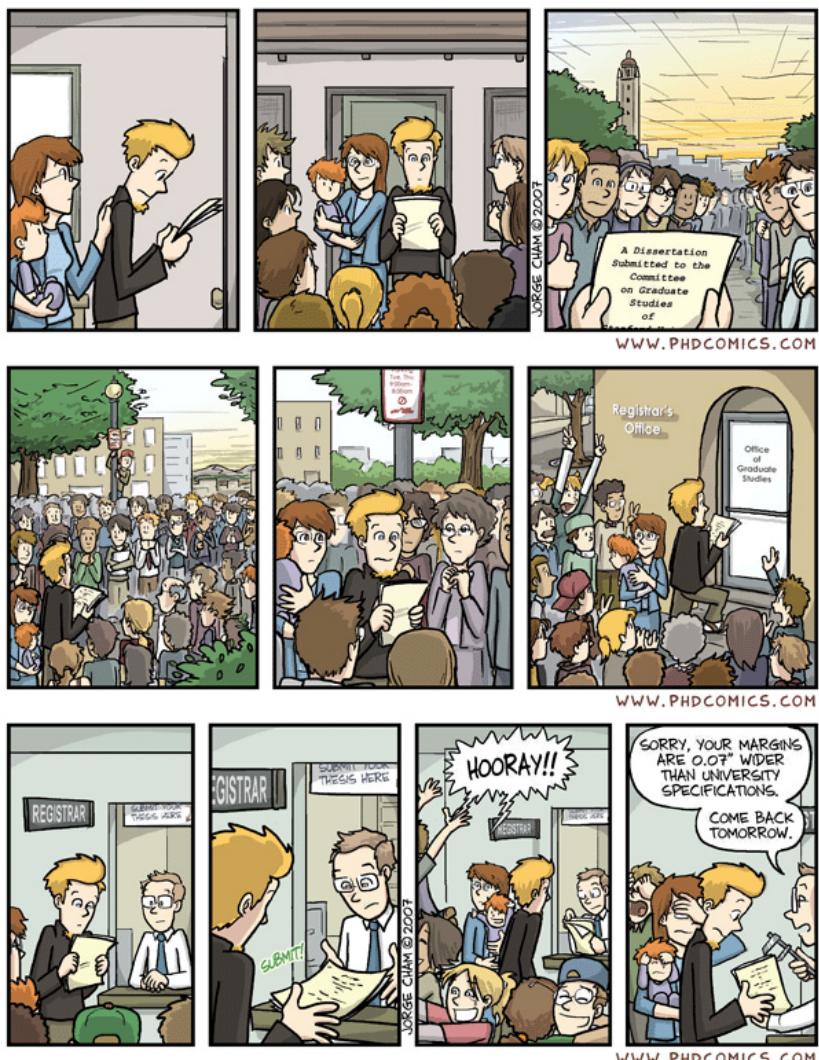
Troisième partie

Conclusion Générale



Quatrième partie

Annexes



Comptage haut débit de populations en microcosmes élevées au laboratoire

Mallard, François, Vincent Le Bourlot, and Thomas Tully. "An Automated Image Analysis System to Measure and Count Organisms in Laboratory Microcosms." PLoS One 8, no. 5 (2013)

Abstract

BECAUSE OF recent technological improvements in the way computer and digital camera perform, the potential use of imaging for contributing to the study of communities, populations or individuals in laboratory microcosms has risen enormously. However its limited use is due to difficulties in the automation of image analysis.

We present an accurate and flexible method of image analysis for detecting, counting and measuring moving particles on a fixed but heterogeneous substrate. This method has been specifically designed to follow individuals, or entire populations, in experimental laboratory microcosms. It can be used in other applications.

The method consists in comparing multiple pictures of the same experimental microcosm in order to generate an image of the fixed background. This background is then used to extract, measure and count the moving organisms, leaving out the fixed background and the motionless or dead individuals.

We provide different examples (springtails, ants, nematodes, daphnia) to show that this non intrusive method is efficient at detecting organisms under a wide variety of conditions even on faintly contrasted and heterogeneous substrates.

The repeatability and reliability of this method has been assessed using experimental populations of the Collembola *Folsomia candida*.

We present an ImageJ plugin to automate the analysis of digital pictures of laboratory microcosms. The plugin automates the successive steps of the analysis and

recursively analyses multiple sets of images, rapidly producing measurements from a large number of replicated microcosms.

A.1 Introduction

Because of their relatively short generation time and ease of rearing, invertebrate species are ideal for studying population dynamics and life history traits: *Daphnia* (Hebert, 1978; Drake & Griffen, 2009), *Drosophila* (Mueller *et al.*, 2005), mites (Benton & Beckerman, 2005), *Collembola* (Pike *et al.*, 2004; Tully & Ferrière, 2008), Nematodes (Chen *et al.*, 2001; Alvarez *et al.*, 2005). But even in these convenient model organisms, data collection is often made by eye which is possible when populations are very small (Drake & Lodge, 2004; Pike *et al.*, 2004), but can soon become far too time consuming.

Measurements can be made using digital images of individuals or populations. Pictures are ideal because they are taken rapidly, they are innocuous, cheap and can be stored and re-observed if necessary. During the past fifteen years, the technological improvements of digital cameras, hard drive storage capacities and computer performances (Walter, 2005) has radically changed the way researchers use images to collect and store information on their experiments.. Numerous image analysis software are now available (Eliceiri *et al.*, 2012) many of which are open-source (Schneider *et al.*, 2012). In experimental ecology, such progresses enables the acquisition of large amounts of pictures and the tracking of individual behaviour, fecundity or growth trajectory on a fine time scale and over long periods of time. The measurement itself can be made manually on a computer using appropriate image analysis software such as ImageJ (Abràmoff *et al.*, 2004; Schneider *et al.*, 2012) to estimate egg and body sizes for instance (Tully & Ferrière, 2008; Plaistow & Benton, 2009). Massive image capture and analysis can also be used to follow the size and structure of an experimental population. But even on pictures, measurements remain time-consuming and may quickly become impractical. Reliable and reproducible automatic counting and measuring methods are then needed. Various authors have designed and proposed image analysis methods to automatically measure or count small organisms in the laboratory (Krogh *et al.*, 1998; Hooper *et al.*, 2006; Marçal & Caridade, 2006; Lukas *et al.*, 2009; Auclerc *et al.*, 2010). But these methods fail at dealing with heterogeneous substrates and the particles and dead individuals that are prone to be detected as living individuals in the automatic census. Here we present a simple image processing method that can increase the efficiency and reliability of particle detection and population monitoring

which has seldom been used before in ecology (Færøvig *et al.*, 2002; Mallard *et al.*, 2012). The principle used here is based on the particle analysis developed in the ImageJ multi-tracker plugin (Kuhn, 2001). The idea is to compare several pictures of the studied microcosm to construct a composite picture made up from the motionless elements. This will generate a background image which can then be removed from the original pictures to show only the elements that moved, which are often the organisms being studied. It requires simple material (a digital camera or a webcam, a stand and a good lighting device) and an image processing program. Here we used the open-source ImageJ software (Abràmoff *et al.*, 2004).

We first describe the different steps of the image segmentation using a laboratory population of the springtail *Folsomia candida* (Collembola, Isotomidae) as a model microcosm (Fountain & Hopkin, 2001). The same method is applied using different environments to illustrate the variety of biological models and questions that can be tackled with it. We then give some quantitative assessments of the method's reliability and robustness using again the collembolans as a case study. Finally, we describe an ImageJ plugin that we have developed to automate batch laboratory population census.

A.2 Materials and methods

A.2.1 Method overview

Image acquisition

The first step is to take a set of pictures (usually from three to five) of the microcosm being studied with constant framing and lighting (Figure A.1a). The camera and the microcosm have to be kept in exactly the same position while the stack of pictures are taken. We used a digital camera fixed on a stand and remotely controlled by a computer (Nikon D300 and CameraControlPro). Constant, homogeneous and strong lighting was provided by four LED bulbs (Pikaline, 16W, 650 lumens). It is always better to have a good light homogeneity but, as discussed below, the method can compensate for partial lighting inhomogeneity. Temporal stability of lighting conditions between pictures in a stack is more important. Using fluorescent lamps is not recommended since their light intensity varies, causing lighting heterogeneity between pictures. We also recommend not to use incandescent light bulbs as they produce a lot of heat that can perturb or harm the studied organisms.

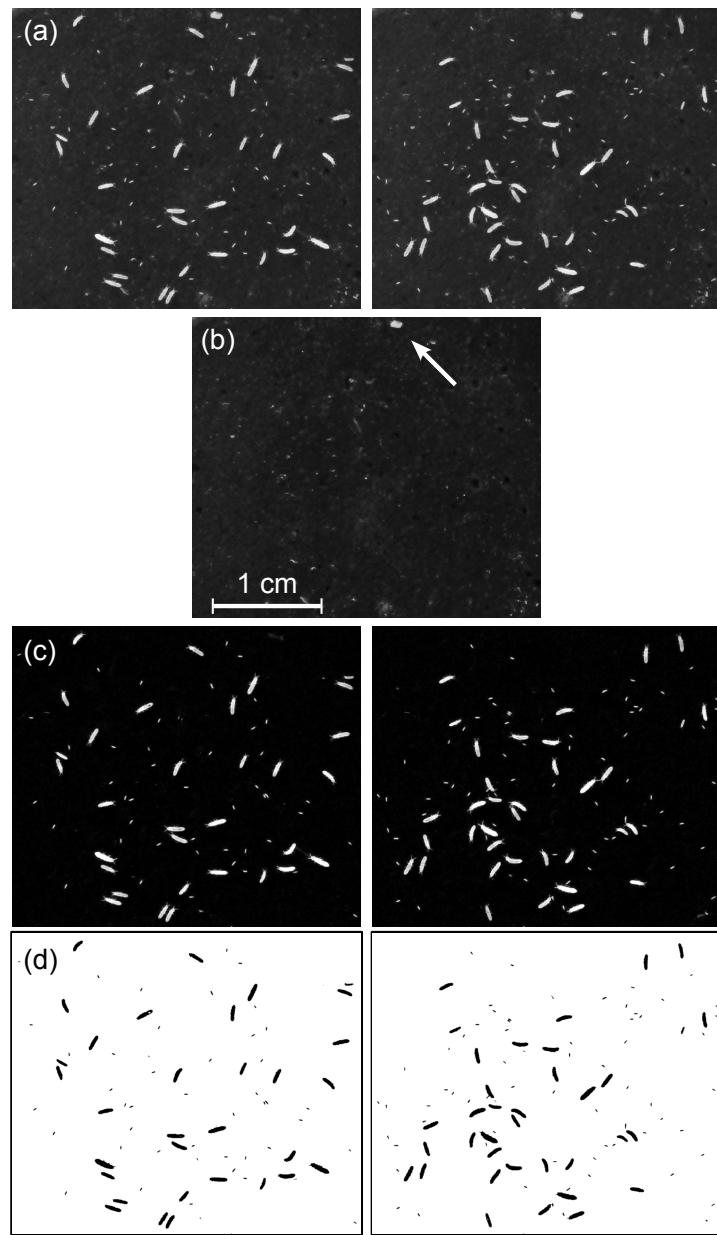


Figure A.1 – The successive steps of the image analysis. (a) Two of the original pictures of a population of *Collembola Folsomia candida* raised on humid plaster of Paris darkened with Indian ink. (b) The constructed still background picture. Each pixel is calculated as the darker pixel of the original set of pictures. (c) Subtracting (b) from (a) removes the still background and reveals the springtails. The white grain in the background (see arrow) has disappeared. (d) After thresholding it becomes possible to count and measure the springtails with great confidence.

Creation of a background picture

Using ImageJ, the pictures are put into a stack (menu File, Import, Image Sequence) and then compared (Image, Stacks, Zproject) to generate a new image composed of all the elements that remained motionless (Figure A.1b). Each pixel in the stack is analysed and at each position only the one of minimal intensity (i. e. the darkest one) is kept. Other methods (median, mean) are recommended if the picture quality is heterogeneous or if the pictures are taken on a time scale long enough for the lighting conditions to vary slowly. The resulting image - the still background - is then subtracted from each of the original stack pictures (Process, Image Calculator, Figure A.1). This produces a new stack of images that only contains the mobile elements, here the collembolans (Figure A.1c).

Detecting, measuring and counting the organisms

The next step is the thresholding procedure that will transform the 8-bit images (256 grey levels) into black and white 2-bit images (Image, Adjust, Threshold, Figure A.1c). The selected threshold value determines the grey level above which the pixels will become white and under which they will become black and be measured. Removing the substrate image created a homogeneous background, on which the organisms are clearly visible. Particle measurement becomes less sensitive to the chosen threshold value, since a large range of threshold values gives equivalent results. Once the 2-bit pictures are created, the ImageJ "Analyse Particles" function can be used to count and measure the particles.

A.2.2 Application examples from various biological systems

To prove the wide potential use of this method in experimental ecology, we worked on several other biological systems. In the first two, we counted and measured other model organisms in their usual laboratory environments (nematodes in agar plate and zooplankton in a pond sample). We then give two other methodological applications: the tracking of a single collembolan and the measurement of ants' activity during a long period of time. No endangered or protected species were involved and no specific permission was required. The animals were just briefly used for taking a set of pictures without being harmed by handling them.

Detecting and counting nematodes in a Petri dish

This method was tested for detecting nematodes (*Caenorhabditis elegans*) on agar in a Petri dish (Figure A.2a). We took a set of 10 pictures interspaced at approximately 5 to 10 sec. We used the same camera as previously and the Petri dish were lit up from below using the lighting device of a dissection microscope.

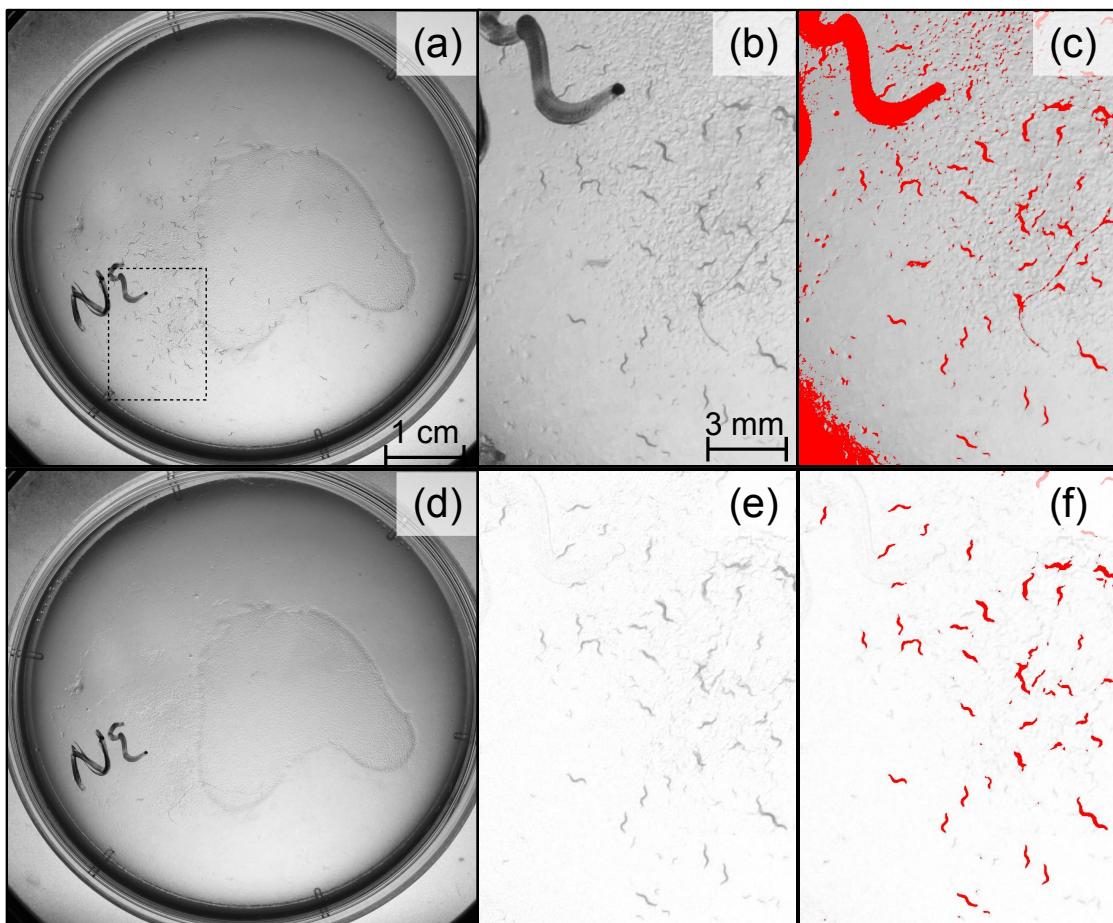


Figure A.2 – Detecting nematodes on agar in a Petri dish. Several pictures of a standard nematode rearing plate such as (a) have been taken. From this stack of pictures, a background image (d) has been created. The four other panels are close-up views of the same area (dashed rectangle of (a)) before (b, c) and after (e,f) the removal of the background image. A standard particle analysis run on the original pictures (b,c) failed to bring out only the nematodes: an optimal thresholding is impossible because of the background heterogeneity (c). But removing the still background (e) allows a much more efficient detection of the nematodes (f).

Counting and identifying pond copepods and ostracods

The method has also been applied for detecting zooplankton (*Daphnia* & *Cypris*) in a sample of pond water containing some filamentous algae (Figure A.3a,b). We used the same camera and lighting unit as in the case of the collembolan population. In order to generate the background image five coloured pictures (interspaced at app. 5 to 10 sec) have been compared (Figure A.3c).

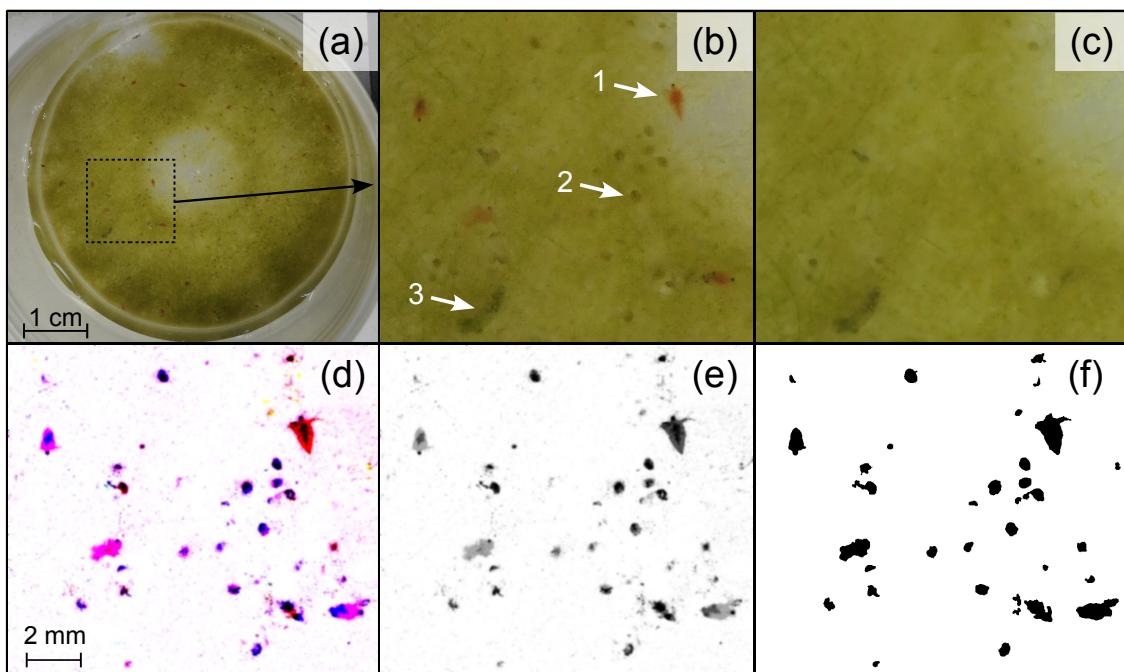


Figure A.3 – Detecting and counting the zooplankton in a sample of pond water. (a) One picture among five similar ones. (b) A close-up view (dashed rectangle) reveals a few Cladoceran (red *Daphnia*, arrow 1) and several small Ostracods (*Cypris* sp., arrow 2) on a layer of green algae. The difference between (b) and still background (c) reveals the particles that have moved, i.e. the crustaceans. This picture can be transformed into an 8-bit grey image (e) which can be used to detect, measure and count the zooplankton (f). The immobile dark clumps (arrow 3) are excluded from the census. The colour image (d) can also be used to identify different species.

Tracking the movements of an isolated collembola

In this example, we put a single collembola into a container made of three connected square compartments filled with a substrate of humid and darkened plaster and track its exploratory behaviour (Figure A.4). Two hundred pictures of the box were taken,

one every 5 sec. The lighting unit used was similar to that previously described for the collembola system.

Measuring the temporal dynamics of activity in an ant colony

A high resolution usb webcam (Dinolite AM7013MZT, 5 Mp) was placed above a laboratory ant colony (Figure A.5a) continuously lit by a LED bulb. The camera was programmed to capture an image of the nest entrance (Figure A.5, arrow 1) every 30 sec during 18 hours. The \approx 2000 images have then been processed with ImageJ in order to compute the fixed background. The number of ants wandering around the nest were then automatically counted on each picture (Figure A.5d).

A.2.3 Method reliability

How many pictures are needed ?

We studied the minimal number of images needed according to particle density, using springtail populations as an example (Figure A.1). We took sets of twenty pictures of ten rearing boxes with increasing densities of juveniles measuring \approx 0.15 to 0.5 mm long. For each density, we performed our analysis on different subsets of the whole set of pictures, progressively increasing the number of images used to calculate the background (Figure A.6a). A total of 320 sets of pictures were analysed.

How repeatable are the measurements of a population structure?

To illustrate the repeatability of the method for measuring a population structure, we analysed four sets of five or six pictures of the same collembolan population (Figure A.6b). We divided the size distribution of collembolan (from 0.1 to 3 mm) into 145 classes, each of 0.02 mm width, and analysed the number of individuals in these classes using a generalised additive model (GAM, function gam of the mgcv library in R) with a Poisson distribution, a cubic regression spline, and an imposed high number of knots ($k=20$) to fit the data closely. We then tested differences between the pictures and the stacks of images using anova and Chi-squared tests.

Are the counting measurements reliable?

To test whether our counting method is reliable, we compared - for several collembolan densities - the number of particles automatically counted using the background

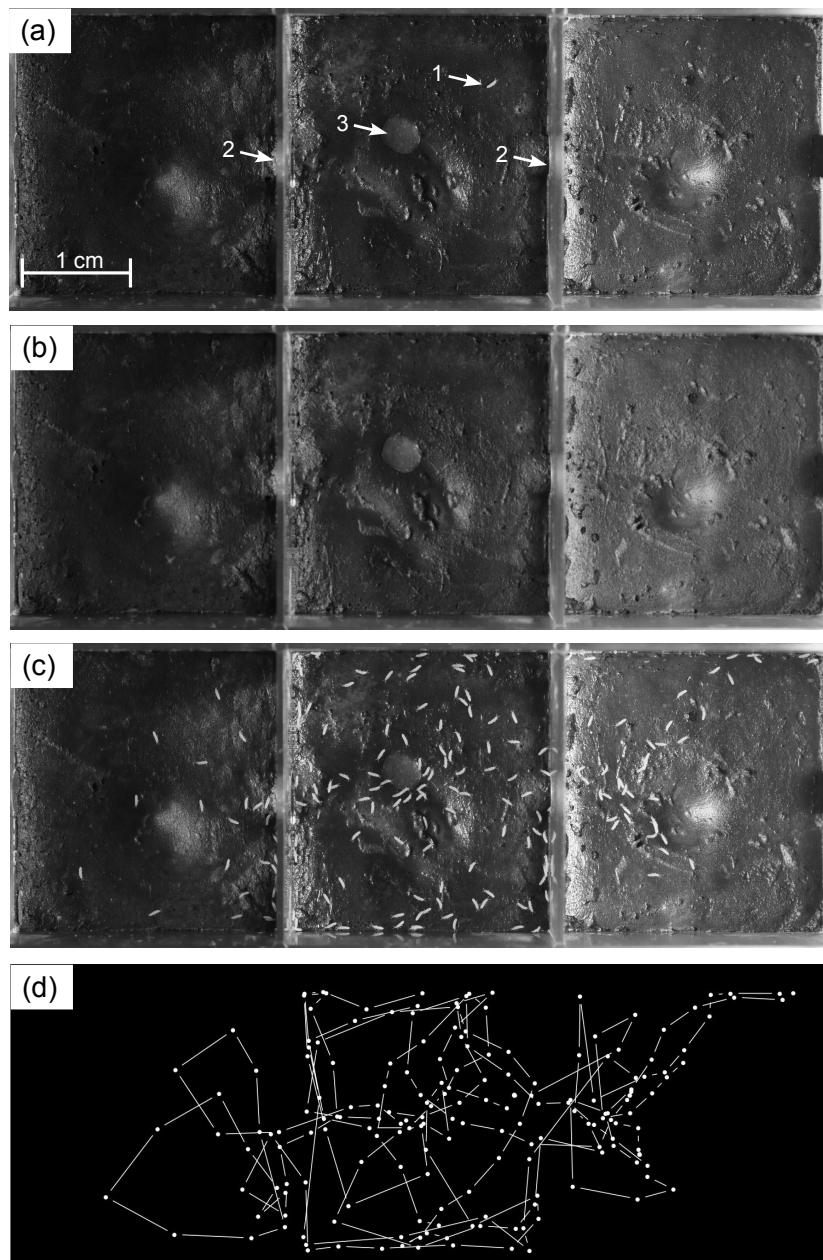


Figure A.4 – Tracking an isolated collembolan wandering in a container. The container is made of three compartments connected by small holes (arrows 2). A pellet of food (arrow 3) is visible. A picture was taken every 5 sec. during 30 min. The still background (b) was calculated by averaging the 300 pictures. It was then subtracted from each picture to reveal the collembolan. Picture (c) is the addition of the background (b) and of all the images after the background's removal. It shows the different positions of the collembola during the follow-up. The full track of the springtail is plotted on panel (d).

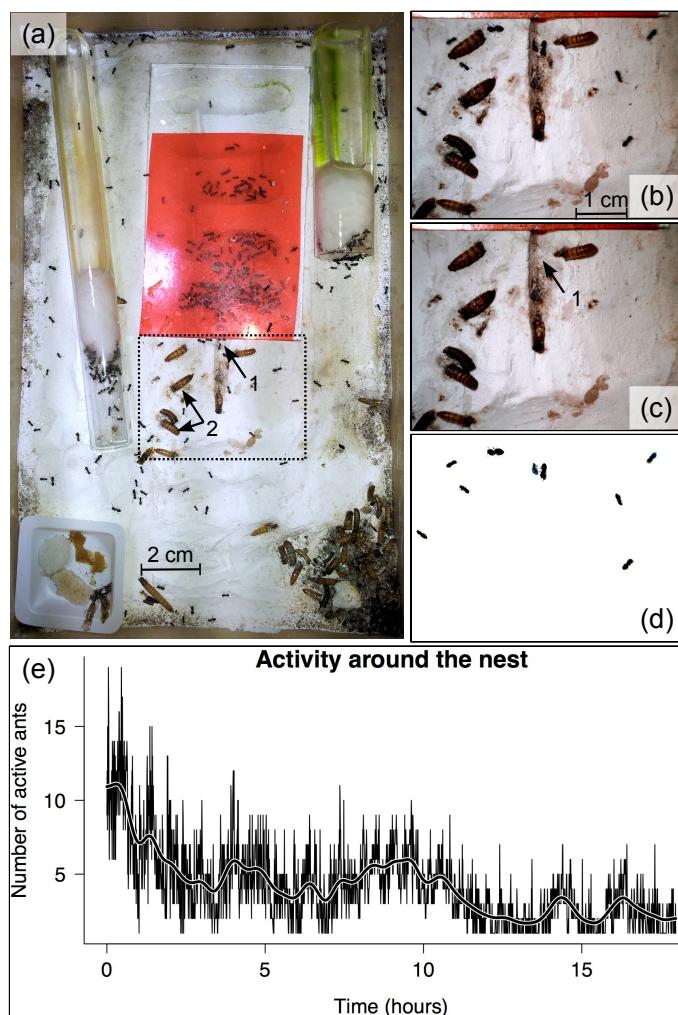


Figure A.5 – Follow-up of the activity of an ant colony. (a) General view of an ant colony bred in the laboratory on a plaster substrate. The below-ground colony is under the red plastic slate. The ants activity around the nest entrance (arrow 1) has been followed within the dashed rectangle (b). (c) The background image is built up through the comparison of multiple pictures (median value). (d) The difference between (b) and (c) reveals the ants entering and exiting the nest. Immobile dark particles such as remains of food (Tenebrio larvae, arrow 2) are discarded from the analysis. (e) By automatically repeating the previous steps, one can easily count the number of active ants around the entrance of the nest. This has been done every 30 sec for 18 h. The graph displays all these measurements and reveals the temporal dynamics of the mean activity around the nest.

removal method with a measurement made manually. Ten sets of 20 pictures each were analysed automatically to measure the mean number of particles and their total surface. The number of individuals was also measured manually on one picture belonging to

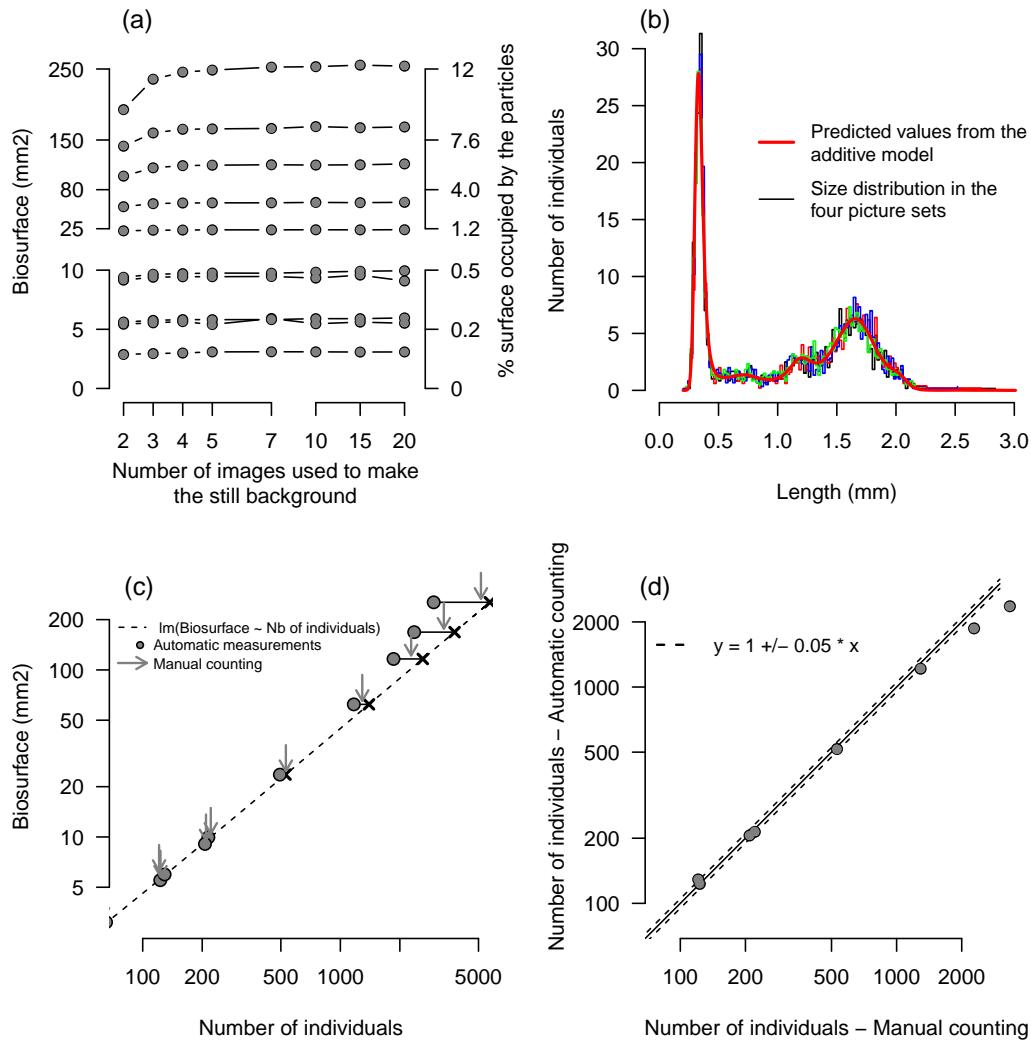


Figure A.6 – Assessing the method's reliability on a collembola population. (a) Total measured collembolan biosurface (mm^2) depending on the number of pictures in the stack. For low densities, two or three pictures are sufficient to have a good and reliable measurement. For higher densities, four or five pictures are needed. (b) Size distribution of the same collembola population. Four different sets of pictures taken by two different users were analysed. The size classes are 0.02 mm width. We fitted a generalised additive model that did not show any significant difference between the pictures nor between the sets. (c-d) Reliability of the automatic counting method. (c) The estimated biosurface measured in 10 boxes and the number of individuals automatically counted (circles). Results of the manual counting are shown (grey arrows) together with a linear regression between the biosurface and the number of individuals calculated for the five lowest density boxes. (d) Comparison of the number of individuals for automatic and manual counting methods.

each set (Figure A.6c-d). We then performed a linear regression between the surface and the number of individuals calculated for the five lowest density boxes. The analyses were all implemented in R 2.15.2 software (<http://cran.r-project.org>, Ihaka & Gentleman, 1996).

A.2.4 Automated implementation

We present an ImageJ plugin called BP_sensor for “Batch population sensor” that we have developed to automate the measurements of size and structure in many replicated laboratory populations raised in experimental microcosms (Figure A.7 in Section A.5). This plugin was specifically designed to track populations of the Collembola *Folsomia candida* but it is versatile enough to be easily adapted to other experimental setups (Figure A.8 in Section A.5). It automatically performs the recursive census of multiple laboratory populations of collembolans (Figure A.9 in Section A.5). The code is written in Java and runs within the freely available and open-source ImageJ software (Abràmoff *et al.*, 2004, <http://rsbweb.nih.gov/ij/>).

A.3 Results and discussion

A.3.1 Counting and tracking individuals in various biological systems

The method we propose allows a standardisation and automation of microcosm measurements. The segmentation of pictures into regions of interest that match structural units is one of the most critical steps in the process of reducing the complexity of images and extracting information (Russ, 2002). It usually relies on efficient and precise thresholding. When a single picture is analysed without making use of our background removing procedure, the efficiency of this crucial thresholding step can be improved by (1) controlling the overall luminosity to ensure selecting particles with the same precision everywhere on the picture (homogeneous lighting) and by (2) maximising the contrast between the particles (here living organisms) and their background (here substrate) to get a straight particle segmentation. Removing the motionless background corrects for heterogeneity in lighting conditions and in the underlying substrate. In Figure A.4, the blackness of the substrate is heterogeneous on the original pictures which would hinder a standard particle analysis to operate

efficiently. This background removal method is also a way to suppress motionless particles and to increase the contrast between moving particles and their substrate (Figure A.1c,f). It then becomes possible to automatically adjust the threshold value required for particle measurements since a larger range of the thresholding values will give similar results.

This increased robustness comes at a cost: the multiple pictures have to be perfectly lined up. Even a slight movement can blur the constructed background image and the rest of the analysis will fail. That is why we recommend using a stable stand and a remote shutter release to avoid any movement of the camera. Note that it is possible to translate and re-align images that have moved using the multiplication of the Fourier transformed images (convolution). Our method is also sensitive to temporal luminosity variations: the moving particles can create shadows that darken their surrounding substrate, which locally reduces the efficiency of the background removal. Providing omnidirectional and stable lighting limits the formation of shadows and easily avoids these unwanted effects.

On 8-bit grey images, the background image can either be calculated as the maximum or the minimum grey value in the stack, depending on whether the moving particles are lighter or darker than their substrate. In our case study, the springtails are lighter than the darkened plaster and we used the minimal value. However, using the median or the mean value can be advantageous, especially when the background is very heterogeneous or the contrast between the particles and the substrate is so small that the moving elements can be either darker or lighter than the substrate depending on their positions. For these reasons, we used the mean grey value to calculate the background in all four additional examples. To be efficient, the number of analysed and compared pictures has to be relatively high (at least 4 or 5). Similarly, it is often more efficient to remove the background by computing the “difference” between the original images and the background rather than simply the “subtraction” (see the options of the ImageJ “Image calculator” function). Here we applied this method to extract the nematodes from their background as they were either brighter or darker than their agar substrate, depending on the local light reflection.

Given a few adjustments, our measurement method can be applied to various systems. It was quite efficient at highlighting nematodes on agar. Removing the background (Figure A.2d) improved the reliability for the detection of nematodes (Figure A.2b,c and f) even though the image was faintly contrasted (Figure A.2e). Although it improved the detection of adults, the analysis was not perfect since, for

example, the small worms were not detected (Figure A.2). But the use of a more performant and homogenous lighting unit, combined with some additional image processing such as smoothing, could certainly improve the analysis efficiency.

In the pond water sample (Figure A.3), the “substrate” is not motionless: the swimming organisms can shake or move the algae or non living fragments floating around, which can alter the process of background removal. But despite this potential drawback, the method turned out to be pretty efficient at bringing out the zooplankton. It even managed to reveal minor morphological details which were almost hidden in the original pictures (cf. antenna of the *Daphnia* pointed by arrow 1 on Figure A.3c). However, long term tracking (as for the ant colony or an isolated springtail) would probably fail owing to too much long term blurring of the background – unless several backgrounds are recursively constructed on a shifting subset of the whole stack of images.

Figure A.4 illustrates how this method can be used to easily track the movement and behaviour of an individual exploring an heterogeneous landscape (cf. multi-tracker plugin Kuhn, 2001). The ant activity around the nest is also an interesting application example. We did not track through time a constant number of moving particles nor census a complete population but counted individuals in a partial area of the colony on a long time scale (18h). The entire data were then grouped on a diagram in order to show the temporal dynamics of the colony’s activity near the nest entrance (Figure A.5). We do not compare the results obtained with manual measurements that would be very time consuming. However, the activity measurements are coherent with an initial increased activity, no doubt caused by disturbance during the setting up of the experiment (Figure A.5e): the second half of the measurements were done at night and this could explain the decrease of activity.

For both the pond water sample (Figure A.3) and the ant colony (Figure A.5), the processing was done on coloured pictures. This provided interesting additional information since the colour remained after removal of the background. This information could be used together with the size and shape of the particles to help identify, for instance, different species (here *Daphnia* & *Cypris*, Figure A.3d). Such colour images could also benefit from some specific treatment such as decorrelation stretch (DStretch imageJ plugin) to bring out the different particles of interest (Harman, 2011).

A.3.2 Testing the method's reliability in an optimised acquisition system

Background calculation - Number of pictures needed

The reliability of the method relies on the quality of the still background image, which has to be free from any moving particle. This will depend on the number of images compared to make the background and on the proportion of the substrate occupied by the creatures. If their density is high, more images are needed for each pixel of the substrate to be visible on at least one image. The replicated analysis performed with increasing number of images in a single stack showed that the total measured biosurface increases with the number of pictures analysed (Figure A.6a). But for low densities (0 to 250 individuals - which corresponds to a biosurface of 3 to 10 mm², the rearing box surface measuring 20 cm²), this increase is almost negligible. For these low densities, the probability that part of the substrate is covered by a collembola on more than one picture is very low. Taking more than two pictures does not really improve the reliability of the measurements. But for higher densities, three, four or five pictures are needed to reveal the whole background substrate which is needed for reliable and robust estimation of the population biosurface. In our study case, taking more than five pictures never improved the measurement reliability. As a rule, comparing four pictures ensures reliable measurements.

Repeatability of a population structure measurement

The estimation of the population structure was repeatable (Figure A.6b): the four estimated size distributions were largely overlapping. A fitted generalised additive model to these distributions explains most of the variance (84%) and we found that the estimated size distributions did not differ between the different sets of pictures ($\gamma_3^2=2.3$, $p=0.5$), nor between the different pictures within each set ($\gamma_{22}^2=23.2$, $p=0.4$).

Reliability of the counting measurement

The reliability of automatic measurements is good for densities below 1000 individuals, but beyond this density the automatic counting underestimates the density (controlled manually): more and more individuals adjoin each other and are then detected as one large particle (Figure A.6d). The measured total biosurface then becomes a better proxy for the number of individuals in the box: a projection of the biosurface values

of the five highest densities on the linear regression provides a less biased density estimate (Figure A.6c). But this correction only works if the individuals have similar size and if they do not overlap, which is the case here. A more complex particle image analysis, like the watershed algorithm (Vincent & Soille, 1991) could also be used to split up merged individuals.

A.3.3 Automated implementation

We have developed an automatic measuring and counting procedure using multiple picture analyses that is easy to use and requires very few calibrations (see ESM). It takes about two hours to obtain five pictures of a hundred populations and to manually sort these pictures in a normed directory tree on the computer. It then takes about one hour for the plugin to analyse these 500 images, count and measure all the individuals in these populations and save the data in distinct files (20 to 30 sec per set of 5 pictures on a 2.5GHz computer). Altogether about three hours are needed to take a census of one hundred laboratory populations, whose densities can reach a thousand individuals.

One of the major improvements would be to use colour pictures instead of black and white ones. It would not change the background image calculation but would allow more complex segmentation of the particles.

A.4 Conclusion

This simple method is easy to implement and proved to be a useful if not essential image processing step before running a particle detection function. This method is efficient at removing most of the motionless background and to correct for spatially heterogeneous lighting conditions. It is sensitive to even slight movements of the frame or to minor temporal variations in light intensity. It can be used both on grey-level and coloured pictures. It can be applied to many laboratory organisms and to various microcosms. Its implementation has been incorporated into a plugin to automate the analysis of large batches of images, which we hope will help smoothing and accelerate the workflow from microcosm experiments to data analysis.

A.5 Supplementary material

“Batch population sensor”, an ImageJ plugin to automate the analysis of digital pictures of laboratory microcosms.

The plugin BP_sensor.java automates the successive steps of the analysis and recursively analyses multiple sets of images, producing rapidly measurements from a large number of replicated microcosms.

In order to run the ImageJ plugin "BP_sensor" the following files have to be saved in the ImageJ plugins folder or a sub-folder thereof : BP_sensor.java and Wait_For_User.java.

More information on the plugin "Wait for user" can be found on the ImageJ Documentation Wiki : http://imagejdocu.tudor.lu/doku.php?id=plugin:utilities:wait_for_user:start.

Once the files saved, compile first "Wait_For_User.java" and then "BP_sensor.java" with "Compile and Run". Restart ImageJ, you can now launch the plugin and follow the instructions. To perform the analysis on the picture set example provided you need to save them in a given directory that you will be asked to specify when running the plugin.

As described in the main text, the core of the image processing consists, for each population, in analysing several pictures of the same microcosm and in comparing these pictures in order to remove the still background for an enhanced image segmentation. This process is embedded into other functions to batch process many stacks of images, scale the measurements, detect the region of interest in the image where the counting has to be run, adjust the particle detection threshold and automatically export the data into spreadsheet files (Table A.1).

Liste des tableaux A.1 – Overview of the plugin’s optional tools

Pre-treatment	Optional smoothing of the pictures before launching the particle analyses. Two methods are available: the smooth function of ImageJ (average pixel value in a 3x3 square) or a gaussian blur.
---------------	---

Liste des tableaux A.1 – Overview of the plugin's optional tools

Scaling	<p>A pixel-millimetre (or another unit) conversion ratio is estimated and enables ImageJ to directly measure particles in millimetres. Two methods are proposed, manual and automatic.</p> <ul style="list-style-type: none"> - manual: the user is asked to measure a known area and to report its real value (mm^2) and its surface in number of pixels. - automatic: the plugin will automatically detect and measure a contrasted black rectangle or circle of known size used as reference. An input window will open to specify (1) the radius length for a circle, the side length for a square or the mean length of the short and long sides for a rectangle (in mm for instance). The user will also be asked to specify the approximate position (pixel coordinates) of the scaling object on the picture as well as the two extreme values of an interval which is sure to contain this reference area. These parameters will be used by the plugin to search, detect, select and measure this reference area and to scale the subsequent measurements.
Background calculation	<p>Three calculation methods are proposed to generate the background picture: minimal (darker), average or median value for this “z-projection” of the original stack. Note that average or median are preferred to buffer lighting heterogeneity between the images in the stack, but they usually require more images to perform well.</p>
Selection of a region of interest	<p>This option is useful if one wants to ensure that the program will only analyse the particles that are within a specific region of interest (roi) of the picture. If selected, a new input window will open to specify its approximate position (pixel coordinates in the image) as well as the two extreme values of an interval which is sure to contain the surface area for this roi. The plugin will try to find the larger black region within this interval size that maximises the circularity. The user is also asked to supply a minimal circularity value. If no roi is found above this value, the user will later be asked to manually select the roi.</p>

Liste des tableaux A.1 – Overview of the plugin's optional tools

Particle analysis threshold	The user can choose an automatic thresholding method, "Intermodes", that assumes a bimodal distribution and fix the threshold at the mean value of the two local extrema. Alternatively, a fixed threshold value can be imposed.
Moving particles	The plugin can invert the pictures when loading the stack. All the darker than their substrate steps will then be performed the same way. This can be useful if one has dark particles moving on a lighter background.

The first step is to take successive pictures (ideally three to five) of the microcosms under study in stable conditions using a camera stand, a remote shutter release and constant lighting conditions. The different sets of pictures are to be sorted in a file tree as shown in Figure A.7. When the plugin is started, one has to specify the location of this file tree and the folder in which the produced data files will be saved. Then several optional functions can be activated (Figure A.8). These functions are described in Table A.1. Note that since most of them are written as sub-functions in our java code, they can be easily modified and customised for other setups. The default values of the input windows can also be changed in the java code. After each stack measurement, the results of the particle analysis are saved in a distinct .xls files (Figure A.7) named after the directory path that contains the analysed pictures. It is possible in the main option window to specify the number of directory levels that will be included in the output file names.



Figure A.7 – Example of a directory tree with sorted pictures (upper part) and the resulting tables (lower part).

As an example, we provide in the supporting material a set of pictures that can be analysed with our plugin using the default values. The main steps are illustrated in Figure A.9: the background picture is first constructed (Figure A.9b) by comparing the different images in the stack (Figure A.9a), keeping only the minimal values (darker) for each pixel. This background picture is then removed from the different images of the original stack. It creates a new stack where only the moving particles remain (Figure A.9d). In this example, the background image is also used to scale the measurements. A black square on the top right of the picture (arrow 2) is selected and measured to automatically convert in mm the future measurements. It is also possible to select a reference distance (arrow 1) to manually adjust the scale. The plugin will then detect the boundary of the rearing box (Figure A.9b, arrow 3), and retrieve on the new stack of images this selected region of interest (Figure A.9d). Within this boundary, an automatic threshold is applied and the particles are measured and

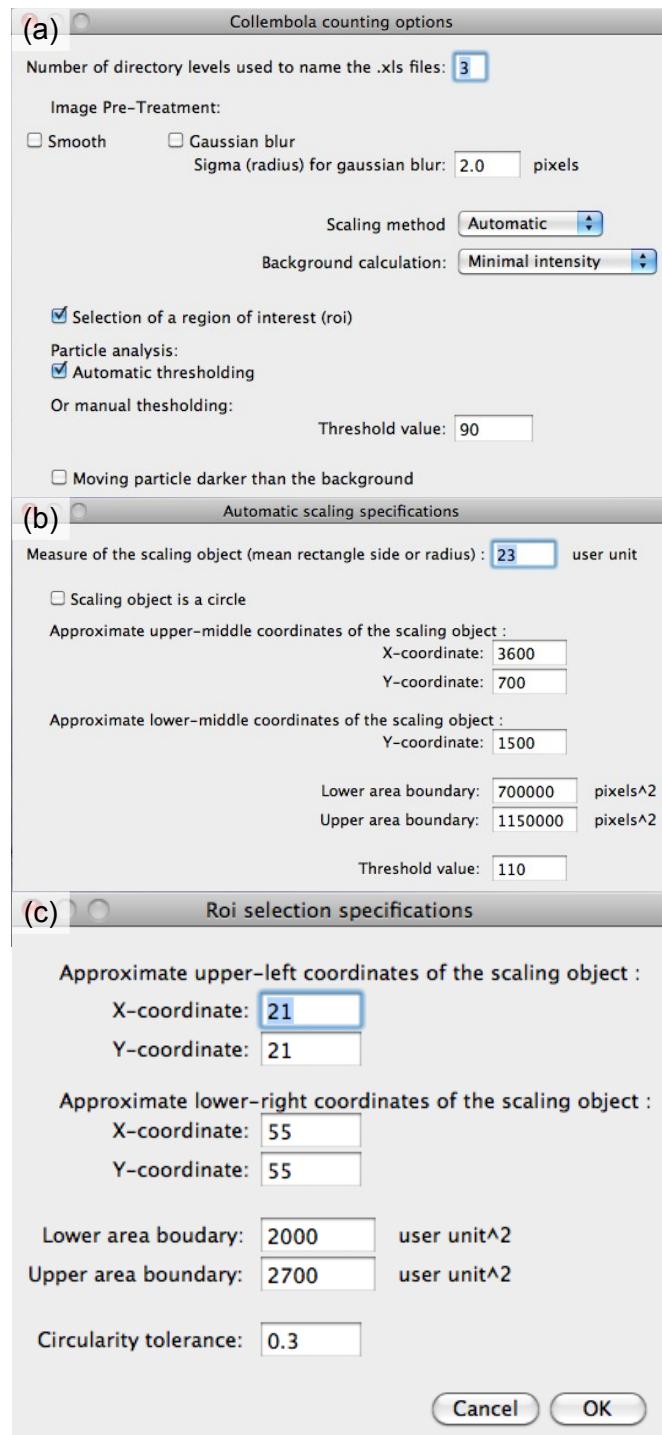


Figure A.8 – Plugin specification windows. (a) On this window one is asked to specify the variables described in Table 1. If selected, the automatic scaling specification window (b) and the region of interest (roi) selection specifications window (c) will open successively.

counted (Figure A.9d) The background removal is an essential step that makes possible the automation of the thresholding. As shown in Figure A.9, most of the substrate heterogeneity is removed. Motionless particles or dead organisms are also excluded from the automatic census (Figure A.9, arrows 4 and 5). Without this crucial step, a batch processing of large amounts of replicated populations would not be possible and a threshold would have to be adjusted manually.

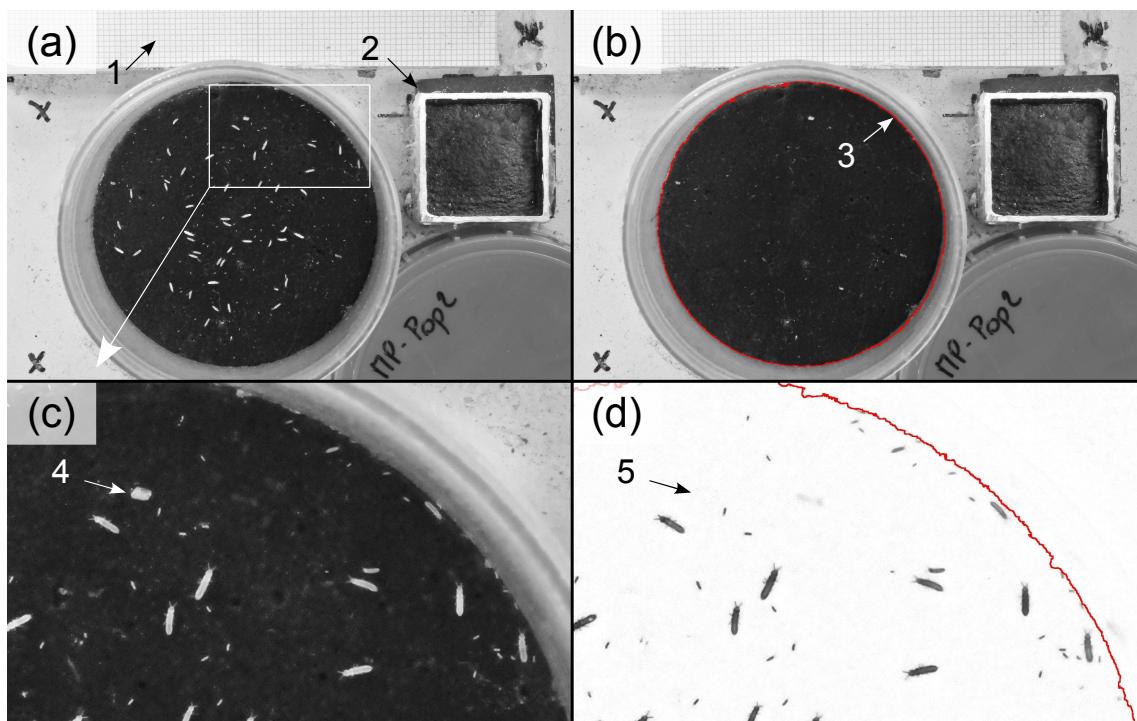


Figure A.9 – Successive steps of the image processing. (a) Original picture of a rearing box with its collembola population. A piece of graph paper (arrow 1) and a contrasted black square (arrow 2) can be used as references to scale the measurements. (b) By comparing different images, a background picture is generated: each pixel is the darker pixel of the original set of images. The white moving collembola are automatically discarded. The border of the box (arrow 3) is automatically detected and selected by the plugin. (c) Close-up view of one of the original pictures. Arrow 4 points at a white dirt particle. (d) Before analysing the particles within the region of interest, the plugin removes the background which ensures measuring the moving particles only – motionless white particles or reflections being automatically excluded from the analysis (arrow 5).

Some parts of the provided java code can also be used separately: the automatic scaling procedure can be used to speed up recursive manual size measurements on pictures shot at various heights (for example, in field experiments without a camera

stand). One just has to add on each picture, at a relatively constant position, a contrasted area that can be used for scaling.

A.6 Acknowledgments

We thank Lise Frézal and Marie-Anne Felix for providing the culture of nematodes, David Carmignac for the *Daphnia* and Romain Peronnet for the ant colony.

Diagramme structure – temps: représentation graphiques de la dynamique d'une population structurée

Le Bourlot, Vincent, François Mallard, Caroline Ligier, Manuel Massot, David Claessen, and Thomas Tully, "The visual display of structured population dynamics and STdiag its implementation in R".
under review at Ecology and Evolution

Abstract

IN DEMOGRAPHY, a detailed study of the temporal dynamics of a population structure is often required to better understand the processes that underline the overall dynamics and the individual life histories.

Heatmaps using time and structure (such as size-structure) as x and y coordinates and density as colors are efficient tools for displaying the dynamics of a structured population. Such representations (structure-time diagrams), reveal the data at several levels, from general outlook to fine details.

This graphical display is a simple and efficient way to make large demographic datasets coherent and to disclose the underlying often hidden demographical processes. But despite its efficiency, this method has been scarcely used in ecology and demography.

To emphasise how rich this graphical representation is and to illustrate that this method can be applied even outside the field of ecology, we present several case studies: a long-term survey of different collembolan populations in a laboratory microcosm,

a 16 year survey of a wild common lizard population, the daily consumption of antibiotics in France during one year and the dynamics of the age-structure of the French population during the last century.

We present the R package STdiag, an interface to complex graphical functions to easily produce and analyse such "structure-time diagrams" from raw datasets. This package is available for all operating systems via R-Forge. Its syntax and options are described, discussed and illustrated using our case studies.

B.1 Introduction

Structured populations are complex assemblages of individuals differing in age, size or body condition, reproductive stage or physiological state (Fig. B.1a, b). The dynamics of structured populations are often complex, hard to follow and difficult to understand and analyse (Benton *et al.*, 2006). Depending on their state, size, and age, the individuals have different demographic performances and respond differently to demographic parameters (competition, interactions) or environmental factors (such as resource, temperature). Furthermore, population structures are shaped by the complex interplay of both biotic and abiotic effects (Ohlberger, 2013). For an individual, the effect of the demographic feedback loop depends on the state of the individual itself but also on the structure of its population. For instance, if large individuals dominate the smaller ones through interference competition in a population, the strength of the competition perceived by an individual is determined in a complex manner by its own body size and by the size-structure of the population (Chapitres 4,5, 6, Annexe D). The demographic responses to environmental change can also be non trivial because the sensitivity of the individual's demographic performances to an environmental effect may differ depending on the state, age or size of the individuals (Ohlberger *et al.*, 2011). A gradual change in temperature can for example suddenly destabilise the population dynamics which can shift abruptly towards a new regime (Ohlberger *et al.*, 2011; Nelson *et al.*, 2013). This complexity is increased again by the fact that the dynamics of a structured population is influenced not only by the current biotic and abiotic conditions but also by long term effects due to long lasting effects of previous environmental conditions (Baron *et al.*, 2010; Mugabo *et al.*, 2010) and to inter-generational effects (Benton *et al.*, 2008; Marquis *et al.*, 2008).

Given the multiple causes that influence population dynamics and the complexity of the direct and indirect mechanisms through which they drive the population

dynamics, we argue that extracting relevant biological information from structured population time series requires not only to fit complex demographic models to the data, but also to study graphs of the population structure dynamics which can themselves contribute to understanding what happens in the population. When used on their own, models and calculations can be misleading since they rely on assumptions that may be false. But good graphical display can reveal, without distorting, what the data have to say (Tufte, 2001). Graphs can be very valuable for studying the data at several levels of detail, to look for signatures of past conditions on the dynamics, to verify the validity of the model's assumptions and even to suggest alternative ways of setting up the statistical analysis (Anscombe, 1973). The aim of this paper is to present a simple graphical method for displaying the temporal dynamics of structured populations which can be used to visualise large and complex demographic time-series efficiently, revealing the details and nuances of the complex demographic processes that occur in most populations. We argue that such graphical displays are essential tools for ferreting out the devils hidden in the details of structured population dynamics (Benton *et al.*, 2006).

Different approaches have been used to display structured population dynamics (Fig. B.1c, d, e): by displaying the whole population size fluctuations, the structure is not taken into account (Fig. B.1c) (Schrautzer *et al.*, 2011). The structure can be roughly considered by splitting individuals into separate groups (of size or stages) whose dynamics can be displayed on adjacent plots (Plaistow & Benton, 2009) or, to facilitate comparisons, on overlaid curves (Fig. B.1d) or on a stacked bar plot (Fig. B.1e) (Madsen & Shine, 2000). But condensed three-dimensional diagrams are required to finely display the structure dynamic especially when the structuring factor is continuous (size, age). These diagrams encompass “event history diagrams” that allow the graphical representation of life history traits at the individual level of a whole cohort (Carey *et al.*, 1998, 2008) or the production of “shaded contour maps” such as the ones used to represent the temporal dynamics of aged-structured demographic rates like death or birth rates in human populations (Vaupel *et al.*, 1997, 1998). These graphical representations are mainly used in human demography to represent secular changes in age-dependent demographic rates (Vaupel *et al.*, 1987, 1997, 1998; Andreev, 2000; Erlangsen *et al.*, 2003). To our knowledge, despite their interest, such powerful visual displays have almost never been used in ecology to represent the temporal dynamics of structured populations (Færøvig *et al.*, 2002). This may result from the prohibiting cost of publishing colour pictures. But with

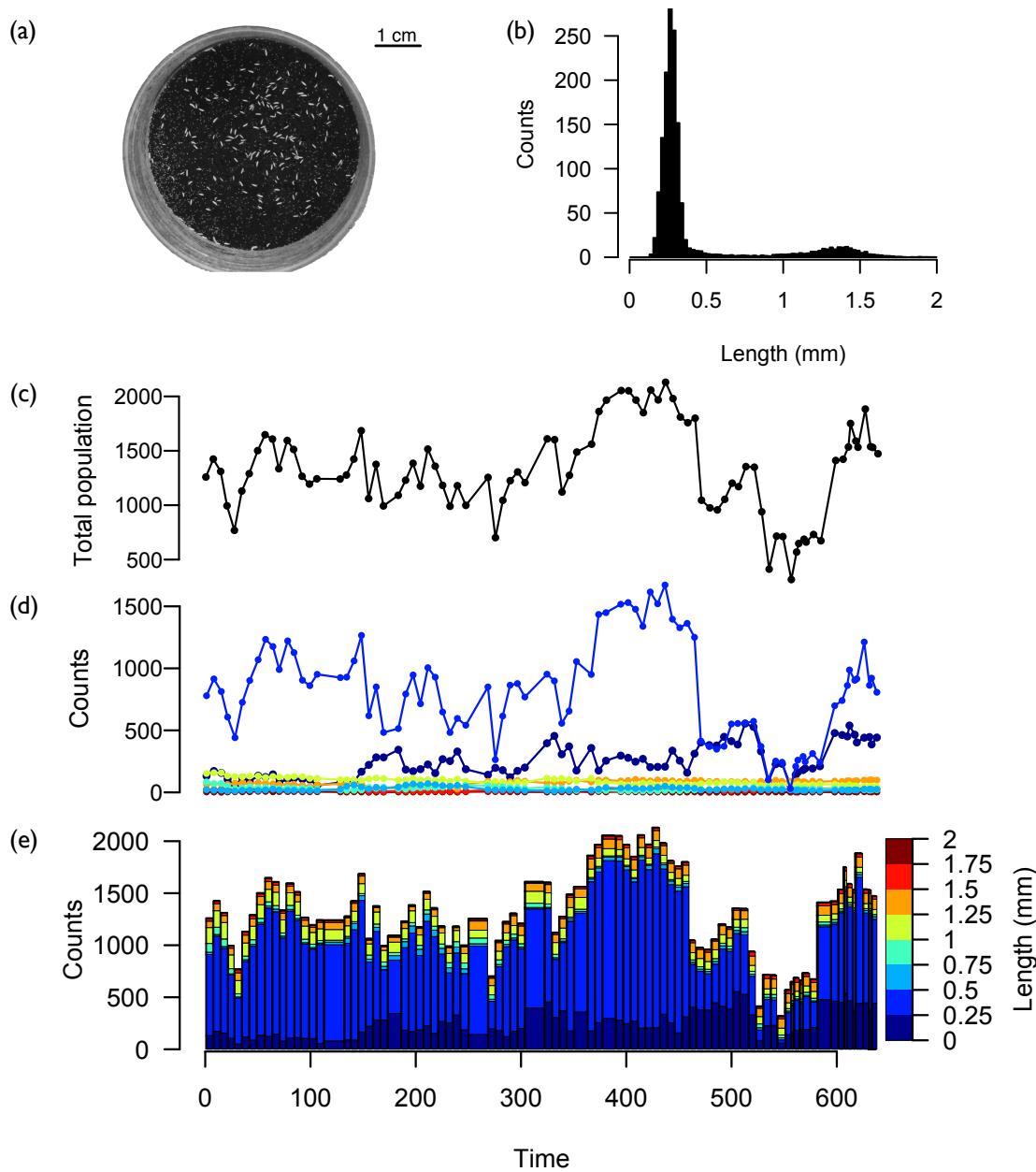


Figure B.1 – We used as a practical example an experimental population of the Collembola *Folsomia candida* (a) whose structure has been measured every one or two weeks. The size structure at one time is classically shown as a histogram (b) and the total population dynamics on a time series plot (c). To represent both the structure and temporal dynamics, the population has been divided in several size classes to plot their dynamics independently (d) or to produce a stacked bar plot (e). While these representations underline the dynamics inside each size classes, the patterns of dynamics between adjacent classes remain hidden.

the development of online publishing, colour methods are becoming more widely used. The R software (R Core Team, 2013) is a language and environment for data manipulation, calculation, statistical computing and graphic display. Heatmaps can be produced using base packages (e.g. `image` in `graphics` and `heatmap` in `stats`) or using specific libraries such as `lattice` (Sarkar, 2008) or `ggplot2` (Wickham, 2009). But although highly customizable, the plotting functions are often difficult to handle for beginners.

We made the R-package `STdiag` to provide a user-friendly interface for representing time series of structured populations using heatmaps. We detail how to generate such graphics and discuss their biological interests using (i) the long-term structure dynamics of experimental laboratory populations of the Collembola *Folsomia candida*, (ii) a long-term study of a population of common lizards *Zootoca vivipara* in France, (iii) an example in the field of pharmaco-epidemiology – the seasonal dynamics of the annual consumption of antibiotics in France – and (iv) the temporal dynamic of the age by sex structure of the French population during the last century.

B.2 Method overview

Our method produces diagrams that we refer to as "structure-time diagrams", with a structuring element (age, size,...) along the Y-axis and time along the X-axis. These variables are usually continuous but are discretised in a histogram and put into several classes, the number and width of which depend on the quality and size of the available dataset. For each time and structure class coordinate, a colour rectangle is plotted whose hue refers to the number of individuals (or any other statistics such as frequency or rate) in that class (possibly on a logarithmic scale) at the given time. This representation puts side-by-side colour histograms for each time value and emphasises the temporal dynamics according to the structure of the population.

B.3 Package `STdiag` usage

To easily display the dynamics of a structured population we made the package `STdiag`, which is freely available at R-forge (R-forge.r-project.org/) and can be installed in R with the following command:

```
install.packages("STdiag", repos="http://r-forge.r-project.org", type="source")
```

B.3.1 Importing and formating the data

Data frame

`STdiag` uses the lattice function `levelplot` (Sarkar, 2008) as the core plotting function. As a consequence, the basic data format is a three column data frame containing the X (time), Y (structure such as age or size) and Z (number of individuals) coordinates. The data frame has $T \times S$ lines where T is the number of time values and S the number of structure classes.

Matrix

Another possibility is to use a matrix description of the data using two vectors x and y of size respectively T and S for the time and structure coordinates, and a matrix z of size $T \times S$ containing the number of individuals at each coordinate. This mimics the format used by function `image` (R Core Team, 2013). In case one wishes to convert data from the matrix to the frame format, the function `Matrix2DataFrame` is provided:

```
DataFrame <- Matrix2DataFrame(z, x, y, xlab="time", ylab="structure",
zlab="number").
```

Individual based data

The function `Indiv2DataFrame` is also provided to convert individually based data to a data-frame that can be plotted with `STdiag`. This function handles a data-frame containing one line per individual, and in columns for each individual the time of the observation and the value of the structuring element. The option `classes`, allows to control the number of classes to discretise the structure variable. A single value produces the wanted number of regular classes (default set to 50), whereas a vector specifies the breaks of the classes as in function `hist`. This function is used as follows:

```
DataFrame <- Indiv2DataFrame(IndivData, classes=50)
or
DataFrame <- Indiv2DataFrame(IndivData, classes=seq(0,10,0.1)).
```

B.3.2 Generating the plots

Data frame

The simplest way to generate the basic plot is to use the data frame formulation. If the columns of the data frame are in a time-structure-number order, a simple call to

```
STdiag(DataFrame)
```

will produce the plot. If one wants to specify what column to plot, the function STdiag accepts the formula syntax:

```
STdiag(number ~ time * structure, data= DataFrame).
```

In any of those or the following forms, the vector used as time can either be a numeric vector or a vector of dates of classes `POSIXlt`, `POSIXct` or `Date`. Class factor is not yet supported for date format.

Matrix

To use the matrix formulation, call either

```
STdiag(Matrix)
```

in which case X and Y -axes will be default vectors from 1 to respectively T and S .

Or, if one wants to specify the x and y coordinates,

```
STdiag(x=time, y=structure, z=Matrix).
```

B.3.3 Improving the graphical representation

Our method is implemented with several options to adjust the plot to be as informative as possible.

Colour palette

The readability of the diagram partly relies on the choice of colours for the palette (Fig. B.2a, b). The hues are sorted following either a grey scale from pale grey to black or an adapted rainbow gradient (Fig. B.2a, b, c). This can be adjusted using the option `color="palette"` inside `STdiag()` where `palette` can be one of the following: `gray`, `topo`, `terrain`, `heat`, `cm`, `rainbow` or by default `tim` (see `tim.colors` in library fields, Furrer *et al.*, 2012).

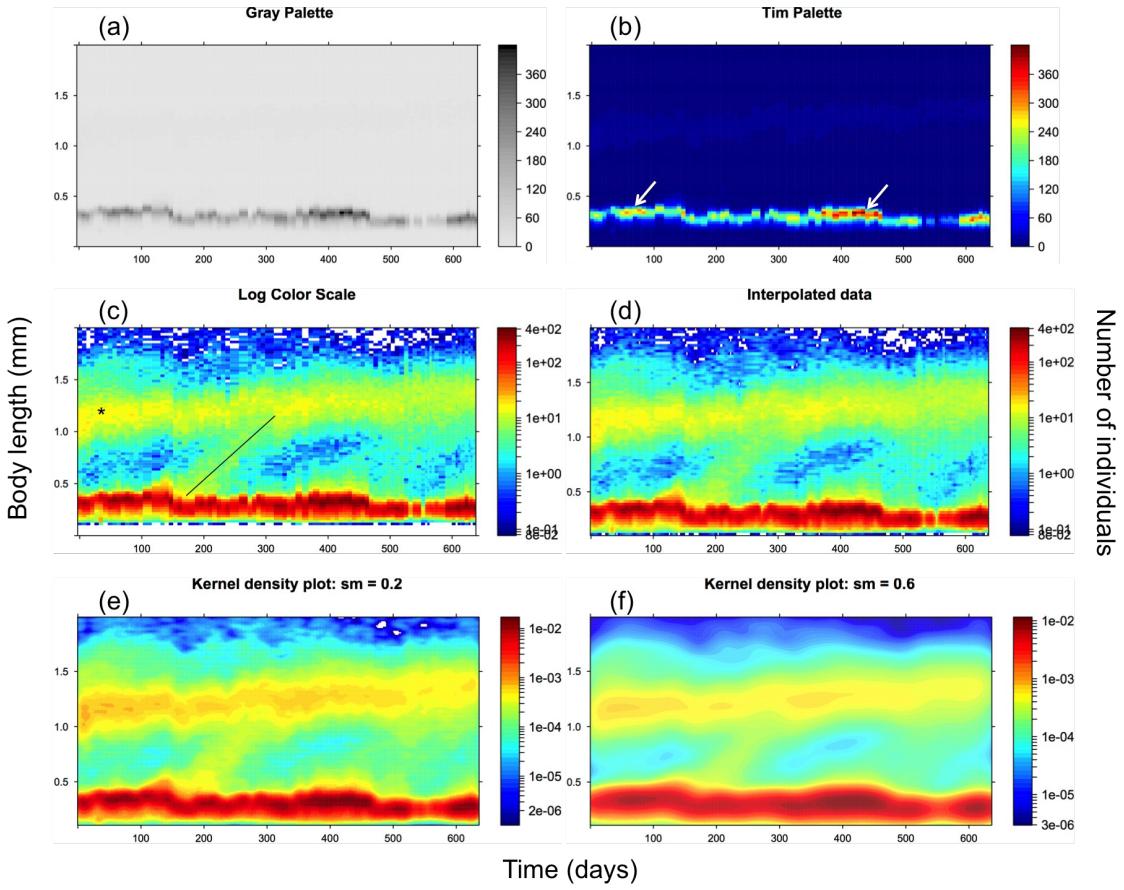


Figure B.2 – Collembolan population dynamics plotted with STdiag. The code to produce each plot is given in each panel. Length is discretised into classes of 0.05mm length. Number of individual at each date length coordinate is represented on a linear grey (a) or colour (b) scale or on a logarithmic scale (c, d). Panel (d) represents an interpolated version of panel (c). Panels (e) and (f) represent two kernel density estimates with increasing smoothness. The population is mostly composed of small individuals ($\approx 0.4\text{mm}$) living with some adults ($\approx 1.2\text{mm}$). Logarithmic scale reveals details about the recruitment of some cohorts, the growth rate of which can be estimated (black lines, c). See Supporting Information for details about the options used to produce the different plots.

Logarithmic scale

When the number of individuals in the different classes differs by several orders of magnitude (Fig. B.1b) we recommend using a logarithmic scale to increase the readability of the generated graphics. The option `log=TRUE/FALSE` allows the user to switch easily between linear and logarithmic colour scales (Fig. B.2c).

Interpolation

The quality of the diagram can sometimes be improved by applying an interpolation to smooth the representation and link together uneven time intervals by creating evenly spaced data (Fig. B.2d). The interpolation method creates an artificial dataset with evenly distributed data, based on the original data. It is essential to make a clear distinction when reading such a diagram between the real data and data created by the interpolation and we recommend to first use a non-interpolated representation of the data. To interpolate the data, we provide in the package the function `Interpolation`. This function is an interface to function `interp.surface` in package `fields` adapted to quickly handle data in the format accepted by function `STdiag`. It takes as argument the data frame to be interpolated in the form of three columns: time, structure and number of individuals, in that order. The options `intervX` and `intervY` allow the user to manually choose the intervals between two interpolated points, respectively over X (time) and Y (structure) axes. If those options are left empty, the function uses the minimum distance between two points in the first and second columns as intervals for respectively X and Y-axes.

Kernel density estimate

The function `STdiag` provides an option `smooth=TRUE/FALSE` to plot a weighted kernel density estimate of the data using an axis-aligned bivariate normal kernel, where the data are the time-structure coordinates weighted by the number of individuals. The estimate is derived from the function `kde2d` in package `MASS` (Venables & Ripley, 2002). The density estimate can be adjusted with options `sm`, a positive scalar (0 meaning the original data and 1 being the normal reference distribution kernel estimation bandwidth) defining the smoothness of the kernel density estimate, and `n`, the number of points on the X Y grid. Together, these options allow viewing a smooth representation of the structured data (Fig. B.2e, f, Fig. B.4). Contrary to the interpolation, the kernel density estimate only provides a smooth representation of the data. In the case of missing data, such as irregular time intervals, interpolating the data before plotting the kernel density can avoid having gaps in the density for a low smoothing factor (small `sm`).

Getting some quantitative measurements from the diagrams

The function STdiag.measure can be used to interact with the diagram and get some quantitative measurement from it.

```
STdiag.measure(stdiag,type=c("point","line"))
```

stdiag is the output from function STdiag. When the function is called, it will wait for the user to identify via mouse clicks one or two points (depending on the option type) in the panel being drawn. If used with the option type="point", it returns the position of the point identified with a single mouse click. This can be useful for example when measuring on a diagram the mean size at birth (white arrows on Fig. B.2b) or the average size of a group of adults (star on Fig. B.2c). If used with the option type="line", one has to click twice on the diagram and the function returns the slope of the line defined by the two points along with the coordinates of the points. This can be used to measure directly on the graphs the growth rate of a cohort (line on Fig. B.2c), the secular change of the size of adults in a population (Fig. B.3) or the linear climb of the front of ageing towards older ages during the last century (Fig. B.6). Finally, the option region=TRUE/FALSE provides the possibility to extract a region of the plot, i.e. a subset of the data around the chosen point or line. With this option, option range allows to adjust the window of selection.

B.4 Reading and interpreting structure time diagrams through four case studies

B.4.1 Dynamics of laboratory populations of collembolans

We applied our graphical representation method with the help of the STdiag package to several case studies. As a first practical example, we used some data from the monitoring of experimental populations of *Folsomia candida* (Fig. B.1a), a parthenogenetic springtail (see Supporting Information for methodological details). Measures of the number and size of individuals (Fig. B.1b) are taken every one or two weeks during about 600 days (\approx 85 weeks) using image analysis (Mallard *et al.*, 2013).

The structure-time diagrams (Fig. B.2, Fig. B.3) immediately reveal the predominance of the younger class (<.5mm). The populations are usually bimodal (juveniles and adults, Fig. B.2, Fig. B.3b) and sometimes trimodal (small and large adults; Fig. B.3a). The use of a log scale (Fig. B.2c) reveals some inter-class dynamics undetectable

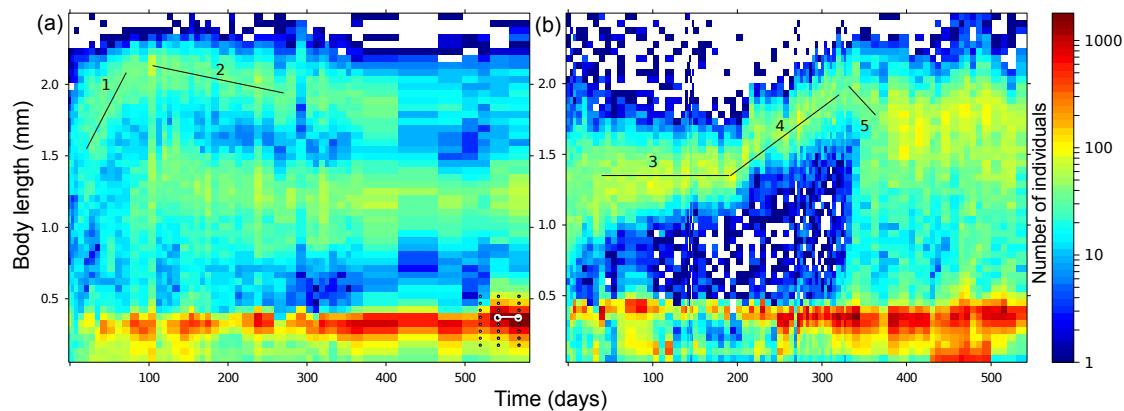


Figure B.3 – Two laboratory populations of collembolans followed during 1.6 years. (a) Three cohorts of juveniles grow and recruit during the first 20 weeks. The third cohort reaches a smaller adult size than the first two. After 20 weeks the population structure reaches an almost stable trimodal distribution made of large and small adults and of juveniles that do not manage to grow anymore. This graphic also reveals that the mean size of the cohort of large adults shrink between week 20 and 40 (line 2). (b) This diagram shows the remarkable plasticity of the cohort of adults, which can resume growth after 35 weeks when the amount of food provided has increased. But it is only after week 60, when the adults have ceased growing that the juvenile can benefit from the improved environmental conditions by growing themselves. These two graphs reveal the strong size-dependent interference competition, which is a primary factors that drive the population structure dynamics in this system.

when using classical representations: for example, between day 150 and day 300 a cohort of small individuals grows and changes into adults. This visual display allows one to estimate some demographic parameters that cannot be seen on classical representations (Fig. B.1) using the function STdiag.measure described above: size at birth ($\approx 0.28\text{mm}$, by observing spikes of births, white arrows of Fig. B.2b), median adult length (1.2mm around day 50, black star of Fig. B.2b), growth rate of a cohort of juveniles fighting to be recruited in the population (0.22mm/month , slope of the straight line of Fig. B.2c). It is also possible to study the long-term temporal dynamics of adult body length. Depending on different conditions (intensity of competition, quantity of resource, temperature) the mean length of the adults in the population can remain stable (Fig. 3b, line 3), increase (Fig. B.3a, line1, Fig. B.3b, line 4) or even decrease (Fig. B.3a, line 2 & Fig. B.3b, line 5). These graphics illustrate the remarkable plasticity of body length of the collembolans, which can plastically adjust their body length upwards and downwards during most of their lifespan.

B.4.2 Dynamics of a wild population of common lizards.

As a second study example we used individual-based mark-recapture data collected from 1989 to 2004 in a wild population of common lizards in southern France (see Supporting Information for details). Fig. B.4 clearly shows the long term dynamic of the population structure: males are on average smaller and less captured than females. Compared to other examples, the dynamic of the population structure is relatively discontinuous (Fig. B.4). The population structure is multimodal along the size axis because of the annual reproduction, and is discontinuous along the time axis because the sampling was not performed during the six months of the hibernation period. The sampled population is composed of new-borns ($\approx 2\text{cm}$), yearlings ($\approx 4\text{cm}$) and adults ($> 5\text{cm}$). The figure also shows at a glance some secular changes in the mean size of both adults and yearlings: the body length in the population increases from 1989 to 1994 (Chamaillé-Jammes *et al.*, 2006) and decreases thereafter.

B.4.3 Antibiotics consumption during the H1N1 influenza pandemic

Our next example - the consumption of antibiotics in France - is an application of our method in the field of pharmaco-epidemiology. It illustrates the efficiency of this graphical display to make database of tens of millions of observations almost instantaneously understandable. We have used data from the French national database provided by the CNAMTS (“Caisse nationale d’assurance maladie des travailleurs salariés”, national fund of health insurance for employees), which covers 75% of the French population. In this specific example, one can easily see that the purchase of antibiotics decreases every weekend and during public holiday because most of the chemist shops are closed (vertical bars on Fig. B.5a). One can see also that on average, more antibiotics are purchased for children than for adults. But more interestingly, the plot reveals the seasonal change in antibiotic consumption for each age class in the population (Fig. B.5a): the seasonal variation in children antibiotic consumption follows the periods of holidays while for adults and elderly people, the plot (Fig. B.5a) specifically underlines the detailed topology of the burden of purchases that has arisen during the H1N1 influenza pandemic which occurred from September 2009 to January 2010 in France (Fig. B.5b, c) (Lemaitre & Carrat, 2010; Lemaitre *et al.*, 2012).

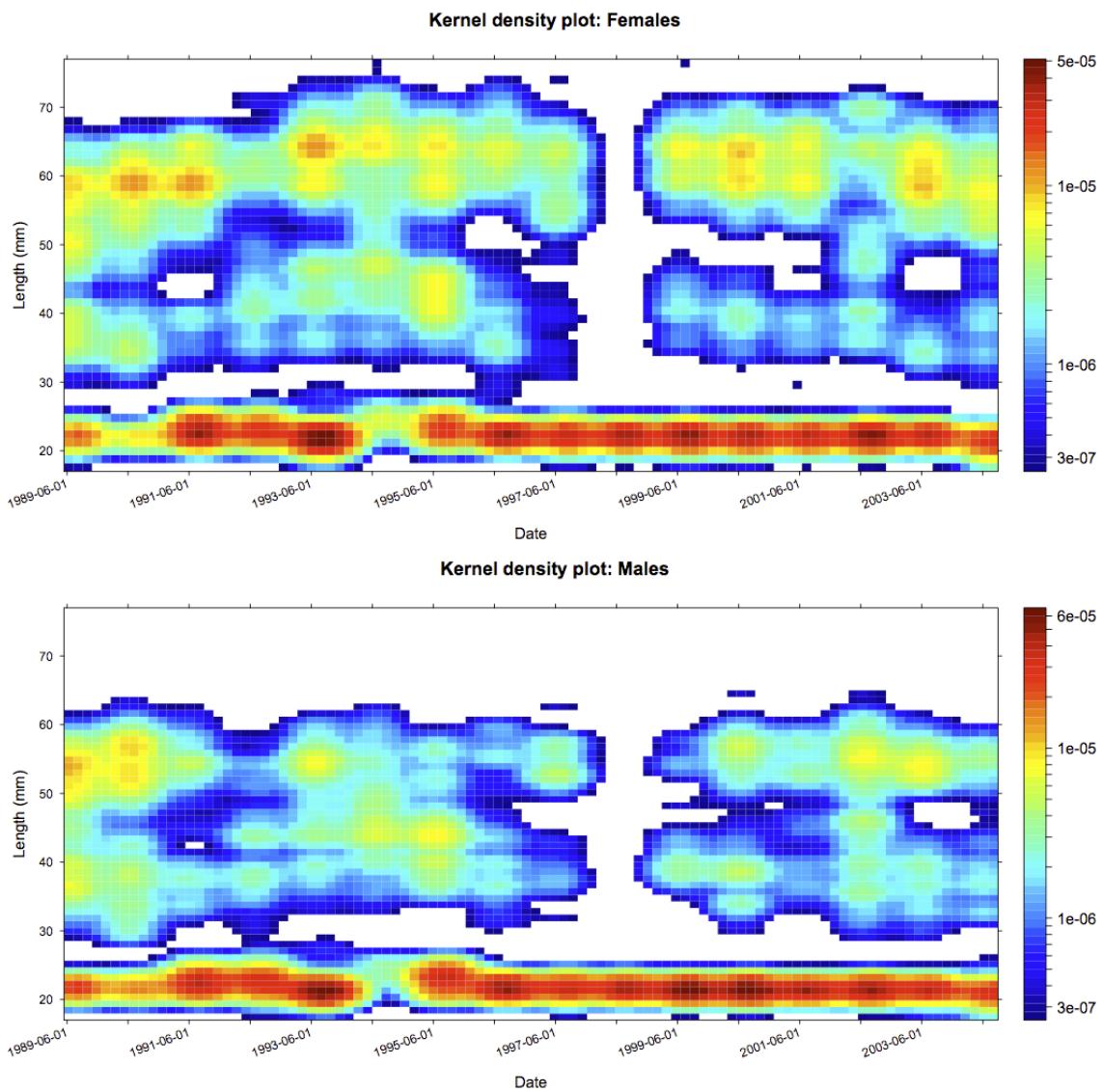


Figure B.4 – The follow-up of a population of the common lizard. The plots represent the population size structure (snout-vent length) of the animals - (a) females and (b) males - captured in the population each spring. Captured pregnant females are kept in the laboratory until parturition and the juveniles are measured right after birth. In 1998, for exceptional reasons the prospection effort was very low and very few adults of sub-adults have been captured and measured. The population structure and the long-term changes of snout-vent length can be easily seen on these graphs. We used here a log scale and a kernel density plot. The large "dots" that are apparent with regular frequency on the Female plot result from the seasonal annual census of the population.

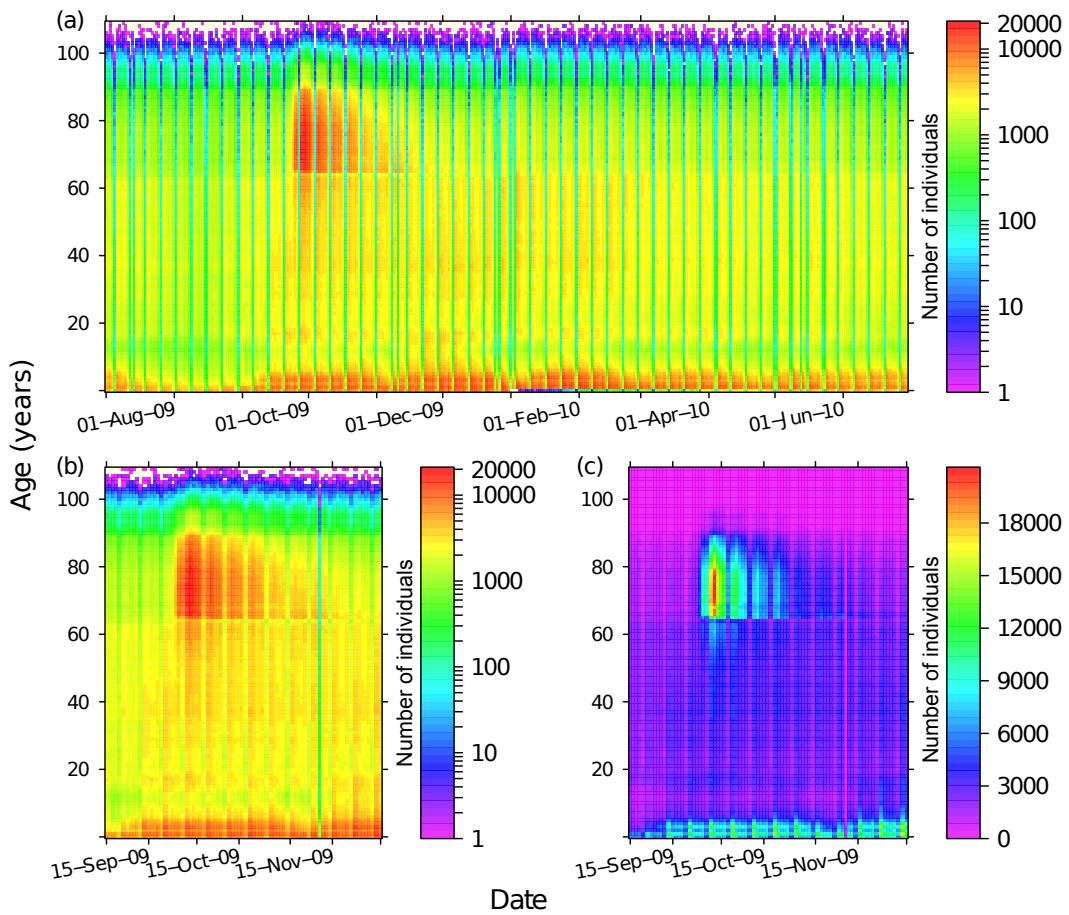


Figure B.5 – Graphical representation of the antibiotic consumption in France from 1st July 2009 to 30th June 2010. The number of antibiotics bought in chemist's shop is shown for each age class (68 millions of observations). (a) The full representation reveals the structure by week (the purchases of antibiotic falls off during the weekend and public holiday), the seasonal fluctuations (less consumption during spring and summer seasons) and a wave of consumption in autumn 2009. The vacations give rhythm to the children's antibiotic consumption. Removing Saturday and Sunday allows a cleaner view of the data, and a close-up view on the autumnal wave of purchases on a logarithmic (b) or linear (c) scale reveals the increase in antibiotics consumption following the outburst of H1N1 during that period.

B.4.4 The age-structure dynamics of the French population during the last century

Human demographers usually study human population structure by plotting age pyramids. To illustrate the long-term temporal dynamics of human population structure some authors use multiple age pyramids (Vallin & Caselli, 1999). An ST-diagram

is much more efficient since on a single pair of panels one can plot all the whole information contained in dozens of age pyramids. We used as an example some data based on the French population during the last century. This data is freely available from the French national institute of statistical and economic information (INSEE, 2014). We made Fig. B.6 using the data from 108 age pyramids. This figure represents by sex, the dynamics of the age-structure of the French population from 1901 to 2013. It reveals many interesting parameters. One can easily see the excess mortality caused by the two world wars (especially on young men). This abnormally high death rate is accompanied by a remarkable birth deficit during the two wars followed later by two baby booms. The ST-diagrams reveal the long-term demographic scars created by these two dramatic events. By looking at the old age classes one can easily see the secular retreat of the wall of ageing. And by applying the STdiag.measure function it is easy to measure the speed at which the deleterious consequences of ageing have been regularly pushed toward older ages (Fig. B.6, strait line, slope: ≈ 2.2 years per decade). This slope measured “by eye” on the diagram is pretty close to the mean life expectancy increase of 2.5 years per decade for the last century reported in the literature (Oeppen & Vaupel, 2002).

B.5 Conclusion

A multi-dimensional diagram such as our structure-time diagram (Fig. B.2b) is preferred to a simple time series representation (Fig. B.1c, d) for several reasons: time series representation lacks the continuity of the structuring element. Although time series plots and time series analyses are very powerful and bring useful information on dynamics inside classes that are artificially created, such as number of individuals or existence or not of a periodicity, the small number of classes usually used and the representation in lines make it very difficult to read and therefore detect and analyse any cross classes dynamics. A three-dimensional diagram offers a unique and complete visual display of the variations of the population structure and is thus a very powerful tool for the description of a population and a convenient way of guiding the analysis. Moreover, by juxtaposing several structure-time diagrams one can add an extra dimension to the graphical display, such as the sex of the individuals as in the lizard example (Fig. B.4) or any other categorical variable (population, genotype etc.). If one uses the same axis for these diagrams, one can in a glance compare the complex dynamics of several categories of individuals.

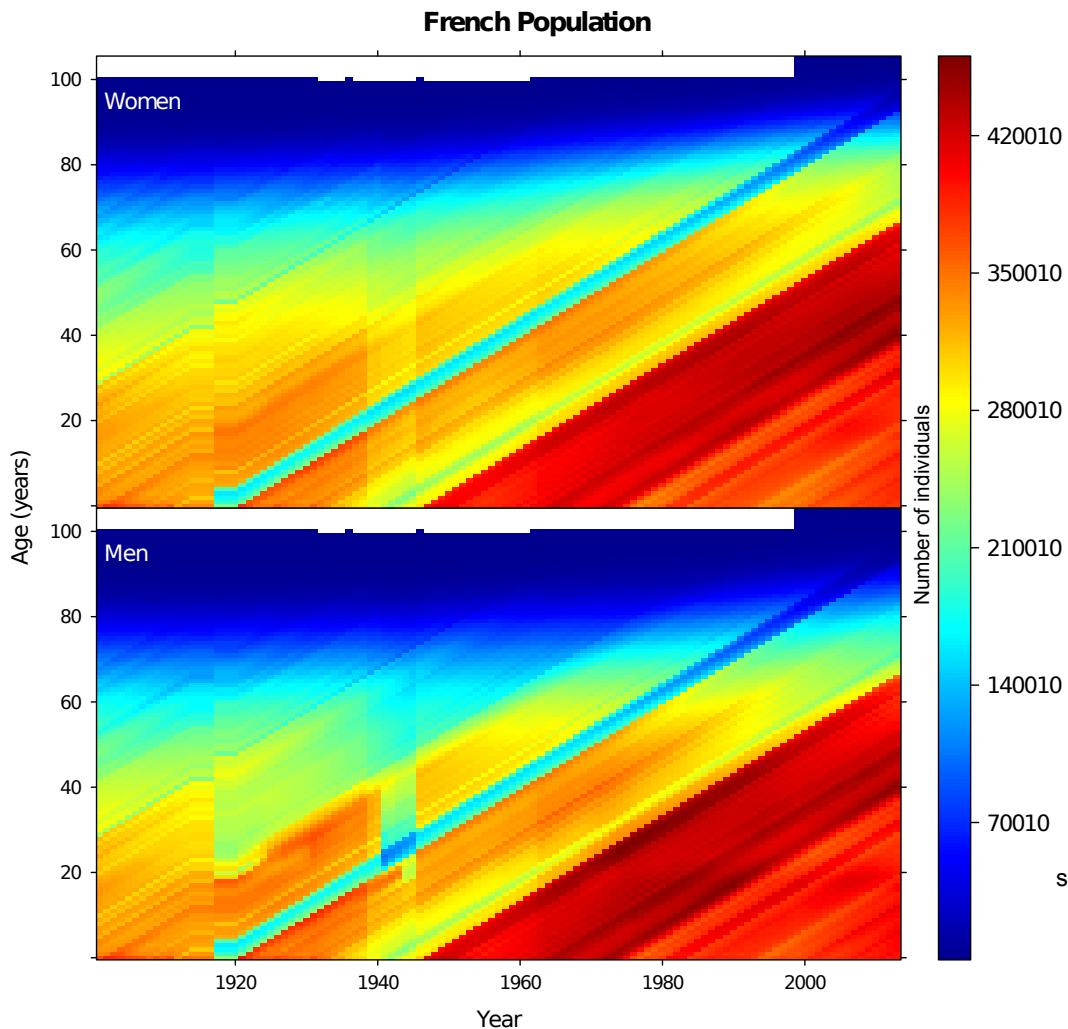


Figure B.6 – The French age structure from 1901 to 2013 for women (top panel) and men (lower panel). These graphs reveal the secular increase of lifespan (underlined with a dotted line for women), the demographic scars left by the first and second world wars especially on adult men (dotted arrows) and on births (plain arrows), the baby-booms following the two armistices, the waves of immigrants during the post-war economic boom.

The structure-time diagram does not need individuals to be identified from one time to the other. And without any individual trajectories, changes in the structure over time directly draw dynamics of cohorts (as in Fig. B.2c).

STdiag can also be used to represent any type of data with a structuring factor and an aggregate statistic. For instance, this method can be used to represent the average mortality rate in each age-time class (Vaupel *et al.*, 1987), or the evolution over time

of the average size depending on the age, illustrating the shrinkage of Soay sheep (Ozgul *et al.*, 2009). It can also be used for displaying data from a population model such as a physiologically structured one (Metz & Diekmann, 1986). It can also be applied to follow the temporal dynamic of a human population structure coming for instance from medical survey to detect any secular or seasonal changes for example (Fig. B.5).

Such diagrams fulfil the criteria for excellence in statistical graphics (Tufte, 1990): they show many numbers within a small space (high data density) thus making coherent large data sets without distorting the data; they reveal the data at several levels of detail, from fine structure to broad overview, encourage the eyes to compare different pieces of data and induce the viewer to think about the substance rather than about the method (Tufte, 2001).

With the development of automatic data acquisition and prolific databases (Le Galliard *et al.*, 2012; Mallard *et al.*, 2012, 2013), the use of such a graphical display should become more common in population ecology but also in many other fields such as human demography, epidemiology or medical surveys.

B.6 Acknowledgments

We thank the Programme interdisciplinaire du vivant Longévité et vieillissement funded by the Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS) and the French Research National Agency (ANR EvoRange), reference ANR-09-PEXT-011 for supporting this project.

We thank Guillaume Sapriel, Jean-Louis Galliard and Didier Guillemot for helping us applying this method in the field of pharmaco-epidemiology and we are grateful to the French Health National Insurance (Cnamts) for providing the antibiotic data used to construct Figure B.5.

B.7 Supporting Information

B.7.1 Dynamics of a laboratory population of collembolan

We studied the species *Folsomia candida* that is commonly used in laboratory and is easy to breed and maintained (Fountain & Hopkin, 2005). This is an ametabolous parthenogenetic hexapod whose populations are composed only of females of different

size because the juveniles look like miniature adults and the adults continue to moult and grow after reaching maturity. The individuals were bred at 21°C in cylindric plastic boxes of 5.3 cm diameter with a 3 cm thick plaster substrate to keep the environment damp (Tully & Ferrière, 2008, Fig. B.1). The population is fed weekly with a mix of yeast in agar-agar in a fixed quantity and kept in the dark the whole time.

B.7.2 Dynamics of a wild population of common lizards

The studied population comes from the Mont Lozère in southern France (1420 m a.s.l, 44°30'N, 3°45'E). Data collection each year was structured as follows: a capture session of yearlings (1 year old individuals) and adults in June-July and a temporary transfer of pregnant females to the laboratory to mark and measure juveniles from birth (Le Galliard *et al.*, 2010). We used a total of 7486 measurements, 3935 females and 3551 males.

B.7.3 Code for generating the plots in Figure B.2

Here is the code for generating the Figure B.2. We used the data “sample” which is provided in the library STdiag.

```
data(sample)
st1=STdiag(z~x*y,data=sample,xlab="Time",ylab="Structure",color="gray",main="Gray")
st2=STdiag(z~x*y,data=sample,xlab="Time",ylab="Structure",color="tim",main="Tim")
st3=STdiag(z~x*y,data=sample,xlab="Time",ylab="Structure",color="tim",main="Log")
st4=STdiag(z~x*y,data=Interpolation(sample),xlab="Time",ylab="Structure",color="gray")
st5=STdiag(z~x*y,data=Interpolation(sample),xlab="Time",ylab="Structure",color="tim")
st6=STdiag(z~x*y,data=Interpolation(sample),xlab="Time",ylab="Structure",color="log")
pdf(file="figSTdiag.pdf",width=7, height=16*7/9)
print(st1) ; print(st2) ; print(st3) ; print(st4) ; print(st5) ; print(st6)
dev.off()
```

**Accès à la ressource taille dépendante
et dominance des géants: étude à long
terme de populations expérimentales
du Collembole *Folsomia candida***

Interférence vs. exploitation et dynamique des populations structurées

Le Bourlot, Vincent, Thomas Tully and David Claessen, "Interference versus Exploitative Competition in the regulation of Size-Structured Populations" under review at *The American Naturalist*

Abstract

COMPETITION IS A MAJOR regulatory factor in population and community dynamics. Its effects can either be direct in interference competition, or indirect in exploitative competition. The impact of exploitative competition on population dynamics has been extensively studied from empirical and theoretical points of view but the consequences of interference competition remain poorly understood. Here we study the effect of different levels of intra-specific interference competition on the dynamics of a size-structured population. We study a physiologically structured population model accounting for direct individual interactions, allowing for a gradient from exploitative competition to interference competition. We parameterize our model with data on experimental populations of the Collembola *Folsomia candida*. Our model predicts contrasting dynamics depending on the level of interference competition. With low interference, our model predicts juvenile-driven generation cycles, but interference competition tends to dampen these cycles. With intermediate interference, giant individuals emerge and start dominating the population. Finally, strong interference competition causes a novel kind of adult-driven generation cycles referred to as “interference-induced cycles”. Our results shed new light on the interpretation of the size-structured dynamics of natural and experimental populations.

D.1 Introduction

Competition is one of the most important ecological interactions that structure populations and communities and is defined as an interaction between organisms such that the performance in terms of fecundity, growth rate and survival, is reduced by the presence of other organisms (Volterra & Brelot, 1931; Gause, 1932; Park, 1948, 1954, 1957). Two types of competition are distinguished: exploitative (or scramble) competition and interference (or contest) competition (Park, 1954, 1962; Begon *et al.*, 2009). Competition is exploitative when individuals have a negative effect on each other by draining a common resource (Goss-Custard, 1980; Vance, 1984; Begon *et al.*, 2009). This process causes a decrease of the individuals' intake rates because resources such as food, nutrients or mates (Begon *et al.*, 2009) are depleted by the presence and activity of other individuals. Exploitative competition is indirect because it does not require any physical interaction between the competing individuals and can only occur if the resource considered is limiting (Begon *et al.*, 2009).

By contrast, interference competition happens when individuals experience direct negative interactions where one individual reduces the other's ability to exploit a common resource regardless of its level (Park, 1954; Vance, 1984). These interactions involve aggressive displays (Schoener, 1976), territoriality (salamanders: Walls (1990); wrens: Kennedy & White (1996)), allelopathy (Harper (1977) and Rice (1984); Empetrum: Nilsson (1994)), overgrowth (barnacle: Connell (1961) and Paine (1966)), etc. Interference competition reduces the performance of the inferior competitors by denying them access to resources (Schoener, 1983; Thompson & B. Fox, 1993). Dominance in interference competition is often determined by differences in body size between competitors, the larger having usually superior competitive abilities (McCormick & Weaver, 2012). This means that for the case of intra-specific interference the occurrence and consequences of competition generally depend on the population's size distribution, and the life-history states (i.e., current body size) of the individuals.

Interference competition has been widely observed in nature either between species or within species, but only few theoretical studies have assessed its effect on population and community dynamics. Most of these theoretical studies focus on inter-specific interference competition (Case & Gilpin, 1974; Carothers & Jakšić, 1984; Vance, 1984; Adler & Mosquera, 2000). An interpretation of interference competition is given in the formulation of the Arditi-Ginzburg ratio-dependent model (Arditi & Ginzburg, 1989; Arditi *et al.*, 1991; Arditi & Ginzburg, 2012). In this model, the

yearly consumption rate of prey by predators depends on the prey abundance per capita of predators rather than the absolute abundance of prey. That ratio dependence leads to different kinds of behavior compared to the standard Rosenzweig-MacArthur model in which the kill rate is only limited by the density of prey. The paradox of enrichment is for instance absent from the ratio-dependent model (Arditi & Ginzburg, 2012). Other studies propose different approaches. Amarasekare (2002) presents a model of exploitative and interference competition with explicit resource dynamics to study the possible coexistence of two competing species. The study shows that, when interference competition is costly, the two competing species cannot coexist, even if the species that is dominated in exploitative competition dominates its competitor through interference competition. In contrast, the authors show that species coexistence is possible when exploitative inferiority balances with interference superiority and when interference competition is beneficial for the superior competitor.

Interference competition can also be intra-specific (Walde & Davies, 1984; Crowley *et al.*, 1987; Maddonni & Otegui, 2004; Smallegange *et al.*, 2006). De Villemereuil & López-Sepulcre (2011), studied different consumer functional responses, extending existing functional response models to account for both intra- and inter-specific interference behaviors, showing in their case study that intra-specific interference is more effective than inter-specific competition in regulating population dynamics.

The sign and strength of interference competition is usually determined by life-history differences between individuals (differences in body size, sex, strength, etc) and therefore modeling the population dynamics of interference competition requires an individual-based approach. Physiologically structured population (PSP) models are particularly well suited for studies on intra-specific competition since they account explicitly for the population size distribution and derive the population dynamics from the individual-level processes such as growth, reproduction and mortality (Kooijman & Metz, 1984; Metz & Diekmann, 1986; De Roos, 1997). Moreover, because PSP models include ontogenetic development, it is possible to account for size-dependent competitive interactions. The theoretical framework of PSP models has been well developed during the last two decades (De Roos *et al.*, 1992; De Roos, 1997; Persson *et al.*, 1998; De Roos & Persson, 2001; Diekmann *et al.*, 2001, 2007; De Roos & Persson, 2013), and the models have been applied to a variety of topics such as size-dependent competition (Persson *et al.*, 1998), size-dependent predation (Wolfshaar *et al.*, 2006), cannibalism (Claessen *et al.*, 2000, 2004), or the impact of temperature on population dynamics (Ohlberger *et al.*, 2011). These studies have led to the development of a

paradigm of population and community dynamics, taking into account the consequences of ontogenetic development (De Roos & Persson, 2013). Previous studies of structured-population dynamics have shown a number of possible dynamical behaviors (De Roos & Persson, 2003; De Roos *et al.*, 2003). In particular, in a population regulated only by exploitative competition, the competitive abilities of small versus large individuals will determine the type of dynamics observed. For many species size-dependent scaling is such that exploitative competition favors small individuals by assuring them an energetic advantage (Persson *et al.*, 1998; Persson & De Roos, 2006), in which case the competitive asymmetry in their favor leads to juvenile-driven population cycles (also referred to as single-generation cycles, Murdoch *et al.* (2002)), with waves of recruitment causing oscillations (De Roos & Persson, 2003; De Roos *et al.*, 2003). A competition balance in favor of large individuals leads to adult-driven cycles, whereas with an even balance, the dynamics converges to a fixed point with a stable size distribution (De Roos & Persson, 2003; De Roos *et al.*, 2003).

To date, the consequences of interference competition in size-structured populations remain unexplored – cannibalism, predation and exploitative competition being the only interactions considered so far. Here, we propose an extension of the classical Kooijman-Metz model (Kooijman & Metz, 1984; De Roos, 1997) by explicitly incorporating interference competition. We consider interference as a direct interaction between two contestants where the advantage is given to the largest individual, reducing the smaller one's access to the resource. We allow for a gradient of competition from purely exploitative competition to almost pure interference. We aim to understand the implications of intraspecific interference competition on population dynamics, using the well-known effect of exploitative competition as a reference.

We use experimental populations of the Collembola *Folsomia candida* bred in small rearing boxes, with weekly resource input (Tully & Ferrière, 2008) to calibrate and test our model. *F. candida* is a very convenient model species for studying population dynamics, life history traits and phenotypic plasticity (Tully *et al.*, 2005; Tully & Ferrière, 2008). Easy to breed and manipulate (Fountain & Hopkin, 2005), it allows for both fine determination of individual rates and life history traits, and detailed population surveys with individual body length and population size structure. Our experimental populations are censused weekly for population abundance and size structure (Mallard *et al.*, 2012, 2013). Given their environmental conditions and the resource availability, our experimental populations exhibit size structure dynamics that classical exploitative competition models cannot explain. In this study, we investigate

how the level of interference competition influences the dynamics predicted by the model, and whether accounting for interference competition can predict population dynamics similar to the ones observed in our experimental populations.

D.2 Methods

D.2.1 Individual level methods

Our physiologically structured model is based on the model developed by Kooijman and Metz (KM-model, 1984) and De Roos *et al.* (1992). We parameterized the model for the Collembola *Folsomia candida* with data collected in the laboratory during long-term population surveys. All parameters used in the model are summarized in Table D.1.

Experimental data on individual-level characteristics show that the important assumptions of the KM-model are satisfied for this species as described in the supplementary materials (see 5.1). The major model assumptions are (i) for a constant food level the model predicts Von Bertalanffy growth curves, while the maximum size and the growth rate both depend on food level (Figure D.7); reproduction increases with the food level and scales with the square of body length (Figure D.8). The size at birth is independent of food conditions (Figure D.9). Maturation occurs upon reaching a maturation size (Figure D.10). Although there is some variation in maturation length with food availability, the major model assumptions are valid for *F. candida* supporting our choice for the KM-model. The KM-model assumes constant background mortality as a function of length, whereas background mortality in our experimental populations decreases with length and increases with age. We have tested that this assumption does not qualitatively affect the obtained results.

Density dependence

We use individual length l as the individual state (*i*-state) variable, ranging from length at birth l_b to a maximum achievable length l_m for unlimited resources and no competition. Instead of explicit resource dynamics resulting in exploitative competition, we describe direct individual interactions explicitly with a function denoted by $A(t, l)$. The function $A(t, l)$ is referred to as an individual's "access to the resource" which is supposed to depend on the current population density as experienced by this individual. We assume that the experienced population density $\eta(t, l)$ depends on

Liste des tableaux D.1 – Variables and parameters for the *Folsomia candida*

Objects and symbols	Default values	Units	Description
<i>i</i> -state variable l		mm	Individual length
Parameters			
l_b	0.25	mm	Length at birth
l_j	0.6	mm	Length at maturity
l_m	3.0	mm	Length at infinite resources
γ	0.015	d^{-1}	Van Bertalanffy growth rate
η_H	1000	individuals	Half saturation constant
μ	0.0065	d^{-1}	Background mortality
r_m	3.0	$d^{-1} \text{mm}^{-2}$	Reproduction rate
κ	0.7	–	Fraction of energy intake allocated to reproduction
I	0	–	Level of interference

Liste des tableaux D.2 – Model equation under the κ -rule.

Equation	Description
$A(t, l) = 1 - \frac{\eta(t, l)}{\eta_H + \eta(t, l)}$	Access to the resource
$\eta(t, l) = \int_{l_b}^{l_m} C(l, \lambda) \cdot n(t, \lambda) \cdot \lambda^2 d\lambda$	Experienced population density
$C(l, \lambda) = \max[0.01, 1 + I \cdot (\lambda - l)]$	Competition function
$g(t, l) = \gamma \cdot (l_m \cdot A(t, l) - l)$	Growth rate
$b(t, l) = r_m \cdot A(t, l) \cdot l^2$	Birth rate if $l \geq l_j$
$\frac{\partial n(t, l)}{\partial t} + \frac{\partial g(t, l) \cdot n(t, l)}{\partial l} = -\mu \cdot n(t, l)$	Population level equation
$g(t, l_b) \cdot n(t, l_b) = \int_{l_b}^{l_m} b(t, l) \cdot n(t, l) dl$	Boundary conditions

an individual's own body size l : small individuals suffer from the presence of large ones more than the inverse. By tuning some parameters, $A(t, l)$ allows us to model a gradient going from purely exploitative competition to almost purely interference competition as explained thereafter. Access to the resource is defined as follows:

$$A(t, l) = 1 - \frac{\eta(t, l)}{\eta_H + \eta(t, l)} \quad (\text{D.1})$$

This formulation results in a shape similar to a classical Holling type II functional response (Holling, 1965). Here $\eta_H > 0$ is a half saturation constant. The experienced population density $\eta(t, l)$ is a measure of how the environment is felt by an individual of size l at a given time t :

$$\eta(t, l) = \int_{l_b}^{l_m} C(l, \lambda) \cdot n(t, \lambda) \cdot \lambda^2 d\lambda \quad (\text{D.2})$$

The quantity $\eta(t, l)$ hence depends on the size distribution of the population at time t , $n(t, \lambda)$, weighted by the squared length λ^2 of each individual in the population, and a competition function $C(l, \lambda)$. The competition function C represents the competitive superiority of an individual of size l over another one of size λ , depending on the difference in length $\lambda - l$:

$$C(l, \lambda) = \max[0.01, 1 + I \cdot (\lambda - l)] \quad (\text{D.3})$$

where the parameter I is referred to as the interference factor. If $I = 0$, then $C = 1$ for every combination of l and λ , meaning that there is no interference competition but exploitative competition only. The function η then simplifies into

$$\eta(t, l) = \eta(t) = \int_{l_b}^{l_m} n(t, l) \cdot l^2 dl \quad (\text{D.4})$$

and access $A(t, l)$ then no longer depends on body size; access to the resource is identical for all individuals. A numerical investigation comparing our model using $A(t, l)$ with $I = 0$ with the original KM-model with explicit resource dynamics and a type II functional response showed that the dynamics of these models are nearly identical.

For any positive value of I , the access to the resource $A(t, l)$ becomes size dependent. If an individual α has a length l_α and interacts with an individual β of length l_β , we can see from (D.1) and (D.3) that $l_\beta > l_\alpha \Rightarrow C(l_\alpha, l_\beta) > 1$, β is competitively superior to α , and the environment $\eta(t, l_\alpha)$ felt by α is more challenging than $\eta(t, l_\beta)$, the one felt

by β (see Figure D.18). Moreover, the larger I , the steeper the competitive relationship between two individuals. Tuning the parameter I thus allows us to have a continuous gradient of competition from purely exploitative competition for $I = 0$ to very strong interference competition for high values of I .

The other individual level equations are the same as in Kooijman and Metz (KM-model, 1984) and De Roos *et al.* (1992), are detailed in supplementary materials (Sup. Mat. D.5.2) and are summarized in Table D.2.

Minimum sustainable access to the resource

Having defined the density dependence relations and individual rates in the model, we define the minimum required accessibility A^* as the minimum amount of resources an individual needs to access to be able to maintain itself. A^* is set as the access to the resource at which growth is null:

$$A(l) = A^*(l) \Leftrightarrow g(l) = 0 \quad (\text{D.5})$$

which leads to

$$A^*(l) = \frac{l}{l_m} \quad (\text{D.6})$$

Then, for any individual, if $A(l) < A^*(l)$, growth stops and the individual starves until conditions improve or it dies. That way, A^* is analogous to Tilmann's R^* in the sense that it determines a minimum condition for growth (Tilman, 1982), except that A^* is size-dependent (see also Persson *et al.* (1998)).

Population level integration of the model is the same as described in Kooijman & Metz (1984) and De Roos (1997). Numerical simulations and analysis have been conducted using the Escalator Boxcar Train (EBT) method (De Roos, 1988) with the latest available version of EBTtool (<http://staff.science.uva.nl/aroos/EBT/Software/index.html>).

D.2.2 Sample dynamics

Several exploratory simulations were conducted for different values of interference I and background mortality μ to identify different types of dynamics. Every simulation lasted 10000 units of time, with the transient period lasting at most 2000 units of time in the longest case. In particular, we looked at the size structure of the population and several life history traits at the end of each simulation, such as maximum realized length, and growth rates and access to the resource as functions of body length. In

case of a limit cycle, we measured the amplitudes of the cycles and their periods, as well as the dynamics of the size structure.

D.2.3 Bifurcation analysis

To study more precisely how the level of interference I and the mortality μ affect the population dynamics, we ran a series of bifurcation analysis over the parameter space (I, μ) .

In our case, a bifurcation analysis consists of a series of numerical simulations with all parameters fixed but one, called the bifurcation parameter. The first simulation is run with the initial value of the bifurcation parameter until it reaches a stable equilibrium or a limit cycle. The final state of the population (its distribution at the end of the run) is then used as initial conditions for a new simulation with the same set of parameters, except for the bifurcation parameter, which is incremented or decremented. This process is repeated until the bifurcation parameter reaches the last value. We performed four different sets of bifurcation runs. (i) The first set had the interference parameter I as bifurcation parameter, increasing from 0 to 3. The set consists of a large number of such bifurcations runs for fixed values of μ between 0.001 and 0.02. (ii) The second set is the same as the first, except that the bifurcation parameter I from 3 to 0. Comparing results from sets 1 and 2 allows us to detect alternative stable states (bistability). (iii) The third set of bifurcations has μ as bifurcation parameter, increasing from 0.001 to 0.02, for fixed values of interference between 0 and 3. (iv) The fourth set is as the third one but with μ decreasing from 0.02 to 0.001. With these four sets of bifurcation runs, the parameter space (I, μ) was explored in the up-direction and the down-direction.

D.3 Results

First we studied the impact of the level of interference competition on the individual's maximum observed length (Figure D.1A) and on the total population dynamics (Figure D.1B) for a low value of background mortality, $\mu = 0.0065$.

Figure D.1A shows a very abrupt increase of the maximum length at a critical value of $I = 1.4$. Below the critical value the maximum achieved length in the population is just above the length at maturity $l_j = 0.6$ mm ($l = 0.63$ mm). Above the critical value,

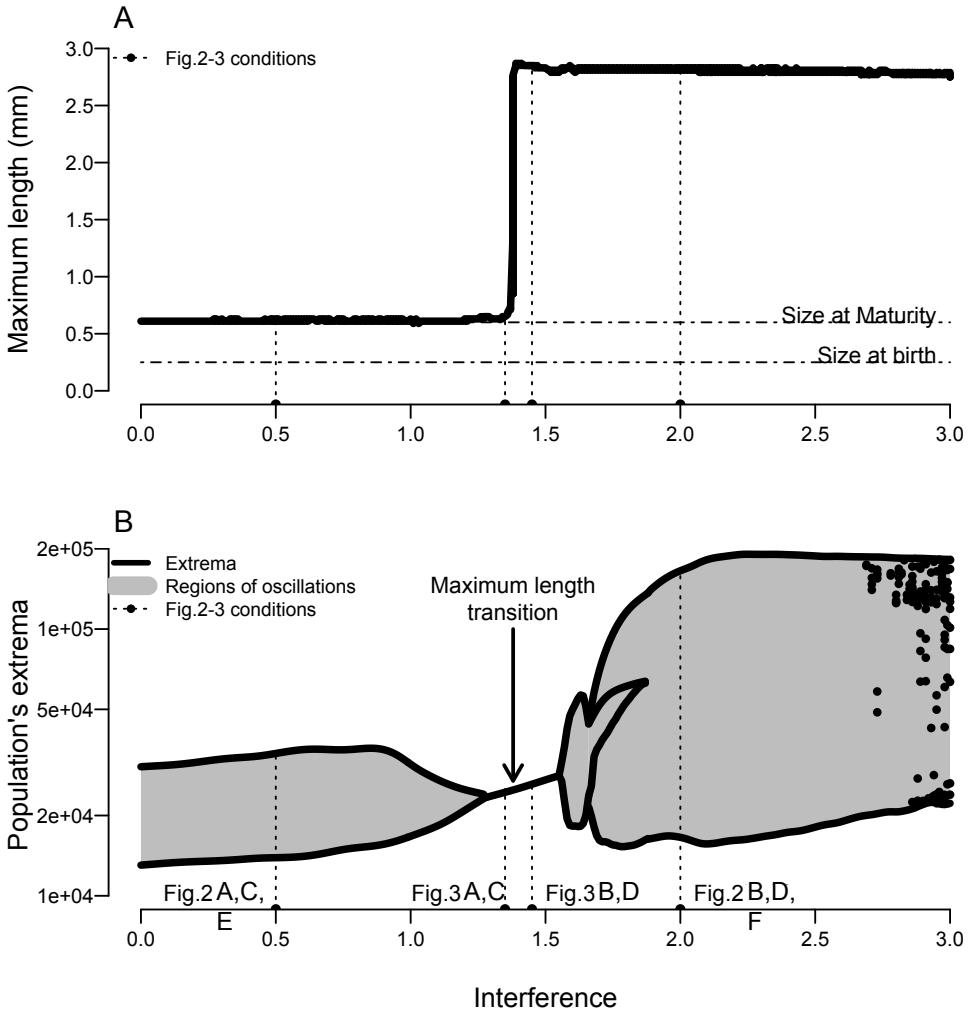


Figure D.1 – Maximum achieved length (A) and total population's extremes (number of individuals) (B) for increasing values of interference and a low mortality rate ($\mu = 0.0065$). Dashed lines mark conditions presented in Figures D.2 and D.3. In the bottom plot, thick black lines represent the population's extrema for each simulation of different values of I . The gray areas represent regions where the population dynamics converges toward a limit cycle. The arrow marks the transition observed on the top figure.

the maximum length is close to the physiologically maximum length $l_m = 3$ ($l = 2.85$ mm). Interestingly there is no bi-stability around this critical value.

Figure D.1B shows three overall regions of interest: a limit cycle at low interference, a stable equilibrium at intermediate interference; and a new limit cycle at high interference. In a small region of interference (around $I = 1.8$) the latter limit cycle has a double period (Sup. Mat. D.5.3 and Figure D.12) and it becomes irregular at

high interference.

D.3.1 Juvenile-driven generation cycles

Without interference ($I = 0$), the population converges to a limit cycle that corresponds to the well-known juvenile-driven generation cycles caused by exploitative competition (De Roos *et al.*, 1992; De Roos, 1997). Figure D.2 shows a sample dynamics for low interference ($I = 0.5$, Figure D.2A,B,C) corresponding to the first dashed line in Figure D.1. Figure D.2A presents both the total population dynamics and the dynamics of its size-structure. These oscillations correspond to successive waves of cohorts that grow until reaching a reproductive state for a length $l \geq 0.6$ mm. Adults stop growing after reaching maturation, with a maximum achieved size of $l = 0.63$ mm. This is characteristic of juvenile-driven generation cycles due to exploitative competition (De Roos *et al.*, 1992, 2003). Figure D.2B and C show respectively the growth rate and the access to the resource as a function of length. In a purely exploitative competition model, the growth rate is linearly decreasing with length, and the resource accessibility is constant. Figure D.2B shows that the growth rate is almost linearly decreasing, although curved upward for l close to l_j (0.6 mm), and the access to the resource is slightly increasing with body size but drops below the minimum required access A^* (slanting line) for $l > l_j$. The curvature of the growth rate and the resource accessibility is due to interference competition favoring bigger individuals.

D.3.2 Stable equilibrium with small or giant adults

With intermediate interference the dynamics tend to a stable equilibrium (Figure D.1B). The explanation is that the size-advantage of adult individuals due to interference reduces the exploitative competition inflicted by the small ones, thus undoing the mechanism responsible for the juvenile-driven generation cycles.

The resulting stable equilibrium can be characterized by either a narrow or a wide population size distribution (Figure D.3). For values below the critical interference level ($I < 1.4$, Figure D.1A), the curvature of the growth rate and the resource access functions is insufficient to allow growth beyond the size at maturation (Figure D.3B,C). In this case, an immigrant of sufficient body size would have a largely positive growth rate and reach giant sizes, but the individuals born in the population cannot grow into this size interval.

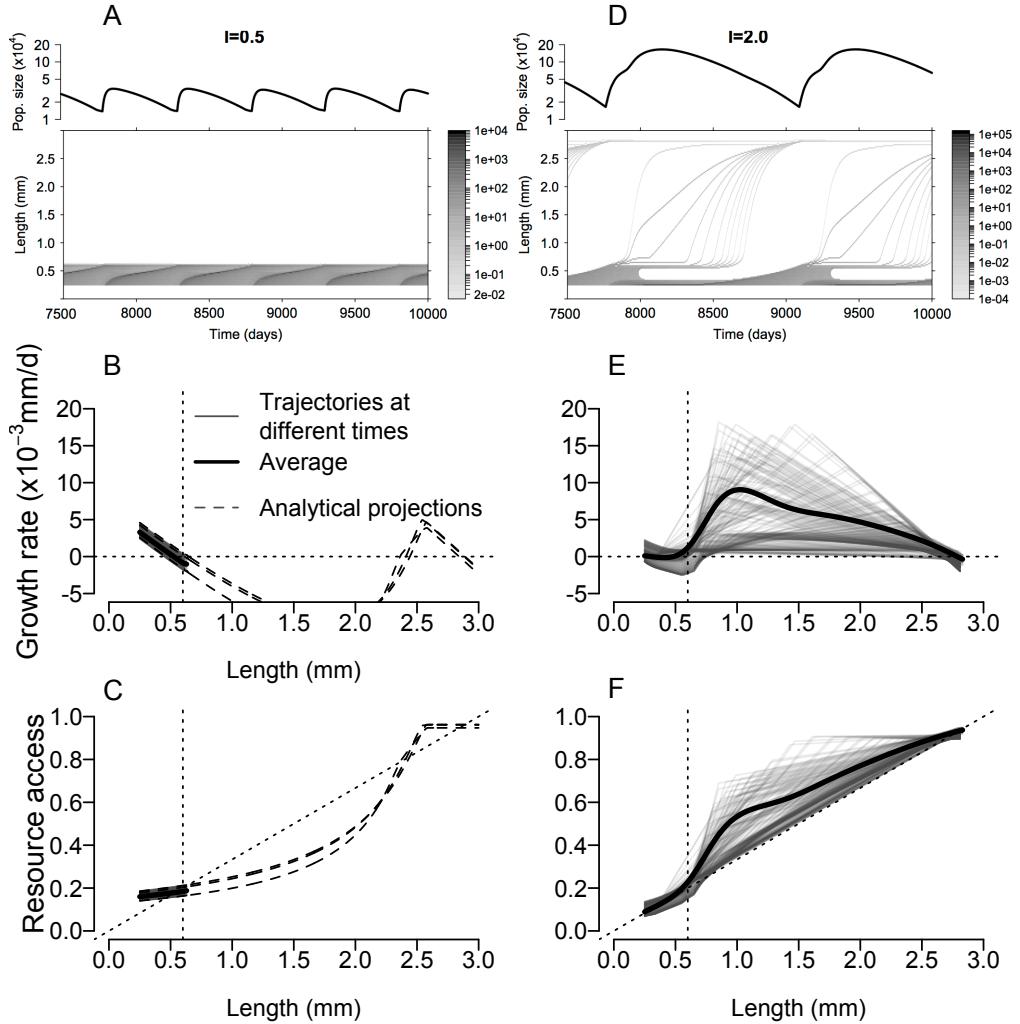


Figure D.2 – Sample dynamics for $I = 0.5$ (A,B,C) and $I = 2.0$ (D,E,F). A and D shows the dynamics of the total population size along with the dynamics of the structure of the population (Mallard *et al.*, 2012). B and E represent the growth rates as a function of length. The vertical dashed line marks the length at maturity, the horizontal one the 0 growth rate. Shaded gray lines show phase lines at different times, and the thick black line is the average growth. C and F show the resource accessibility as a function of length. The vertical line marks the length at maturity. The slanting line is the minimum required accessibility A^* . As for B and E, shaded gray lines and thick black lines represent respectively the different phase lines and the average competition. The dashed lines represent the analytical projections of A and g over the whole length range considering the actual state of the population.

Beyond the critical interference level ($I > 1.4$, Figure D.3D,E,F) the curvature is just strong enough for individuals to experience a secondary acceleration of their growth rate, eventually reaching giant sizes (Figure D.3D,E). The population size

distribution is strongly skewed since the growth rates stalls around the maturation size. We refer to the minimum of the growth rate function as the “growth bottleneck”. The rapid increase in growth rate and resource access beyond the growth bottleneck ($l > 0.65$ mm; Figure D.3F) is explained by the increased competitiveness and by the low density of large individuals. The linear decrease beyond $l = 1.3$ mm is due to the natural shape of the Von Bertalanffy growth function (Sup. Mat. eq. (D.7)).

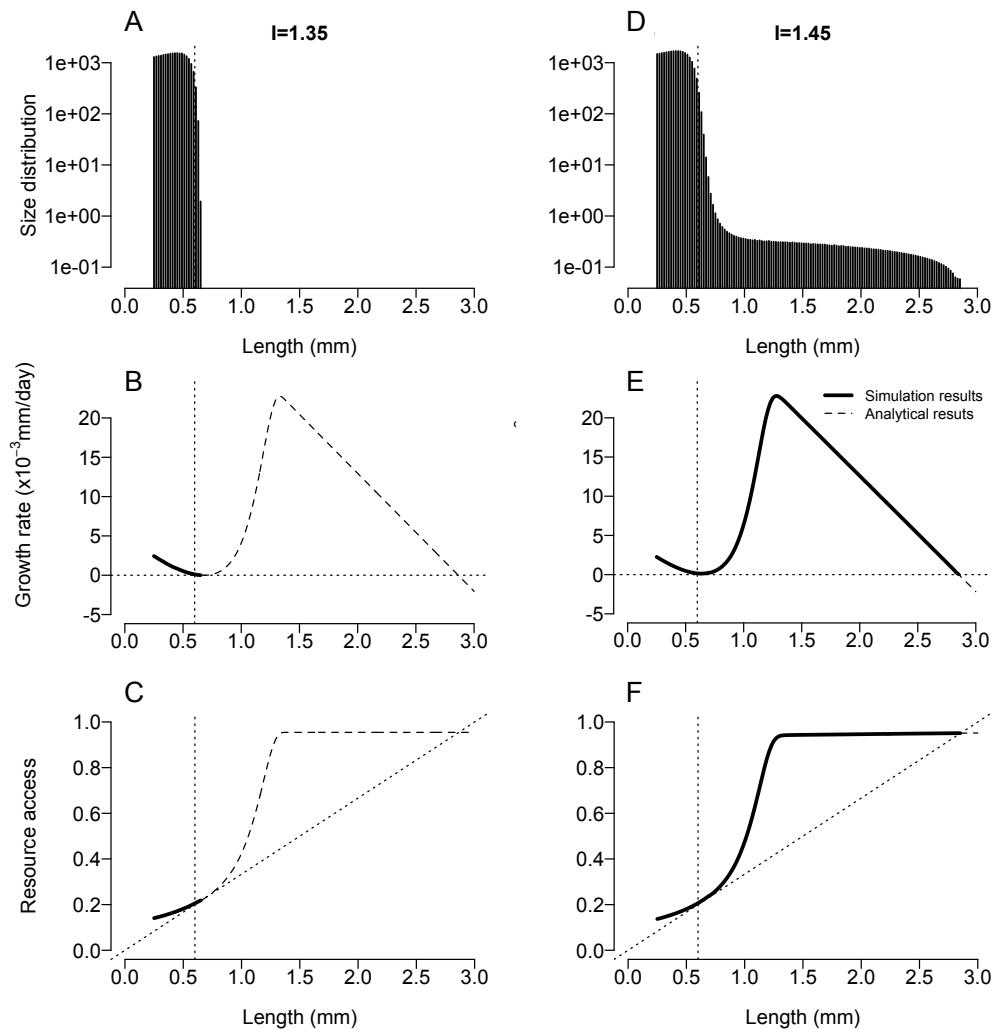


Figure D.3 – Size distributions (A,D), growth rate (B,E) and accessibility (C,F) for two conditions of interference producing fixed points, $I = 1.35$ (A,B,C) and $I = 1.45$ (D,E,F). The dotted and dashed lines are the same as in Figure D.2.

Figure D.1B shows that beyond $I = 1.56$ interference competition results in population cycles. Figure D.2D, E and F show the details of a sample run for $I = 2.0$. Figure D.2D shows that these cycles are different from the juvenile-driven generation

cycles (Figure D.2A): the period of the cycles is almost three times longer and the amplitude is about 7.5 times larger. The initial increase in population size corresponds to a birth pulse due to a cohort of individuals reaching maturity ($l \geq l_j$). At this moment the population is multi modal and composed of a large number of immature individuals some newly recruited adults and a few old giant individuals. This birth pulse is followed by the growth of the recently matured individuals towards giant body sizes, which decreases the resource accessibility of the smaller individuals that temporarily stop growing (Figure D.2D). The stalling individuals form two distinct groups: juveniles with $l < 0.35$ mm; and juveniles and adults with $0.5 < l < 0.75$ mm (Figure D.2D). During this period, adults continue to reproduce, increasing the abundance of juveniles. Due the loss of large individuals, the resource accessibility of intermediate individuals increases allowing them to progressively grow and reach giant sizes themselves. The smallest group remains stalling at small sizes and do not mature. The number of reproducing individuals slowly decreases due to background mortality, leading to a decrease in total population size and interference competition. When the number of adults is low enough, the smaller individuals can start growing again and reach maturity, leading to a new cycle.

Figure D.2E and F show respectively the growth rates and the accessibility against the length with an interference of $I = 2.0$, at different moments of the cycle (in thin gray lines) and on average (thick black lines). Individuals with a negative growth rate simply stop growing, and suffer increased mortality if they are not able to fulfill their maintenance. First, we see on panel E that the position of the growth bottleneck varies on the x-axis between 0.33 and 0.55 mm, depending on the moment considered in the cycle, but it always happens at a length smaller than the length at maturity, causing the accumulation of immature individuals.

The resource accessibility (Figure D.2F) shows the same phenomenon, while accumulating at a size smaller than l_j , individuals have an accessibility below the minimum sustainable value, which explains the negative growth rate (growth stops and mortality is increased). In the phase of the cycle where the number of large individuals decreases, the resource accessibility of the smaller ones increases until becoming sustainable again, and they start growing again. It is the position of the growth bottleneck below 0.6 mm that causes the cycling dynamics.

D.3.3 (I, μ) Bifurcation

The previous examples show the behavior of the model for a relatively low mortality ($\mu = 0.0065$). Yet, mortality is known to have a very important role in the regulation of the dynamics of structured populations. Figure D.4 shows the results of bifurcation runs conducted in the (I, μ) parameter space. The upward and downward runs gave identical results suggesting the absence of bistability.

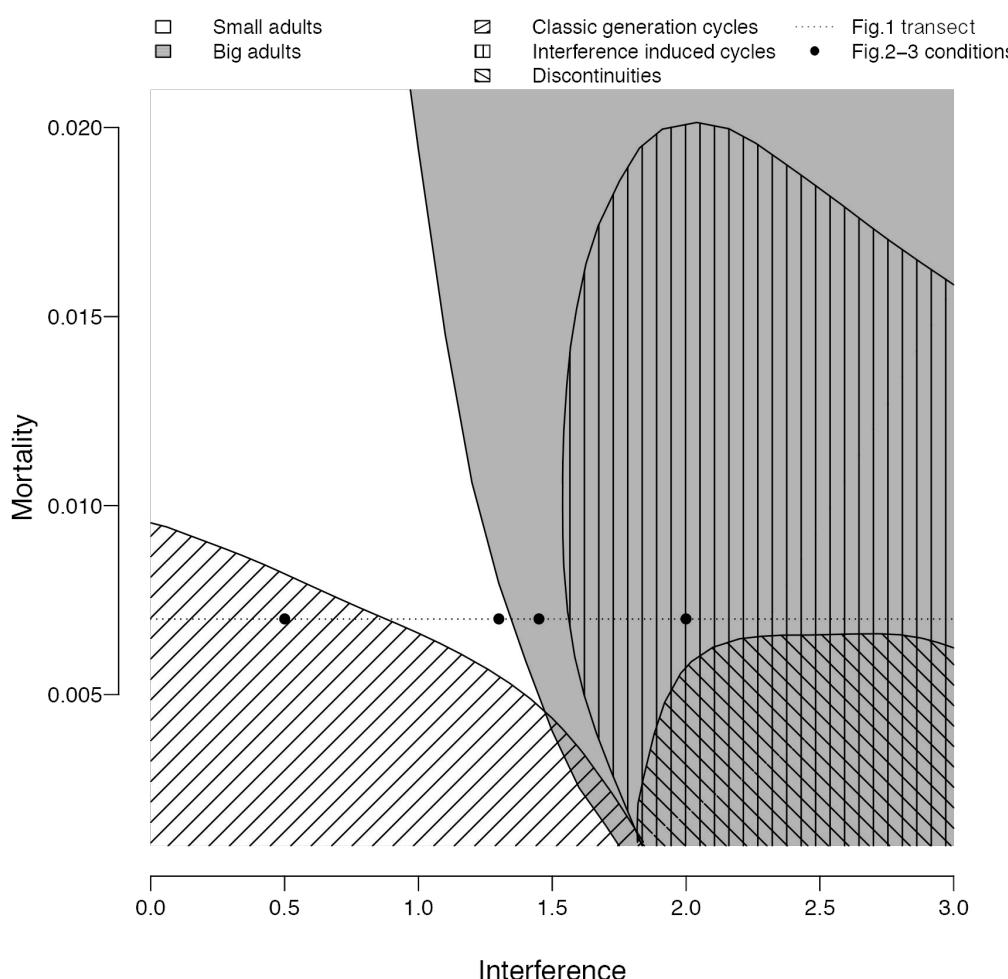


Figure D.4 – Compiled bifurcation diagram in the mortality – interference parameter plane. Regions without hatching correspond to regions of stability. White area: small maximum size. Grey area: giant maximum size. Hatching: type of population cycle. No bistability was observed. Dashed line: the transect in Figure D.1. Black dots: the locations of the runs in Figure D.2 and Figure D.3.

First, Figure D.4 shows that the parameter space can be separated in two distinct areas, characterized by either a small ($l = 0.63$ mm, white background) or giant maxi-

mum size ($l = 2.85$ mm, grey background). The critical interference level separating these regions is relatively insensitive to the background mortality ($I \approx 1.2 - 1.6$).

Second, conform to the theory on exploitative competition (De Roos, 1997), increasing background mortality without interference competition ($I = 0$) tends to stabilize the juvenile-driven generation cycles. With positive interference competition, the stabilization of these cycles occurs at a lower mortality rate. Interference-induced cycles tend to stabilize as well at very high mortality (> 0.02), but the pattern differs.

At low mortality ($\mu < 0.005$) but high interference, the dynamics become irregular and the size structure exhibits discontinuities. At low mortality and intermediate interference, between 1.5 and 2.0, the situation is more complex. Indeed, in this region, generation cycles continue to exist although adults start reaching a length close to l_m . But in this region, the generation cycles are degenerate and some individuals exceptionally manage to escape the trap of reduced growth rate close to the maturation size and manage to start growing again, but they are very isolated and the size structure dynamics is very irregular.

D.4 Discussion

We have shown that interference competition in favor of large individuals is an interaction that counteracts the consequences of (size-dependent) exploitative competition. Exploitative competition generally favors small individuals due to the energetic advantage of a small body size which results from the size scaling of food intake and maintenance rates (Peters, 1986; Persson *et al.*, 1998; De Roos *et al.*, 2013). This is predicted for most species by Dynamic Energy Budget theory (Kooijman, 2000) and has been confirmed for the few species for which sufficient empirical data are available (roach, perch, Daphnia, vendace; De Roos and Persson 2013). Across the gradient of interference competition that we consider (Figure D.1) the overall competitive asymmetry changes gradually from superior juveniles (due to exploitative competition) to superior adults (due to interference). In between, the two types of competition more or less balance each other. Dynamically, this leads to transitions from juvenile-driven generation cycles to a stable equilibrium to adult-driven generation cycles (Figure D.1). Interestingly, this pattern is qualitatively similar to the consequences of varying the size-dependent scaling of exploitative competition in order to give an energetic advantage to large individuals (without interference competition), as investigated by Persson *et al.* (1998) and De Roos & Persson (2003). The same transitions are found when

increasing the slope of the allometric attack rate function (Persson *et al.*, 1998) or the adult consumption rate (De Roos & Persson, 2003). The resulting pattern of dynamics is hence similar, but the underlying mechanisms are different. The parameter values that lead to the prediction of adult-driven cycles due to exploitative competition are rather unrealistic for natural populations (Persson *et al.*, 1998; De Roos & Persson, 2003). Our results propose an alternative explanation of adult-driven generation cycles (as was already speculated by De Roos & Persson (2003)), which is likely to be more realistic since it occurs for realistic allometric scaling relations.

Although the interference-induced population cycles (Figure D.1, Figure D.2D) are not identical to the adult-driven generation cycles according to the definition in De Roos & Persson (2003), we argue that they should nevertheless be referred to as “adult-driven” generation cycles. To us, the most important feature of both types of cycles is the competitive superiority of large individuals (adults) that prevents a new generation from becoming dominant until the current adult generation has died out sufficiently. In that sense, both types of cycles are essentially “adult-driven”. It is useful however, to distinguish between them in terms of the underlying competition being either exploitative or interference.

When comparing our results to the effect of size-dependent cannibalism, we observe two similarities: both interference competition and cannibalism have the potential to dampen juvenile-driven generation cycles, and both interactions may lead to the emergence of giant individuals (Claessen *et al.*, 2000, 2002, this study). The explanation of the similarities is that both interactions provide an advantage to large individuals, protecting them from exploitative competition with small individuals.

D.4.1 How to detect interference-induced population dynamics empirically?

The similarity of predictions between interference competition on the one hand, and cannibalism or exploitative competition on the other hand, implies that when comparing model predictions with observed data, one needs to be careful in attributing effects to causes. We need specific criterions that can distinguish the role of each of these interactions for a given system. For many species this is rather easy (e.g., we know that roach are not cannibalistic) but may be difficult in particular for piscivorous fish, which are often candidates for all three interactions (perch, Arctic char, pike, trout, salmon, cod, etc). Piscivorous fish have often served as empirical examples for models

of exploitative competition and cannibalism (Claessen *et al.*, 2000, 2002; Persson *et al.*, 2003; De Roos *et al.*, 2013) but the results may be influenced by interference competition as well.

Before looking into a number of empirical case studies, we will first establish a list of search images that are indicative of population dynamics caused by interference competition, based on our model results. The most conspicuous model prediction is (i) the emergence of giant individuals dominating the resource and controlling population dynamics. In itself the presence of giants is not conclusive since it may be due to cannibalism (Claessen *et al.*, 2000; Persson *et al.*, 2003) or exclusive resources for large individuals. Yet in combination with the following observations it can be taken as a sign of interference competition. Specifically, (ii) the presence of a growth bottleneck (Figure D.3E) is a sign of interference competition. In stable equilibrium, these two items together result in (iii) a highly skewed population size distribution (Figure D.3). In cycling populations, these aspects result in a (iv) bimodal or trimodal size distribution. In both stable and cycling populations, they result in so-called (v) “double growth curves”, the result of the secondary growth acceleration caused by interference competition advantage at large sizes. Finally, the mechanism driving interference-induced population cycles provides a telling search image: (vi) for long periods the population is dominated by large, reproducing adults, whose interference competition deprives juveniles of resources, resulting in an accumulation of juveniles (and small adults). A new dominant cohort cannot emerge before the current one has died out sufficiently. A conspicuous distinction between juvenile-driven generation cycles and interference-induced generation cycles is hence the typical life history of individuals. Whereas in the former case individuals grow fast as juveniles and are quickly outcompeted after reaching maturity, in the latter case individual growth usually stalls before maturation (the growth bottleneck, Figure D.3E), followed by secondary growth acceleration. (vii) For cases where population-level data are available but individual-level data are not, a final search image is the ratio of the average maturation time to the periodicity of the cycles, used by Murdoch *et al.* (2002) to classify population cycles as either single generation cycles ($ratio = 1$), delayed feedback cycles ($2 \leq ratio \leq 4$) or consumer-resource cycles ($ratio > 6$). For interference-induced cycles, our model shows an average ratio of 1.5, whereas our juvenile-driven cycles have a ratio of 0.8. Generation cycles with a relatively high ratio could hence be an indication of interference competition.

Using the list (above items i-vi) we re-examine a number of literature case studies

before presenting a more detailed laboratory experiment.

First, looking at the data used by Murdoch *et al.* (2002), a number of species display a ratio around the value predicted for interference competition: the sockeye salmon in Bristol Bay (*ratio* = 1.2) and Togiak River (*ratio* = 1.3), and the cod in Iceland (Myers *et al.*, 1995, *ratio* = 1.6,), the beaver in California (*ratio* = 1.6) and Missouri (*ratio* = 1.4), and the black bear in Yukon (Novak, 1987, *ratio* = 1.5.). These species are known for their territoriality (Foote, 1990; Nolet & Rosell, 1994; Marshall *et al.*, 2010; Ping *et al.*, 2011; Sverdrup *et al.*, 2011) and hence are prone to exhibit interference competition, making it a possible explanation for the observed cycles.

Second, Claessen *et al.* (2002) predict that, for cannibalistic species with a large gape size such as pike, a likely outcome of population dynamics is a stable equilibrium with “permanent piscivores”. The authors suggest this as a possible explanation of the observation of stable populations of Arctic char with giant individuals permanently present (Parker & L. Johnson, 1991; Griffiths, 1994; Hammar, 2000). We argue that these observations may very well be the result of interference competition. We can forward two arguments in favor of interference competition: (i) the cannibalistic explanation requires that the gape width is larger than the one measured for Arctic char; (ii) the shape of the stable size distribution of the Arctic char populations are (weakly) bi-modal and hence closer to skewed distribution based on interference competition (Figure D.3D) than the exponential one based on cannibalism. Arctic char is a territorial species and hence interference competition is likely to be important in this species. A closer inspection of empirical case studies should allow us to distinguish between the alternative hypotheses.

Third, “double growth curves” have been observed in fish populations such as Arctic char and Eurasian perch (Cren, 1992), and have often been attributed to cannibalism. Again, these data can be re-interpreted in the context of interference competition. Even better would be to detect such growth patterns in non-cannibalistic species (fish or other), but to our knowledge, in the few empirical studies with sufficient data on individual growth patterns, this has not been described yet (but see the Collembolan example below).

D.4.2 Interference-induced giants in a laboratory experiment

To our knowledge the only case study providing sufficient data on both the individual and population levels in order to examine the implications of size-dependent interference competition is our ongoing laboratory experiments on small populations of

F. candida. A full description of the experiment and analysis is given in Chapter ??, while here we provide a single time series for the purpose of illustration.

The populations are kept in small boxes (about 5cm wide) with a plaster substrate to keep the moisture at its maximum. They are kept in the dark at constant temperature in incubators and are fed weekly with small pellets ($15\mu\text{L}$) of yeast (*Saccharomyces cerevisiae*) dissolved in agar-agar (Tully *et al.*, 2005; Tully & Ferrière, 2008). The food is strongly localized compared to the surface occupied by the individuals, which creates conditions of high interference competition. Detailed observation of the foraging behavior confirms that the larger individuals have almost exclusive access to the resource (Figure D.5).

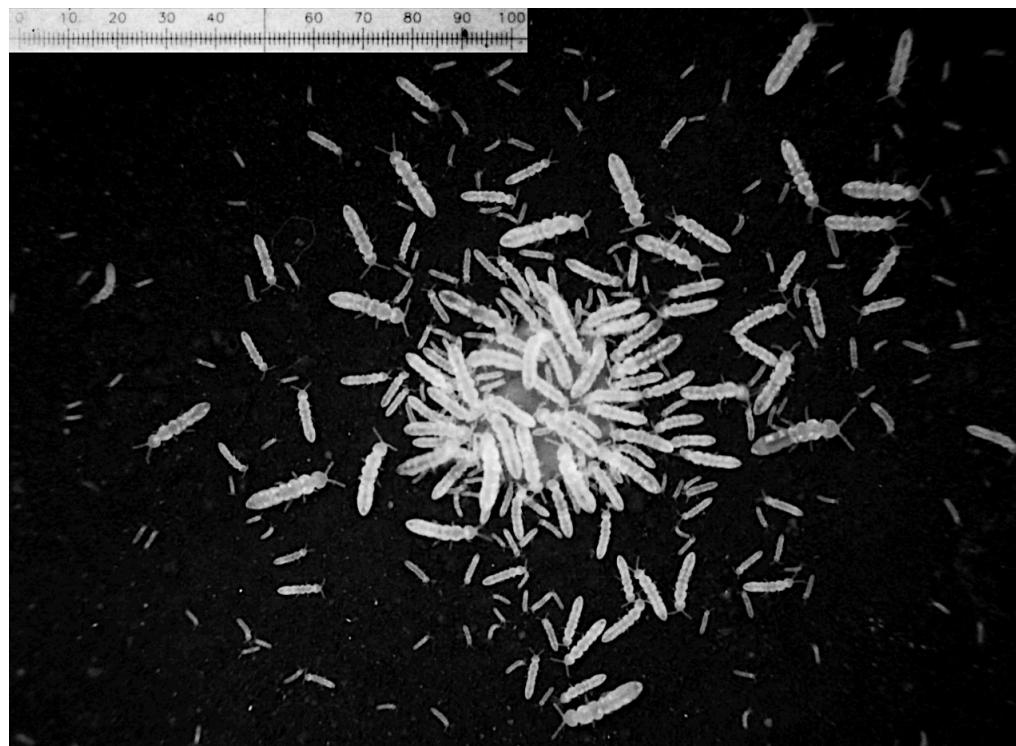


Figure D.5 – Close up of the resource in an experimental population of Collembola *Folsomia candida*. The scale corresponds to 10 mm. The image illustrates interference competition: the food pellet in the center is dominated by large individuals.

Using image analysis (Mallard *et al.*, 2012, 2013), we monitored the population dynamics and size-structure during more than 800 days. Figure D.6 shows both an empirical population (Figure D.6A) and a model simulation for $I = 1.6$ (Figure D.6B), which allows for a close comparison of model predictions and empirical observations. The comparison demonstrates two important messages.

First, our model is far from quantitatively accurate. In terms of both absolute and relative numbers the model is clearly incorrect. Second, our models provides an interesting qualitative description of the population cycles and hence a plausible explanation of the observed population dynamics. Specifically, the “search image” description of the cycles (see item (vi) of the list above) is a good description of the empirical observations. Giant individuals dominate the population for extended periods, whereas juveniles accumulate close to the maturation size. A new dominant cohort is predicted to emerge only when the giant size class has sufficiently reduced in number. To test this prediction, we plotted the number of giants and the number of recruiting adults (*i.e.*, a growing cohort in the lower panels). The model predicts that the intermediates peak when the giants are lowest. The empirical data confirm this pattern, albeit more noisily, for the second, third, fourth and sixth cohorts. Also, the predicted and observed patterns of size-structure dynamics (lower panels) are strikingly similar. A third message from the empirical data is that this cannot be interpreted as juvenile-driven generation cycles. Adults reach sizes well beyond the maturation size and the demise of adults predates the emergence of the next dominant cohort. Both observations are in contradiction to the description of juvenile-driven generation cycles.

The choice of the example simulation we plotted in Figure D.6B was motivated by the observation that a minority of the experimental populations exhibit population cycles; the rest appear to be close to an equilibrium state. We interpret this observation as indicative that the system is close to a bifurcation point; hence the value of $I = 1.6$.

We argue that the observed dynamics of *F. candida* provide qualitative (but not quantitative) support for the underlying mechanisms of interference-induced population cycles.

D.4.3 Sensitivity to energy allocation rules

An important question is whether our results are the consequence of the specific energy budget model that we have chosen for our model. Our model uses the kappa-rule, which assumes that a fixed proportion (κ) of the energy budget is allocated to maintenance plus growth while the remainder ($1 - \kappa$) goes to reproduction (see Sup. Mat. D.5.2). This implies that when the energy intake goes down, energy will be rechanneled from growth to maintenance, until growth eventually stops while reproduction still goes on. For even lower energy intake, energy will be rechanneled from reproduction to maintenance. This implies that individuals continue reproducing

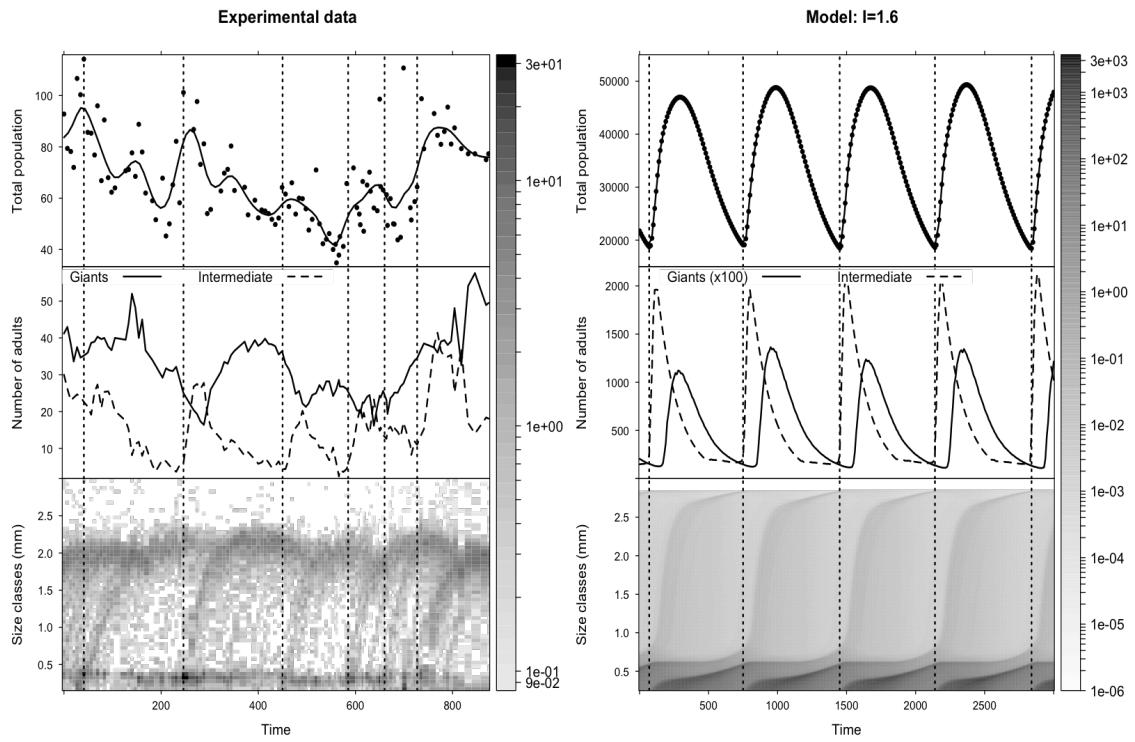


Figure D.6 – Total population dynamics (top panels), dynamics of giants and intermediate adults (middle panels) and dynamics of the size structure (bottom panel) for (A) an experimental population of *F. candida* bred with weekly resource input and (B) a model simulation with interference set at $I = 1.6$. The vertical dashed lines mark each cohort cycle.

after reaching their maximum size – a scenario that is realistic for a wide range of species including Collembolans.

In order to test the robustness of our results to this fundamental assumption, we have developed an alternative model with a contrasting energy allocation rule. A rule that is often used to model fish growth is the so-called net-production model: the energy intake rate is first used to cover maintenance, and the surplus energy is split between growth and reproduction using a constant proportion. This rule implies that individuals reaching their maximum size stop reproducing.

Our alternative model based on net-production allocation gives qualitatively the same results as the one based on the kappa rule (Sup. Mat. D.5.4). This shows that our model predictions do not depend on the specific energy allocation rule.

Concluding remarks

Our objective was to investigate the consequences of size-dependent interference competition on population dynamics, complementing the existing results on size-dependent exploitative competition and cannibalism. For this purpose we designed a simple, size-structured model that captures what we believe to be the essential aspects of size-dependent interference competition. The model is hence not designed to specifically predict the population dynamics of any particular species, although we have chosen to parameterize the model as much as possible to our laboratory species *F. candida*. The model analysis has demonstrated that interference has interesting dynamical consequences, some of which are akin to consequences of other interactions. Our analysis of previous and new empirical data has shown that there is a potential for the detection of these dynamics in laboratory and natural populations.

Acknowledgement

This research was supported by a French grant from the French National Research Agency (ANR EvoRange), reference ANR-09-PEXT-011. The funders had no role in study design, data collection and analysis, decision to publish, or preparation of the manuscript.

D.5 Supplementary materials

D.5.1 Experimental support for PSP assumptions

The KM-model relies on basic assumptions regarding resource allocation that can be verified on experimental data collected on isolated individuals of our model species, the Collembola *Folsomia candida*.

Methods

The collembolans are maintained in the laboratory in polyethylene vials (diameter 52mm, height 65mm) filled with a 30mm width layer of a plaster of Paris mixed with china ink to facilitate detection of the individuals. Food is provided by offering small dried pellets of a mixture of agar and dried yeast in standardized concentration and volume (Tully & Ferrière, 2008). The rearing boxes where kept in incubators at $21 \pm 0.5^\circ\text{C}$ and the plaster humidified to maintain a constant humidity within the boxes ($\approx 100\%$ RH). We followed 220 isolated individuals and regularly measured their body size (using digital pictures) and fecundity (the size of the layed clutches).

Growth trajectories and dependence on resources

The model supposes that for a constant food level the body length follows a Von Bertalanffy growth curve, and that the maximum size and the growth rate both depend on food level. These three aspects are valid for our experimental species as shown by Figure D.7.

Reproduction

Furthermore, the KM-model predicts that reproduction increases with the food level and scales with the square of body length. Figure D.8 shows that both relations are valid for *F. candida*.

Size at Birth

The model assumes that size at birth is independent from food availability. Figure D.9 shows the egg diameter as a measure correlated to the body length at birth in two different resource conditions. Although the difference is significant due to very large sample sizes, the difference between the two means is quite low and we can consider

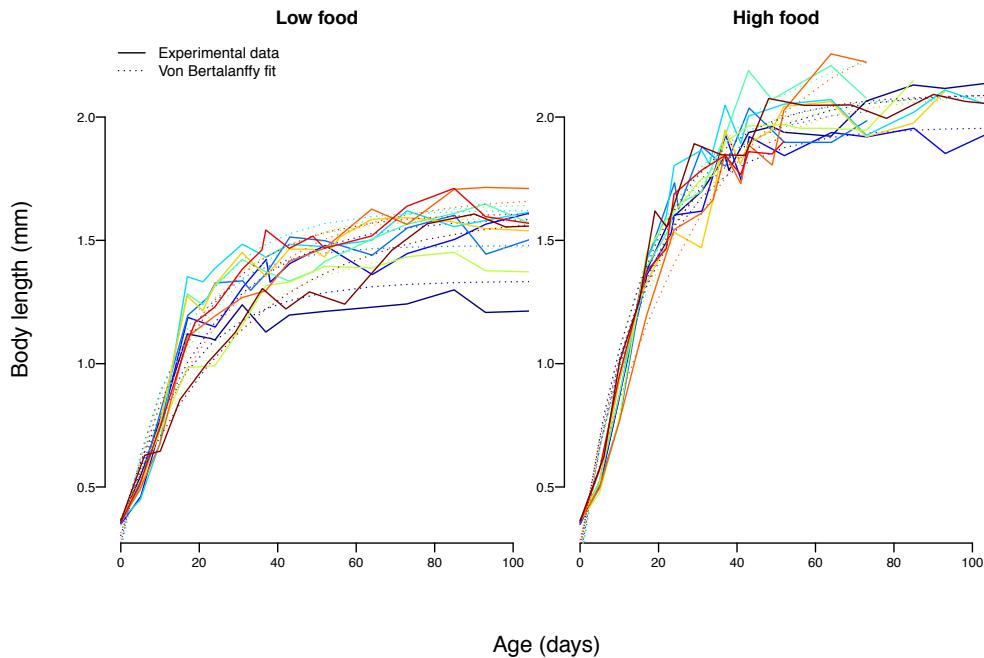


Figure D.7 – Growth trajectories (plain lines) and corresponding von Bertalanffy fit (dotted lines) in two different resource conditions.

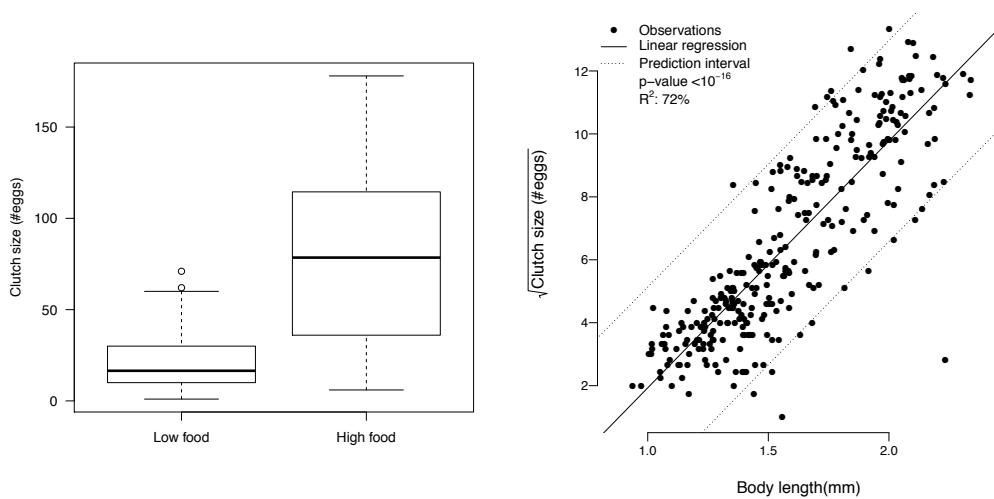


Figure D.8 – Reproduction (clutch size) in two different resource conditions, and square root of clutch size against body length. Regression statistics for the latter are extremely significant.

that the assumption that length at birth is constant over food availability is valid for our model species.

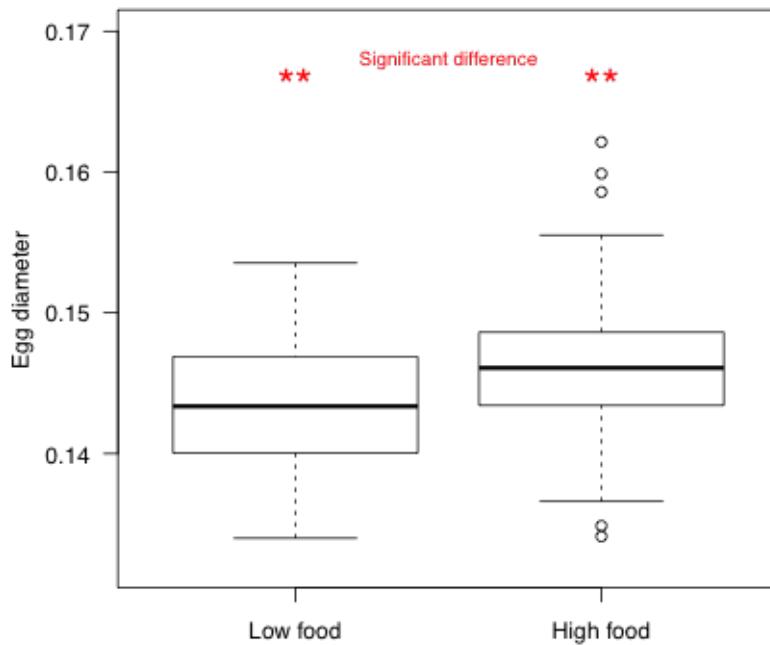


Figure D.9 – Egg diameter as a proxy for size at birth in two different resource conditions.

Maturation length

Finally, the KM-model assumes a length at maturity constant over food availability and population density. In experimental populations, it is impossible to assess the body length at maturation. We then realized measures of size on isolated individuals. This gave us access to the body length at the first clutch in two different resource conditions, which is longer than the length at maturity but the closest proxy available in our experimental conditions. Figure D.10 shows that the model assumption concerning length at maturity is not supported by our experimental population. Nevertheless, we consider that this assumption is not a primary assumption, and considering the length at maturity constant in the model simplify it without changing dramatically its behavior.

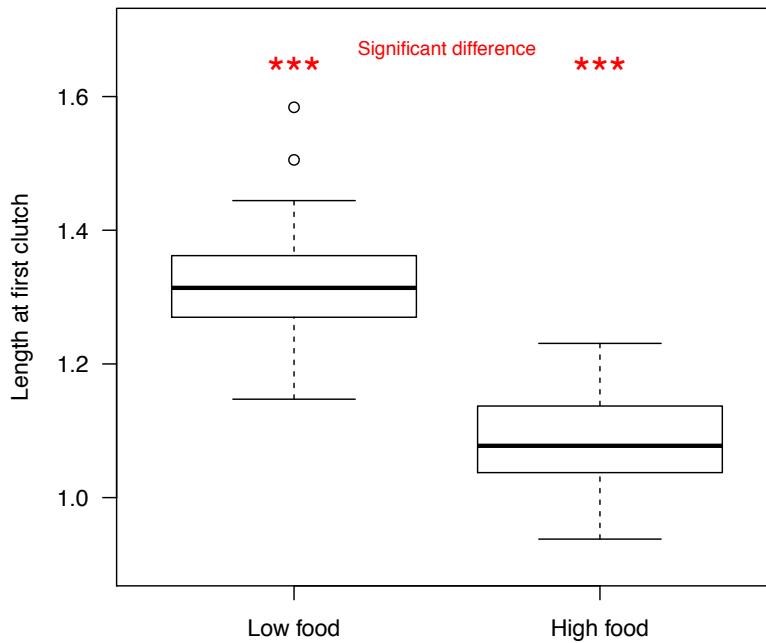


Figure D.10 – Length at first clutch in two different resource conditions.

D.5.2 Individual level model

Individual interactions being defined as previously described, the individual rates depend directly on a dynamic energy budget chosen. The choice we made is based on the κ -rule (Kooijman & Metz, 1984; De Roos, 1997, Figure D.11), which assumes that a fixed proportion (κ) of the energy intake (thick black arrow in Figure D.11) is allocated to maintenance plus growth while the remainder ($1 - \kappa$) goes to reproduction. This implies that when the energy intake goes down, energy will be rechanneled from growth to maintenance, until growth eventually stops while reproduction still goes on (dotted arrow in Figure D.11). For even lower energy intake, energy will be rechanneled from reproduction to maintenance. This rule implies that individuals continue reproducing after reaching their maximum size – a scenario that is realistic for a wide range of species including Collembolans. When the energy intake is insufficient to cover maintenance, the individual is assumed to die.

To be general, let's call F the functionnal response to the resource and l the individual length. In our model, F is the access to the resource $A(t, l)$. The energy

intake E_{in} of an individual is a function of the functional response and the individual length:

$$E_{in} = \epsilon \cdot F \cdot l^2$$

where ϵ is a conversion coefficient. And the metabolism is

$$\rho \cdot l^3$$

where ρ is a parameter.

κ -rule and individual rates

In the κ -rule, the energy intake (thick black arrow) is first divided into $1 - \kappa$ allocated to reproduction and κ allocated to metabolism, and if all the metabolism cost is paid, the rest of this κ fraction goes to growth (Figure D.11).

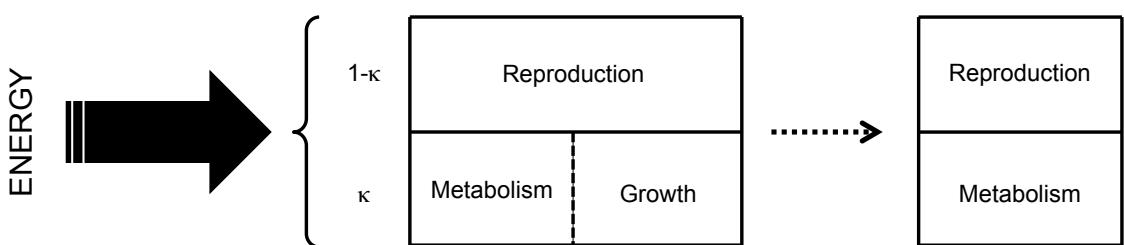


Figure D.11 – Description of the κ -rule and its implications

Once the individual has reached its maximum size (dashed arrow), the energy intake is allocated to the metabolism and the rest to reproduction. We note that even after reaching its maximum size, an individual continues to reproduce until it cannot fulfill its metabolism anymore and dies.

Given the rules of energy allocation, we can write the individual growth rate and reproduction rate as functions of the functional response and the individual length.

Birth rate represents the production of newborns (mass or weight w) from the energy absorbed, and can be written:

$$\begin{aligned} b_\kappa(l) &= (1 - \kappa) \cdot \epsilon \cdot Fl^2 \\ &= r_m \cdot Fl^2 \end{aligned}$$

where $r_m = (1 - \kappa) \cdot \epsilon$ is a reproduction rate. We note that the birth rate increases with body length following a parabola.

As opposed to reproduction which is an increase in weight, growth is the increase in body length l . We then define the parameter c as a length to weight coefficient such as $w = c \cdot l^3$, which leads to

$$\frac{dw}{dl} = 3c \cdot l^2 \Leftrightarrow \frac{dl}{dw} = \frac{1}{3cl^2}$$

Expressed in words, growth rate is the fraction κ of the energy intake minus the cost of metabolism. That is to say:

$$g_\kappa(l) = \frac{dl}{dt} = \frac{dw}{dt} \cdot \frac{dl}{dw} = \frac{1}{3cl^2} \cdot \frac{dw}{dt}$$

where $\frac{dw}{dt}$, the change in weight over time is

$$\frac{dw}{dt} = \kappa \cdot \epsilon \cdot Fl^2 - \rho l^3$$

The growth rate in body length is then

$$\begin{aligned} g_\kappa &= \frac{1}{3cl^2} \cdot (\kappa \cdot \epsilon \cdot Fl^2 - \rho l^3) \\ &= \frac{1}{3c} \cdot (\kappa \cdot \epsilon \cdot F - \rho l) \\ &= \frac{\rho}{3c} \cdot \left(\frac{\kappa \epsilon}{\rho} F - l \right) \end{aligned}$$

Let's define $\gamma = \frac{\rho}{3c}$ and $l_m = \frac{\kappa \epsilon}{\rho}$, respectively the von Bertalanffy growth parameter and the absolute maximum length, that is to say the length at infinite resources and without competition, we can then write the growth rate in the case of the κ -rule as follows:

$$g_\kappa(l) = \gamma \cdot (l_m \cdot F - l) \quad (\text{D.7})$$

which integrates as the von Bertalanffy growth function for an isolated individual. We can see that with the biological interpretations of γ and l_m , we don't need to have access to the value of κ to parametrize the model.

Population level integration

At the population level, the number of individuals at time t is given by the integral

$$\int_{l_b}^{l_m} n(t, l) dl \quad (\text{D.8})$$

where $n(t, l)$ is the number of individuals of length l at time t . The population dynamics is described by the following partial differential equation and limit conditions (Kooijman & Metz, 1984; De Roos, 1997)

$$\frac{\partial n(t, l)}{\partial t} + \frac{\partial g(t, l) \cdot n(t, l)}{\partial l} = -\mu \cdot n(t, l) \quad (\text{D.9})$$

$$g(t, l_b) \cdot n(t, l_b) = \int_{l_b}^{l_m} b(t, l) \cdot n(t, l) (d) l \quad (\text{D.10})$$

and the initial condition for the population $n(0, l) = \Psi(l)$ where $\Psi(l)$ is a chosen size distribution. As the i -state determines the state of an individual, the state of the population, or p -state, characterizes the composition of the structured population modeled, using a density function over the i -states space.

D.5.3 Dynamics for I=1.6 and I=1.7

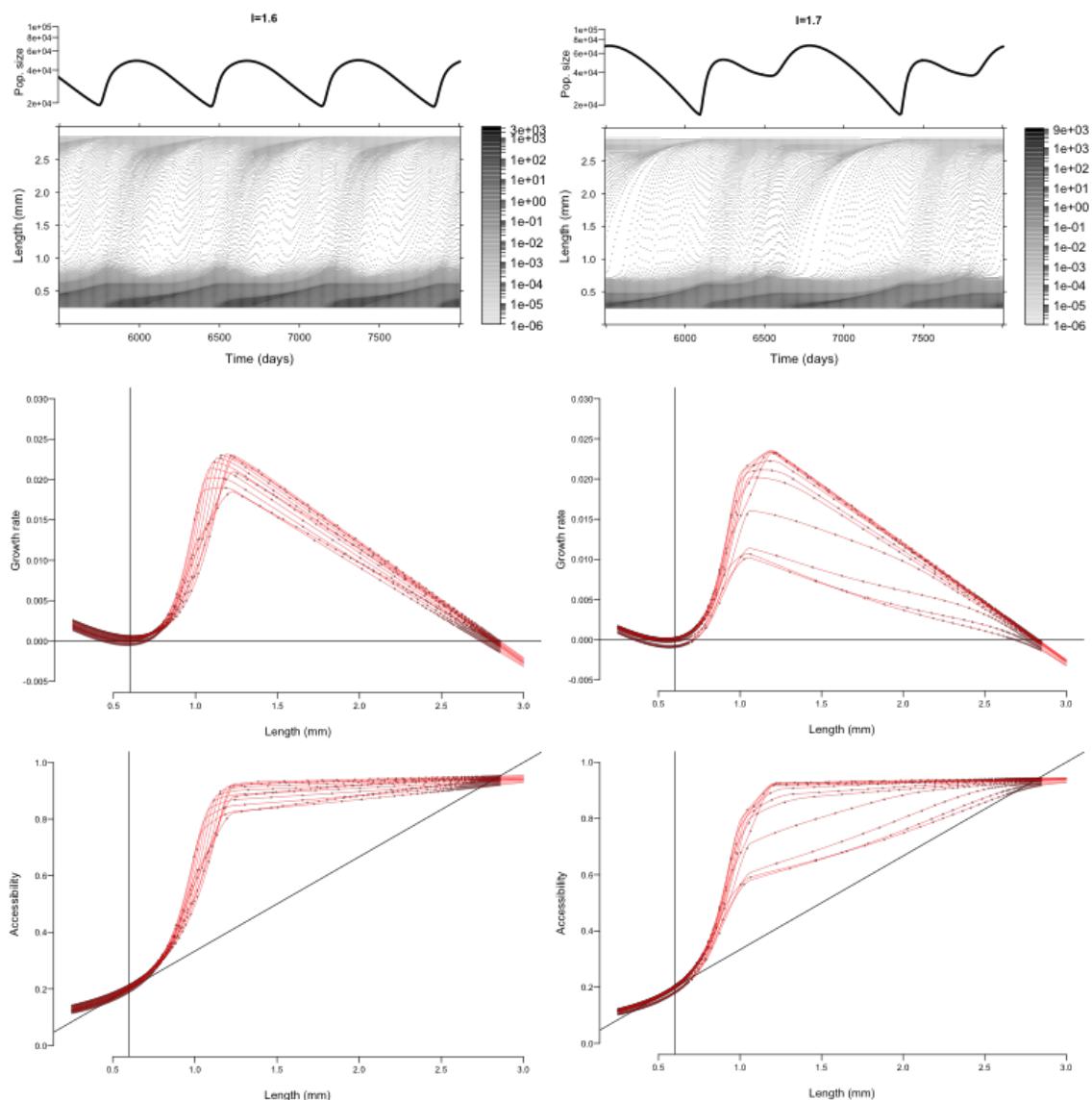


Figure D.12 – Population dynamics, growth rate and access to the resource for interference values of 1.6 and 1.7. The red lines are the analytical calculations given the state of the population.

D.5.4 An alternative energy allocation rule: the net production model

Description of the Net Production Model

The κ -rule is not the only energy allocation rule described in the literature, although it is one of the most used. Another commonly used rule is the net production model (Figure D.13).

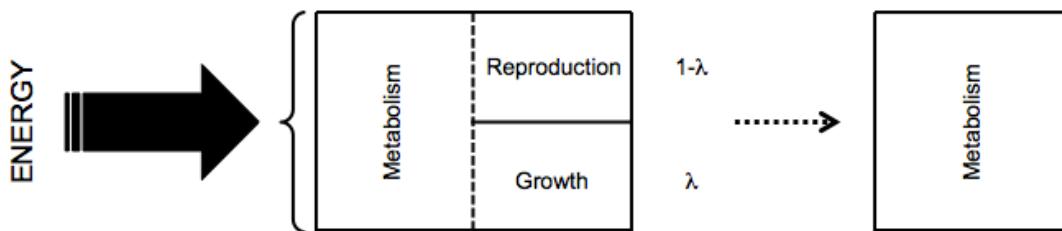


Figure D.13 – Description of the net production model and its implications

In the net production model, the energy intake is first allocated to metabolism. If some energy is left after fulfilling metabolism, the energy is divided between growth (fraction λ) and reproduction (fraction $1 - \lambda$). Once the individual stops growing, meaning it can only fulfill its metabolism, it stops reproducing at the same time. This is the fundamental difference between the two rules.

Given the assumptions concerning energy intake and metabolism, we can write the individual growth rate and reproduction rate as functions of the functional response and the individual length.

As before, the growth rate in body length can be written as follows:

$$g_{NP} = \frac{1}{3cl^2} \cdot \frac{dw}{dt}$$

where $\frac{dw}{dt}$, the change in weight over time is a fraction λ of what is left after paying for the metabolism:

$$\frac{dw}{dt} = \lambda \cdot (\epsilon \cdot Fl^2 - \rho l^3)$$

We can hence write the growth rate as follows:

$$\begin{aligned} g_{NP} &= \frac{1}{3cl^2} \cdot \lambda \cdot (\epsilon \cdot Fl^2 - \rho l^3) \\ &= \lambda \cdot \frac{1}{3c} \cdot (\epsilon \cdot F - \rho l) \\ &= \lambda \cdot \frac{\rho}{3c} \cdot \left(\frac{\epsilon}{\rho} F - l \right) \end{aligned}$$

Using $\xi = \lambda \frac{\rho}{3c}$ and $L_{NP} = \frac{\epsilon}{\rho}$ as the von Bertalanffy growth parameter and the absolute maximum length, we can write the growth rate as:

$$g_{NP}(l) = \xi \cdot (L_{NP} \cdot F - l)$$

We see that g_κ and g_{NP} have the exact same form. Although the definition of the parameters differ, their biological interpretation remain the same, with respectively γ and ξ the von Bertalanffy growth parameters and l_m and L_{NP} the absolute maximum length.

As previously, the birth rate is the increase in mass of newborns:

$$b_{NP}(l) = \frac{dw}{dt} \cdot \frac{1}{\omega}$$

where ω is the weight of on newborn. With the net production model, the birth rate is the fraction $1 - \lambda$ of the energy left after fulfilling metabolism:

$$\begin{aligned} b_{NP}(l) &= \frac{1}{\omega} \cdot (1 - \lambda) \cdot (\epsilon \cdot Fl^2 - \rho l^3) \\ &= \frac{1}{\omega} \cdot (1 - \lambda) \cdot \rho l^2 \cdot \left(\frac{\epsilon}{\rho} \cdot F - l \right) \end{aligned}$$

Multiplying by $\frac{\lambda}{\lambda}$ we can identify the growth function g_{NP} :

$$\begin{aligned} b_{NP}(l) &= \frac{3c}{\omega} \cdot (1 - \lambda) \cdot \underbrace{\frac{\lambda}{\lambda} \cdot \frac{\rho}{3c} \cdot \left(\frac{\epsilon}{\rho} \cdot F - l \right)}_{g_{NP}(l)} \cdot l^2 \\ &= \frac{3c}{\omega} \cdot \frac{(1 - \lambda)}{\lambda} \cdot g_{NP}(l) \cdot l^2 \end{aligned}$$

Furthermore, with $w = 3c \cdot l^3$, we can write $\omega = c \cdot l_b^3$ where l_b is the body length at birth. We then have:

$$b_{NP}(l) = \frac{(1 - \lambda)}{\lambda} \cdot \frac{3}{l_b^3} \cdot g_{NP}(l) \cdot l^2$$

We define the parameter $\beta = \frac{(1 - \lambda)}{\lambda} \cdot \frac{3}{l_b^3}$, and the birth rate writes as

$$b_{NP}(l) = \beta \cdot g_{NP}(l) \cdot l^2$$

We can see that this time that the birth rate is a third degree polynom which first increases with l , and then decreases to 0 when the individuals stops growing at $l = l_m \cdot F$.

From one rule to the other

In our model, we used the κ -rule with parameters γ and L_m estimated using data from experiments on the collembolan *Folsomia candida*. The parameter L_b is also estimated using the same experiments. To convert the model to a net production energy allocation rule, we can keep the same equation for the growth function with the same parameters, and simply choose the parameter β , knowing the length at birth L_b , so that the model behaves similarly to the κ -rule model in absence of interference competition and then look at the effect of interference in the net production model case.

Bifurcation over interference

We fixed the value of β at 1000. We then used the same protocol as described in the methods to investigate the impact of the level of interference on the dynamics of a structured population in the case of the net production model.

Figure D.14 shows that the qualitative behavior of the model is the same as described previously. Indeed, we observe that an increased value of interference first has a stabilizing effect on the cycles that were present with pure exploitation.

Furthermore, as previously described, the maximum achieved length in the population first stays very close to the maturation length but the brutally reaches a length close to the maximum possible length at infinite resources. This transition happens in a period where the population structure is stable.

Finally, a higher value of interference destabilizes the structure to limit cycles with very high amplitude compared to the generation cycles at low interference. The period of these cycles is also greatly increased, and the characteristics of the cycles correspond to the “interference-induced cycles” described for the κ -rule version of the model.

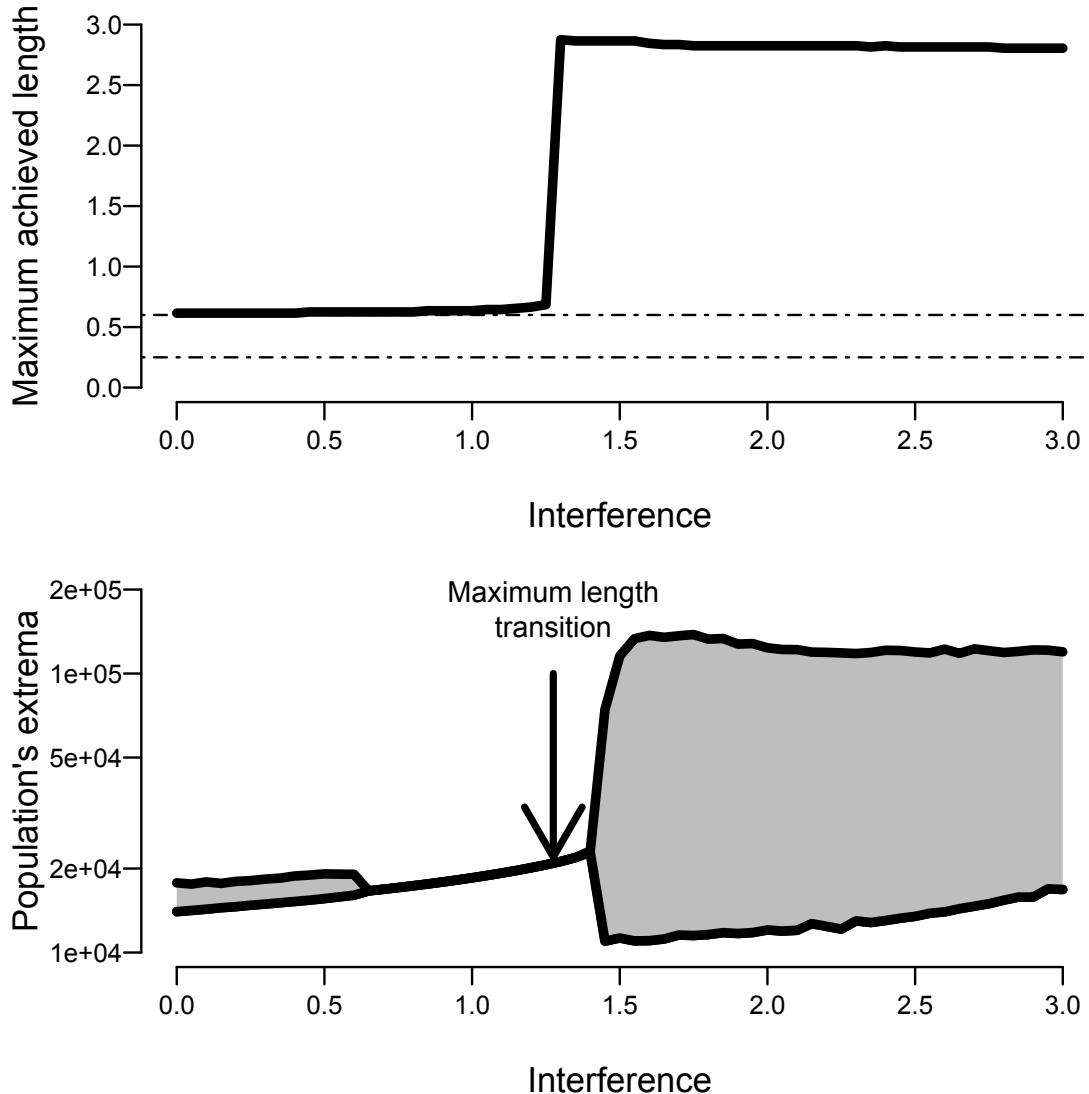


Figure D.14 – Maximum achieved length and total population's extremes for increasing values of interference and a low mortality rate ($\mu = 0.0065$).

Sample simulations

Looking at sample simulation (Figure D.15 and Figure D.16), we can see that although the exact shape of the cycles may differ from the κ -rule version, the qualitative dynamics observed for different key values of interference show the same patterns as previously described. The following figures detail the population dynamics, the dynamics of the structure, the growth rate as a function of body length, the access to the resource as a function of body length, and the birth rate as a function of body length. The birth rate is added to illustrate the decrease to 0 when the body growth

rate reaches 0.

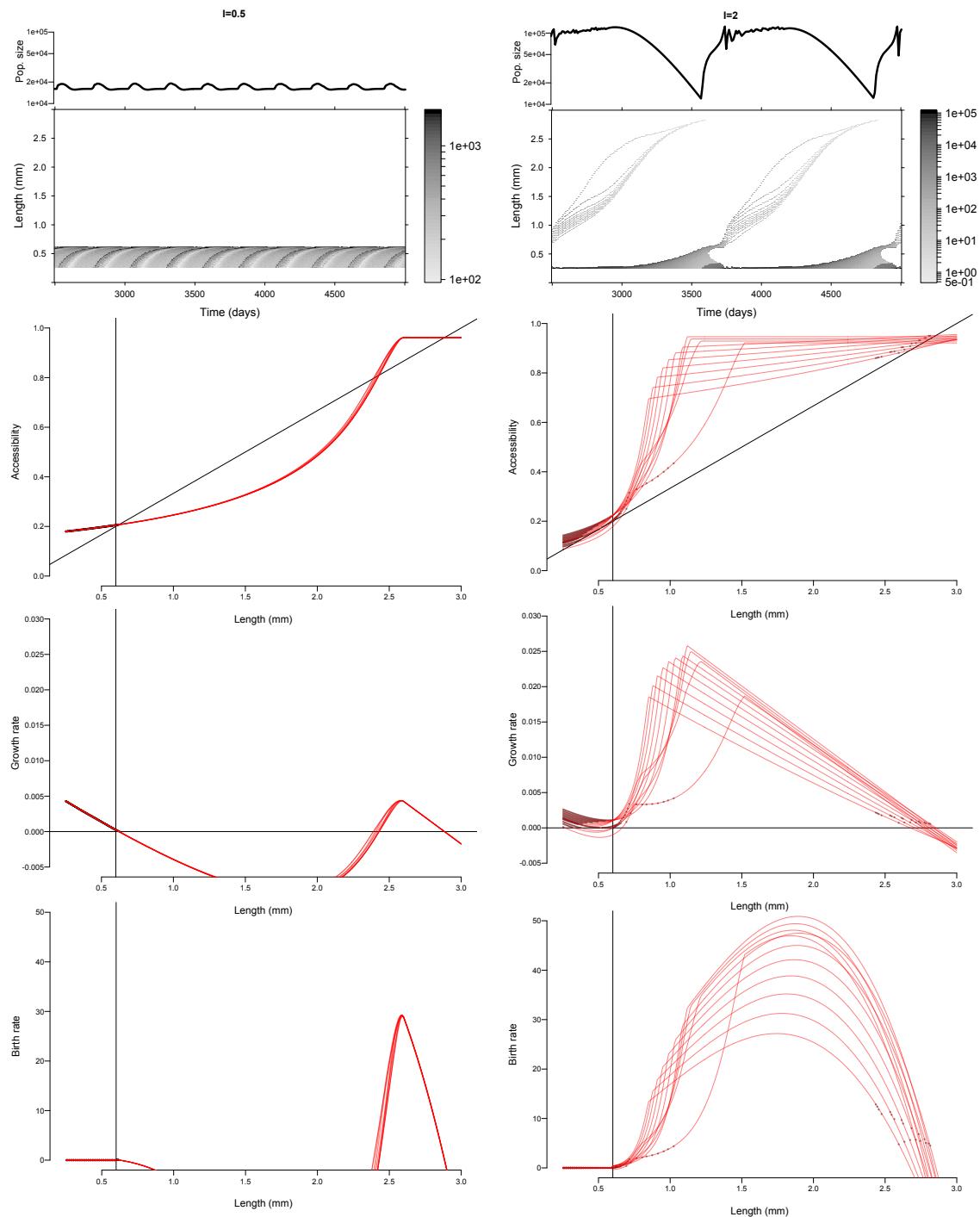


Figure D.15 – Population dynamics, access to the resource, growth rate and reproduction rate for interference values of 0.5 and 2.0. The red lines are the analytical calculations given the state of the population.

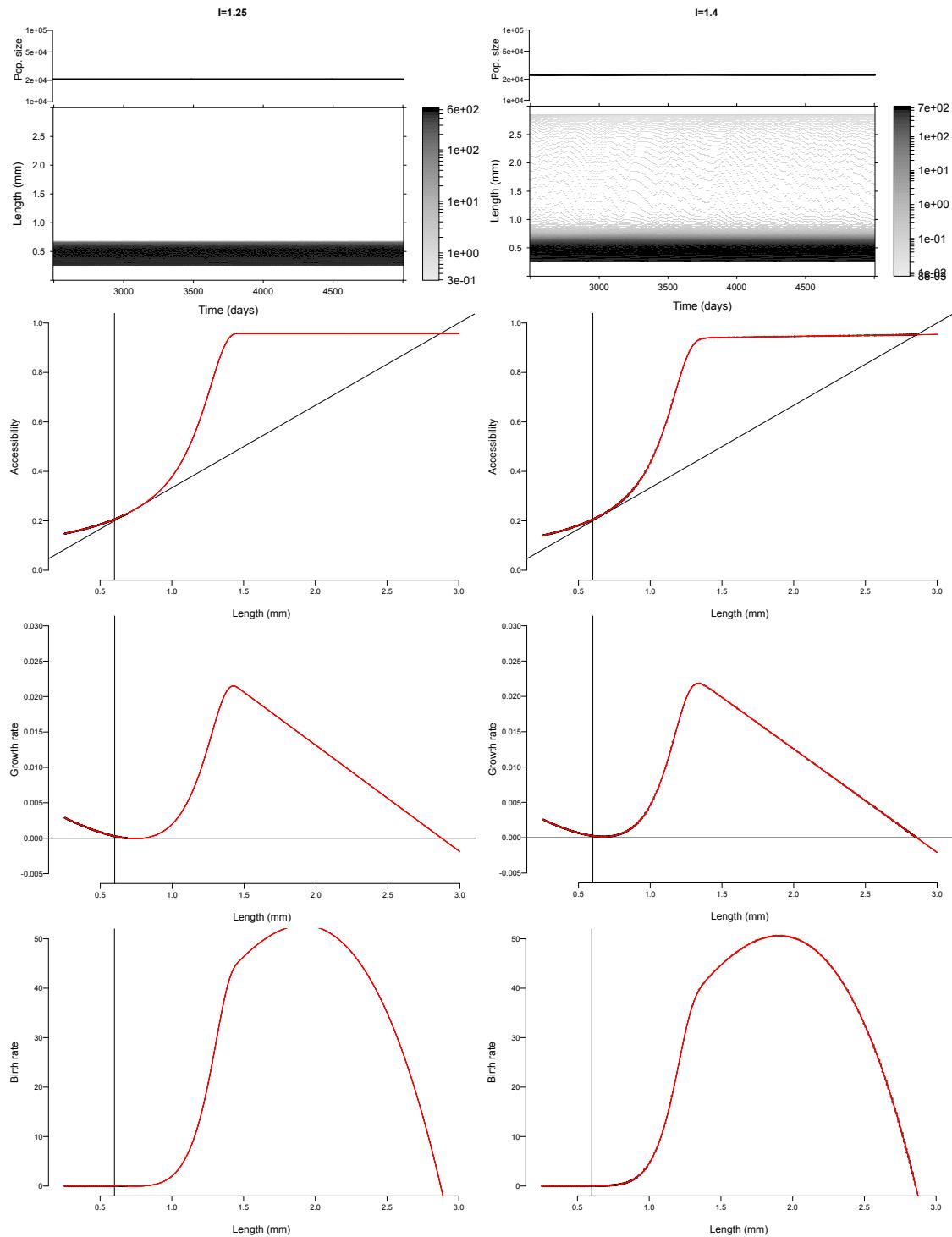


Figure D.16 – Population dynamics, access to the resource, growth rate and reproduction rate for interference values of 1.25 and 1.4. The red lines are the analytical calculations given the state of the population.

Discussion

This study of the model with the net production energy budget implemented showed that the important results obtained with the κ -rule version of the model are still valid under the assumptions of the net production model. This was expected considering that the dynamics produced by the model with interference are caused by the progressive superiority acquired by adults while growing when interference is high. In a population with giant individuals and high interference, it is the presence of these adults that regulates the population dynamics rather than the production of young individuals that will compete with them.

Hence, even though the net production model relies on a very different assumption concerning reproduction, especially for large individuals, as shown by Figure D.17 where the birth rate is computed in a case with infinite resources and no interference, when interference is present, the regulation of the dynamics shifts from dominated by the juveniles to dominated by the adults, and the differences between the two energetic rules do not matter in driving the qualitative dynamics.

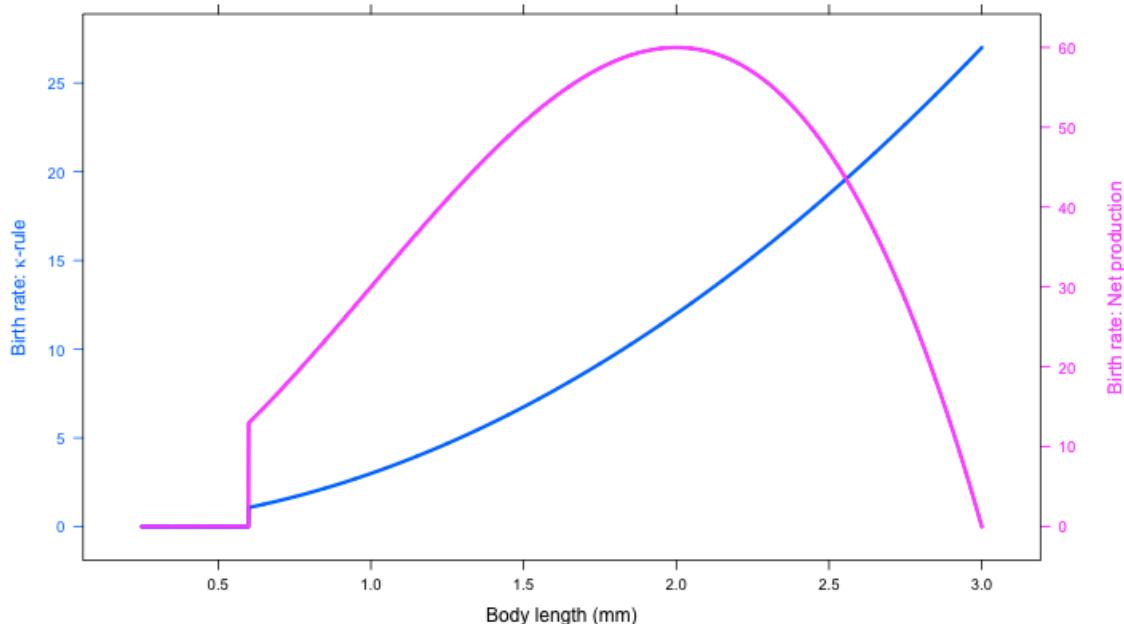


Figure D.17 – Theoretical birth rate for the κ -rule and the net production model with 0 interference.

D.5.5 Graphical illustration of competitive superiority of length l_β over length l_α

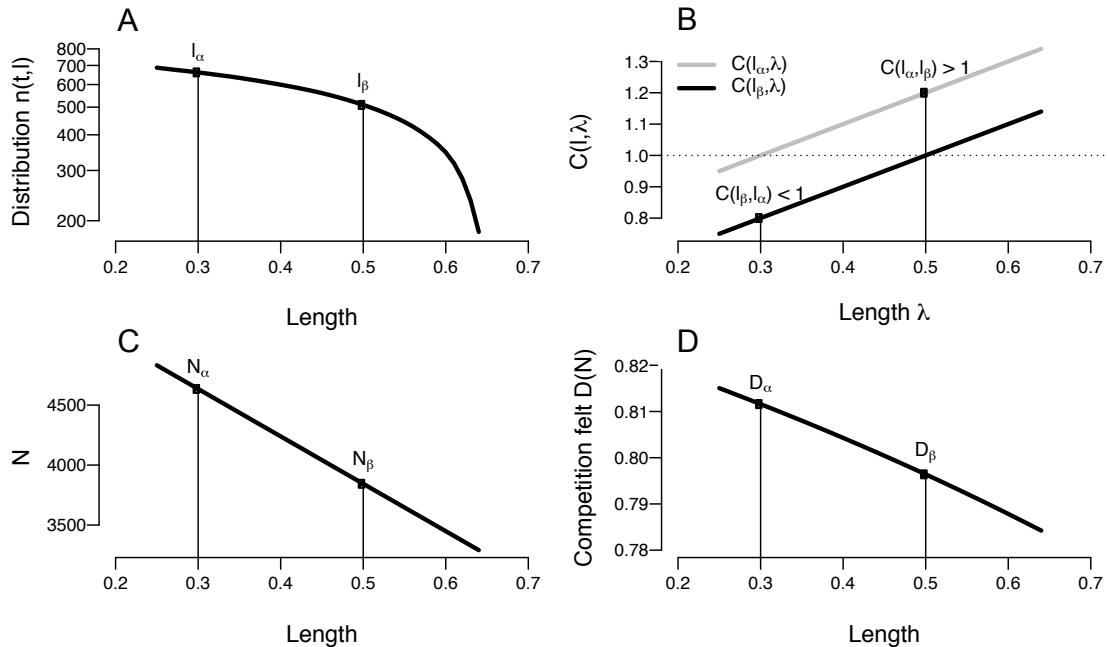


Figure D.18 – Graphical illustration of competitive superiority of l_β over l_α when $l_\alpha < l_\beta$. (A) Distribution of the size giving the state of the population. (B) Competition function of individual α (grey) and β (black) over every length present in the population for an interference value of $I = 1$. This illustrates how much individual β is competitively superior to individual α . (C) Measure of the environment $\eta(l)$ felt by an individual of length l , given the state of the population in (A). This shows that individual α suffers a denser environment than individual β . And (D), resource access for the state of the population given in (A). Individual α suffers a stronger competition than individual β .

De l'individu à la population: quand la densité dépendance casse la règle taille – température

Mallard, François, Vincent Le Bourlot, Christie Lecoeur, and Thomas Tully,
“From individuals to populations: density dependence effects break the temperature-size rule”
under review at Journal of Animal Ecology

Abstract

DENSITY-DEPENDENCE complicates the task of predicting the effect of climate change on populations. Life history traits are known to be plastic in response to temperature: adult size of most ectotherms follows the so-called temperature-size rule. Life history traits are also known to be density dependent. In turn, density-dependence may be modulated by temperature. Here we aim at disentangling the effects of temperature, density dependence and the interaction between temperature and density effects, by comparing reaction norms of isolated individuals to the observed traits of individuals in dynamic populations, across a wide range of temperatures. Using the Collembola *Folsomia candida*, we describe the reaction norms of maturation length, growth rate and asymptotic size over a large temperature range (6 to 26°C) and examine the structure and dynamics of populations reared under the same temperatures for three years. We use reaction norms to predict variation of adult size and growth rates measured in the populations. We found that the population dynamics and population size structure depend on temperature but that the individual-level reaction norms are overruled by density dependent effects. For a given temperature, competition can result in individuals that reach a larger body length, which leads to a reduced population density. We argue that high temperature

speeds up the life cycle and induces a change of the perceived food provisioning in the populations that alters the competition for resources. This underlines the need to untangle the complex interactions between environment and demography to help predicting how climate change influences population dynamics.

E.1 Introduction

Long term studies of natural populations have shown that environmental changes can lead to shifts in life history trait distributions (Parmesan, 2006; Ozgul *et al.*, 2009). These shifts can be difficult to predict because of interactions between ecological and evolutionary processes (Kokko & Lopez-Sepulcre, 2007). The ambient temperature is well known to influence life history traits (Atkinson, 1996; Angilletta, 2009), such as age or size at maturity, as represented by the temperature-size rule (Berrigan & Charnov, 1994; Fischer & Fiedler, 2002; Dhillon & M. Fox, 2004). How predictable the alterations of these traits are in the wild, owing to temperature change, is still widely debated (Gardner *et al.*, 2011; Sheridan & Bickford, 2011). To study the influence of temperature change on phenotypes, a classical approach is to measure reaction norms (Woltereck, 1909), usually on isolated individuals (Driessen *et al.*, 2007; Ellers *et al.*, 2011) or small cohorts (Karan *et al.*, 1998; Liefting *et al.*, 2009) raised over a range of temperatures. Although these laboratory experiments can tell us a lot about how environmental conditions alter individual phenotypes, their applicability to the way a population responds is limited since temperature affects not only the physiology of each individual but also the size and structure of populations which themselves affect the traits of individuals through density dependent feedback regulations.

A temperature change may induce plastic modifications in resource allocation towards growth, reproduction or maintenance efforts. In populations, a variation of ambient temperature may also affect competition between individuals of different sizes by affecting not only their consumption and metabolism rates, but also by changing the renewal rate of resources.

Our aim here is to investigate how thermal reaction norms measured on isolated individuals can help in understanding and predicting population structure and dynamics over a large temperature range. More specifically, we measured how the direct effects of temperature on the life history of individuals are modulated by the indirect demographic feedback loop (Figure E.1). To do so, we followed isolated Collembolans (Figure E.2a). Figure E.3 shows the thermal reaction norms (11 to 26°C) of maturation

size, growth rates and asymptotic size. This provides a reference measure for the direct effects of temperature on the phenotype of individuals (arrow 1, Figure E.1). We then examined the size-structure and density of populations bred under the same range of temperatures (Figure E.2d) and monitored weekly over almost three years, representing many generations and providing details on cohort growth rates and asymptotic body lengths. We finally combined these two experiments and used the reaction norm measurements to estimate the deviation of the individual phenotypes due to the density dependence (arrow 4, Figure E.1) in order to discuss the effect of temperature (arrow 2, Figure E.1).

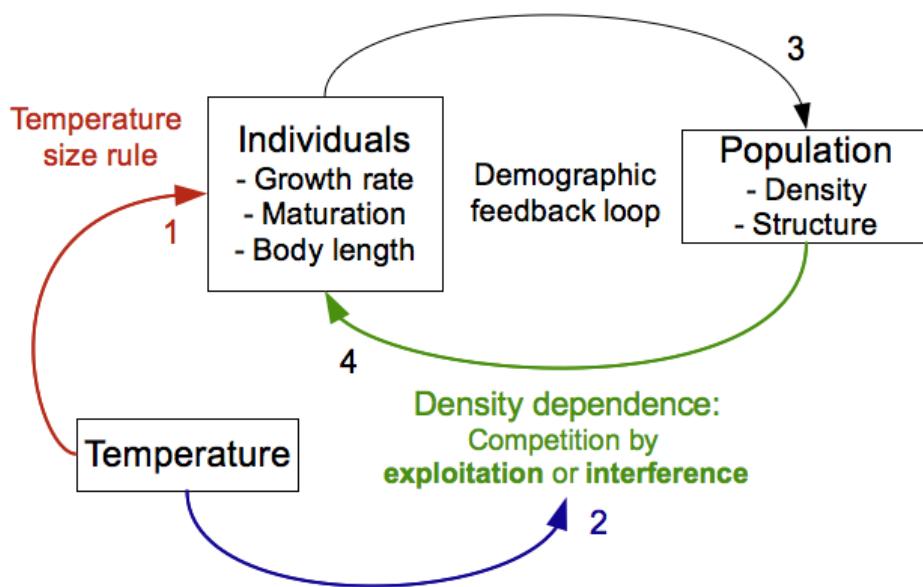


Figure E.1 – Schematic representation of the direct (1) and indirect (2+4) effects of temperature on the life history traits of individuals.

E.2 Material and methods

E.2.1 Model organism

The model organism used in this study, the Collembola *Folsomia candida*, is a small (\approx 2mm long) blind ametabolous hexapod (Figure E.2a) broadly distributed throughout the world. They are found in habitats such as decaying litter, rotting wood or in caves (Fountain & Hopkin, 2005). It is easy to breed and maintain individuals or

populations in the laboratory in very simplified microcosms (Figure E.2d) whose main parameters can be finely controlled (temperature, food, density, humidity). Every stage of a life-cycle is visible (eggs, nymphs, adults) and measurements and environmental manipulations can be done on both nymphs and adults since they share the same environment, eat the same food and have the same ecology. They grow by moulting about twice a week at 21°C during their whole life time. This species is known to demonstrate highly flexible phenotypic adjustments when experiencing a sudden change in density or resource abundance (Tully & Ferrière, 2008). As a parthenogenetic species, multiple individuals sharing the same genotype can easily be bred in different environmental conditions. We worked with two distinct genetic clonal lineages (labelled respectively TO and HA) with contrasted ecological history and bio-demographic strategies (Tully *et al.*, 2006; Tully & Ferrière, 2008).

E.2.2 Rearing conditions

Both isolated individuals (Figure E.2a) and populations (Figure E.2d) were kept in standard rearing boxes made of polyethylene vials (diameter 52 mm, height 65 mm) filled with a 30 mm layer of plaster of Paris mixed with 600 mL of Pébéo graphic© Chinese ink to increase visual detectability of individuals against the background (Tully & Ferrière, 2008). Food was provided once a week in the form of small pellets of a mixture of dried yeast and agar in standardised concentration and volume (5000 mL water+80 mg agar+800 mg dried yeast, to produce pellets of 15 µL). Both isolated individuals and populations were kept in incubators (FOC 225E, temperature controlled ±0.5°C), at constant humidity (≈ 100%) and in darkness.

E.2.3 Thermal reaction norms of isolated individuals

Newborn individuals were isolated immediately after hatching and fed ad libitum during their whole life. We randomly placed individuals of each clone at each temperature within our range (11, 16, 21, 26 and 29°C, Table E.1). The body lengths of the individuals were measured at the beginning of the experiment, then three times a week during ten weeks and then once a week. For each body length measurement two to three pictures were taken using a digital camera (Nikon D300) fixed on a dissecting scope. Body length was measured on each picture using the ImageJ software (Abràmoff *et al.*, 2004, <http://rsbweb.nih.gov/ij/>). The containers were regularly inspected for eggs to assess age at maturation. Logistic growth curves were

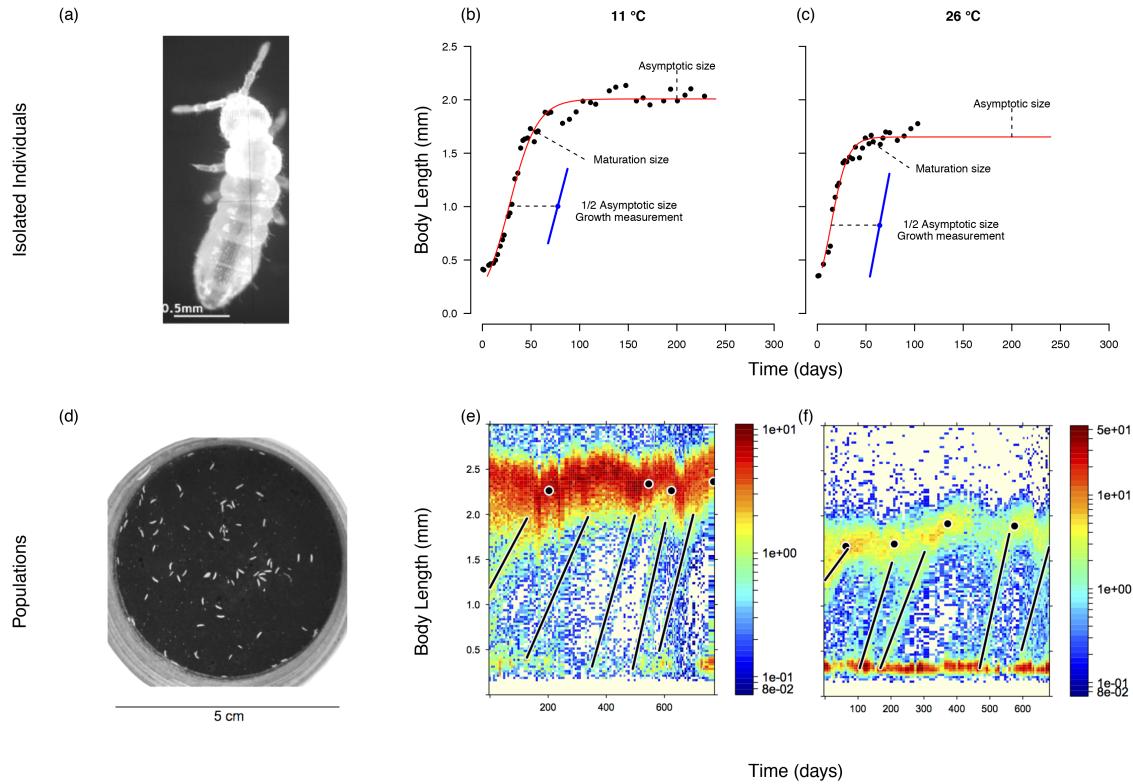


Figure E.2 – Measurements of the juvenile growth rates and mean adult body lengths have been made on isolated individuals (a) and in the populations (b). The growth trajectories of two individuals (b, c) and the size-structure dynamics of two populations (e, f) raised under two different temperatures (b, e:11°C; c, f: 26°C) are presented as examples. On isolated individuals (b, c), a logistic growth curve (red) was fitted to the measurements (black dots) to estimate the growth rate at the inflexion point (blue lines) and the asymptotic body length. In the populations (e, f), growth rates were measured as the slope of mean body length with time for distinguishable cohorts (black lines) and mean adult length was estimated when the mean size of the cohorts had stabilised (points)

fitted to each individual growth trajectory (Figure E.6). Average maximal growth rates and asymptotic sizes were estimated using non-linear least squares models fitted separately for each individual growth trajectory (Figure E.2b, c) using the methods described by Pinheiro (Pinheiro & Bates, 2000). Linear models were used to test for fixed effects (clonal identity and temperature being used as categorical variables) on these two parameters.

Liste des tableaux E.1 – Number of isolated individuals followed since birth and populations followed during more than one year of the two clones and for the four temperatures. The number of individuals whose asymptotic length has been observed is in brackets.

temperature	Number of isolated individuals		Number of populations	
	HA	TO	HA	TO
11°C	4 (5)	5 (4)	4	4
16°C	6 (5)	9 (8)	4	4
21°C	7 (4)	6 (2)	12	12
26°C	6 (5)	9 (7)	4	4

E.2.4 Population dynamics and cohort growth rates measurements

Populations were set up with five adults and maintained at the same temperatures as the isolated individuals (11, 16, 21 and 26°C). To avoid any transient effect, we only analysed the dynamics of these populations after being maintained during at least one year at these temperatures. Four populations of both clones were started at each temperature, and an extra eight populations were added at 21°C (Table E.1).

The population size structure was measured weekly during more than a year using a dedicated plugin (Mallard *et al.*, 2012, 2013) of the ImageJ software (Abràmoff *et al.*, 2004, <http://rsbweb.nih.gov/ij/>). Each measurement gives us the number of individuals and for each individual counted, its length and its surface (which we refer to as its biosurface). We extracted the life history traits (adult body length and juvenile growth rate) in populations using the graphical representation for structured time series (Figure E.2e, f, Figure E.8) provided by the R package STdiag (see Chapter B).

E.2.5 Thermal reaction norms of demographic traits

We measured juvenile growth and adult body length by hand on the population dynamics structured-time diagrams, using cohorts growing within the group of adults (Figure E.2 and Figure E.8). Growth rate of each cohort was measured by taking the slope of the mean body length in the cohort against time. Finally, the asymptotic adult body length of each cohort was taken as the average length of the adults once the growing cohort fully merged with the preexisting adults, or when the average length of the growing cohort stabilises (Figure E.2 and Figure E.8). We extracted the number of individuals and the size of each individual during the periods when corresponding to the measurements of growth rate or adult body length. This count was used to

measure the density of adults at the time of each measurement. Individuals are considered adults if their length is greater than 0.8mm.

E.2.6 Measuring the thermal reaction norms for growth rate and adult size in populations

In populations the growth rate and asymptotic adult body length are determined by direct effects of temperature, direct effects of population (density) and also potential interactions between temperature and density (Figure E.1). To specifically focus on the latter two effects while controlling for the direct effects of temperature (thermal reaction norms on isolated individuals), we did not analyse directly the growth rates and adult lengths in populations but we used two indexes that compare the traits measured in populations with the measurements made on isolated individuals.

For the growth rates, we created a linear model explaining the ratio between the observed growth rates in the populations and the average maximal growth rate of isolated individuals at the same temperature. The adult density (number of adults in the container), the temperature (used as a continuous variable here), the clone identity and their interactions were used as explanatory variables.

Similarly, to take into account the variation of adult body length and size at maturity of isolated individuals with temperature, we made up, for each measurement of adult length in the populations, an index called the “Growth effort beyond maturation” (GEBM). This GEBM is the proportion of the length that adults grow to in addition to the maturation length and in relation to the asymptotic length observed in isolated individuals. At each temperature, the maturation and the asymptotic body lengths measured on isolated individuals, are used as references to scale the asymptotic adult body lengths observed in the populations. At a given temperature, this ratio indicates how much individuals invest in growth beyond what is the minimum to start reproducing at null density (length at maturity). Since we were unable to measure length at maturity in populations, we used the lengths at maturity measured on isolated individuals.

$$GEBM(T) = \frac{\text{Adult body length}_{\text{populations}}(T) - \text{Length at maturity}_{\text{individuals}}(T)}{\text{Adult body length}_{\text{individuals}}(T) - \text{Length at maturity}_{\text{individuals}}(T)} \quad (\text{E.1})$$

A GEBM of 0 means that the adults in the populations only reach the length at maturity measured at this temperature. A GEBM of 70% indicates that the adults in the

populations grow up to a length which is 70% of the observed growth after maturation on isolated individuals at the same temperature. Values below 0 or exceeding 1 indicate that individuals in populations are respectively smaller than the length at maturity of isolated individuals or reach a bigger length in populations than when kept isolated.

To calculate growth effort beyond maturation we pooled together the measurements of length at maturity and adult length of isolated individuals made on the two clonal lineages as we found no statistical differences between them (Figure E.3, Table E.2). Then we analysed GEBM using linear models with adult density, temperature (as categorical variable here because of its non linear effect, see below) and the clone identity as explanatory variables with all possible interactions (Table E.3). As for the analysis of growth rate, we used mixed models (lme from the nlme package from R software, Pinheiro & Bates, 2000) with “population” used as random factor since several measurements could have been taken from the same population. We simplified the models using a backward elimination procedure (drop function in R). We fitted sub-model on each clone when the clone variable was interacting with other variables (Table E.2, Table E.3). The analyses were all implemented using R 2.15.2 software (<http://cran.r-project.org>, Ihaka & Gentleman, 1996).

E.3 Results

E.3.1 Thermal reaction norms

Growth rates

The growth rate of isolated individuals increased almost linearly with temperature (Figure E.3). At 11°C, both lineages had similar growth rates ($F_{1,36} = 0.04$, $p= 0.8$). But the slope of the growth rate increases with temperature and was higher for TO individuals than for HA ones ($F_{1,37} = 18$, $p= 0.0002$). Mean growth rate at 26° was then 25% lower for HA than TO individuals. In populations, the cohorts grew much slower than the isolated individuals at all temperatures (Figure E.3a,b). Except for the clone HA which grows faster at 26° ($p= 0.001$), the growth rates of cohorts were found to be identical between clones ($p= 0.42$) and over the range of temperatures ($p= 0.1$, Figure E.3a,b).

Liste des tableaux E.2 – Results of the simplified mixed model including the two clones and the two independent sub-models fitted on the two clones. Type 3 anova F tests. Here temperature was included as a continuous covariable since the responses to temperature was found to be linear (Figure E.4 a, b)

Variable	Estimator	F test	P value
% growth rate:			
Intercept	0.65	$F_{1,108} = 279$	<.0001
Density (number of adults)	-0.0015	$F_{1,108} = 135$	<.0001
Temperature	-0.012	$F_{1,46} = 66$	<.0001
Clone	-0.15 (TO<HA)	$F_{1,46} = 41$	<.0001
Density:Temperature	ns.
Density:Clone	0.0007(TO>HA)	$F_{1,108} = 20$	<.0001
Temperature:Clone	ns.
Temperature:Clone:Density	ns.
Clone HA			
Intercept	0.70	$F_{1,60} = 145$	<.0001
Density (number of adults)	-0.0015	$F_{1,60} = 110$	<.0001
Temperature	-0.015	$F_{1,24} = 37$	<.0001
Density:Temperature	ns.
Clone TO			
Intercept	0.44	$F_{1,48} = 134$	<.0001
Density (number of adults)	-0.0007	$F_{1,48} = 55$	<.0001
Temperature	-0.01	$F_{1,21} = 36$	<.0001
Density:Temperature	ns.

Maturation and asymptotic size

Isolated individuals of both strains followed almost identical thermal reaction norms for maturation and asymptotic sizes (Figure E.3c,d). First, asymptotic size decreased with temperature ($F_{1,38} = 73$, $p < 0.0001$) without any difference between the clonal lineages: the intercepts at 11°C ($F_{1,37} = 2$, $p = 0.16$) and the slope of decrease with temperature increase ($F_{1,37} = 0.6$, $p = 0.30$) were identical for TO and HA. Second, size at maturity was stable between 11 to $\approx 21^\circ\text{C}$ and decreased after 21°C (Figure E.3c,d). In contrast to isolated individuals, the effect of temperature on the mean adult length differed between the two clones: in populations, TO individuals stopped growing shortly after reaching their size at maturity: the asymptotic length in populations closely followed the reaction norm for size at maturity (Figure E.3c,d). On the other hand, the HA individuals reached a size intermediate between the maturation and maximum asymptotic sizes in cold environments (11, 16°C) but at 21°C the adults were much smaller in populations than when isolated. Remarkably, the main qualitative difference between the reaction norms measured on isolated individuals and in populations is that the mean adult length in populations increased between 21°C and

Liste des tableaux E.3 – Results of the simplified mixed model including the two clones and the two independent sub-models fitted on the two clones. Type 3 anova F tests. In these models temperature is included as a categorical variable because GEBM did not vary continuously with temperature (cf. Figure E.4c, d)

Variable	Estimator	F test	P value
GEBM:			
Intercept	2.03 (11°C, HA)	$F_{1,70} = 24$	<.0001
Density (number of adults)	-0.007 16°: -.53 21°: -.65 26°: .07	$F_{1,70} = 5.8$.018
Temperature		$F_{3,39} = 7.5$.0004
Clone	-1.51 (TO<HA)	$F_{1,39} = 51.6$	<.0001
Density:Temperature	cf. Figure E.4	$F_{3,70} = 3.3$.002
Density:Clone	.005 (TO>HA)	$F_{1,70} = 28.1$	<.0001
Temperature:Clone	cf. Figure E.4	$F_{3,39} = 9.9$.0001
Temperature:Clone:Density	ns.
GEBM of HA			
Intercept	2.2	$F_{1,49} = 189$	<.0001
Density (number of adults)	-.009	$F_{1,49} = 113$	<.0001
Temperature	cf. Figure E.4c	$F_{3,21} = 29$	<.0001
Density:Temperature	ns.
GEBM of TO			
Intercept	0.78	$F_{1,24} = 48$	<.0001
Density (number of adults)	-.004	$F_{1,24} = 54$	<.0001
Temperature	cf. Figure E.4d	$F_{3,18} = 18$.0001
Density:Temperature	ns.

26°C for both clonal lineages (p< 0.0001).

E.3.2 Density dependence and temperature

To further study what may have caused the reshaping of the thermal reaction norms in the populations, we have studied, for both clonal lineages, how the relative growth rates and GEBM respond to temperature and population density. We used the adult density as the covariate of the population state since total adult surface represents on average 90% of the biosurface and we know from other experiments that adults outcompete juveniles in resource acquisition and therefore play a central role in the density dependence effects.

Density dependence and relative growth rates

For every temperature, the relative growth rate of cohorts of juveniles decreased with adult density (p< 0.0001 Figure E.4a,b, Table E.2). Juveniles from HA lineage grew on

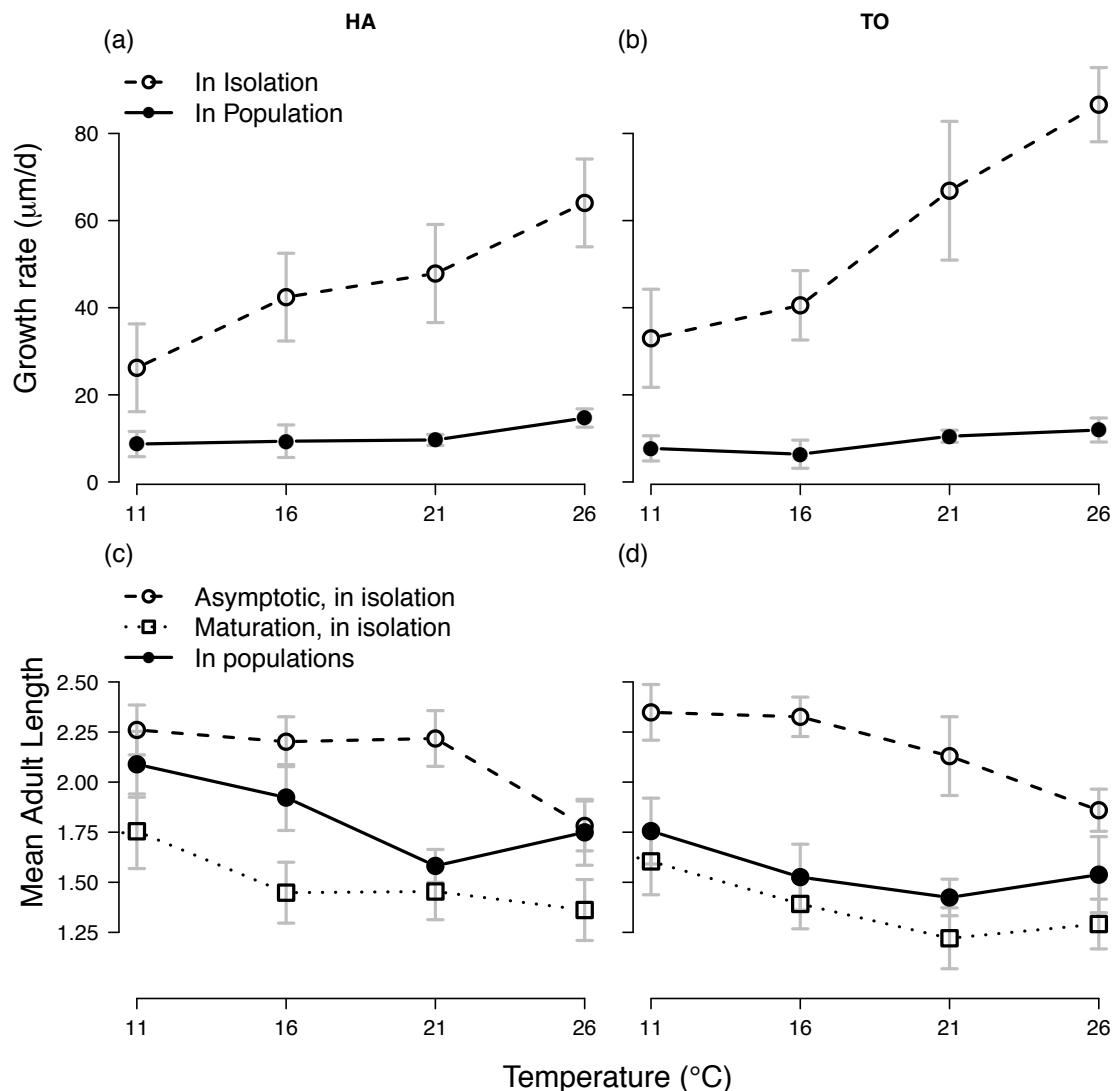


Figure E.3 – Thermal reaction norms of the growth rates (a, b, mean and 95% confidence intervals) of the clones HA (a) and TO (b) measured on isolated individuals (dashed lines) and on cohorts within populations (strait lines). Thermal reaction norms for mean body length (c, d): mean body length at maturity (dotted lines) and asymptotic length of isolated individuals (dashed lines) compared with mean adult body length in populations (strait lines).

average faster than TO's ($F_{1,4} = 41$, $p < .0001$) but they suffered from a stronger negative effect of density than TO ones ($F_{1,108} = 20$, $p > .0001$). For both lineages, increasing temperature reduces the cohorts' relative growth rates ($F_{1,46} = 66$, $p < .0001$).

Growth effort beyond maturation

The response of GEBM to adult density and temperature differed quantitatively but not qualitatively between the two lineages (Figure E.4c,d, Table E.3). On average the growth effort of HA is higher than that of TO individuals ($F_{1,39} = 51.6$, $p < .0001$). For both lineages, the growth effort decreased with increasing density ($p < .0001$): when adult density increased, the mean size reached by the cohorts was closer to the size at maturity. The intensity of this density dependence (slope of the decrease) in HA was about twice that of TO (Figure E.4c,d, $F_{1,70} = 28.1$, $p < .0001$) but within each lineage, it was not affected by temperature (Table E.3).

We also found that for the two lineages, the GEBM varies with temperature but contrary to growth rate the effect of temperature was not linear.

Predicted thermal reaction norms

In order to highlight how the % growth rates and investment in growth (GEBM) vary with temperature while controlling for density within clonal lineages, we plotted the predicted % growth and GEBM for a density of 100 adults (the overall mean adult density observed in our populations, Figure E.5a,b) using the models fitted to each lineage independently (Table E.2 and Table E.3). For both lineages, the % growth rate decreased linearly with increasing temperature (Figure E.5a) but the GEBM reaction norms have a U-shaped profile: GEBM decreased linearly between 11° to 21 but increased at 26°C (Figure E.5b). The body length increase observed at 26°C (Figure E.5) is remarkable since in most of the populations maintained at 26°C, the mean adult body length was higher than the asymptotic length of the isolated individuals at the same temperature (Figure E.4c,d) while in some HA populations maintained at 21° some cohorts did not even reach the length at maturity measured on isolated individuals (Figure E.4c, negative values).

E.4 Discussion

We have combined and compared some measurements of life-history traits of isolated individuals to measurements made in experimental populations.

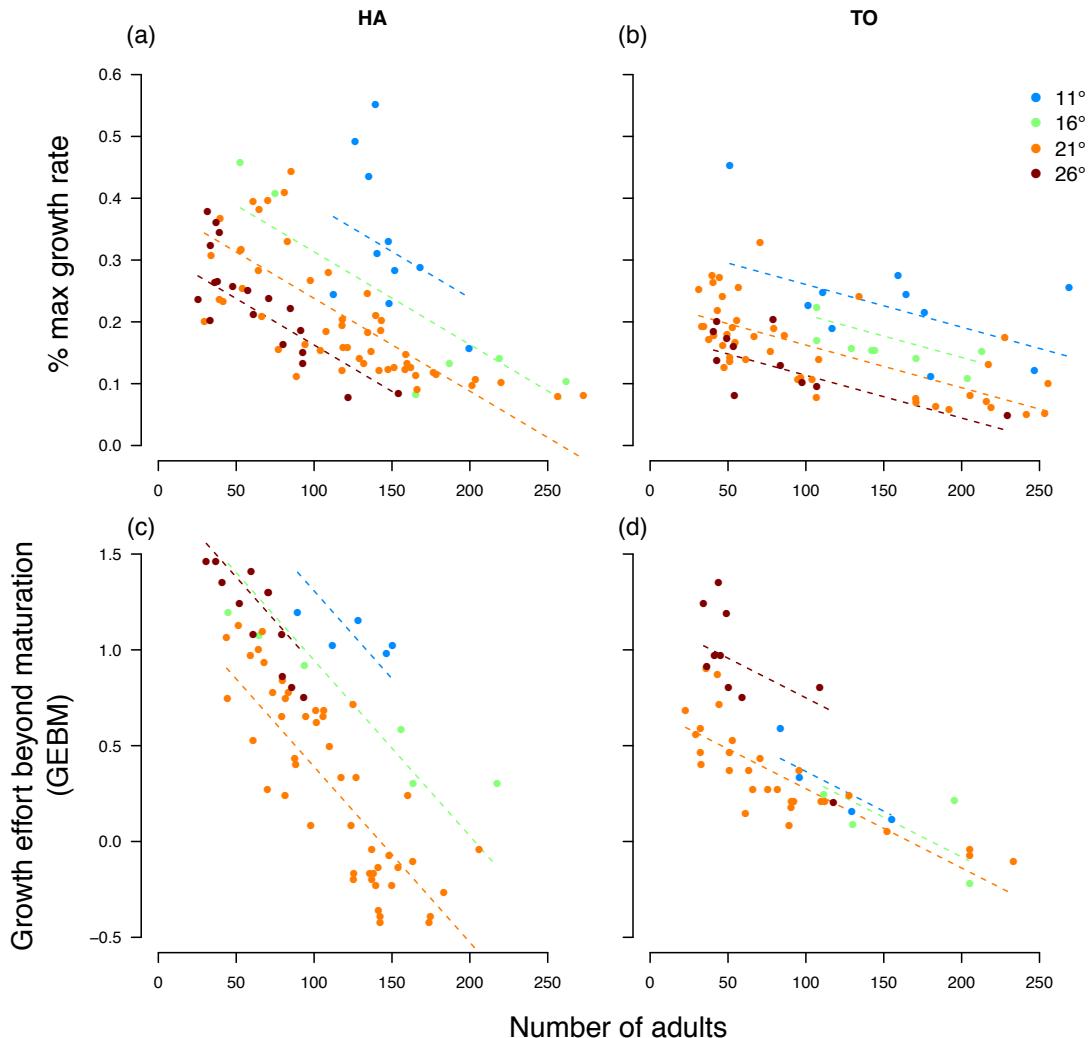


Figure E.4 – The relative growth rates (a, b, % growth rate in populations compared to the growth rates measured on isolated individuals) and adult densities measured in the populations raised under four different ambient temperatures for the clone (a) HA and (b) TO lineages. (c, d) The growth effort beyond maturation – a measure of how much the individuals grow in the populations compared to their body length when isolated – and population density for the four temperatures. The dotted lines are the predictions from the simplified models fitted on each clone.

E.4.1 Thermal reaction norms of isolated individuals.

The thermal reaction norms measured on isolated individuals revealed a positive effect of temperature on growth rates and a negative effect on adult body lengths. From 11°C to 26°C, the average growth rate is multiplied by three while the adult length decreases by about 20%. This proves that, as many other ectotherms (Atkinson, 1994;

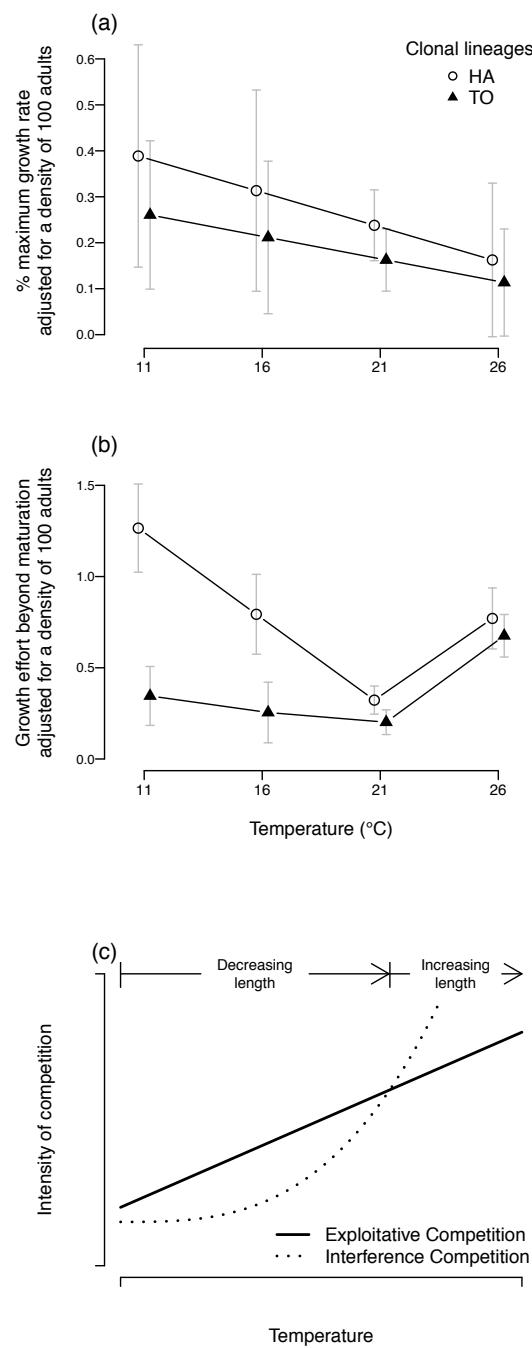


Figure E.5 – The thermal reaction norms of relative growth rate (a) and growth effort beyond maturation (b) for the two lineages. Predicted values from the fitted models (mean \pm 95% confidence intervals) scaled for a density of 100 adults. (c) Possible changes in the relative exploitative and interference competition in the populations: as temperature increases, the intensity of interference competition may prevail, thus favouring larger individuals.

Angilletta, 2009), our Collembola follow the temperature size rule: individuals raised under cold ambient temperature grow more slowly but become larger when adults (Angilletta & Dunham, 2003). While previous work has described similar effects of temperature on collembolan juvenile growth rates (Birkemoe & Leinaas, 2000; Driessens *et al.*, 2007; Ellers *et al.*, 2008, 2011), or on size at maturity (Stam *et al.*, 1996), it is to our knowledge the first experimental evidence of such plastic adjustment of adult body length to ambient temperature in collembolans.

The comparison of our two clones, known for their contrasted biodemographic strategies (Tully *et al.*, 2006), revealed only little genetic variation on the slope of these individual reaction norms. This result is similar to what has been observed in another Collembola (Driessens *et al.*, 2007).

E.4.2 Density dependence in the populations

We report here the first description of experimental population dynamics under a temperature gradient, with a close monitoring of size structure dynamics (Figure E.8). Our experimental populations have in general a size-structure distribution with two distinct modes: they are mainly composed of juveniles and adults (Figure E.2e,f). Periodically, a group of juveniles manages to grow and join the adults (Figure E.8).

The reaction norms measured in populations differed from those of isolated individuals. Both growth rates and body lengths were on average reduced in the populations (Figure E.3) probably because of the strong competition for resources in the populations. In this experiment we provided a constant amount of food in each rearing box and let the populations settle. Thus the populations reached dynamical equilibrium states where the food limits the number, the mean size and investment in reproduction of adults. These equilibria result from complex feedback loops between genetically variable life history strategies (Tully & Ferrière, 2008) and density dependence effects (Kokko & Lopez-Sepulcre, 2007) that can have here two main origins: competition for food and space limitation. The amount of food given every week was the same across the whole range of temperature. The food pellets were eaten in one or two days on average and the individuals were then fasting until the end of the week. Competition for food was probably the main factor regulating population size which itself regulated the cohort growth rates and adult lengths. These negative effects of density were visible on two scales: (1) by comparing the traits measured in populations to traits measured on isolated individuals (Figure E.3) and by comparing populations with different adult densities (Figure E.4). The effect of density is very strong here

especially on the growth rates which reached only about 20 or 30% of the growth rates of isolated individuals (Figure E.4). This strong effect of density wipes out, in the populations, most of the plastic adjustments of phenotypic traits to temperature (Figure E.4): the temperature size rule is broken down by density dependent effects.

The comparison of the two clones revealed some significant genetic variation in the intensity of this density dependence: for both traits, HA suffered more than TO from an increase of density and this was true over the whole range of temperature. This genetic variation could arise from genetic differences in the juvenile sensibility to adult density but also from genetic differences in the level of competitive pressure the adults put on the juveniles in the populations. To disentangle these two potential explanations one would need to compare the juvenile growth rates and the size they reach as adults when placed with adults of the two different clones.

E.4.3 Thermal reaction norms in the populations

Under our thermal gradient, we also found that the phenotypic plasticity observed on isolated individuals vanished or even reversed in populations. The growth rates of cohorts in populations was highly reduced by competitive interactions and it remained almost constant across the temperature gradient (Figure E.3a,b). Yet, by comparing these growth rates with those measured on isolated individuals and by controlling for the densities of the populations, we found that mean relative growth rates decreases with temperature: the negative effect of density strengthen with increasing temperature (Figure E.5). This result suggests that the intensity of competition for the resource in the population is increasing with the temperature, an explanation that is consistent with the higher biochemical and physiological rates at high temperatures (Gillooly *et al.*, 2002).

The mean adult body length in the populations is negatively correlated with the adult densities. Moreover, from 11°C to 21°C the growth effort beyond maturation decreases: in warm environments, the mean adult length in populations gets closer to length at maturation observed on isolated individuals. Again, this is coherent with an increase of the intensity of competition with temperature. In our experimental system, the food consumption rate increases with temperature while the resource's renewal rate is kept constant. In such conditions, theory predicts a magnified competitive advantage of small individuals when the temperature rises (Ohlberger *et al.*, 2011). Bigger individuals should normally be outcompeted by small ones in hot environments. In our experiments, this effect is probably dominant over a large range of temperatures

(11° to 21°) and could explain the observed decrease of body length and growth effort beyond maturation from 11 to 21° (Figure E.3c,d, Figure E.5b)

Yet, we observed an increase in the mean body length of adults in the populations between 21° and 26° (Figure E.3) which could not be explained by a lower density in the containers or by the direct effect of temperature. This result suggests that the increase of the exploitative competition does not explain all the density dependence effects in our populations (Figures E.3 and E.5). Direct interactions between individuals (interference competition) can also have a role in the regulation of a population's dynamics (Park, 1962; Schoener, 1983; Anholt, 1990; Smallegange *et al.*, 2006; Nakayama & Fuiman, 2010; McCormick & Weaver, 2012). Interference between individuals reduces the individuals' feeding rates because of the time spent to these behavioural interactions to the detriment of feeding (Smallegange *et al.*, 2006) and because of the extra energetic cost associated to agonist interactions (Briffa & Sneddon, 2007). In case of a significant difference in size and strength between the interacting individuals, the dominant denies the smaller individuals access to resource with a minimal effort. Therefore the cost of interference for the dominating individual is negligible whereas it is maximum for the smaller ones, counteracting the effect of exploitative competition. Juvenile and adult collembolans have the same ecology and they share the same food resources and it is very likely that interference competition occurs between small and large individuals in our populations at the benefit of the later.

While increasing exploitative competition favours smaller individuals, increasing interference competition can have the opposite effect. The relative importance of both types of competition could shape the plastic adjustment of adult body length in populations. If interference competition increases faster than exploitative competition with temperature, its effect could prevail beyond a certain temperature and thus favour bigger individuals (Figure E.5c). We believe that as temperature accelerates individual life cycles of our ectotherms, a progressive mismatch between the frequency of food supply - once a week at every temperature - and the frequency with which the springtails are in demand of food - twice in a full reproductive cycle - leads to an increase in this interference competition. A greater proportion of the population may be ready to compete for the food pellet when dropped in the box at hotter temperatures. The U-shape reaction norm observed in populations could be explained by an increase of both type of competition with temperature: the first one - exploitative competition - induces a decrease of body length up to 21° whereas the second one

- an interaction competition to access food that relates to interference competition - induces an increase of body length at higher temperatures (Figure E.5c).

E.5 Conclusion

We managed by independent measurements of life history traits on isolated individuals, or in populations, to show how the density dependence is itself affected by temperature. This highlights a need to disentangle the different components of density dependence to predict how populations will react to the overall modification of temperature such as that induced by the anthropogenic climate change. Changes in resource availability may have a major impact. In particular, changes not only in the mean quantity of resources but also on their temporal availability may greatly affect size distribution in populations.

E.6 Theoretical perspectives

Physiologically structured population models (Metz & Diekmann, 1986; De Roos *et al.*, 1992) constitute a framework that is increasingly used to study population dynamics (Marty *et al.*, 2011; Moenickes *et al.*, 2011). By explicitly modelling the body length, as well as the rates of living at an individual level, one is able to encompass a broader range of possible dynamics. Being individually based, this also provides a theoretical framework to add to individual competitive interactions along with exploitative competition to study their roles in driving the dynamics of a structured population. Calibrating such a model at different temperatures would allow one to investigate how the temperature affects the level of exploitative and interference competition in the population, and interact with both forms of competition in driving the population's dynamics.

E.7 Supplementary material

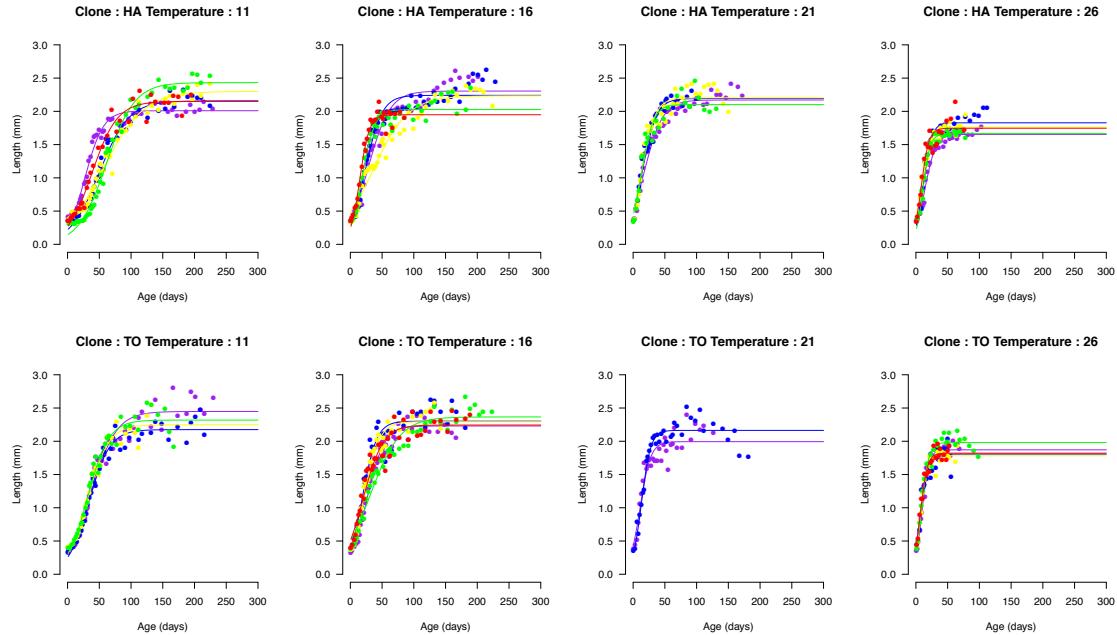


Figure E.6 – The 33 individual growth trajectories used to estimate the reaction norms for mean growth rates, size at maturity and adult asymptotic body lengths

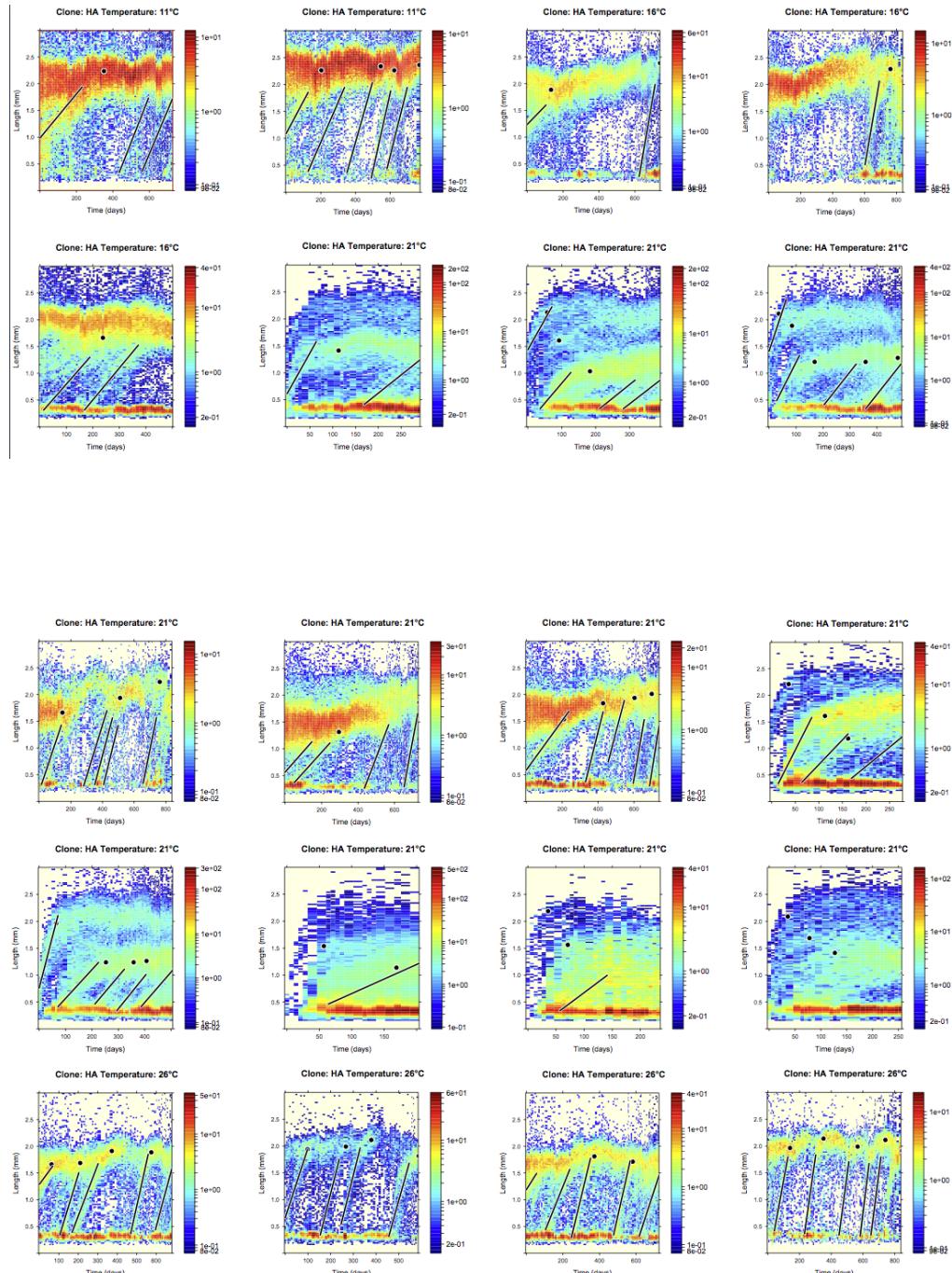


Figure E.8 – The structure time diagrams of the 46 populations used in our analysis (clones TO and HA maintained at 11, 16, 21 and 26°C). The points underlines the measurements of adult body lengths of recently recruited cohorts. The black lines show the measures of cohort growth rates in the populations.

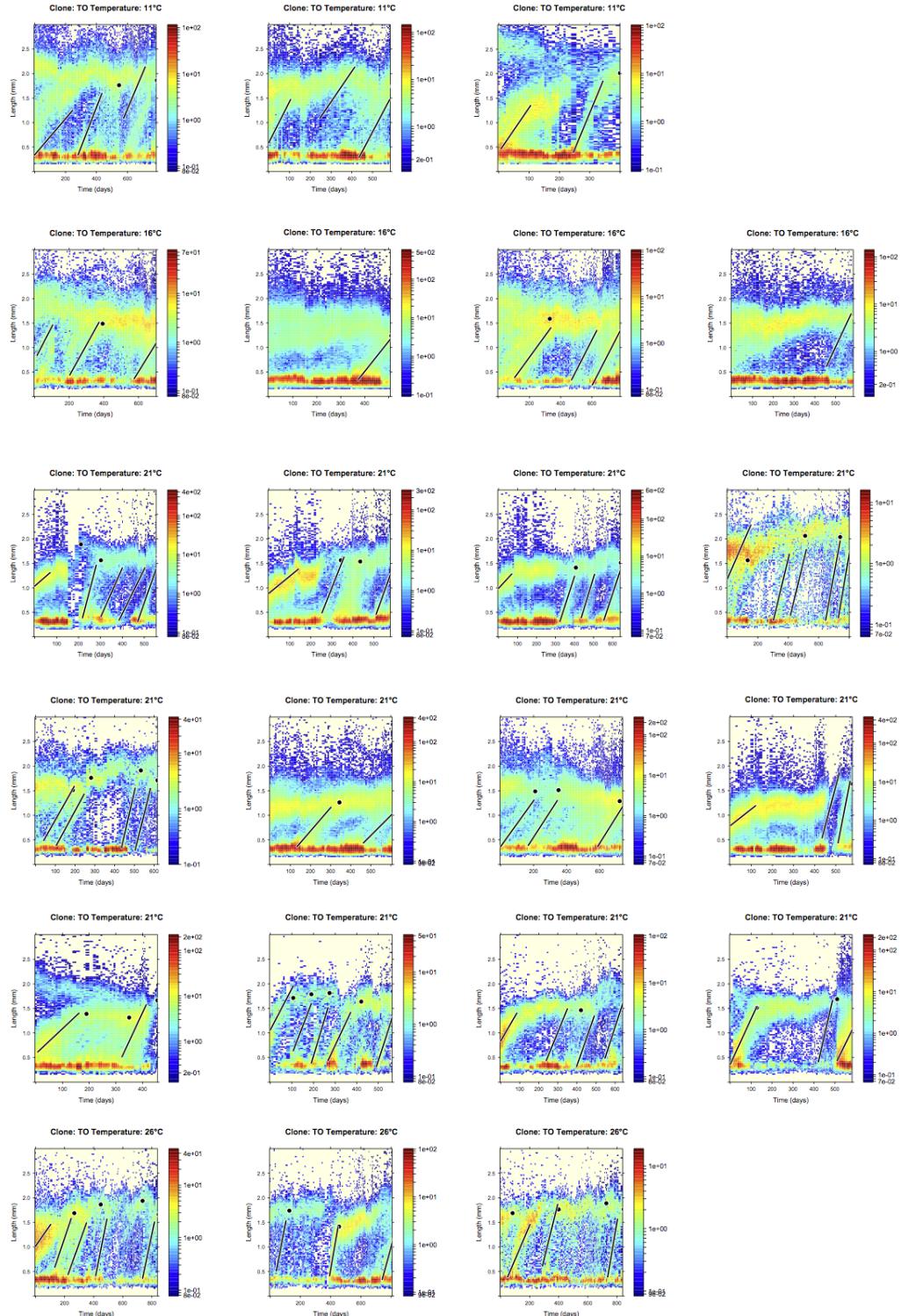


Figure E.8 – The structure time diagrams of the 46 populations used in our analysis (clones TO and HA maintained at 11, 16, 21 and 26°C). The points underlines the measurements of adult body lengths of recently recruited cohorts. The black lines show the measures of cohort growth rates in the populations.

Bibliographie

- Abràmoff, MD, PJ Magalhães, & SJ Ram (2004). "Image processing with ImageJ". In: *Biophotonics international* 11.7, pp. 36–42.
- Adler, FR & J Mosquera (2000). "Is Space Necessary? Interference Competition and Limits to Biodiversity". In: *Ecology* 81.11, p. 3226.
- Alvarez, OA, T Jager, SALM Kooijman, & JE Kammenga (2005). "Responses to stress of *Caenorhabditis elegans* populations with different reproductive strategies". In: *Functional Ecology* 19.4, pp. 656–664.
- Amarasekare, P (2002). "Interference competition and species coexistence." In: *Proc Biol Sci* 269.1509, pp. 2541–50.
- Andreev, KF (2000). "Sex differentials in survival in the Canadian population, 1921–1997". In: *Demographic Research* 3.
- Angilletta, MJ (2009). *Thermal adaptation: a theoretical and empirical synthesis*. Oxford University Press, USA.
- Angilletta, MJ & AE Dunham (2003). "The temperature-size rule in ectotherms: simple evolutionary explanations may not be general." In: *Am Nat* 162.3, pp. 332–42.
- Anholt, BR (1990). "An experimental separation of interference and exploitative competition in larval damselfly". In: *Ecology*, pp. 1483–1493.
- Anscombe, FJ (1973). "Graphs in statistical analysis". In: *The American Statistician* 27.1, pp. 17–21.
- Arditi, R & LR Ginzburg (1989). "Coupling in predator-prey dynamics: Ratio-Dependence". In: *Journal of Theoretical Biology* 139.3, pp. 311–326.
- (2012). *How species interact: altering the standard view on trophic ecology*. Oxford University Press.
- Arditi, R, LR Ginzburg, & HR Akcakaya (1991). "Variation in plankton densities among lakes: a case for ratio-dependent predation models". In: *The American Naturalist* 138.5, pp. 1287–1296.
- Atkinson, D (1994). "Temperature and Organism Size—A Biological Law for Ectotherms?" In: *Advances in ecological research* 25, pp. 1–58.
- (1996). "Ectotherm life-history responses to developmental temperature". In: *Animals and temperature: Phenotypic and evolutionary adaptation*, pp. 183–204.
- Auclerc, A, PA Libourel, S Salmon, V Bels, & JF Ponge (2010). "Assessment of movement patterns in *Folsomia candida* (Hexapoda: Collembola) in the presence of food". In: *Soil Biology & Biochemistry* 42.4, pp. 657–659.

- Baron, JP, JF Le Galliard, T Tully, & R Ferrière (2010). "Cohort variation in offspring growth and survival: prenatal and postnatal factors in a late-maturing viviparous snake". In: *Journal of animal ecology* 79.3, pp. 640–649.
- Begon, M, CR Townsend, & JL Harper (2009). *Ecology: from individuals to ecosystems*. Wiley. com.
- Bellinger, PF, KA Christiansen, & F Janssens (1996-2014). *Check list of the collembola of the world*. url: <http://www.collembola.org/>.
- Benton, TG & AP Beckerman (2005). "Population dynamics in a noisy world: lessons from a mite experimental system". In: *Advances in ecological research* 37, pp. 143–181.
- Benton, TG, SJ Plaistow, & TN Coulson (2006). "Complex population dynamics and complex causation: devils, details and demography". In: *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 273.1591, pp. 1173–1181.
- Benton, TG, JJH St Clair, & SJ Plaistow (2008). "Maternal effects mediated by maternal age: from life histories to population dynamics". In: *Journal of Animal Ecology* 77.5, pp. 1038–1046.
- Bergmann, C (1848). *Über die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Grösse*.
- Berrigan, D & EL Charnov (1994). "Reaction norms for age and size at maturity in response to temperature: a puzzle for life historian". In: *Oikos* 70.3, pp. 474–478.
- Birkemoe, T & HP Leinaas (2000). "Effects of temperature on the development of an arctic Collembola (*Hypogastrura tullbergi*)". In: *Functional Ecology* 14.6, pp. 693–700.
- Booth, W, WI Montgomery, & PA Prodöhl (2009). "Spatial genetic structuring in a vagile species, the European wood mouse". In: *Journal of Zoology* 279.3, pp. 219–228.
- Briffa, M & LU Sneddon (2007). "Physiological constraints on contest behaviour". In: *Functional Ecology* 21.4, pp. 627–637.
- Bürger, PG & GE Goldoni (2008). "Habitat Heterogeneity and Pollinators: Bees in Fragmented Landscapes (Hymenoptera: Apidae)". In: *Sociobiology* 52.3, pp. 605–618.
- Calder, WA (1996). *Size, function, and life history*. Courier Dover Publications.
- Carey, JR, LG Harshman, P Liedo, HG Müller, JL Wang, & Z Zhang (2008). "Longevity-fertility trade-offs in the tephritid fruit fly, *Anastrepha ludens*, across dietary-restriction gradients." In: *Aging Cell* 7.4, pp. 470–7.
- Carey, JR, P Liedo, HG Müller, JL Wang, & JW Vaupel (1998). "A simple graphical technique for displaying individual fertility data and cohort survival: case study of 1000 Mediterranean Fruit Fly females". In: *Functional Ecology* 12, pp. 359–363.
- Carothers, JH & FM Jakšić (1984). "Time as a Niche Difference: The Role of Interference Competition". In: *Oikos* 42.3, p. 403.
- Carscadden, JE, KT Frank, & WC Leggett (2001). "Ecosystem changes and the effects on capelin (*Mallotus villosus*), a major forage species". In: *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 58.1, pp. 73–85.
- Case, TJ & ME Gilpin (1974). "Interference competition and niche theory". In: *Proceedings of the National Academy of Sciences* 71.8, pp. 3073–3077.

- Chamaillé-Jammes, S, M Massot, P Aragon, & J Clobert (2006). "Global warming and positive fitness response in mountain populations of common lizards *Lacerta vivipara*". In: *Global Change Biology* 12.2, pp. 392–402.
- Chen, J, JR Carey, & H Ferris (2001). "Comparative demography of isogenic populations of *Caenorhabditis elegans*". In: *EXPERIMENTAL GERONTOLOGY* 36.3, pp. 431–440.
- Claessen, D, AM De Roos, & L Persson (2000). "Dwarfs and Giants: Cannibalism and Competition in SizeStructured Populations". In: *The American Naturalist* 155.2, pp. 219–237.
- (2004). "Population dynamic theory of size-dependent cannibalism." In: *Proc Biol Sci* 271.1537, pp. 333–40.
- Claessen, D, C van Oss, AM De Roos, & L Persson (2002). "The Impact of Size-Dependent Predation on Population Dynamics and Individual Life History". In: *Ecology* 83.6, p. 1660.
- Connell, JH (1961). "The Influence of Interspecific Competition and Other Factors on the Distribution of the Barnacle *Chthamalus Stellatus*". In: *Ecology* 42.4, p. 710.
- Costantino, RF, RA Desharnais, JM Cushing, & B Dennis (1997). "Chaotic dynamics in an insect population". In: *Science* 275.5298, pp. 389–391.
- Coulson, T, EA Catchpole, SD Albon, BJT Morgan, JM Pemberton, TH Clutton-Brock, MJ Crawley, & BT Grenfell (2001). "Age, sex, density, winter weather, and population crashes in Soay sheep". In: *Science* 292.5521, pp. 1528–1531.
- Coulson, T & S Tuljapurkar (2008). "The dynamics of a quantitative trait in an age-structured population living in a variable environment". In: *The American Naturalist* 172.5, p. 599.
- Courchamp, F, T Clutton-Brock, & B Grenfell (1999). "Inverse density dependence and the Allee effect". In: *Trends in ecology & evolution* 14.10, pp. 405–410.
- Cren, ED le (1992). "Exceptionally big individual perch (*Perca fluviatilis* L.) and their growth". In: *Journal of Fish Biology* 40.4, pp. 599–625.
- Crowley, PH, PM Dillon, DM Johnson, & CN Watson (1987). "Intraspecific interference among larvae in a semivoltine dragonfly population". In: *Oecologia* 71.3, pp. 447–456.
- Crozier, LG, RW Zabel, EE Hockersmith, & S Achord (2010). "Interacting effects of density and temperature on body size in multiple populations of Chinook salmon". In: *Journal of Animal Ecology* 79.2, pp. 342–349.
- De Roos, AM (1988). "Numerical methods for structured population models: The Escalator Boxcar Train". In: *Numerical Methods for Partial Differential Equations* 4.3, pp. 173–195.
- (1997). "A Gentle Introduction to Physiologically Structured Population Models". In: *Structured-Population Models in Marine, Terrestrial, and Freshwater Systems*. Springer US, pp. 119–204.
- De Roos, AM, O Diekmann, & JAJ Metz (1992). "Studying the dynamics of structured population models: a versatile technique and its application to *Daphnia*". In: *American Naturalist*, pp. 123–147.

- De Roos, AM, JAJ Metz, E Evers, & A Leipoldt (1990). "A size dependent predator-prey interaction: who pursues whom?" In: *Journal of Mathematical Biology* 28.6, pp. 609–643.
- De Roos, AM, JAJ Metz, & L Persson (2013). "Ontogenetic symmetry and asymmetry in energetics." In: *J Math Biol* 66.4-5, pp. 889–914.
- De Roos, AM & L Persson (2001). "Physiologically structured models—from versatile technique to ecological theory". In: *Oikos* 94.1, pp. 51–71.
- (2002). "Size-dependent life-history traits promote catastrophic collapses of top predators". In: *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 99.20.
- (2003). "Competition in size-structured populations: mechanisms inducing cohort formation and population cycles". In: *Theoretical Population Biology* 63.1, pp. 1–16.
- (2013). *Population and community ecology of ontogenetic development*. Vol. 51. Princeton University Press.
- De Roos, AM, L Persson, & E McCauley (2003). "The influence of size-dependent life-history traits on the structure and dynamics of populations and communities". In: *Ecology Letters* 6.5, pp. 473–487.
- De Villemereuil, PB & A López-Sepulcre (2011). "Consumer functional responses under intra- and inter-specific interference competition". In: *Ecological Modelling* 222.3, pp. 419–426.
- Dennis, B, RA Desharnais, JM Cushing, & RF Costantino (1997). "Transitions in population dynamics: equilibria to periodic cycles to aperiodic cycles". In: *Journal of Animal Ecology*, pp. 704–729.
- Dhillon, RS & MG Fox (2004). "Growth-Independent Effects of Temperature on Age and Size at Maturity in Japanese Medaka (*Oryzias latipes*)". In: *Copeia* 2004.1, pp. 37–37.
- Diekmann, O, M Gyllenberg, H Huang, M Kirkilionis, JAJ Metz, & HR Thieme (2001). "On the formulation and analysis of general deterministic structured population models II. Nonlinear theory". In: *Journal of Mathematical Biology* 43.2, pp. 157–189.
- Diekmann, O, M Gyllenberg, & JAJ Metz (2007). "Physiologically structured population models: towards a general mathematical theory". In: *Mathematics for ecology and environmental sciences*. Springer, pp. 5–20.
- Drake, JM & BD Griffen (2009). "Speed of expansion and extinction in experimental populations." In: *Ecology Letters* 12.8, pp. 772–8.
- Drake, JM & DM Lodge (2004). "Effects of environmental variation on extinction and establishment". In: *Ecology Letters* 7.1, pp. 26–30.
- Driessen, G, J Ellers, & NM Van Straalen (2007). "Variation, selection and heritability of thermal reaction norms for juvenile growth in *Orchesella cincta* (Collembola : Entomobryidae)". In: *European Journal of Entomology* 104.1, pp. 39–46.
- Ebenman, Bo (1988). "Competition between age classes and population dynamics". In: *Journal of theoretical biology* 131.4, pp. 389–400.
- Edeline, E, G Lacroix, C Delire, N Poulet, & S Legendre (2013). "Ecological emergence of thermal clines in body size". In: *Global Change Biology*.

- Eliceiri, KW, MR Berthold, IG Goldberg, L Ibáñez, BS Manjunath, ME Martone, RF Murphy, H Peng, AL Plant, & B Roysam (2012). "Biological imaging software tools". In: *Nature Methods* 9.7, pp. 697–710.
- Ellers, J, J Mariën, G Driessens, & NM van Straalen (2008). "Temperature-induced gene expression associated with different thermal reaction norms for growth rate." In: *J Exp Zool B Mol Dev Evol* 310.2, pp. 137–47.
- Ellers, J, S Rog, C Braam, & MP Berg (2011). "Genotypic richness and phenotypic dissimilarity enhance population performance." In: *Ecology* 92.8, pp. 1605–15.
- Elliott, JM (1975). "The growth rate of brown trout (*Salmo trutta* L.) fed on reduced rations". In: *The Journal of Animal Ecology*, pp. 823–842.
- Erlangsen, A, U Bille-Brahe, & B Jeune (2003). "Differences in suicide between the old and the oldest old". In: *The Journals of Gerontology Series B: Psychological Sciences and Social Sciences* 58.5, S314–S322.
- Færøvig, PJ, T Andersen, & DO Hessen (2002). "Image analysis of *Daphnia* populations: non-destructive determination of demography and biomass in cultures". In: *Freshwater Biology* 47.10, pp. 1956–1962.
- Fischer, K & K Fiedler (2002). "Reaction norms for age and size at maturity in response to temperature: a test of the compound interest hypothesis". In: *Evolutionary Ecology* 16.4, pp. 333–349.
- Foote, CJ (1990). "An experimental comparison of male and female spawning territoriality in a Pacific salmon". In: *Behaviour*, pp. 283–314.
- Fountain, MT & SP Hopkin (2001). "Continuous monitoring of *Folsomia candida* (Insecta: Collembola) in a metal exposure test". In: *Ecotoxicology and environmental safety* 48.3, pp. 275–286.
- (2005). "Folsomia candida (Collembola): a "standard" soil arthropod." In: *Annu Rev Entomol* 50, pp. 201–22.
- Fuiman, LA (1994). "The interplay of ontogeny and scaling in the interactions of fish larvae and their predators". In: *Journal of Fish Biology* 45.sA, pp. 55–79.
- Furrer, R, D Nychka, & S Sain (2012). *fields: Tools for spatial data*. CRAN.
- Gardner, JL, A Peters, MR Kearney, L Joseph, & R Heinsohn (2011). "Declining body size: a third universal response to warming?" In: *Trends Ecol Evol* 26.6, pp. 285–91.
- Gause, GF (1932). "Experimental studies on the struggle for existence I. Mixed population of two species of yeast". In: *Journal of Experimental Biology* 9.4, pp. 389–402.
- Gillooly, J, E Charnov, G West, V Savage, & J Brown (2002). "Effects of size and temperature on developmental time". In: *Nature* 417, pp. 70–73.
- Ginzburg, LR, S Ferson, & HR Akcakaya (1990). "Reconstructibility of density dependence and the conservative assessment of extinction risks". In: *Conservation biology* 4.1, pp. 63–70.
- Godfray, HCJ & MP Hassell (1989). "Discrete and continuous insect populations in tropical environments". In: *The Journal of Animal Ecology*, pp. 153–174.
- Gordon, IJ, AJ Hester, & M Festa-Bianchet (2004). "Review: the management of wild large herbivores to meet economic, conservation and environmental objectives". In: *Journal of Applied Ecology* 41.6, pp. 1021–1031.

- Goss-Custard, JD (1980). "Competition for food and interference among waders". In: *Ardea* 68.3, p. 52.
- Griffiths, D (1994). "The size structure of lacustrine Arctic charr (Pisces: Salmonidae) populations". In: *Biological Journal of the Linnean Society* 51.3, pp. 337–357.
- Grimaldi, DA (2010). "400 million years on six legs: on the origin and early evolution of Hexapoda". In: *Arthropod structure & development* 39.2, pp. 191–203.
- Gurney, WSC, SP Blythe, & RM Nisbet (1980). "Nicholson's blowflies revisited". In: *Nature* 287, pp. 17–21.
- Gurney, WSC, E McCauley, RM Nisbet, & WW Murdoch (1990). "The physiological ecology of Daphnia: a dynamic model of growth and reproduction". In: *Ecology*, pp. 716–732.
- Gurney, WSC & RM Nisbet (1985). "Fluctuation periodicity, generation separation, and the expression of larval competition". In: *Theoretical Population Biology* 28.2, pp. 150–180.
- Gurney, WSC, RM Nisbet, & JH Lawton (1983). "The systematic formulation of tractable single-species models incorporating age structure". In: *Journal of Animal Ecology* 52.2, pp. 479–495.
- Hammar, J (2000). "Cannibals and parasites: conflicting regulators of bimodality in high latitude Arctic char, *Salvelinus alpinus*". In: *Oikos* 88.1, pp. 33–47.
- Harman, J (2011). *DStretch: A tool for the digital enhancement of pictographs*.
- Harper, JL (1977). "Population biology of plants." In: *Population biology of plants*.
- Hebert, PDN (1978). "The population biology of Daphnia (Crustacea, Daphnidae)". In: *Biological Reviews* 53.3, pp. 387–426.
- Hiebeler, D (2000). "Populations on fragmented landscapes with spatially structured heterogeneities: landscape generation and local dispersal". In: *Ecology* 81.6, pp. 1629–1641.
- Hixon, MA & DW Johnson (2009). "Density Dependence and Independence". In: *eLS*.
- Hjelm, J & L Persson (2001). "Size-dependent attack rate and handling capacity: inter-cohort competition in a zooplanktivorous fish". In: *Oikos* 95.3, pp. 520–532.
- Hochachka, PW & GN Somero (2002). *Biochemical adaptation: mechanism and process in physiological evolution*. Vol. 480. Oxford University Press New York.
- Holling, CS (1965). "The functional response of predators to prey density and its role in mimicry and population regulation". In: *Memoirs of the Entomological Society of Canada* 97.S45, pp. 5–60.
- Hooper, HL, R Connell, A Callaghan, SJ Maund, M Liess, S Duquesne, TH Hutchinson, J Moggs, & RM Sibly (2006). "The use of image analysis to estimate population growth rate in *Daphnia magna*". In: *Journal of applied ecology* 43.4, pp. 828–834.
- Huey, RB, D Berrigan, GW Gilchrist, & JC Herron (1999). "Testing the adaptive significance of acclimation: a strong inference approach". In: *American Zoologist* 39.2, pp. 323–336.
- Huusko, A & P Hyvärinen (2012). "Atlantic salmon abundance and size track climate regimes in the Baltic sea." In: *Boreal environment research* 17.2.
- Ihaka, R & R Gentleman (1996). "R: a language for data analysis and graphics". In: *Journal of computational and graphical statistics* 5.3, pp. 299–314.

- INSEE, Institut National de la Statistique et des Etudes Economiques (2014). *Données détaillées des pyramides des âges de la France métropolitaine*. URL: http://www.insee.fr/fr/ppp/bases-de-donnees/donnees-detaillees/bilan-demo/pyramide/xls/pyramides-des-ages_bilan-demo_2013.xls.
- IPCC (2007). *Climate Change 2007: Synthesis Report, Contribution of Working Groups I, II and III to the Fourth Assessment Report of the IPCC*.
- Jorde, PE, H Knutson, SH Espeland, & NC Stenseth (2007). "Spatial scale of genetic structuring in coastal cod *Gadus morhua* and geographic extent of local populations". In: *Marine Ecology Progress Series* 343, pp. 229–237.
- Karan, D, JP Morin, B Moreteau, & JR David (1998). "Body size and developmental temperature in *Drosophila melanogaster*: analysis of body weight reaction norm". In: *Journal of thermal biology* 23.5, pp. 301–309.
- Keddy, PA (1989). *Competition*. London: Chapman and Hall.
- Kennedy, ED & DW White (1996). "Interference competition from House Wrens as a factor in the decline of Bewick's Wrens". In: *Conservation Biology* 10.1, pp. 281–284.
- Kingsland, SE (1995). *Modeling Nature: Episodes in the History of Population Ecology*. Chicago: University of Chicago Press.
- Kokko, H & A Lopez-Sepulcre (2007). "The ecogenetic link between demography and evolution: can we bridge the gap between theory and data?" In: *Ecology Letters* 10.9, pp. 773–782.
- Kooijman, SALM (2000). *Dynamic energy and mass budgets in biological systems*. Cambridge, UK ; New York, NY, USA: Cambridge University Press.
- Kooijman, SALM & JAJ Metz (1984). "On the dynamics of chemically stressed populations: the deduction of population consequences from effects on individuals". In: *Ecotoxicology and environmental safety* 8.3, pp. 254–274.
- Krogh, PH, K Johansen, & M Holmstrup (1998). "Automatic counting of collembolans for laboratory experiments". In: *Applied Soil Ecology* 7.2, pp. 201–205.
- Kuhn, J (2001). *ImageJ*.
- Lampert, W (1978). "A field study on the dependence of the fecundity of *Daphnia* spec. on food concentration". In: *Oecologia* 36.3, pp. 363–369.
- Langvatn, R & A Loison (1999). "Consequences of harvesting on age structure, sex ratio and population dynamics of red deer *Cervus elaphus* in central Norway". In: *Wildlife Biology* 5.4, pp. 213–223.
- Lavergne, S, N Mouquet, O Ronce, & W Thuiller (2010). "Biodiversity and climate change: integrating evolutionary and ecological responses of species and communities". In: *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 41.1.
- Lawton, JH & MP Hassell (1981). "Asymmetrical competition in insects". In: *Nature*.
- Le Galliard, JF, JM Guarini, & F Gaill (2012). *Sensors for ecology. Towards integrated knowledge of ecosystems*. CNRS Institut Ecologie et Environnement. Paris: CNRS.
- Le Galliard, JF, O Marquis, & M Massot (2010). "Cohort variation, climate effects and population dynamics in a short-lived lizard". In: *JOURNAL OF ANIMAL ECOLOGY* 79.6, pp. 1296–1307.

- Lemaitre, M & F Carrat (2010). "Comparative age distribution of influenza morbidity and mortality during seasonal influenza epidemics and the 2009 H1N1 pandemic." In: *BMC Infect Dis* 10, p. 162.
- Lemaitre, M, F Carrat, G Rey, M Miller, L Simonsen, & C Viboud (2012). "Mortality Burden of the 2009 A/H1N1 Influenza Pandemic in France: Comparison to Seasonal Influenza and the A/H3N2 Pandemic." In: *PLoS One* 7.9, e45051.
- Liefting, M, AA Hoffmann, & J Ellers (2009). "Plasticity versus environmental canalization: population differences in thermal responses along a latitudinal gradient in *Drosophila serrata*." In: *Evolution* 63.8, pp. 1954–63.
- Lukas, J, Z Kucerova, & V Stejskal (2009). "Computer-based image analysis to quantify the number of micro-arthropods in a sample". In: *Entomologia Experimentalis et Applicata* 132.3, pp. 289–294.
- Madalena, FE & A Robertson (1974). "Population structure in artificial selection: studies with *Drosophila melanogaster*". In: *Genetical research* 24.02, pp. 113–126.
- Maddonni, GA & ME Otegui (2004). "Intra-specific competition in maize: early establishment of hierarchies among plants affects final kernel set". In: *Field Crops Research* 85.1, pp. 1–13.
- Madsen, T & R Shine (2000). "Rain, fish and snakes: climatically driven population dynamics of Arafura filesnakes in tropical Australia". In: *Oecologia* 124.2, pp. 208–215.
- Mallard, F (2013). "Plasticité du vieillissement et vieillissement de la plasticité: Evolution des trajectoires d'histoire de vie chez un ectotherme amétabole, le Collembole *Folsomia candida*". PhD thesis. Université Pierre et Marie Curie.
- Mallard, F, V Le Bourlot, & T Tully (2012). "Automatic particle analysis as sensors for life history studies in experimental microcosms". In: *Sensors for Ecology, Towards integrated knowledge of ecosystems*. Galliard JF, Guarini JM, Gaill F. CNRS, Paris, pp. 163–182.
- (2013). "An automated image analysis system to measure and count organisms in laboratory microcosms." In: *PLoS One* 8.5, e64387.
- Marçal, A & C Caridade (2006). "A System for Automatic Counting the Number of Collembola Individuals on Petri Disk Images". In: *ICCIAR'06 Proceedings of the Third international conference on Image Analysis and Recognition* 2, pp. 814–822.
- Marquis, O, M Massot, & JF Le Galliard (2008). "Intergenerational effects of climate generate cohort variation in lizard reproductive performance". In: *Ecology* 89.9, pp. 2575–2583.
- Marshall, CT, JJ Meager, JE Skjæraasen, A Fernö, & S Løkkeborg (2010). "Reproductive interactions between fugitive farmed and wild Atlantic cod (*Gadus morhua*) in the field". In: *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 67.8, pp. 1221–1231.
- Marteinsdottir, G & GA Begg (2002). "Essential relationships incorporating the influence of age, size and condition on variables required for estimation of reproductive potential in Atlantic cod *Gadus morhua*". In: *Marine Ecology Progress Series* 235.235–256.

- Marty, L, U Dieckmann, MJ Rochet, & B Ernande (2011). "Impact of environmental covariation in growth and mortality on evolving maturation reaction norms." In: *Am Nat* 177.4, E98–118.
- McCauley, E & WW Murdoch (1987). "Cyclic and stable populations: plankton as paradigm". In: *American Naturalist*, pp. 97–121.
- McCauley, E, WW Murdoch, RM Nisbet, & WSC Gurney (1990). "The physiological ecology of Daphnia: development of a model of growth and reproduction". In: *Ecology*, pp. 703–715.
- McCauley, E, RM Nisbet, AM De Roos, WW Murdoch, & WSC Gurney (1996). "Structured population models of herbivorous zooplankton". In: *Ecological Monographs*, pp. 479–501.
- McCormick, MI & CJ Weaver (2012). "It pays to be pushy: intracohort interference competition between two reef fishes." In: *PLoS One* 7.8, e42590.
- Metz, JAJ & O Diekmann (1986). "The dynamics of physiologically structured populations". In: *Lecture notes in biomathematics* 68.
- Mittelbach, GG (1981). "Foraging efficiency and body size: a study of optimal diet and habitat use by bluegills". In: *Ecology* 62.5, pp. 1370–1386.
- Moenickes, S, AK Schneider, L Mühlé, L Rohe, O Richter, & F Suhling (2011). "From population-level effects to individual response: modelling temperature dependence in Gammarus pulex." In: *J Exp Biol* 214.Pt 21, pp. 3678–87.
- Mueller, LD, CL Rauser, & MR Rose (2005). "Population dynamics, life history, and demography: lessons from *Drosophila*". In: *Advances in ecological research* 37, pp. 77–99.
- Mugabo, M, O Marquis, S Perret, & JF Le Galliard (2010). "Immediate and delayed life history effects caused by food deprivation early in life in a short-lived lizard". In: *Journal of evolutionary biology* 23.9, pp. 1886–1898.
- Murdoch, WW (1994). "Population regulation in theory and practice". In: *Ecology* 75.2, pp. 271–287.
- Murdoch, WW, BE Kendall, RM Nisbet, CJ Briggs, E McCauley, & R Bolser (2002). "Single-species models for many-species food webs". In: *Nature* 417.6888, pp. 541–543.
- Myers, RA, J Bridson, & NJ Barrowman (1995). *Summary of worldwide spawner and recruitment data*. Department of Fisheries and Oceans Canada, Northwest Atlantic Fisheries Centre.
- Nakayama, S & LA Fuiman (2010). "Body size and vigilance mediate asymmetric interference competition for food in fish larvae". In: *Behavioral Ecology* 21.4, pp. 708–713.
- Nelson, WA, ON Bjørnstad, & T Yamanaka (2013). "Recurrent insect outbreaks caused by temperature-driven changes in system stability". In: *Science* 341.6147, pp. 796–799.
- Nicholson, AJ (1954). "An outline of the dynamics of animal populations." In: *Australian Journal of Zoology* 2.1, pp. 9–65.
- Nilsson, MC (1994). "Separation of allelopathy and resource competition by the boreal dwarf shrub *Empetrum hermaphroditum* Hagerup". In: *Oecologia* 98.1, pp. 1–7.

- Nisbet, RM & WSC Gurney (1983). "The systematic formulation of population models for insects with dynamically varying instar duration". In: *Theoretical Population Biology* 23.1, pp. 114–135.
- Nisbet, RM, WSC Gurney, WW Murdoch, & E McCauley (1989). "Structured population models: a tool for linking effects at individual and population level". In: *Biological Journal of the Linnean Society* 37.1-2, pp. 79–99.
- Nisbet, RM, EB Muller, K Lika, & SALM Kooijman (2000). "From molecules to ecosystems through dynamic energy budget models". In: *Journal of animal ecology* 69.6, pp. 913–926.
- Nolet, BA & F Rosell (1994). "Territoriality and time budgets in beavers during sequential settlement". In: *Canadian Journal of Zoology* 72.7, pp. 1227–1237.
- Novak, M (1987). *Furbearer harvests in North America, 1600-1984*. Ontario Trappers Assoc.
- Oeppen, J & JW Vaupel (2002). "Broken limits to life expectancy". In: *Science* 296.5570, pp. 1029–1031.
- Ohlberger, J (2013). "Climate warming and ectotherm body size—from individual physiology to community ecology". In: *Functional Ecology*.
- Ohlberger, J, E Edeline, LA Vøllestad, NC Stenseth, & D Claessen (2011). "Temperature-Driven Regime Shifts in the Dynamics of Size-Structured Populations". In: *The American Naturalist* 177.2, pp. 211–223.
- Ohlberger, J, T Mehner, G Staaks, & F Hölker (2012). "Intraspecific temperature dependence of the scaling of metabolic rate with body mass in fishes and its ecological implications". In: *Oikos* 121.2, pp. 245–251.
- Ozgul, A, S Tuljapurkar, TG Benton, JM Pemberton, TH Clutton-Brock, & T Coulson (2009). "The Dynamics of Phenotypic Change and the Shrinking Sheep of St. Kilda". In: *Science* 325.5939, pp. 464–467.
- Paine, RT (1966). "Food web complexity and species diversity". In: *American Naturalist*, pp. 65–75.
- Paradis, AR, P Pepin, & JA Brown (1996). "Vulnerability of fish eggs and larvae to predation: review of the influence of the relative size of prey and predator". In: *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 53.6, pp. 1226–1235.
- Park, T (1948). "Experimental studies of interspecies competition. I. Competition between populations of the flour beetles, *Tribolium confusum* Duval and *Tribolium castaneum* Herbst". In: *Ecological Monographs* 18.2, pp. 265–308.
- (1954). "Experimental studies of interspecies competition II. Temperature, humidity, and competition in two species of *Tribolium*". In: *Physiological Zoology* 27.3, pp. 177–238.
- (1957). "Experimental studies of interspecies competition. III Relation of initial species proportion to competitive outcome in populations of *Tribolium*". In: *Physiological Zoology* 30.1, pp. 22–40.
- (1962). "Beetles, Competition, and Populations An intricate ecological phenomenon is brought into the laboratory and studied as an experimental model". In: *Science* 138.3548, pp. 1369–1375.

- Parker, HH & L Johnson (1991). "Population structure, ecological segregation and reproduction in non-anadromous Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L), in four unexploited lakes in the Canadian high Arctic". In: *Journal of Fish Biology* 38.1, pp. 123–147.
- Parmesan, C (2006). "Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change". In: *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 37.1, pp. 637–669.
- Peck, LS, MS Clark, SA Morley, A Massey, & H Rossetti (2009). "Animal temperature limits and ecological relevance: effects of size, activity and rates of change". In: *Functional Ecology* 23.2, pp. 248–256.
- Persson, L & AM De Roos (2006). "Food-dependent individual growth and population dynamics in fishes". In: *Journal of Fish Biology* 69.sc, pp. 1–20.
- Persson, L, AM De Roos, D Claessen, P Byström, J Lövgren, S Sjögren, R Svanbäck, E Wahlström, & E Westman (2003). "Gigantic cannibals driving a whole-lake trophic cascade". In: *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100.7, pp. 4035–4039.
- Persson, L, K Leonardsson, AM De Roos, M Gyllenberg, & B Christensen (1998). "Ontogenetic scaling of foraging rates and the dynamics of a size-structured consumer-resource model". In: *Theoretical Population Biology* 54.3, pp. 270–293.
- Peters, RH (1986). *The ecological implications of body size*. Vol. 2. Cambridge University Press.
- Pike, N, T Tully, P Haccou, & R Ferrière (2004). "The effect of autocorrelation in environmental variability on the persistence of populations: an experimental test." In: *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 271.1553, pp. 2143–8.
- Ping, X, C Li, Z Jiang, W Liu, & H Zhu (2011). "Interference competition and group size effect in sika deer (*Cervus nippon*) at salt licks". In: *acta ethologica* 14.1, pp. 43–49.
- Pinheiro, JC & DM Bates (2000). *Mixed-effects models in S and S-PLUS*. Springer Verlag.
- Plaistow, SJ & TG Benton (2009). "The influence of context-dependent maternal effects on population dynamics: an experimental test." In: *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 364.1520, pp. 1049–58.
- R Core Team (2013). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria.
- Repaci, V, AJ Stow, & DA Briscoe (2006). "Fine-scale genetic structure, co-founding and multiple mating in the Australian allodapine bee (*Exoneura robusta*)". In: *Journal of Zoology* 270.4, pp. 687–691.
- Rice, EL (1984). *Allelopathy*. Access Online via Elsevier.
- Robinson, JM, MJ Wilberg, JV Adams, ML Jones, & T Quinn (2013). "A spatial age-structured model for describing sea lamprey (*Petromyzon marinus*) population dynamics". In: *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 70.12, pp. 1709–1722.
- Rose, KA, JH Cowan, KO Winemiller, RA Myers, & R Hilborn (2001). "Compensatory density dependence in fish populations: importance, controversy, understanding and prognosis". In: *Fish and Fisheries* 2.4, pp. 293–327.
- Royama, T (1977). "Population persistence and density dependence". In: *Ecological monographs*, pp. 1–35.

- Russ, JC (2002). *The image processing handbook*. Fourth edition. Boca Raton, Florida: CRC press.
- Sagarin, RD, JP Barry, SE Gilman, & CH Baxter (1999). "Climate-related change in an intertidal community over short and long time scales". In: *Ecological Monographs* 69.4, pp. 465–490.
- Sala, OE, FS Chapin, JJ Armesto, E Berlow, J Bloomfield, R Dirzo, E Huber-Sanwald, L F Huenneke, RB Jackson, A Kinzig, et al. (2000). "Global biodiversity scenarios for the year 2100". In: *science* 287.5459, pp. 1770–1774.
- Sarkar, D (2008). *Lattice: multivariate data visualization with R*. Springer.
- Schneider, CA, WS Rasband, & KW Eliceiri (2012). "NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis". In: *Nature Methods* 9.7, pp. 671–675.
- Schoener, TW (1976). "Alternatives to Lotka-Volterra competition: models of intermediate complexity". In: *Theoretical Population Biology* 10.3, pp. 309–333.
- (1983). "Field experiments on interspecific competition". In: *American naturalist*, pp. 240–285.
- Schrautzer, J, A Fichtner, A Huckauf, L Rasran, & K Jensen (2011). "Long-term population dynamics of *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó after abandonment and re-introduction of mowing". In: *Flora* 206, pp. 622–630.
- Sheridan, JA & D Bickford (2011). "Shrinking body size as an ecological response to climate change". In: *Nature Climate Change* 1.8, pp. 401–406.
- Smallegange, IM, J Van Der Meer, & R Kurvers (2006). "Disentangling interference competition from exploitative competition in a crab–bivalve system using a novel experimental approach". In: *Oikos* 113.1, pp. 157–167.
- Stam, EM, MA Leemkule, & G Ernsting (1996). "Trade-offs in the life history and energy budget of the parthenogenetic collembolan *Folsomia candida* (Willem)". In: *Oecologia* 107.3, pp. 283–292.
- Stuart Chapin III, F, ES Zavaleta, VT Eviner, RL Naylor, PM Vitousek, HL Reynolds, DU Hooper, S Lavorel, OE Sala, SE Hobbie, MC Mack, & S Diaz (2000). "Consequences of changing biodiversity". In: *Nature* 405.6783, pages.
- Su, M, W Li, Z Li, F Zhang, & C Hui (2009). "The effect of landscape heterogeneity on host–parasite dynamics". In: *Ecological research* 24.4, pp. 889–896.
- Sverdrup, GK, JJ Meager, A Fernö, JE Skjaeraasen, P Rodewald, AGV Salvanes, & T Järvi (2011). "Territorial and agonistic interactions between farmed and wild cod (*Gadus morhua*)". In: *Aquaculture Research* 42.10, pp. 1539–1548.
- Taylor, RJ (1984). *Predation*. London: Chapman and Hall.
- Thompson, P & BJ Fox (1993). "Asymmetric Competition in Australian Heathland Rodents: A Reciprocal Removal Experiment Demonstrating the Influence of Size-Class Structure". In: *Oikos* 67.2, p. 264.
- Tilman, D (1982). *Resource Competition and Community Structure*. (MPB-17). 17. Princeton University Press.
- Tufte, ER (1990). *Envisioning information*. Cheshire, Conn.: Graphics Press.
- (2001). *The visual display of quantitative information*. Cheshire, Conn.: Graphics Press.

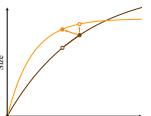
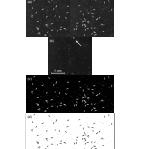
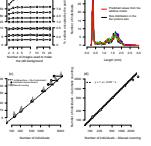
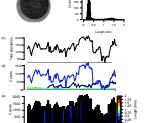
- Tully, T (2004). "Facteurs génétiques, maternels et environnementaux de l'expression des traits d'histoire de vie chez le collembole *Folsomia candida*". PhD thesis. Université Pierre et Marie Curie.
- Tully, T, P Cassey, & R Ferriere (2005). "Functional response: rigorous estimation and sensitivity to genetic variation in prey". In: *Oikos* 111.3, pp. 479–487.
- Tully, T, CA D'Haese, M Richard, & R Ferrière (2006). "Two major evolutionary lineages revealed by molecular phylogeny in the parthenogenetic collembola species *Folsomia candida*". In: *Pedobiologia* 50.2, pp. 95–104.
- Tully, T & R Ferrière (2008). "Reproductive flexibility: genetic variation, genetic costs and long-term evolution in a collembola." In: *PLoS One* 3.9, e3207.
- Turchin, P (1990). "Rarity of density dependence or population regulation with lags?" In: *Nature* 344.6267, pp. 660–663.
- Vallin, J & G Caselli (1999). "Quand l'Angleterre rattrapait la France". In: *Population & Sociétés* 346.
- Vance, RR (1984). "Interference Competition and the Coexistence of Two Competitors on a Single Limiting Resource". In: *Ecology* 65.5, p. 1349.
- Vaupel, JW, JR Carey, K Christensen, TE Johnson, AI Yashin, NV Holm, IA Iachine, V Kannisto, AA Khazaeli, P Liedo, VD Longo, Y Zeng, KG Manton, & JW Curtsinger (1998). "Biodemographic trajectories of longevity." In: *Science* 280.5365, pp. 855–60.
- Vaupel, JW, BA Gambill, & AI Yashin (1987). *Thousands of data at a glance: shaded contour maps of demographic surfaces*. Laxenburg, Austria: International Institute for Applied Systems Analysis.
- Vaupel, JW, W Zhenglian, KF Andreev, & AI Yashin (1997). *Population data at a glance: Shaded contour maps of demographic surfaces over age and time*. Odense, Denmark: Odense University Press.
- Venables, WN & BD Ripley (2002). *Modern applied statistics with S*. New York: Springer.
- Verhulst, PF (1838). "Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement." In: *Correspondances Mathématiques et Physiques* 10, pp. 113–121.
- Vincent, L & P Soille (1991). "Watersheds in digital spaces: an efficient algorithm based on immersion simulations". In: *IEEE transactions on pattern analysis and machine intelligence* 13.6, pp. 583–598.
- Volterra, V & M Brelot (1931). *Leçons sur la théorie mathématique de la lutte pour la vie*. Vol. 1. Gauthier-Villars Paris.
- Walde, SJ & RW Davies (1984). "The effect of intraspecific interference on *Kogotus nonus* (Plecoptera) foraging behaviour". In: *Canadian Journal of Zoology* 62.11, pp. 2221–2226.
- Walde, SJ & WW Murdoch (1988). "Spatial density dependence in parasitoids". In: *Annual Review of Entomology* 33.1, pp. 441–466.
- Walls, SC (1990). "Interference competition in postmetamorphic salamanders: interspecific differences in aggression by coexisting species". In: *Ecology*, pp. 307–314.
- Walter, C (2005). "Kryder's law." In: *Scientific American* 293.2, pp. 32–3.

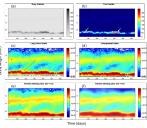
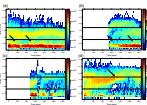
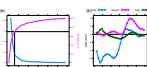
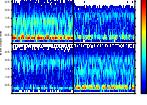
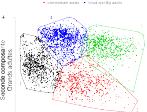
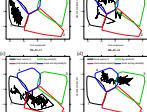
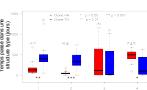
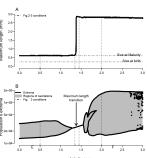
- Walther, GR, E Post, P Convey, A Menzel, C Parmesan, TJC Beebee, JM Fromentin, O Hoegh-Guldberg, & F Bairlein (2002). "Ecological responses to recent climate change". In: *Nature* 416.6879, pp. 389–395.
- West, GB, JH Brown, & BJ Enquist (2001). "A general model for ontogenetic growth". In: *Nature* 413.6856, pp. 628–631.
- Wickham, H (2009). *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer, New York.
- Wolfshaar, KEE van de, AM De Roos, & L Persson (2006). "SizeDependent Interactions Inhibit Coexistence in Intraguild Predation Systems with LifeHistory Omnivory". In: *The American Naturalist* 168.1, pp. 62–75.
- Woltereck, R (1909). "Weitere experimentelle Untersuchungen über Artveränderung, speziell über das Wesen quantitativer Artunterschiede bei Daphniden". In: *Verh Dtsch Zool Gesellschaft* 19.
- Worden, L, LW Botsford, A Hastings, & MD Holland (2010). "Frequency responses of age-structured populations: Pacific salmon as an example". In: *Theoretical population biology* 78.4, pp. 239–249.
- Zajac, T, W Solarz, & W Bielański (2008). "Site-dependent population dynamics: the influence of spatial habitat heterogeneity on individual fitness in the sedge warbler *Acrocephalus schoenobaenus*". In: *Journal of Avian Biology* 39.2, pp. 206–214.

Liste des tables

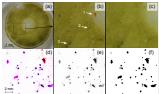
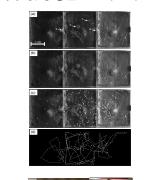
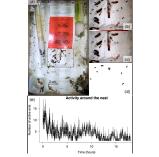
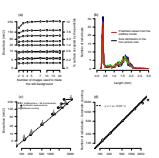
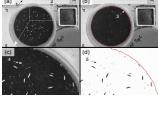
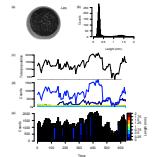
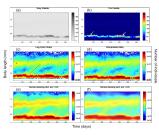
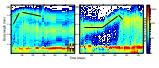
3.1 Recettes	31
4.1 Dates d'observations des états et dynamiques décrites. Les nombres correspondent aux dates en jours ou aux intervalles pendant lesquels les événements ont été observés.	53
5.1 Equations du modèle d'après la règle du κ	67
5.2 Variables et paramètres pour <i>Folsomia candida</i>	67
A.1 Overview of the plugin's optional tools	121
A.1 Overview of the plugin's optional tools	122
A.1 Overview of the plugin's optional tools	123
D.1 Variables and parameters for the <i>Folsomia candida</i>	154
D.2 Model equation under the κ -rule.	154
E.1 Number of isolated individuals followed since birth and populations followed during more than one year of the two clones and for the four temperatures. The number of individuals whose asymptotic length has been observed is in brackets.	194
E.2 Results of the simplified mixed model including the two clones and the two independent sub-models fitted on the two clones. Type 3 anova F tests. Here temperature was included as a continuous covariable since the responses to temperature was found to be linear (Figure E.4 a, b)	197
E.3 Results of the simplified mixed model including the two clones and the two independent sub-models fitted on the two clones. Type 3 anova F tests. In these models temperature is included as a categorical variable because GEBM did not vary continuously with temperature (cf. Figure E.4c, d) . . .	198

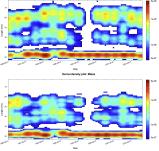
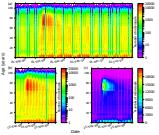
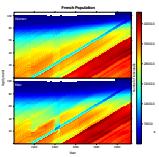
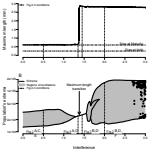
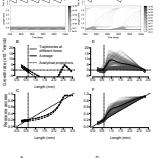
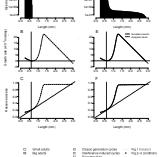
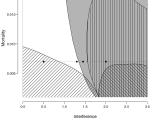
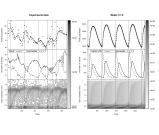
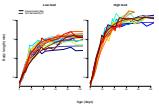
Liste des figures

1.1		Performance théorique en fonction de la température 20
1.2		Norme de réaction à la température 21
3.1		Collembole <i>Folsomia candida</i> 28
3.2		structuration en taille d'une population de collemboles. 30
3.3		Photo d'une boîte pour le comptage et la mesure des individus 32
3.4		Les étapes de l'analyse d'image 34
3.5		Analyse de la fiabilité 36
3.6		Représentation de la structure d'une population 39

3.7		Diagrammes structure-temps pour une population exemple 43
4.1		Dynamiques de la structure de 4 populations 51
4.2		Composantes principales 54
4.3		Quatres grands types de structures 56
4.4		Projection des données sur les deux premières composantes 57
4.5		Trajectoires des popualtions exemple dans le plan des composantes 58
4.6		Temps de résidence dans les structures types 59
5.1		Règle du κ 65
5.2		Bifurcation sur le niveau d'interférence 69
5.3	Exemples de dynamiques pour quatre valeurs d'interférence : 0.5, 1.5, 1.45 et 2.0. La première ligne de panels (a,d,g,j) montre soit la dynamique de la structure à l'aide d'un diagramme structure-temps (a,j), soit la distribution de la taille si elle est stable dans le temps (d,g). La seconde ligne (b,e,h,k) représente le taux de croissance en fonction de la longueur corporelle. 72	

	5.4	Diagramme de bifurcation dans le plan (I, μ)	75
	6.1	Séparation des populations	84
	6.2	Comparaison des distributions cumulées	86
	6.3	Population témoin des clones HA et TO	88
	6.4	Diagrammes structure-temps des populations manipulées. La ligne vertical à la date 0 marque le moment où les populations ont été manipulées. Clone HA	90
	6.5	Cliché d'observation de l'accès à la ressource	94
	6.6	Mesure du biais d'accès aux ressources	95
	6.7	Mesures du biais d'accès aux ressources	97
	A.1	The successive steps of the image analysis	108
	A.2	Detecting nematodes on agar in a Petri dish	110

A.3		Detecting and counting the zooplankton in a sample of pond water	111
A.4		Tracking an isolated collembolan wandering in a container	113
A.5		Follow-up of the activity of an ant colony	114
A.6		Assessing the method's reliability on a collembola population	115
A.7		Example of a directory tree and resulting tables	124
A.8		Plugin specification windows	125
A.9		Successive steps of the image processing	126
B.1		Classical representation of a population structure	132
B.2		Collembolan population dynamics plotted with STdiag	136
B.3		Two laboratory populations of collembolans	139

- B.4  The follow-up of a population of the common lizard 141
- B.5  Antibiotic consumption in France 142
- B.6  The French age structure from 1901 to 2013 144
- D.1  Bifurcation over interference 158
- D.2  Sample dynamics for $I = 0.5$ and $I = 2.0$ 160
- D.3  Sample dynamics for $I = 1.35$ and $I = 1.45$ 161
- D.4  (I, μ) stability diagram 163
- D.5  Close up of the resource 168
- D.6  Experiment – model comparison 170
- D.7  Experimental growth trajectories 173

D.8		Experimental measure of reproduction	173
D.9		Experimental measure of size at birth	174
D.10		Experimental measure of length at maturity	175
D.11		Details of the κ -rule	176
D.12		Sample dynamics for $I=1.6$ and $I=1.7$	179
D.13		Details of the Net Production model	180
D.14		Bifurcation over interference (net production model)	183
D.15		Sample simulation for $I=0.5$ and $I=2.0$ (net production model)	184
D.16		Sample simulation for $I=1.25$ and $I=1.45$ (net production model)	185
D.17		Theoretical birth rate for the κ -rule and the net production model with 0 interference	186

D.18		Graphical illustration of competitive superiority of l_β over l_α when $l_\alpha < l_\beta$	187
E.1		Direct and indirect effects of temperature	191
E.2		Measurements of the juvenile growth rate and mean adult body length	193
E.3		Thermal reaction norms of the growth rates	199
E.4		Relative growth rates and adult densities in populations	201
E.5		Thermal reaction norms of relative growth rate and GEBM	202
E.6		Individual growth trajectories	207
E.8		The structure time diagrams of the 46 populations used in our analysis	208