

Sorbonne Université

École Doctorale 227 "Science de la Nature et de l'Homme : écologie et évolution"

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

Implications des dynamiques éco-évolutives de la construction de niche pour la structure des communautés et des méta- communautés.

Par Aurore Picot

Thèse de doctorat d'écologie

Dirigée par Nicolas Loeuille et Thibaud Monnin

Présentée et soutenue publiquement le 13 septembre 2018

Devant un jury composé de :

Claire de Mazancourt, chargée de recherche (CNRS)

Rapportrice

Sylvain Gandon, directeur de recherche (CNRS)

Rapporteur

Silvia de Monte, chargée de recherche (CNRS)

Examinatrice

Tom Wenseleers, professeur (KU Leuven)

Examineur

Luc Abbadie, professeur (Sorbonne Université)

Examineur

Nicolas Loeuille, professeur (Sorbonne Université)

Directeur de thèse

Invité :

Thibaud Monnin, directeur de recherche (CNRS)

Co-directeur de thèse



Except where otherwise noted, this work is licensed under
<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/3.0/>

Remerciements

Ces trois années de thèse ont été le théâtre d'interactions variées, dans le contexte du laboratoire et en dehors, et je voudrais me concentrer ici sur les plus positives d'entre elles, en espérant n'oublier personne. Une des interactions les plus centrales a été celle qui m'a liée à mes deux encadrants pour former en quelque sorte, un module de trois individus (mutualiste ou de facilitation, bien entendu !). Je les remercie profondément pour leur implication, leur confiance, leurs conseils, leurs retours, leur souplesse, leur disponibilité, leur « complémentarité fonctionnelle ». Je leur suis reconnaissante de m'avoir laissé une certaine autonomie dans la construction de ce projet de thèse ainsi qu'au quotidien, d'avoir été présents systématiquement, à la moindre occasion où j'en exprimais le besoin : je n'ai jamais eu le moindre doute sur la confiance que je pouvais avoir dans votre implication, et je pense que c'est un point très important, à toutes les étapes de la thèse, lorsqu'on est doctorant-e. Merci Nicolas de m'avoir encadrée depuis toutes ces années, pour ta patience, ta bienveillance, ta rigueur scientifique. J'en profite pour te remercier également pour ton implication dans mon stage de M2 il y a quatre ans, puisque j'avais oublié cette partie dans mon rapport de stage (heureusement jusqu'ici tu ne m'en as pas tenu rigueur). Merci Thibaud pour ton implication dans la construction du système expérimental : merci de m'avoir fait entrevoir les contraintes de l'écologie empirique, et du terrain. Et surtout merci d'avoir été présent à chaque réunion de discussion sur les aspects théoriques de ma thèse (qui constituent finalement la totalité des résultats) et pour tes retours très utiles pour améliorer la compréhension de ces résultats et leur confrontation à l'écologie des fourmis.

Je remercie les membres du jury, Claire de Mazancourt et Sylvain Gandon, pour avoir accepté d'être rapportrice et rapporteur de cette thèse, ainsi que Silvia de Monte, Tom Wenseleers, et Luc Abbadie (également directeur de iEES Paris). Merci également aux membres de mes deux comités de thèse Minus van Baalen, Michel Chapuisat et Tom Wenseleers pour leurs précieux retours. Je remercie Ewen Georgelin ancien doctorant de Nicolas Loeuille, pour son encadrement au cours de mon stage de M2, travail que j'ai continué tout au long de la thèse. Symétriquement, je remercie Élise Verrier dont j'ai encadré le stage de M2 et dont le travail se retrouve dans cette thèse : j'ai été ravie d'interagir avec toi, j'espère avoir été une encadrante à la hauteur et je te souhaite bon courage pour le début de ta thèse.

Je remercie mon laboratoire d'accueil, l'institut d'Écologie et des Sciences de l'Environnement (iEES-Paris) pour tous les moyens mis à disposition pour le bon déroulement de cette thèse. Je remercie plus particulièrement les équipes EERI, et ESEAE, qui sont mes équipes de rattachement. Merci à Pierre Federici pour son implication au quotidien dans la vie du laboratoire et, en ce qui concerne cette thèse, dans la construction du système expérimental. Je remercie Romain Péronnet, Isabelle Dajoz, Elisa Thébault, Éric Motard, Thomas Tully, Julien Gasparini, Adrien Perrard, Adrien Frantz, Clémentine Vignal, pour les différentes interactions que j'ai pu avoir avec elles et eux. Je remercie également l'équipe administrative et de gestion Paola Paradisi, Catherine Muneghina, Clarisse Coquemont, Carole Bousquet, Joanna Azzi, Véronique Marciat, Isabelle André et Julie Legoupi pour leur bienveillance, leur disponibilité, leur implication. Je remercie également Sylvie Méléard et la Chaire « Modélisation Mathématique et Biodiversité » pour m'avoir permis de participer à deux écoles d'été à Aussois, lors des années 2015 et 2016, dont je garde le souvenir d'une expérience très riche.

Un merci tout particulier à Gabrielle Ringot, Pierre Quévieux, Loïc Prosnier, et Éric Tromeur, qui ont commencé la thèse en même temps que moi, je suis très heureuse d'avoir passé ces trois années à vos côtés. Gabrielle, je ne saurais pas où commencer, entre les discussions sur le monitorat, les petits déjeuners à 8h30 à la cafétéria (une courte phase de productivité intense!), le soutien et l'humour durant ces trois ans, il y a beaucoup trop à dire pour un si petit paragraphe. Le souvenir de cette thèse avec toi est à jamais dans mon cœur (ou plutôt

pas très loin de mon coeur, tmtc). Pierre, merci pour ton sens de l'humour et ton amour des dinosaures. Merci Loïc et Éric, ou (Éric et Loïc ?) Entre autres, pour la co-organisation du séminaire HPSE et les bonnes blagues, les démonstrations de kora. Je remercie également les autres personnes dont j'ai partagé le quotidien durant ces années (dans le désordre, alphabétique et chronologique) : Lydie Blottière, David Rozen-Rechels, Marta Gallardo Ruiz, Josefa Bleu, Adam Khalife, Alexis Doillon, Romain Honorio, Florian Vincent, Claire Bertrand, Charlotte Pruvost, Avril Weinbach, José Mendez, Sara Rivas Lamelo, Iry Andrianjara, David Rozen-Rechels, Lise Ropars, Floriane Flacher, Kejun Zou, Margot Neyret. Je remercie également Thomas Garcia pour les discussions sur la politique, la musique. Merci à Clémentine Renneville et Silvia de Cesare, mes co-bureaux à Bioemco qui nous ont ensuite transmis le flambeau de l'organisation des séminaires Histoire, Philosophie, Sociologie de l'Écologie (qu'on devrait peut-être renommer HPSE²...).

Je remercie Lee Rozada, basé de l'autre côté du Jardin des Plantes, pour les discussions scientifiques, politiques, épistémologiques, les déjeuners falafels, et m'avoir un tout petit peu initiée à la paléo-écologie.

Un petit mot pour mes acolytes du M2 EBE parcours Écologie Théorique et Modélisation, Thomas Aubier, Thomas Koffel, et Elsa Abs, pour les discussions et les contacts qu'on a gardés au long de nos thèses respectives, à distance ou ponctuellement lors de séminaires ou d'école d'été de mathématiques.

Je souhaite maintenant remercier les personnes impliquées dans mon stage à l'université d'Oxford. I first thank Kevin Foster who accepted to host me during these seven months: thank you so much for welcoming me in your lab, the interesting discussions at the pub and introduction to British sarcasm. I warmly thank René Niehus, with whom I have closely worked during this internship and afterwards, on our siderophore project. Thanks again for inviting me to your wedding as well, it was great holidays in Sweden! Thanks for the kindness. I also thank Nuno Oliveira and Sara Mitri for discussions and feedbacks, thanks Sara for having me in Lausanne. Many thanks to my office mates Philip Downing, Shana Caro and Ornela de Gasperin, as well as Kat Coyte and Melanie Ghoul, for all the discussions, fun, drinks, Buffy nights, squash sessions, lunches at Darwin. Also many thanks to my dear housemates Han, Oriol and Marta.

La plupart des personnes que j'ai remerciées jusque là sont liées à mon cadre professionnel même si certaines sont également devenues des ami-e-s. Je passe maintenant aux ami-e-s d'avant la thèse : merci tout d'abord à France pour son amitié depuis tant d'années, qui ont mené à la réalisation de cette thèse, pour les vacances en Suède, pour les concerts, pour les déjeuners. Une mention particulière également pour les membres du groupe « Sexisme dans les Médias » d'Acrimed (les F.A.I.R.I.E.S) dont les réunions ont rythmé les soirées de ma première année de thèse. Loé, Adèle et Brigitte, je ne vous remercierai jamais assez pour votre soutien, merci pour la sororité. Merci aussi à Aurore et Mathilde. Merci Izel pour l'amitié-longue-distance et pour les échanges au cours de ces trois dernières années : je pense qu'à l'heure où j'écris ces remerciements tu pourrais tout-à-fait me qualifier de « fatiguée, mais décidée » (à finir cette thèse). Merci à Claire Cecchini pour son enthousiasme myrmécommunicatif. Dans la catégorie post-bac, je remercie également Elsa, Morgan et Julien. Les amitiés qui durent depuis le lycée sont tout aussi importantes : Marie, Delphine, Wallis et Louise, vous savez combien vous comptez pour moi. Enfin je remercie ma famille et mes proches, mes parents Xavier et Marion, ma sœur (et ex-colocataire) Ondine, mon frère Tanguy, pour votre soutien, votre présence, je ne pense pas que les mots puissent exprimer tout ce que je vous dois. Merci également à Marie-Rose Sobrero-Patacchini et Bruno Sobrero pour leur hospitalité ajaccienne.

Je remercie enfin Serena Sobrero-Patacchini, avec qui je partage la plus forte interaction dans ce réseau (ma partenaire symbiotique !). Merci d'être là, de faire partie de ma vie, de m'avoir accompagnée dans cette thèse et au-delà, merci pour tout.

Sommaire

Remerciements.....	3
I Introduction générale.....	6
1 La construction de niche : conceptualisation et effets écologiques.....	6
1.1 Le concept de construction de niche.....	6
1.2 Construction de niche et couplage d'interactions positives et antagonistes.....	14
1.3 Construction de niche et effets indirects dans les communautés : impacts sur la coexistence.....	19
1.4 Construction de niche et exploitation de l'espace : construction de niche dans les méta-communautés.....	21
2 Évolution de la construction de niche dans les communautés et les méta-communautés.....	24
2.1 Construction de niche et compromis allocatifs : lien avec l'évolution de la spécialisation.....	24
2.2 La construction de niche comme bien commun.....	25
2.3 Modéliser l'évolution de la construction de niche.....	29
3 Thématiques et questions développées au cours de cette thèse.....	34
II De la compétition apparente à la facilitation, implications de la construction de niche d'un consommateur sur la coexistence et la stabilité des communautés consommateur-ressource..	37
III Implications de la coévolution entre la construction de niche et la spécialisation sur les ressources pour le maintien de la diversité et la structure des communautés.....	93
IV Dynamique éco-évolutive de la construction de niche dans une méta-communauté.....	130
V Évolution de la production de sidérophores : entre compétition et coopération.....	160
VI Modification de la niche au cours du cycle de vie.....	184
VII Discussion.....	256
1 Conséquences éco-évolutives de la dynamique de la construction de niche.....	256
1.1 Conséquences écologiques : comment la construction de niche affecte-t-elle la coexistence via la modulation des effets indirects ?.....	256
1.2 Évolution de la construction de niche : le rôle des compromis allocatifs.....	258
1.3 Rétro-actions entre écologie et évolution : importance des boucles éco-évolutives	261
2 Perspectives.....	263
2.1 Quels modèles pour quelles questions ?.....	263
2.2 Applications : vers une gestion éco-évolutive de la construction de niche humaine ?	267
VIII Bibliographie.....	269

I Introduction générale

Dans ce premier chapitre, nous introduisons les différents concepts et principales méthodologies utilisés au cours de cette thèse. Dans un premier temps (section 1), nous présentons le concept éco-évolutif de construction de niche (1.1) et l'implication de sa prise en compte explicite pour la structure et le fonctionnement des communautés, en termes de couplage d'interactions mutualistes et antagonistes (1.2), d'effets indirects (1.3), et enfin pour la dynamique des méta-communautés (1.4). Dans un second temps (section 2), nous nous intéressons à l'évolution de la construction de niche : tout d'abord, nous analysons les conditions pour son évolution en termes de coût et de bénéfice, et en lien avec l'évolution de la spécialisation (2.1). Nous montrons ensuite que la construction de niche peut dans certains cas être considérée comme un bien commun, et comment ceci peut modifier les conséquences évolutives : nous opérons donc un lien entre l'évolution de la coopération et construction de niche (2.2). Dans un dernier point (2.3), nous abordons les méthodologies utilisées pour modéliser l'évolution de la construction de niche, dans un contexte non-spatial (dynamique adaptative) et spatial (simulation de méta-populations et méta-communautés). Enfin, nous présentons les thématiques abordées et le plan des chapitres de cette thèse.

1 La construction de niche : conceptualisation et effets écologiques

1.1 Le concept de construction de niche

Bref historique

L'écologie s'attache à comprendre les relations entre les organismes et leur environnement (Begon, Harper, et Townsend 2006). De nombreuses études théoriques et expérimentales ont porté sur les effets de l'environnement sur l'écologie des organismes - notamment sur leur démographie - et sur leur évolution, à travers le processus de sélection naturelle. Ce n'est que relativement récent dans l'histoire de l'écologie que l'influence des organismes sur leur environnement a été étudiée en tant que telle (Barker et Odling-Smee 2014). Plusieurs concepts au cours des dernières décennies soulignent l'importance de ne plus considérer l'environnement comme invariant, mais d'incorporer explicitement l'effet de l'organisme sur

l'environnement, à la fois d'un point de vue évolutionnaire et pour les dynamiques écologiques. Cette idée a d'abord été énoncée par Lewontin (Lewontin 1982, 2001) puis étudiée par Dawkins notamment, à travers le concept de phénotype étendu (Dawkins 1983) et enfin via la construction de niche, qui reprend les travaux de Lewontin (Odling-Smee, Laland, et Feldman 1996, 2013). D'un point de vue écologique, le concept d'ingénierie des écosystèmes (Jones, Lawton, et Shachak 1994, 1997) permet aussi de prendre en compte cet effet actif de l'organisme sur l'environnement, qui affecte d'autres espèces, mais qui peut être transmis sur la durée par héritage écologique.

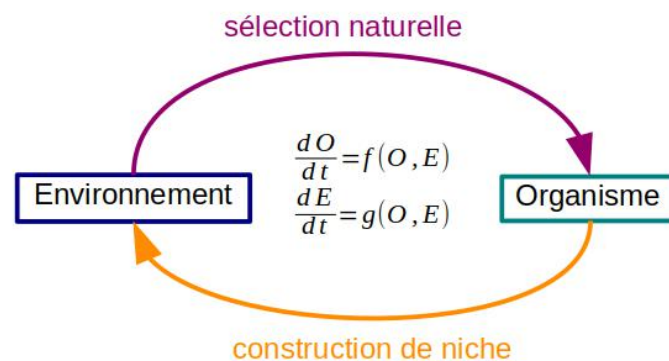


Figure 1 : Boucle de rétro-action et équation organisme-environnement (Lewontin 2001).

Dans cette thèse, on s'intéresse donc à la construction de niche : un processus éco-évolutif par lequel les organismes, en altérant leur environnement, modifient les pressions de sélection qui s'exercent sur eux. Le concept est introduit par Odling-Smee, Laland, et Feldman (1996). Les modifications environnementales peuvent inclure les modifications physiques, chimiques et biotiques de l'environnement. Par exemple, certains animaux construisent des nids, des terriers, des toiles, des barrages (Hansell 1984; Jones, Lawton, et Shachak 1994; Hastings et al. 2007) : ces structures augmentent leur survie et/ou leur fécondité. Les plantes altèrent les conditions du sol, les variables microclimatiques de leur environnement comme la température et l'humidité (Shukla, Nobre, et Sellers 1990), créent de l'ombre, ce qui en retour modifie leurs stratégies de croissance, mais aussi potentiellement celles des autres plantes alentours (Brooker et al. 2008). Certains micro-organismes modifient leur environnement par la sécrétion de substances pouvant stimuler ou inhiber leur croissance (Foster 2010), ayant un effet à la fois sur leur propre croissance mais aussi sur celles d'autres espèces ou souches. La

construction de niche est donc multidimensionnelle : un même organisme peut modifier sa niche sur différents axes, du simple métabolisme, qui a une influence directe sur la quantité de ressource présente dans l'environnement aux activités d'ingénieur de l'organisme, qui conduisent à une modification physique de l'environnement. Les vers de terre sont d'importants ingénieurs des écosystèmes du sol (Lee 1985; Jouquet et al. 2006) : ils modifient leur environnement local, c'est-à-dire la structure du sol, ainsi que ses propriétés physico-chimiques, la quantité de nutriments, et influencent notamment la croissance des plantes. La modification de leur environnement a permis aux vers de terre de conserver des caractéristiques d'animaux aquatiques (Hayes 1983). D'un point de vue évolutif, il existe donc une boucle de rétroaction entre les processus de sélection de naturelle et de construction de niche. Cette dernière est dite adaptative si la rétroaction environnementale entraîne une augmentation de la fitness du constructeur de niche. Par ailleurs, les pressions de sélection modifiées par la construction de niche peuvent agir sur les générations futures. Si la modification environnementale est suffisamment durable par rapport au temps de génération elle peut être qualifiée d'héritage écologique (*ecological inheritance*, (Odling-Smee, Laland, et Feldman 2013; Erwin 2008)), les organismes transmettent alors à leurs descendants non seulement un génome mais aussi un environnement modifié. Par exemple, certaines structures comme les barrages des castors ou les termitières ont une durée allant jusqu'à plusieurs dizaines d'années, et de nombreuses générations d'organismes évoluent dans cet environnement modifié. Certaines études théoriques identifient l'effet qu'un organisme a sur son environnement qui perdure après sa vie comme « phénotype étendu posthume » (Lehmann 2008). Un exemple de rétro-action éco-évolutive induite par la construction de niche est le cas de l'évolution de l'assimilation du lactose qui a suivi le pastoralisme chez les humains : en construisant leur niche via l'agriculture et le pastoralisme, les humains ont modifié les pressions de sélection sur la capacité à digérer le lait après les premiers stades de l'enfance (et notamment à l'âge adulte) (Holden et Mace 1997; Burger et al. 2007; Gerbault et al. 2011).

Plusieurs études théoriques soulignent l'importance de la prise en compte explicite de la construction de niche dans les modèles d'écologie et d'évolution. La persistance des plantes sur des sols infertiles peut être accrue si la construction de niche augmente la disponibilité en

nutriment limitant (Kylafis et Loreau 2008). Des modèles de génétique des populations (Laland, Odling-Smee, et Feldman 1999) montrent que la construction de niche peut entraîner la fixation d'allèles délétères et maintenir ou éliminer des polymorphismes de façon contraire à ce qu'un modèle sans construction de niche aurait pu prédire. La plupart des travaux récents sur la construction de niche ont porté sur le développement d'un cadre conceptuel (Laland et Sterelny 2006; Matthews et al. 2014; Laland, Odling-Smee, et Feldman 1999; Barker et Odling-Smee 2014; Day, Laland, et Odling-Smee 2003), en faveur de celui-ci (Hamblin, White, et Tanaka 2014) ou au contraire critique (voir section suivante, (Dawkins 2004; Scott-Phillips et al. 2014; Svensson 2018)).

Le terme de construction de niche est relativement récent, mais recouvre des notions qui ont été étudiées dans différents cadres (comme la coévolution, l'ingénierie des écosystèmes). Dans leur article original ainsi que dans le livre *Niche Construction : The Neglected Process in Evolution*, Odling-Smee et al. détaillent une série d'exemples empiriques connus dans lesquels des organismes modifient leur environnement avec des conséquences importantes écologiques et évolutives, afin d'étayer leur argumentation (Odling-Smee, Laland, et Feldman 2013). Ainsi de nombreux exemples de construction de niche ont été étudiés empiriquement mais un lien théorique et conceptuel entre ces modifications environnementales n'avait nécessairement été approfondi avant le concept de construction de niche, et les concepts précurseurs (Lewontin 1982). Des modèles de génétique des population incluant la construction de niche ont été développés, notamment, par les auteurs du concept et cités dans le livre *Niche Construction : The Neglected Process in Evolution* (Odling-Smee, Laland, et Feldman 2013). Des modèles plus récents lient l'évolution de la construction de niche à l'évolution de la coopération (Connelly et al. 2016; Hammarlund et al. 2016; Chisholm et al. 2018; Ryan, Powers, et Watson 2016) ou utilisent d'autres méthodes que la génétique des populations, comme la dynamique adaptative (Lehmann 2008). Certains de ces modèles complètent la littérature conceptuelle en restant très généraux. D'autres sont plus appliqués à un type de construction de niche particulier, et font le lien entre écologie fonctionnelle et théories évolutives (Kylafis et Loreau 2008, 2011, Boudsocq, Barot, et Loeuille 2011). Certains modèles prennent explicitement en compte la dimension spatiale, qui comme nous le détaillons plus tard, est pertinente lorsqu'on considère la construction de niche ((Loeuille et

Leibold 2014; Lehmann 2008; Hui, Li, et Yue 2004). Une approche expérimentale de la construction de niche a également été envisagée (Callahan, Fukami, et Fisher 2014). Par exemple, la construction de niche peut être vue comme un moteur de l'évolution de mutualisme entre drosophile et levure : les levures modifient leur niche par la fermentation des fruits ce qui attire les drosophiles, et les souches de levures qui modifient le plus les fruits sont également celles qui sont le plus dispersées par les drosophiles (Buser et al. 2014). Notons également, dans un champ disciplinaire autre que l'écologie, à savoir l'archéologie, un certain nombre d'articles sur les activités humaines de construction de niche (Ihara et W. Feldman 2004; Kendal 2011; Laland et O'Brien 2010; Kendal, Tehrani, et Odling-Smee 2011) sur lesquelles nous reviendront plus spécifiquement pour ce qui est de l'agriculture dans la Box 1.

Controverse sur l'intérêt du concept : débat conceptuel et sémantique

L'intérêt sémantique du concept de construction de niche ne fait pas consensus (Dawkins 2004; Scott-Phillips et al. 2014). Les partisans du concept de construction de niche considèrent qu'elle constitue un processus évolutif et qu'il a été largement sous-estimé dans la « Théorie Standard de l'Évolution » (ou encore la théorie synthétique de l'évolution, néo-darwinienne) (Laland, Odling-Smee, et Feldman 1999; Odling-Smee, Laland, et Feldman 2013) et qu'il est nécessaire de réviser la théorie standard de l'évolution à la lumière de la construction de niche (et d'autres processus comme l'épigénétique, l'évolution culturelle) pour constituer une « Synthèse Évolutionnaire Étendue » (Laland et al. 2015). Les détracteurs de la construction de niche (en tant que concept) estiment que ce concept ne peut être mis sur le même plan que la dérive ou la sélection naturelle et qu'on ne peut donc pas le qualifier de processus évolutif majeur. Ils estiment que toute prédiction effectuée en utilisant la construction de niche dans le cadre de la « Synthèse Évolutionnaire Étendue » (Laland et al. 2015) aurait pu être obtenue avec la Théorie Standard de l'Évolution (Scott-Phillips et al. 2014). Sur ce point, les partisans de l'utilisation concept construction de niche soulignent également que certains des exemples de rétro-action entre l'organisme et son environnement ont précédé les premiers travaux sur la construction de niche, et donc ont été étudiés dans le cadre théorique standard. On peut citer comme exemple la coévolution entre espèces avec la

course aux armements, conduisant à une modification des pressions de sélection est une forme de construction de niche (si l'on considère la niche biotique), de même que le concept de phénotype étendu (Barker et Odling-Smee 2014). En lien avec les méthodologies utilisées au cours de cette thèse, nous pouvons également penser au cadre théorique de la dynamique adaptative (abordée plus en détail en section 2.3), dans lequel la dynamique évolutive est indissociable de la dynamique écologique : on a donc une interaction explicite entre l'environnement et l'organisme.

Le débat sur l'utilité de ce concept ne questionne donc pas l'existence de la construction de niche, mais ses implications pour les processus évolutifs (Scott-Phillips et al. 2014). Si l'on considère la construction de niche comme tout comportement modifiant la niche de l'organisme qui la pratique ou celle d'autres organismes, alors selon eux, on ne peut qualifier la construction de niche de « processus évolutif » qui aurait la même importance que la sélection naturelle, ou la dérive. De telles modifications non-adaptatives de la niche peuvent avoir des conséquences écologiques et évolutives importantes, par exemple sur d'autres espèces, par exemple, via le recyclage des nutriments. Le fait de produire des déchets métaboliques ne peut être qualifié de phénotype étendu, cependant le recyclage des nutriments qui peut s'ensuivre modifie de façon importante le fonctionnement des écosystèmes (modification de type de paysage par la production de guano (Croll 2005), écosystèmes de savanes, (McNaughton 1985; de Mazancourt, Loreau, et Abbadie 1998)). Un exemple cité par Dawkins est l'oxygénation de l'atmosphère par les plantes qui a eu des conséquences drastiques mais n'est pas une adaptation en soi mais un sous-produit et qui mériterait la qualification de « modification de niche » plutôt que de « construction de niche » (Dawkins 2004). Si nous parlons ici de modifications adaptatives générées par la construction de niche, notons que la maladaptation peut être également très importante (Urban 2006; Farkas et al. 2015). Si la construction de niche conduit à une maladaptation et réduit la fitness de l'organisme la pratiquant, on peut parler de construction de niche négative (Laland, Odling-Smee, et Feldman 1999). Les sceptiques de la construction de niche considèrent donc que l'étude de ces phénomènes ne nécessite pas un nouveau paradigme majeur tel que la synthèse évolutionnaire étendue, et d'autre part que celle-ci tend à rendre confuse la relation de causalité entre sélection naturelle et organisme.

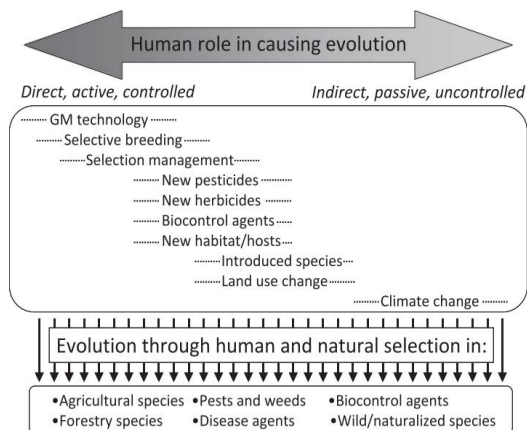
Définition et utilisation du concept de construction de niche dans cette thèse

Dans cette thèse, nous n'avons pas la prétention de prendre parti dans le débat conceptuel sur l'intérêt de la construction de niche : nous utilisons ce concept comme outil pour susciter de nouvelles questions biologiques et de nouvelles réflexions. Notre avis est que les phénomènes expliqués par la construction de niche pourraient probablement l'être uniquement par la synthèse néo-darwinienne. Cependant nous considérons aussi que le concept a prouvé son utilité, puisqu'il suscite des champs d'études qui n'auraient pas nécessairement été explorés si l'importance des rétro-actions organisme-environnement n'avait pas été soulignée durant ces dernières décennies. Nous utilisons donc le terme de construction de niche pour qualifier la modification de son environnement par un individu, qui suscite en retour une modification des pressions de sélection, que cette modification concerne l'environnement abiotique (par exemple, quantité de nutriments, chapitre V) ou biotique (par exemple, quantité de proies via l'agriculture) (chapitres II, III, IV, VI). Notons que cette dichotomie « biotique/abiotique », importante en terme de mécanisme explicatif, n'est pas nécessairement valable dès lors que l'on inclut les effets indirects (qui seront plus amplement présentés en section 1.3) dans la construction de niche : la modification de l'environnement abiotique a souvent des conséquences indirectes sur les compétiteurs de notre organisme focal ce qui affecte en la niche biotique. Par exemple la production de sidérophores, des molécules sécrétées par les micro-organismes pour acquérir le fer non-disponible, a une conséquence sur la disponibilité en fer pour les micro-organismes produisant ces sidérophores (donc pourrait être qualifiée de construction de la niche abiotique) mais également sur la disponibilité en fer d'autres micro-organismes en capacité d'importer ces sidérophores (cet exemple sera particulièrement étudié au cours du chapitre V). Inversement les modifications de la niche biotique (par exemple, le pastoralisme), peut avoir des conséquences indirectes sur le recyclage des nutriments et modifier la niche abiotique.

Box 1 : Anthropocène et construction de niche, exemple de l'agriculture humaine.

Un exemple majeur d'effet global de la construction de niche est celui de l'agriculture chez les humains (Boivin et al. 2016; Smil 2011). L'agriculture humaine a et a eu des conséquences drastiques, pour les humains mais aussi pour toute une partie de la biodiversité. L'agriculture intensive actuelle présente des coûts environnementaux

importants (Tanentzap et al. 2015) et menace la biodiversité et les services écosystémiques à travers un certain nombre de perturbations anthropiques directes (à travers l'utilisation du paysage, induisant la fragmentation d'habitats, l'utilisation de pesticides, d'intrants...) et indirectes (via les changements globaux, l'élevage intensif étant une source importante d'émission de gaz à effets de serre) (Emmerson et al. 2016). Ces considérations actuelles sont



Pressions de sélection générées par l'agriculture humaine (tiré de Thrall et al. 2011).

également la source de pressions de sélection importantes pour les espèces, y compris l'espèce humaine comme c'est le cas depuis le début de la pratique de l'agriculture : les conséquences de ce type de construction de niche humaine sont liées à une rétro-action entre les dynamiques écologiques et évolutives (Loeuille et al. 2013; Thrall et al. 2011; Denison, Kiers, et West 2003). L'agriculture a des effets évolutifs majeurs, allant d'effets



Conséquences phénotypiques de la domestication. Blé cultivé (à gauche) et engrain (à droite). Le blé cultivé présente des graines qui se détachent facilement de leur coque, mais restent attachées à l'épi, ce qui rend la reproduction du blé dépendante de l'intervention humaine, contrairement à l'engrain (variété ancestrale, peu modifiée).

directs de type modification génétique et sélection artificielle, à la perturbation des pressions de sélection induites par le changement climatique, en passant par l'évolution de la résistance induite par l'utilisation de pesticides, d'herbicides, ainsi que de la modification des communautés (introduction d'espèces invasives, lutte biologique, ou bien par exemple la destruction des populations de grands prédateurs lorsqu'ils menacent le bétail comme les loups) et des paysages (Thrall et al. 2011) Depuis la transition entre chasseurs-cueilleurs nomades et agriculteurs et éleveurs au

Néolithique, près de 2500 plantes ont été domestiquées. Le processus de domestication est

un archétype d'effet évolutif majeur lié à une activité de construction de niche, de part la sélection opérée par les humains (dite « sélection artificielle » mais qui, dans la perspective de la construction de niche, pourrait être plus généralement qualifiée de pression de sélection environnementale du point de vue des organismes domestiqués dont l'environnement biotique comporte l'interaction avec les humains). Les implications de la domestication sont majeures en terme de traits phénotypiques, de répartition globale, de biodiversité, à la fois pour l'espèce domestiquée, mais aussi pour les espèces non-domestiquées puisqu'elles seront affectées de manière indirecte via leurs interactions (de compétition par exemple) avec les espèces domestiquées. La domestication d'une espèce ou d'un groupe d'espèce affecte alors toute la communauté. En termes d'abondance, la biomasse globale des vertébrés domestiqués est largement supérieure à la biomasse des vertébrés sauvages (Smil 2011). Ceci peut également être relié au concept de « community genetics » qui souligne que pour espèces très abondantes dans une communauté, le génotype dominant aura une importance sur le fonctionnement de l'écosystème (Whitham et al. 2003, 2006; Hersch-Green, Turley, et Johnson 2011). Les conséquences phénotypiques peuvent être drastiques avec des espèces qui ne peuvent plus se reproduire sans l'intervention humaine, en conséquence des pressions de sélection sur les traits notamment les traits liés à la reproduction (notamment sur dispersion des graines pour les plantes). Le critère de fitness ne se base plus nécessairement sur la fitness individuelle mais sur de la sélection de groupe via la sélection pour de meilleurs rendements, productivités, ou biomasses (Denison, Kiers, et West 2003). Ceci a pu amener à introduire la notion d'agriculture darwinienne pour combiner les concepts de sélection naturelle et artificielle (Denison, Kiers, et West 2003; Denison 2011; Kiers et Denison 2014).

1.2 Construction de niche et couplage d'interactions positives et antagonistes.

La construction de niche peut impliquer une modification des interactions entre l'organisme qui la pratique et d'autres organismes (de la même espèce ou non). Les interactions entre organismes sont généralement classifiées selon l'effet d'un organisme sur son partenaire : positif, nul ou négatif. On distingue ainsi les interactions antagonistes, de type prédation, parasitisme, herbivorie, compétition, des interactions positives, de type mutualisme ou facilitation. La construction de niche peut induire une modification des interactions inter- ou intra-spécifiques classiques qui structurent les communautés, que ce soient des interactions directes ou indirectes (pour ces dernières, voir section 1.3). La force d'interaction peut être

modifiée, ainsi que le type d'interaction. Par exemple, si le processus de construction de niche bénéficie également aux compétiteurs du constructeur de niche, la compétition peut être transformée en facilitation, notamment entre plantes (Callaway et Walker 1997; Bruno, Stachowicz, et Bertness 2003; Kéfi et al. 2012; Koffel et al. 2018). Le même raisonnement peut être appliqué pour une interaction de prédation : si la construction de niche bénéficie à la proie d'un prédateur, le bilan global de l'interaction peut être modifié (Terry, Morris, et Bonsall 2017; Arditi, Michalski, et Hirzel 2005; Goudard et Loreau 2008). En particulier, on s'intéresse dans les trois premières études de cette thèse à une situation où un consommateur a un effet additionnel positif sur une de ses ressources, que ce soit par le recyclage de nutriments (de Mazancourt, Loreau, et Abbadie 1998), ou par l'agriculture, via la défense contre les prédateurs comme dans les relation fourmis-pucerons (Stadler et Dixon 2005).

Prendre en compte de façon explicite la construction de niche participe donc de l'intégration de plusieurs types d'interactions au sein des communautés : on considère des communautés composées d'interactions trophiques, mutualistes et/ou de construction de niche (de type « ingénierie écologique »). Les interactions positives et négatives ont été traditionnellement étudiées de façon séparée, mais des études récentes soulignent l'importance d'intégrer conjointement ces deux types d'interaction dans les communautés, et de prendre en compte les synergies qui peuvent en découler, ce qui peut avoir des conséquences éco-évolutives importantes : ainsi, des interactions antagonistes peuvent ainsi stabiliser une perturbation qui se propagerait dans un réseau mutualiste (Fontaine et al. 2011; Kéfi et al. 2012; Sanders et al. 2014). Ce couplage entre interactions positives et négatives peut apparaître sous différents aspects : la même interaction entre deux espèces peut être antagoniste ou mutualiste selon les conditions environnementales (Thompson et Cunningham 2002) des espèces peuvent être simultanément impliquées dans différents types d'interaction (Strauss et Irwin 2004) ou bien, au travers d'un changement d'interaction au cours du cycle de vie (Altermatt et Pearse 2011). En particulier, on s'intéresse dans cette thèse à comment la construction de niche peut intervenir dans ces couplages.

Cet aspect est central dans notre thèse puisque dans tous les chapitres suivants, nous nous intéressons à des modèles dans lesquels des interactions positives cohabitent avec des interactions négatives, de façon inter- ou intra-spécifiques. Comme évoqué précédemment,

nous développons dans les trois premiers chapitres l'analyse d'un module composé d'un consommateur qui peut avoir un effet positif sur une de ses ressources (chapitres II, III et IV), par exemple en recyclant des nutriments ou en pratiquant l'agriculture ou l'élevage. Par exemple, certaines fourmis élèvent des pucerons pour leur miellat, mais le bénéfice net de l'interaction pour le puceron n'est pas toujours avéré (coût pour la dispersion, prédation occasionnelle par les fourmis (Stadler et Dixon 2005; Yoo et Holway 2011)). Dans le chapitre V nous montrons comment la production de sidérophores chez les bactéries peut être considérée comme un trait compétitif ou coopératif : la construction de niche peut bénéficier aux congénères si cette modification touche également la niche d'autres organismes. Dans le chapitre VI on s'intéresse au cas des Lépidoptères qui peuvent avoir un effet antagoniste sur leur partenaire d'interaction au stade juvénile (chenille herbivore) et un effet positif au stade adulte (papillon pollinisateur) : on a alors une modification de la niche abiotique entre les deux stades. La construction de niche, dans ce cadre, correspond à une modification de la niche réalisée, à la fois sur le plan ontogénique (modification du type d'interaction) et une modification de l'intensité des interactions voire du partenaire d'interaction (modification de la niche biotique) en modulant la spécialisation sur les plantes et donc leurs abondances.

On ne s'intéresse généralement pas nécessairement à qualifier l'interaction « nette » résultante des différents types d'interaction entre partenaires. Nous tentons d'intégrer à la fois des éléments positifs et négatifs qui proviennent de comportements de construction de niche, et d'analyser l'effet de cette prise en compte pour la dynamique éco-évolutive de nos communautés. Le bilan global de l'interaction émerge donc des dynamiques écologiques et évolutives. Ceci est valable à la fois pour les modèles de construction de niche (agriculture) où la construction de niche peut transformer une interaction trophique en une interaction mutualiste, mais aussi pour le modèle chenille-papillon, où l'interaction nette entre la plante et l'insecte n'est pas quantifiée, et enfin dans le cas des sidérophores, où l'interaction est contexte-dépendante selon le degré de privatisation des sidérophores et selon le contexte écologique (voir Box 4). Cette notion de dépendance au contexte se retrouve empiriquement : en fonction de la limitation du milieu, les interactions de facilitation sont ou moins fréquentes, par exemple il a été montré que les interactions positives comme la facilitation augmentaient avec le stress environnemental (Callaway 2002). Les interactions positives semblent donc

particulièrement contexte-dépendantes et la frontière entre mutualisme et exploitation est parfois floue (Bronstein 2001; Chamberlain, Bronstein, et Rudgers 2014). Cette idée que les environnements pauvres favorisent les interactions mutualistes a également été étudiée d'un point de vue théorique (Thrall et al. 2007) et permettent de conceptualiser un continuum entre interactions mutualistes, antagonistes, et compétitives, selon la disponibilité en ressource (de Mazancourt et Schwartz 2010).

Box 2 : Construction de niche et insectes sociaux

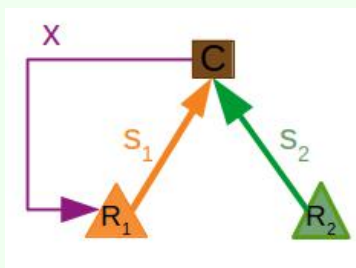
Les insectes sociaux présentent de nombreux traits de construction de niche : certains espèces construisent des structures physiques de type « nids » (Hölldobler et Wilson 1990) ou « termitières » qui modifient l'environnement local des populations (homéostasie), mais qui peuvent également avoir des conséquences au niveau du paysage.



Apterostigma collare (fourmi champignonniste)

Le rôle des termites a par exemple été invoqué pour expliquer les motifs spatiaux des cercles de Namibie (Bonachela et al. 2014; Pringle et al. 2010). Les termites et les fourmis peuvent être qualifiées d'espèces ingénieurs des écosystèmes (Jouquet et al. 2006), comme les fourmis champignonnistes (Meyer et al. 2013; Corrêa et al. 2010), et permettent la circulation de nutriments, modifient les propriétés du

sol, en facilitant la croissance de certaines plantes. La construction de niche peut également se traduire sous forme de mutualisme avec une plante, comme dans les jardins de fourmis (Leroy et al. 2013) ou les jardins du Diable (Frederickson, Greene, et Gordon 2005). Dans cette thèse, nous nous sommes particulièrement intéressés à l'agriculture chez les insectes sociaux, en particulier chez les fourmis (bien que des termites la pratiquent



Module de construction de niche : un consommateur C (fourmi) en interaction avec deux ressources R_1 et R_2 , dont l'une, R_1 (puceron) bénéficie de la construction de niche (x)

aussi (Mueller et al. 2005)), comme inspiration pour les premiers chapitres. La relation entre les fourmis agricultrices et leur ressource varie sur un continuum entre mutualisme et exploitation, et généralisme (relation facultative) ou spécialisation (relation



Une fourmi (*Lasius niger*) avec des pucerons (*Aphis fabae*), © Erik Jorgensen

obligatoire). Certaines fourmis cultivent un champignon (Chapela et al. 1994; Mueller et al. 2005), dans une forme de spécialisation poussée, qui peut être qualifiée de symbiose (puisque le champignon ne peut plus se reproduire sans l'aide des fourmis et que celles-ci dépendent du champignon pour l'apport en nourriture). D'autres fourmis élèvent des pucerons (Stadler et Dixon 2005) : elles consomment le miellat produit par les pucerons, les défendent contre des prédateurs, et peuvent également les consommer comme source de protéines (Offenberg 2001). La relation entre fourmis et pucerons varie selon les espèces et le contexte : elle peut être obligatoire ou facultative (Stadler et Dixon 1999; Ivens et al. 2012). Le modèle des trois premiers chapitres est

inspiré par cette relation (voir schéma). Nous avons également tenté de mettre en place un système expérimental afin de quantifier la préférence des fourmis (*Myrmica rubra*, *M. ruginodis* et *Lasius niger*) pour les pucerons par rapport à une ressource alternative ainsi que l'effet des pucerons sur les fourmis, mais nous avons rencontré des difficultés notamment pour le maintien des plantes-hôtes, et nous n'avons pas pu obtenir de résultats (voir chapitre VII).

1.3 Construction de niche et effets indirects dans les communautés : impacts sur la coexistence.

Une des questions transversales aux différents chapitres de cette thèse concerne la coexistence entre espèces. Cette coexistence est principalement étudiée par le prisme des interactions indirectes, notamment densité-dépendantes, transmises par un troisième organisme (Strauss 1991; Wootton 1994). Les interactions indirectes peuvent émerger de tous types d'interactions, et créer des effets positifs ou négatifs entre espèces (voir figure 2 pour une illustration). Par exemple, deux consommateurs partageant la même ressource ont un effet négatif l'un sur l'autre (i.e. compétition par exploitation (Begon, Harper, et Townsend 2006)). Le principe de compétition apparente intervient quand deux proies partagent le même prédateur et ont donc un effet négatif l'une sur l'autre au travers de la densité du prédateur (Holt 1977; Reader 1992; Jeffries et Lawton 1984). La prise en compte de la construction de niche module potentiellement ces effets indirects inter-spécifiques. Par exemple, si le type d'interaction est modifié de trophique à mutualiste, comme cela peut être le cas dans les cas d'agriculture ou de symbioses entre consommateur et ressource, ou bien lorsque l'interaction est modifiée entre les différents stades (comme chez les Lépidoptères), les effets indirects peuvent être altérés de compétition apparente, en antagonisme ou mutualisme apparent, par exemple. La prise en compte de la construction de niche peut également faire émerger de la facilitation (par exemple, dans le cas de la succession entre plantes (Koffel et al. 2018)).

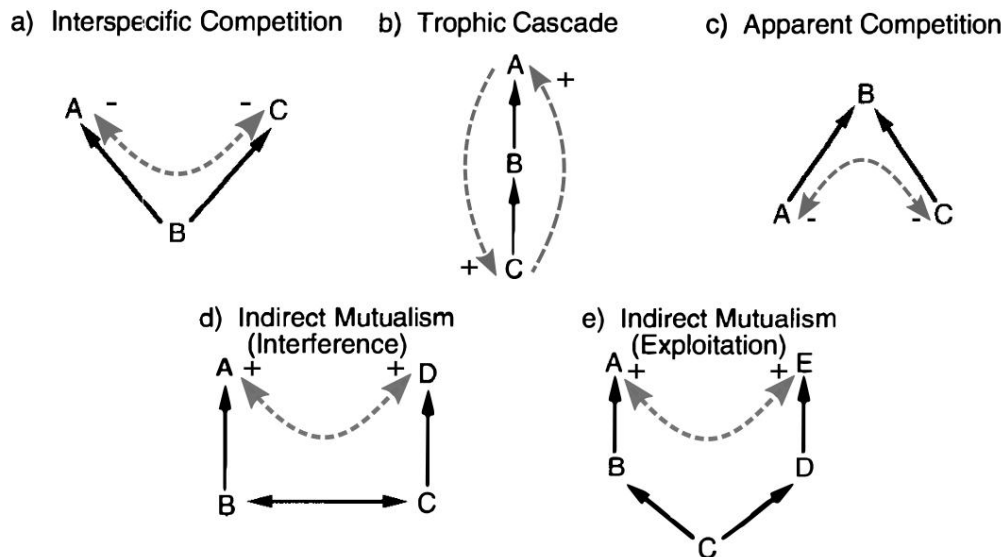


Figure 2 : Différents exemples d'effets indirects (adapté de Wootton 1994)). Les flèches noires en trait plein indiquent la direction du flux d'énergie pour les interactions directes : la flèche part de la ressource et pointe vers le consommateur pour une interaction trophique directe, et une double flèche signale la compétition par interférence. Les flèches grises en pointillé indiquent les interactions indirectes. a) compétition interspécifique ou par exploitation : deux consommateurs A et C partagent la même ressource et ont un effet indirect négatif l'un sur l'autre B. b) cascade trophique : A peut avoir un effet indirect positif sur C transmis en cascade par B (« top-down ») et C a un effet indirect positif sur A (« bottom-up »). c) compétition apparente : deux ressources partagent le même consommateur et ont un effet indirect négatif l'une sur l'autre. d) mutualisme apparent : A et D ont un effet indirect positif l'un sur l'autre e) mutualisme apparent : A et E ont un effet indirect positif l'un sur l'autre

Ceci peut avoir des conséquences pour la coexistence entre espèces. Des prédictions basées sur la propagation de ces effets indirects sont classiquement obtenues dans les modules trophiques. Par exemple, l'étude de la compétition pour les ressources prédit que l'espèce qui nécessite le minimum de ressource pour subsister est celle qui se maintient dans une communauté : c'est la théorie du R^* , ou « resource-ratio theory » de Tilman (1980). Si on s'intéresse à la compétition apparente, c'est dans ce cas l'espèce capable de se maintenir pour la plus grande densité de prédateur qui subsiste et exclut les autres (théorie du P^* , (Holt, Grover, et Tilman 1994)). Le cumul de ces deux prédictions donne un mécanisme amenant au maintien de la diversité dans les communautés : l'espèce la plus compétitive doit également être l'espèce la plus vulnérable (Paine 1966; Holt, Grover, et Tilman 1994).

Ces effets indirects se retrouvent également dans les réseaux comportant des interactions mutualistes : des études montrent théoriquement (Lever et al. 2014; Bastolla et al. 2009) et empiriquement (Albrecht et al. 2014; Pocock, Evans, et Memmott 2012) l'importance des effets indirects mutualistes. Si deux types d'interactions mutualistes sont considérés (pollinisateurs et disperseurs de graines), on observe une corrélation dans la perte de diversité

de chaque réseau, suite à la propagation d'une perturbation telle que la fragmentation d'habitats (Albrecht et al. 2014). Cette perturbation entraîne alors la perte parallèle de plusieurs services écosystémiques.

On s'intéresse en particulier à comment la construction de niche modifie à la fois les interactions directes (par exemple entre consommateur et ressource cultivée dans le cadre de l'agriculture) et les effets indirects (par exemple, la compétition apparente ou la compétition par exploitation entre organismes qui ne sont pas directement affectés par la construction de niche). Ceci nous permet de comprendre comment la prise en compte de la construction de niche d'un partenaire d'interaction peut modifier les conditions de coexistence écologique et le fonctionnement du système dans le cas de réseaux d'interaction simple (avec peu d'espèces, ou « modules »), ce qui peut donner des hypothèses sur les mécanismes en jeu dans des réseaux plus complexes et des communautés plus réalistes (Bascompte et Melián 2005).

1.4 Construction de niche et exploitation de l'espace : construction de niche dans les méta-communautés.

Les premières parties de cette introduction donnent un aperçu de l'enjeu de l'inclusion de la construction de niche dans les communautés. Jusqu'ici, nous n'avons pas considéré de structure spatiale pour ces communautés. Les rétro-actions locales générées par la construction de niche ont des effets importants sur le paysage : on peut penser aux jardins du diable (Frederickson, Greene, et Gordon 2005) dans lesquels certaines fourmis protègent leur plante-hôte en tuant tous les compétiteurs ce qui génère des quasi-monocultures (à l'échelle locale) (voir Box 2). On peut également penser à la structuration spatiale potentiellement générée par les termites (voir Box 3, Pringle et al. 2010; Bonachela et al. 2014; Tarnita et al. 2017), ou bien aux motifs de végétation dans les milieux arides (Kéfi et al. 2007). Les paysages agricoles sont un autre exemple de modification drastique du paysage lié à la construction de niche. On peut donc envisager que l'effet de la construction de niche soit à la fois contraint par la structure spatiale de l'environnement, mais aussi qu'elle impacte cette structuration spatiale. Ceci a différentes implications selon que l'on peut considérer différentes échelles spatiales. L'impact de la construction de niche peut être différent selon qu'on confronte l'échelle de la construction de niche à l'échelle spatiale caractéristique du constructeur de

niche et à celle des autres espèces impactées. Par exemple, la construction d'un barrage peut être spatialement limitée pour les castors (le barrage est une structure physique délimitée) mais son effet peut se traduire à une grande échelle spatiale (modification des cours d'eau, du paysage). La structuration spatiale du paysage conditionne également l'impact de la construction de niche : si l'on prend l'exemple d'un métabolite diffusible par les bactéries, selon le degré de viscosité de l'environnement, la production de ce métabolite peut être localisé (dans le voisinage du producteur), mais le métabolite peut également diffuser et affecter d'autres espèces (voir Box 4 pour un exemple sur les sidérophores). La construction de niche fait donc intervenir des phénomènes de rétro-actions localisées (mais dont les conséquences peuvent être globales), ce qui peut induire une certaine hétérogénéité spatiale en termes de distribution d'espèces, en fonction des capacités de dispersion des individus (Loeuille et Leibold 2014). Ceci justifie que l'on s'intéresse à la construction de niche dans un contexte spatial.

Une façon de prendre en compte la structure spatiale est de se placer dans la perspective des méta-communautés (Leibold et al. 2004) et des méta-écosystèmes (Loreau, Mouquet, et Holt 2003; Loreau et al. 2013). Les méta-communautés sont un ensemble de communautés reliées entre elles par de la dispersion, par analogie aux méta-populations, et différents mécanismes régissent les conditions de coexistence des espèces aux échelles globales et locales, en particulier la coexistence d'espèces en compétition (Amarasekare 2003; Amarasekare et al. 2004). L'étude de cette coexistence se fait souvent en prenant en compte les dynamiques éco-évolutives des communautés (Urban et al. 2008; Loeuille et Leibold 2014, 2008). Au cours de cette thèse, nous développons deux modèles éco-évolutifs de construction de niche qui comprennent une dimension spatiale, modélisée de façon explicite dans le chapitre IV, et implicite dans le chapitre V.

Box 3 : Construction de niche et dynamiques spatiales : exemples de paysages modifiés



Cercles de fées en Namibie : une des hypothèses pour la formation de ces patterns de végétation se fonde sur la combinaison entre un effet lié aux termites qui modifient la répartition en eau et des rétroactions avec les plantes (Tarnita et al. 2017). Source : Robert Harding.

discontinue dont l'origine n'est pas complètement établie. Plusieurs hypothèses ont été formulées, impliquant notamment la compétition entre colonies de termites, ou bien l'auto-organisation des plantes (Bonachela et al. 2014; Juergens 2011). Dans un modèle récent, Tarnita et al. (2017) couplent l'effet des termites sur la rétention d'eau dans les sols et des effets intrinsèques liés aux plantes pour expliquer ces patterns. L'agriculture humaine est également un exemple de modification

La construction de niche peut générer des rétro-actions locales par la modification de l'environnement qui interagissent avec les rétro-actions éco-évolutives liées à la construction de niche. Les rétro-actions positives sont connues pour être la source de motifs spatiaux (voir par exemple les modèles de réaction-diffusion appliqués écologie, (Pringle et al. 2010)). Ainsi, les cercles de fées en Namibie sont des motifs de végétation



Un paysage agricole modifié : une conséquence de la construction de niche humaine. Source : Wikipédia



Jardin du Diable

avoir une biodiversité très importante (forêt amazonienne), en tuant les plantes compétitrices de leur hôte dans un rayon limité.

des paysages. Enfin, certaines fourmis présentent un type de mutualisme avec les plantes dans les jardins du Diable (Frederickson, Greene, et Gordon 2005). Elles maintiennent des monocultures locales de leur plante-hôte *D. hirsuta* dans des environnements connus pour

2 Évolution de la construction de niche dans les communautés et les méta-communautés

2.1 Construction de niche et compromis allocatifs : lien avec l'évolution de la spécialisation

Nous avons commencé par présenter différents aspects écologiques autour de la construction de niche, cependant c'est un concept éco-évolutif et c'est en tant que tel qu'il est étudié dans cette thèse. En effet, on cherche à comprendre l'évolution de la construction de niche dans différents scénarios écologiques, et les conséquences de cette évolution pour la dynamique écologique du système. Pour établir des prédictions sur la direction de l'évolution de la construction de niche, il convient d'identifier les potentiels coûts et bénéfices pour un organisme la pratiquant.

On fait l'hypothèse que la construction de niche peut dans certains cas présenter un coût pour l'organisme qui la pratique, selon une perspective classique en écologie évolutive de compromis allocatif (*trade-off*). Par exemple, le temps et l'énergie consacrés à la construction de niche sont du temps et de l'énergie que l'organisme ne pourra pas allouer à une autre fonction ou un autre comportement. Cette affirmation est relativement classique en écologie évolutive, mais nous l'inscrivons plus particulièrement dans cette thèse dans le cadre de la *foraging theory* que l'on pourrait traduire par théorie du fourragement. La théorie du « fourragement optimal » (*optimal foraging*, Charnov (1976); Pyke, Pulliam, et Charnov (1977)), permet de différencier la profitabilité des proies selon par exemple, l'efficacité de consommation, le temps passé à la manipuler, la disponibilité ou l'abondance. La notion d'*adaptive foraging* recouvre la modification dynamique et adaptative du comportement de fourragement des organismes en fonction de ladite profitabilité des proies, qui elle aussi varie dynamiquement (Loeuille 2010).

Ainsi, on peut par exemple supposer que le temps passé à construire la niche est déduit du temps disponible pour la chasse. Ce type de compromis allocatif peut être intuitivement lié à la transition entre comportement de type « chasseur-cueilleur » à « agriculture sédentaire ». L'approche de telles questions se fait dans la thématique plus générale de l'évolution de la

spécialisation, un champ important en écologie évolutive et en particulier pour l'évolution des interactions interspécifiques (Futuyma et Moreno 1988; Ravigné, Dieckmann, et Olivieri 2009; Egas, Dieckmann, et Sabelis 2004; Parvinen et Egas 2004; Nurmi et al. 2008; Poisot et al. 2012). Une notion centrale pour l'étude de l'évolution de la spécialisation est celle des contraintes temporelles, physiologiques etc, qui génèrent pour les organismes un compromis allocatif de spécialisation : une espèce ne peut pas exploiter de façon maximale plusieurs ressources. Cependant on peut mettre en évidence des stratégies d'utilisation optimale en fonction du rendement énergétique de la ressource par rapport au temps de manipulation, avec l'*optimal foraging* évoqué précédemment (Charnov 1976), voire en considérant de la plasticité et de l'évolution possible dans les interactions, avec l'*adaptive foraging* (Loeuille 2010). Ces modèles prédisent une distribution des interactions proportionnelle à la profitabilité des différentes ressources, c'est-à-dire leur rendement énergétique par rapport au temps passé à les manipuler et les assimiler. On peut donc extraire des prédictions similaires concernant l'évolution de la construction de niche : on prédit une influence réciproque, voire une coévolution, entre évolution de la construction de niche, et spécialisation, en particulier lorsque la construction de niche implique un effet sur une proie ou une ressource. Cette prédiction est étudiée plus particulièrement dans le chapitre III. L'évolution de la construction de niche peut ainsi s'intégrer à l'évolution de la spécialisation fonctionnelle (Rueffler, Hermisson, et Wagner 2012).

2.2 La construction de niche comme bien commun

Un deuxième axe est considéré dans cette thèse pour prédire l'évolution de la construction de niche : celui de l'évolution de la coopération. En effet, dans certains cas, on peut prédire que le résultat de la construction de niche peut être qualifié de bien commun et donc menacé par une potentielle tragédie des communs (Hardin 1968; Rankin, Bargum, et Kokko 2007). Si les bénéfices de la construction de niche sont partagés par tous les individus d'une population, mais que les coûts ne sont payés que par les individus qui la pratiquent, alors la construction de niche devrait être contre-sélectionnée (car menacée par l'invasion de tricheurs ne payant pas ce coût). Un exemple est la production de sidérophores que nous expliciterons dans le chapitre V, et qui est considéré comme un archétype de bien commun en évolution de la

coopération microbienne (Griffin, West, et Buckling 2004; Foster 2010; Cordero et al. 2012; Lee, van Baalen, et Jansen 2016). Les sidérophores améliorent la disponibilité en fer (donc la niche) des micro-organismes qui les produisent, mais aussi celle de leur compétiteurs qui ne les produisent pas mais possèdent les récepteurs adéquats pour pouvoir les internaliser. En contexte agricole, on peut également considérer la ressource cultivée comme bien commun : le coût de l'agriculture ou de l'élevage peut être évité par des individus tricheurs qui profitent de cette ressource commune, si celle-ci est accessible à tous les individus de la population d'agriculteurs. Cette problématique est également importante dans les chapitres II, III, et IV.

L'évolution vers le maintien la construction de niche est donc conditionnée non seulement par les ratios coûts-bénéfices pour la valeur sélective (ou fitness) des individus qui la pratiquent (comme c'est le cas pour tout trait soumis à évolution), mais également par sa vulnérabilité vis-à-vis d'un scénario de type « tragédie des communs ». Cette question relève plus généralement du maintien des phénotypes coopératifs, et a été largement étudiée en biologie évolutive dans le champ disciplinaire de l'évolution de la coopération. De nombreux mécanismes ont été identifiés afin de limiter la vulnérabilité face aux tricheurs, en particulier la sélection de parentèle (Hamilton 1964; Maynard Smith 1964; Okasha et Martens 2016) ou multi-niveaux ((Lehmann et al. 2007; Lion, Jansen, et Day 2011)), des mécanismes socio-comportementaux (par exemple, réciprocité, punition des tricheurs, fidélité) ou bien structurels (monopole de la niche, privatisation).

Dans cette thèse nous nous intéressons particulièrement à la notion de privatisation ou de monopole de niche (Krakauer, Page, et Erwin 2009; Chisholm et al. 2018). Ceci peut être possible si par exemple, on a une spécificité entre utilisation de la niche et constructeur de niche, comme cela peut être le cas pour les sidérophores. La structuration spatiale est également connue pour favoriser l'évolution de la coopération, en regroupant les individus coopérateurs entre eux (mécanisme d'assortiment) (Lion, Jansen, et Day 2011; Garcia et De Monte 2013) : la corrélation spatiale entre la construction de niche et constructeur de niche sera étudiée dans le chapitre IV.

Box 4 : Construction de niche chez les bactéries : exemples de la production de sidérophores

Les sidérophores sont des molécules sécrétées par les bactéries leur permettant de capter le fer (biologiquement indisponible dans sa forme environnementale) (Hider et Kong 2010). Les sidérophores ont été classiquement étudiés en microbiologie dans le cadre de l'acquisition du fer indispensable à leur croissance par les micro-organismes (Poole et McKay 2003; Cornelis 2010). C'est ainsi un médiateur de la compétition pour le fer, notamment avec l'hôte dans le cas de pathogènes (Chu et al. 2010) mais aussi entre bactéries elles-mêmes : cette vision « compétitive » de la production de sidérophores est étayée par des études expérimentales qui montrent notamment l'augmentation de la production en réponse à la présence de compétiteurs (Traxler et al. 2013; Harrison et al. 2008). Cependant, la production de sidérophores est également connue comme un des exemples classiques de coopération chez les bactéries (Lee, van Baalen, et Jansen 2016; Griffin, West, et Buckling 2004; Lujan, Gomez, et Buckling 2015). En particulier, si la production de sidérophores est coûteuse, et que les bactéries qui ne produisent pas les sidérophores peuvent les capturer lorsqu'elles possèdent le récepteur adéquat et ainsi bénéficier de cette production sans payer le coût (« tricheurs »), alors on s'attend dans une perspective d'évolution de la coopération à une contre-sélection de cette production. Plusieurs études établissent que la production de sidérophores est un « bien public » notamment en comparant la fitness des producteurs et des non-producteurs (généralement des mutants « knock-out ») dans des environnements limités en fer (Griffin, West, et

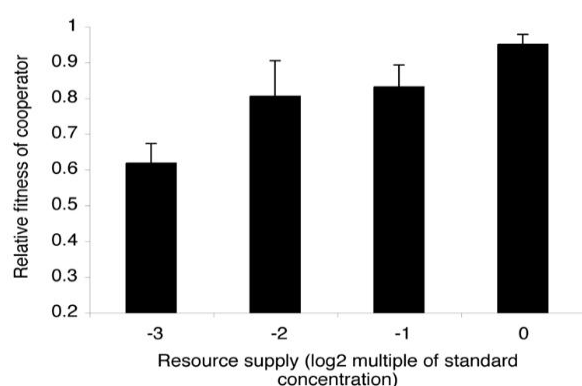


Figure 4
The cost of siderophore cooperation decreases with increasing resource supply. Bars represent mean $\pm$ SE fitness of siderophore producers relative to non-producers after 24 hours of competition. These data show that the fitness of cooperative siderophore producers relative to non-producing cheats increases with increasing resource supply.

Le coût de la coopération diminue en augmentant la disponibilité en ressource (tiré de Brockhurst et al. (2008))

Buckling 2004; Ross-Gillespie et al. 2007) : en monoculture, les coopérateurs ont une meilleure performance que les mutants KO puisque ces derniers sont limités en fer, tandis qu'en co-culture, les tricheurs ont une meilleure performance que les coopérateurs puisqu'ils profitent de la production de sidérophores sans en payer le coût. Ce statut de « bien public » a toutefois été remis en cause par différents articles, en particulier de part son caractère contexte-dépendant, ce qui a pu conduire à

des débats dans la littérature (Zhang et Rainey 2013; Kümmerli et Ross-Gillespie 2013; Rainey et al. 2014). Par exemple, augmenter la disponibilité en nutriments dans le milieu de culture diminue le coût de la production de sidérophores et facilite la coopération (Brockhurst et al. 2008, 2010). La production de sidérophores est augmentée lorsque la disponibilité en fer diminue (Dumas et Kümmerli 2012) tandis que la viscosité du milieu peut favoriser la production de sidérophores en limitant leur diffusion (Kümmerli, Griffin, et al. 2009). Dans cette thèse, on ne qualifie pas *a priori* la production de sidérophores de bien public ou de trait compétitif : nous développons dans le chapitre V un cadre conceptuel pour considérer de façon conjointe la production de sidérophores comme un agent de compétition ou de coopération. Nous étudions l'évolution de l'investissement dans la production de sidérophores en faisant varier différents paramètres biologiques et environnementaux dont le degré de partage – ou de privatisation – des sidérophores entre les différentes souches, le coût de production, la disponibilité en fer.

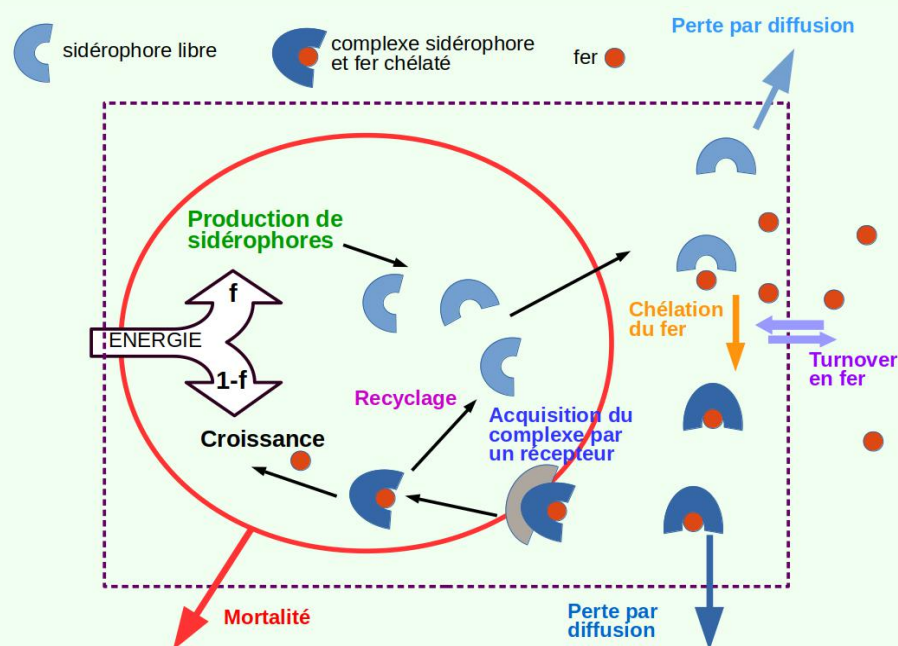


Schéma du modèle utilisé dans le chapitre V. On représente ici une seule bactérie, qui investit une fraction f d'énergie dans la production de sidérophores, et alloue une fraction $1-f$ à la croissance et la maintenance. Les sidérophores sont sécrétés, chélatent le fer extra-cellulaire, et sont internalisés par un récepteur (dont la spécificité dépend du paramètre de privatisation). Une partie des sidérophores est recyclée, et le fer est utilisé pour le métabolisme de la cellule (croissance, etc). On considère également des réactions d'équilibre et de diffusion avec l'extérieur du chémostat.

2.3 Modéliser l'évolution de la construction de niche

Pour finir, nous présentons les différentes méthodes utilisées pour modéliser l'évolution de la construction de niche dans cette thèse, à savoir la dynamique adaptative, mais également des méthodes numériques de simulation dans un contexte non-spatial, spatialement implicite ou explicite.

Cadre théorique de la dynamique adaptative

La dynamique adaptative fournit un cadre théorique pour l'étude de la dynamique évolutive de traits phénotypiques, dans des communautés où la dynamique écologique est explicite. Dans une vision traditionnelle de génétique de population, le paysage de fitness est figé et déterminé par l'environnement, qui est fixe. La dynamique adaptative (Geritz et al. 1998) permet de prendre en compte les rétro-actions entre la dynamique écologique et la dynamique évolutive : le paysage de valeur sélective se remodèle au fur et à mesure de la modification de l'environnement produite par l'évolution de l'organisme. Les stratégies considérées en dynamique adaptative sont continues et l'évolution est graduelle. La fréquence-dépendance et la densité-dépendance sont prises en compte puisqu'elles peuvent émerger de la dynamique écologique. La dynamique adaptative permet de s'affranchir de l'hypothèse d'optimalité de l'évolution, et d'obtenir des scénarios illustrant des meurtres ou suicides évolutifs, ou au contraire de renforcer la coexistence ou d'obtenir des sauvetages évolutifs (Dieckmann et Ferrière 2004). Nous présentons les hypothèses et les outils liés à ce cadre théorique.

Hypothèses théoriques

Les outils analytiques utilisés en dynamique adaptative impliquent un certain nombre d'hypothèses, dont celle de la séparation des échelles de temps écologique et évolutive. On présente ici ces outils pour l'analyse de l'évolution d'un trait phénotypique, que l'on nomme x . L'évolution du trait est étudiée en plusieurs étapes, sous les hypothèses de reproduction clonale, et de mutations rares et petites : on considère d'abord l'établissement de l'équilibre écologique, pour une population mono-morphique de trait résident x_{res} . Une fois l'équilibre écologique établi, on introduit un mutant (rare) de trait x_{mut} . Le devenir de ce mutant dépend du signe de sa valeur sélective relative $W(x_{mut}, x_{res})$, c'est-à-dire son taux de croissance dans

l'environnement fixé par l'équilibre du résident (Metz, Nisbet, et Geritz 1992). Si la valeur sélective est positive, alors il y a possibilité d'invasion. On suppose dans les hypothèses de la dynamique adaptative que l'invasion d'un mutant implique le remplacement du type résident par le mutant. On a alors établissement de l'équilibre écologique avec le nouveau type résident, et on réitère le processus.

Équation canonique

À partir du processus précédemment évoqué, en partant d'un modèle individu-centré, il a été possible de dériver une approximation déterministe de l'évolution du trait considéré : l'équation canonique de la dynamique adaptative (Dieckmann et Law 1996) :

$$\frac{dx}{dt} = \frac{1}{2} \mu \sigma^2 N^0(x_{res}) \left. \frac{\partial W(x_{mut}, x_{res})}{\partial x_{mut}} \right|_{x_{mut} \rightarrow x_{res}} \quad (1)$$

Le terme $\mu \sigma^2 N^0(x_{res})$ représente le potentiel évolutif, i.e. la variabilité phénotypique totale apportée par le régime de mutations, avec μ la taux de mutation par individu, σ^2 la variance phénotypique associée à ces mutations et $N^0(x_{res})$ la densité de la population à

l'équilibre fixé par le résident. Le terme $\left. \frac{\partial W(x_{mut}, x_{res})}{\partial x_{mut}} \right|_{x_{mut} \rightarrow x_{res}}$ est le gradient de sélection, qui représente l'action des pressions de sélection sur la variabilité phénotypique existante autour du trait du résident. Lorsque celui-ci s'annule, on obtient les points fixes de l'équation canonique, qui sont appelés singularités évolutives. On peut alors étudier la dynamique des singularités à l'aide des dérivées partielles secondes de la fitness (Geritz et al. 1998; Dieckmann et Law 1996)

Singularités évolutives x^*

Ce sont les racines de $\left. \frac{\partial W(x_{mut}, x_{res})}{\partial x_{mut}} \right|_{x_{mut} \rightarrow x_{res}} = 0$. Elles peuvent présenter différentes

dynamiques. Les dynamiques sont analysées au travers de deux propriétés, la propriété d'invasibilité (John Maynard Smith 1982) et la propriété de convergence ou de stabilité continue (Eshel 1983; Christiansen 1991) et sont caractérisées à partir des dérivées partielles secondes de la fitness. La singularité est dite évolutivement stable ou non-invasible si

$\left. \frac{\partial^2 W(x_{mut}, x_{res})}{\partial x_{mut}^2} \right|_{x_{mut} \rightarrow x_{res} \rightarrow x^*} < 0$ c'est-à-dire lorsque aucun mutant proche ne peut

envahir, lorsqu'on se place à cette singularité. On a alors une ESS (Evolutionary Stable Strategy). Le critère de convergence est donné par le signe du terme

$\left. \frac{\partial^2 W(x_{mut}, x_{res})}{\partial x_{mut}^2} \right|_{x_{mut} \rightarrow x_{res} \rightarrow x^*} + \left. \frac{\partial^2 W(x_{mut}, x_{res})}{\partial x_{mut} \partial x_{res}} \right|_{x_{mut} \rightarrow x_{res} \rightarrow x^*}$: il détermine si en

partant d'une valeur de trait proche de la singularité, l'évolution conduit à la singularité ou non (Eshel 1983). On a convergence si ce terme est négatif. Selon les signes de ces critères, il existe quatre dynamiques : si la singularité est non-invasible et convergente, il s'agit d'une CSS (Continuously Stable Strategy) ; si la singularité est invasible et convergente, il s'agit d'un EBP (Evolutionary Branching Point) ; si la singularité est invasible et non-convergente, il s'agit d'un repellor et si la singularité est non-invasible et non-convergente, il s'agit d'un jardin d'Eden (Geritz et al. 1998) (voir Box 5).

Box 5 : Pairwise Invasibility Plots

Ce sont des outils de visualisation des dynamiques autour des singularités évolutives, fréquemment utilisés en dynamique adaptative. On représente graphiquement le signe de la fitness d'invasion d'un mutant de trait x_{mut} dans une population résidente de trait



Exemple de dynamiques associées aux PIP - adapté de Dieckmann et Ferrière (2004). Une CSS correspond au point final de l'évolution puisqu'elle peut être atteinte graduellement et est non-invasible. Un jardin d'Eden est un cas où la stratégie est non-invasible mais ne peut être atteinte graduellement – biologiquement cette situation est quasiment équivalente à celle d'un « repellor ». Enfin, un branchement évolutif est une stratégie qui est atteignable mais invasive : on a alors de la sélection disruptive qui peut mener à diversifier la population.

x_{res} (positif en noir ou gris, négatif en blanc) dans un plan représentant toutes les combinaisons possibles de stratégies résidentes et mutantes (Geritz et al. 1998). La diagonale

correspond à une isocline de fitness puisque la fitness d'invasion du résident dans une population résidente est nulle. Une deuxième isocline détermine la frontière entre zones de fitness positive et négative. Le croisement de ces deux isoclines donne les stratégies singulières. La position géométrique des isoclines de fitness par rapport à cette diagonale permet de déterminer notamment si la stratégie est non-invasible (ESS) et si elle est convergente (stable de façon continue) c'est-à-dire que l'évolution mène le trait à cette stratégie en partant d'une valeur de trait voisine.

Ces notions sont valables pour une population non structurée : la fitness d'un mutant est déterminée par son taux de croissance *per capita* lorsqu'il apparaît dans la population résidente (initialement très rare). En s'appuyant sur une idée similaire, en population structurée, le mutant peut envahir si sa population (supposée rare) est repoussée de l'équilibre d'extinction. Autrement dit, le critère devient l'instabilité de l'équilibre nul de la population mutante. Cette approche est analogue au critère de fitness pour les méta-populations (Metz et Gyllenberg 2001; Massol, Calcagno, et Massol 2009). On développe un proxy de la fitness pour les populations structurées en deux stades (voir chapitre VI).

Les simulations numériques permettent de relâcher ces hypothèses, notamment, sur la séparation des échelles de temps et les tailles de mutation, et permettent d'étudier la coévolution de plusieurs traits.

Modéliser l'évolution de la construction de niche dans un contexte spatial

Dans deux chapitres de cette thèse, nous considérons la construction de niche dans un contexte spatial, explicite (dans le chapitre IV) et implicite (dans le chapitre V). Dans le chapitre IV, nous modélisons l'évolution de la construction de niche sur une grille (30x30 patches). On définit des qualités de patches pour les différentes espèces en fonction de la composition du patch et de l'intensité de construction de niche (qui augmente la qualité de patch pour la ressource aidée et la diminue pour le constructeur de niche, un paramètre fixant le coût de cette construction de niche). Les règles de colonisation et d'extinction (ou plus exactement, de migration et de mort, puisqu'on a un modèle individu-centré) sont dérivées des qualités de patches : meilleure est la qualité de patch, plus on aura une probabilité de colonisation élevée et une probabilité d'extinction faible. On considère également un processus de mutation pour le trait x qui représente l'intensité de construction de niche. On ne définit pas de fitness *a priori* pour le trait, mais celle-ci émerge de la dynamique de colonisation, extinction de la méta-communauté : en particulier, grâce à l'hypothèse de dispersion limitée, des clusters de constructeurs de niche peuvent se maintenir ce qui évite une tragédie des communs.

L'évolution de la production de sidérophores est étudiée dans le chapitre IV. On modélise l'évolution de l'investissement dans la production de sidérophores dans une méta-communauté implicite : en effet, seules les interactions locales sont modélisées, c'est-à-dire la croissance, la production de sidérophores, la compétition entre différentes souches partageant ou non la même stratégie d'investissement. L'échelle de la méta-communauté est modélisée implicitement suivant un cycle d'un « biofilm » (Cremer, Melbinger, et Frey 2012; Oliveira, Niehus, et Foster 2014). Les étapes de ce cycle sont : 1) la colonisation d'un patch par un certain nombre de souches, 2) la croissance de ces souches, régulée par les interactions locales sur le patch, et enfin 3) une phase de dispersion où toutes les souches sont regroupées et redistribuées aléatoirement lors de l'ensemencement suivant. Ces étapes ne sont cependant

pas modélisées explicitement : l'évolution du trait se fait suivant une analyse d'invasion. On étudie comment les souches présentant une stratégie mutante (ou migrante), rare, se comportent dans une méta-population où toutes les autres souches adoptent une stratégie résidente. On fait l'hypothèse qu'un nombre fixe n de stratégies colonise chaque patch. Puisqu'une stratégie résidente est très largement majoritaire dans la méta-population, on dérive un proxy de sa fitness qui est la densité finale à l'issue de la compétition contre les autres souches adoptant la même stratégie résidente. La fitness de la stratégie mutante est la densité finale d'une souche adoptant cette stratégie, à l'issue de la compétition (locale) avec les souches adoptant la stratégie résidente (la probabilité d'interaction avec elle-même est très faible que la stratégie mutante est rare). Le critère d'invasion de la stratégie résidente est alors obtenu en comparant les valeurs sélectives de la stratégie mutante et de la stratégie résidente (Mitri, Xavier, et Foster 2011). Si ce critère est validé, la stratégie migrante augmente en fréquence dans la population à la génération suivante («génération » étant entendu comme une réalisation du cycle de formation d'un biofilm). Le succès évolutif d'une stratégie ne dépend donc pas uniquement des interactions locales : une stratégie mutante qui gagnerait la compétition locale vis-à-vis du résident n'envahit pas nécessairement la méta-population, si elle atteint une densité plus faible que la densité moyenne des souches résidentes. Du point de vue statistique, ce problème est celui du paradoxe de Simpson (Simpson 1951), et a été utilisé en évolution de la coopération en particulier chez les micro-organismes (voir (Hauert et al. 2002; Chuang, Rivoire, et Leibler 2009; Kümmerli et al. 2010). On fait ensuite l'hypothèse qu'une stratégie mutante qui envahit la méta-population finit par remplacer la stratégie résidente (hypothèse qui est également faite dans la dynamique adaptative). La stratégie optimale (ESS, selon Maynard Smith 1982) est celle qui, lorsqu'elle est adoptée par l'ensemble de la méta-population, ne peut être envahie par aucune autre stratégie.

3 Thématiques et questions développées au cours de cette thèse

Nous avons vu dans cette introduction que la construction de niche pouvait prendre une multitude de formes. Nous nous sommes intéressés au cours de cette thèse principalement à la construction de niche comme médiatrice des interactions interspécifiques. En particulier le

modèle principal de cette thèse, consiste en un module simple à trois espèces : un consommateur en interaction trophique avec deux ressources (qui sont donc soumises à de la compétition apparente). Par la construction de niche, le consommateur peut avoir un effet positif sur le taux de croissance d'une des ressources. Ce modèle est très général et nous avons choisi de ne pas spécifier de scénario biologique, dans un premier temps. Ainsi, on pourrait considérer que le consommateur aide une des ressources par le recyclage des nutriments, ou bien par l'agriculture. On étudie plusieurs scénarios de coût de la construction de niche, en lien avec la spécialisation sur les deux ressources. On suppose que la construction de niche peut être non-coûteuse, ou bien coûteuse pour le consommateur, et que ce coût peut s'appliquer sur la consommation des ressources.

Dans un premier chapitre, on se concentre sur l'étude des effets écologiques de la construction de niche, sans incorporer d'évolution. Cette étude préliminaire nous a semblé indispensable pour comprendre ensuite les conditions d'évolution de la construction de niche ainsi que les conséquences de cette évolution sur la dynamique écologique du système, dans une perspective de boucle de rétro-actions éco-évolutive. On étudie donc les conséquences de la construction de niche pour la coexistence des ressources dans différents scénarios de compromis allocatifs.

Cette étude écologique pose les bases pour ensuite étudier l'évolution de la construction de niche, qui fait l'objet du deuxième chapitre. Nous considérons le même modèle, en ajoutant un bénéfice direct à la construction de niche pour l'organisme la pratiquant : l'efficacité de consommation de la ressource aidée est positivement corrélée à l'intensité de la construction de niche. On s'intéresse à l'influence des conditions écologiques en termes de spécialisation sur les ressources, sur l'évolution de la construction de niche, et à l'action que cette évolution peut avoir en retour sur la dynamique écologique du système. Nous considérons différentes formes de trade-off qui nous permettent de décrire des dynamiques évolutives variées, notamment une possibilité de diversification sur le trait de construction de niche avec coexistence d'une population de constructeur ayant un accès privilégié à la ressource aidée, et spécialiste de cette ressource, et d'une population de non-constructeurs généraliste.

Dans un troisième temps, nous introduisons une extension spatiale du modèle précédent. Cette étude est uniquement réalisée par simulations et a fait l'objet du stage de M2 d'Élise Verrier, que j'ai encadré quotidiennement au cours de ces derniers mois. Les réflexions sur le modèle ayant été entamées en amont du début du stage, et au vu de mon implication dans ce stage et de sa place dans cette thèse, j'ai choisi de présenter le rapport de stage d'Élise comme troisième chapitre.

Ces trois premiers chapitres constituent donc un ensemble cohérent avec différentes facettes d'analyse d'un même modèle général. Deux autres chapitres sont consacrés à des modèles plus spécifiques : le premier est une étude de l'évolution de la production de sidérophores, un trait de construction de niche chez les micro-organismes. Il est issu d'un stage réalisé quelques mois avant le début de ma thèse, et encadré par René Niehus et Kevin Foster de l'université d'Oxford. C'est un travail que j'ai eu l'occasion de poursuivre au cours de ma thèse et dont le sujet a été pensé pour s'inscrire dans mon projet de thèse, et il apporte une approche théorique complémentaire des autres modèles. Enfin dans le dernier chapitre, je présente un travail issu de mon stage de M2 (encadré par Ewen Georgelin et Nicolas Loeuille), également poursuivi au cours de ma thèse : nous étudions la coévolution de régimes alimentaires entre les stades d'un organisme de type papillon, c'est-à-dire herbivore au stade juvénile et pollinisateur au stade adulte. Cette étude théorique a été motivée par une méta-analyse qui montre un recouvrement de niche statistiquement positif entre les deux stades (Altermatt et Pearse 2011). Nous confrontons ce résultat à une hypothèse basée sur les effets indirects entre stades. Ce travail se fonde sur une conception légèrement différente de la construction de niche des chapitres précédents, mais qui reste à mon sens valable dans la définition originelle du concept, où l'on peut considérer que les interactions interspécifiques et leur évolution peut être qualifiée de construction de niche. En particulier, ceci est appuyé par le fait la plupart des résultats obtenus se fondent sur des rétro-actions explicites entre dynamiques écologiques et évolutives.

II De la compétition apparente à la facilitation, implications de la construction de niche d'un consommateur sur la coexistence et la stabilité des communautés consommateur-ressource.

Dans ce chapitre, on étudie les conséquences écologiques de la construction de niche, dans un module trophique composé d'un consommateur et de deux ressources en compétition apparente. Ce modèle sert de base à l'étude de l'évolution du trait de construction de niche, présentée dans le chapitre suivant. On fait l'hypothèse qu'une des deux ressources peut être aidée via le processus de construction de niche du consommateur. On considère différents scénarios de coût de construction de niche : la construction de niche peut être non-coûteuse (le bénéfice pour la ressource est alors le « sous-produit » d'un comportement non-adaptatif du consommateur), ou coûteuse, si le consommateur a un effet actif sur sa ressource. Nous envisageons le coût de la construction de niche dans la théorie du fourragement optimal (optimal foraging, (Charnov 1976; Pyke, Pulliam, et Charnov 1977)) : le comportement de construction de niche induit une diminution de l'énergie ou du temps disponible pour la recherche et la consommation des ressources. On étudie deux scénarios de coût, selon que c'est la consommation de l'une ou de l'autre ressource qui est diminuée par la construction de niche. Par exemple, si la construction de niche implique la défense de la ressource face à des prédateurs ou le déplacement loin du site de la ressource aidée, investir dans la construction de niche peut diminuer le taux de consommation de cette ressource : on a alors un coût d'exploitation sur cette ressource. D'autre part, de façon plus intuitive, la construction de la ressource aidée peut diminuer l'opportunité du consommateur de consommer des ressources alternatives : on a alors un coût d'opportunité. Nous montrons qu'en l'absence de coût, augmenter la construction de niche a un effet positif sur la ressource aidée (effet « bottom-up »), qui se traduit par un effet positif sur le consommateur, et un effet négatif sur la ressource alternative (« top-down » du fait de la compétition apparente). La prise en compte des compromis allocatifs modifie la distribution des effets indirects dans ce système et diminue la compétition apparente, ce qui augmente la coexistence entre les ressources.

1 **From apparent competition to facilitation, impacts of consumer**
2 **niche construction on the coexistence and stability of consumer-**
3 **resource communities**

4 Aurore Picot^{*1}, Thibaud Monnin¹, Nicolas Loeuille¹

5 ¹ Sorbonne Université, Université Paris Est Créteil, Université Paris Diderot,
6 CNRS, INRA, IRD, Institute of Ecology and Environmental sciences - Paris, iEES-Paris,
7 75005 Paris, France

8 *Corresponding author: aurore.picot@normalesup.org

9 Summary

10 1. In addition to their direct trophic effects, some consumers have a positive indirect
11 effect on their resource, due to niche construction. A predator can facilitate its prey
12 resource acquisition, through prey transport, or through modifications of nutrient cycling.
13 Other predators defend their prey against other predators, or actively manage it, as in
14 agriculture, which is found in numerous taxa such as humans, but also ants, beetles, fishes
15 and microbes.

16 2. Here we investigate the ecological consequences of considering such positive
17 effects in a simple two resource–one predator module, in which the consumer has a
18 positive effect on one of the resources.

19 3. We consider several scenarios, in which the positive effect of the resource is
20 either non costly, ie resulting from a by-product of the consumer phenotype such as
21 nutrient cycling, or costly. The cost either decreases the exploitation of the helped
22 resource or the opportunity to forage the alternative resource.

23 4. We show that by modifying the trophic interactions in the module, niche
24 construction alters the apparent competition between the resources, thereby impacting
25 their coexistence.

26 5. We investigate how the intensity of niche construction impacts species
27 coexistence, the distribution of biomass among the three species, and the stability of the
28 community. When niche construction has little or no cost, it leads to higher consumer and
29 helped resource densities, while decreasing the alternative resource density. Alternatively,
30 when niche construction has a strong cost, the alternative resource can increase in density,
31 niche construction thereby leading to the emergence of facilitative interactions among
32 resource species.

33 **Keywords**

34 niche construction, consumer-resource theory, apparent competition, facilitation,
35 agriculture, trophic module

36 Introduction

37 While most studies in network ecology consider only one interaction type (ie,
38 either food webs or mutualistic networks), the co-occurrence of different interaction types
39 within networks has been of increasing interest in the last decade, in both theoretical and
40 empirical studies (Fontaine et al., 2011; Kéfi et al., 2012; Mougi & Kondoh, 2012). In
41 particular, positive interactions that co-occur with antagonistic interactions may originate
42 from mutualism, facilitation (Bruno, Stachowicz, & Bertness, 2003), ecosystem
43 engineering (Jones, Lawton, & Shachak, 1994) and niche construction (Odling-Smee,
44 Laland, & Feldman, 1996). They can either directly affect the partner of interaction (as in
45 mutualism) or alter the environment (as in ecological engineering) (Kéfi et al., 2012).

46 Importantly, the co-occurrence of multiple interaction types may affect predictions
47 on general ecological questions such as ecosystem functioning, community stability and
48 persistence (Fontaine et al., 2011; Kéfi et al., 2012). For instance, positive interactions
49 can increase the persistence of a consumer under resource-limited conditions (Kylafis &
50 Loreau, 2008) thus facilitating the coexistence and increasing community diversity
51 (Gross, 2008). Positive interactions can notably occur when a given species has both
52 trophic and non-trophic effects on the same partner of interaction. For instance, ant
53 species that simultaneously tend aphids and prey on them can provide benefits to aphids
54 by eating honeydew and protecting them from predators (Stadler & Dixon, 2005). Note
55 that the frontier between a consumer helping its resource and a mutualist exploiting its
56 partner is not clear, and the examples we cite later on could often belong to either
57 categories (Bronstein, 2001; Offenberg, 2001). The net demographic effect of the
58 interaction theoretically allows a complete classification but is not always measurable.

59 Indirect positive effects can emerge from a variety of consumer behaviours that
60 improve some components of the resource growth rate (Brown, Ferris, Fu, & Plant, 2004
61 and references within). A first intuitive case would be a consumer facilitating its resource

62 nutrient acquisition. For instance, while grazing, herbivores recycle nutrients to the soil,
63 and may under some conditions increase primary productivity. An intermediate level of
64 herbivory then leads to an optimal primary productivity (grazing optimization hypothesis,
65 (de Mazancourt, Loreau, & Abbadie, 1998)). Predators may also reduce prey mortality,
66 when they protect it against other predators (through interference with or predation of
67 alternative predators) or inhibits the prey's competitors. For instance, in devil's gardens,
68 ants kill competitors of their host plant species (Frederickson, Greene, & Gordon, 2005).
69 Finally, a consumer may help its resource dispersal and reproduction (eg, seed dispersal
70 linked to granivory, (Davidson, 1977)), or reduce prey intraspecific competition. The
71 nematode *Caenorhabditis elegans* for instance transports its prey bacteria and inoculate
72 them to unexploited resource pools (Ingham, Trofymow, Ingham, & Coleman, 1985;
73 Thutupalli et al., 2017).

74 Such helping behaviours can occur at a cost for the consumer or not. This
75 distinction ultimately changes the way the positive effect affects the demography of the
76 consumer species in the system, altering the prey-consumer feedback. We call the positive
77 effect passive if it results from a by-product of the consumer phenotype, with no direct
78 metabolic cost. Nutrient cycling, as in the grazing optimization hypothesis (de
79 Mazancourt et al., 1998), seed dispersal or passive transport of the resource to
80 unexploited areas as in the nematode-bacteria interaction would all fall in this category
81 (Thutupalli et al., 2017). Dissuading other predators from attacking the resource through
82 the mere presence of the consumer could also be a passive positive effect.

83 When the positive effect on the resource is active, its negatively affects another
84 consumer fitness component. For example, active resource management, that we refer
85 loosely to as “agriculture”, incurs a cost in terms of time and energy. Agriculture -
86 cultivation of plants, algae, fungi and animal herding - is found in humans, but also ants,
87 beetles, fishes and even microbes (Boomsma, 2011; Hata & Kato, 2006; Mueller,
88 Gerardo, Aanen, Six, & Schultz, 2005; Rowley-Conwy & Layton, 2011; Smith, 2016).

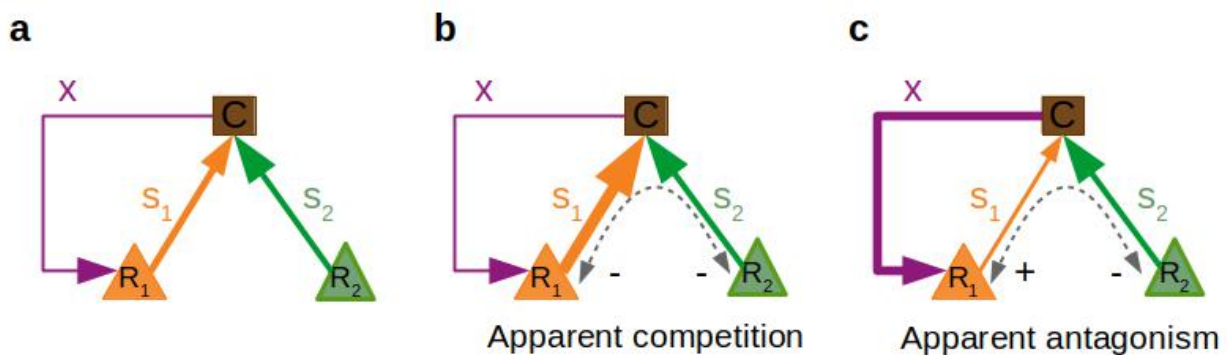
89 The cost of agriculture can be envisioned through foraging theory (Charnov, 1976), where
90 spending time on one resource reduces the available time to forage another resource,
91 leading to an “opportunity cost”. Another type of cost can emerge if actively defending a
92 resource against other predators or competitors implies moving away from this resource
93 site or decreasing its consumption (eg, by allocating time to defense rather than
94 consumption). Then, an “exploitation cost” scenario emerges with a trade-off between
95 resource consumption and resource protection.

96 We here investigate the ecological consequences of considering such positive
97 effects in a simple trophic module. We consider a consumer that feeds on a helped
98 resource while also foraging on a second (non-helped) resource. Such simple trophic
99 modules have been extensively used in ecology to understand mechanisms promoting
100 coexistence and stability in ecological networks (Bascompte & Melián, 2005; Holt, 1997;
101 Stouffer & Bascompte, 2010). We assume the consumer has a positive effect on one of the
102 resources (the “helped” one). We consider three scenarios that cover passive positive
103 effects (“no cost” scenario) and two types of active positive effects (“exploitation cost”
104 and “opportunity cost” scenarios). “No cost” scenarios assume that niche construction
105 only has an effect on the resource growth rate with no allocative cost (nutrient recycling,
106 cross-feeding). In “exploitation cost” scenarios, we assume that investment in niche
107 construction decreases the direct consumption of the helped resource. This may occur
108 when time devoted to defense against predators constrains consumption (for instance, ants
109 protecting aphids against ladybirds (Stadler & Dixon, 2005). “Opportunity cost” scenarios
110 assume that niche construction decreases consumption of the alternative resource. This
111 scenario is tightly linked to optimal foraging theory (Charnov, 1976; Pyke, Pulliam, &
112 Charnov, 1977) and exploitation-exploration trade-offs (Monk et al., 2018). It relates to
113 transitions between predation and breeder behaviours, found in numerous species that
114 specialize partly (facultative aphid rearing ants) or fully on cultivated resources (humans,

115 obligate aphid rearing ants (Ivens, von Beeren, Blüthgen, & Kronauer, 2016), fungus
116 growing ants (Chapela, Rehner, Schultz, & Mueller, 1994)).

117 We investigate how niche construction impacts species coexistence, the distribution
118 of biomass among the three species, and the stability of the community. Predictions can
119 be made considering the indirect effects occurring in the system. In our module, the two
120 resource species do not directly compete but engage in apparent competition through their
121 interactions with the shared predator (Holt, 1977). Any increase in biomass of a given
122 prey has an indirect negative effect on the other prey as it increases predator density.
123 Previous works show that the winner of the competition is the species that sustain the
124 highest density of predator, leading to a P^* rule similar to the R^* of exploitative
125 competition (Holt, Grover, & Tilman, 1994). Because we consider that one species
126 receives an additional positive effect from the consumer, indirect effects are altered. If the
127 net effect of the consumer on the helped resource is positive, then the apparent
128 competition may become an apparent antagonism as the alternative resource has a
129 positive indirect effect on the helped resource (see Fig. 1). In “no cost” scenarios, we
130 predict that niche construction increases the growth rate of the helped resource, hence
131 negatively impacting the alternative resource through increased apparent competition.
132 Eventually, such an effect may lead to the loss of coexistence. Considering a trade-off
133 with the consumption of either resource may modify these predictions by affecting the
134 balance of indirect effects. In the “exploitation cost” scenario, niche construction
135 decreases the consumption of the helped resource, hence makes it less vulnerable to
136 predation: we predict that it would win the competition because it suffers less from the
137 indirect negative effects received from the alternative resource. We therefore predict that
138 niche construction should eventually negatively impact coexistence. In the “opportunity
139 cost” scenario, niche construction decreases the consumption of the alternative resource,
140 hence the effects of apparent competition should be more balanced among prey species,
141 promoting coexistence.

142 Predictions can also be made regarding the effects of niche construction on the
 143 stability of the system. In the “exploitation cost” scenario, niche construction should
 144 reduce the energy flux from the resource to the consumer, relative to the consumer loss.
 145 Such limited energy fluxes should be stabilizing, as long as the net interaction remains
 146 trophic (Rip & McCann, 2011). Considering the whole three-species module, niche
 147 construction is expected to be stabilizing when it increases interaction heterogeneity
 148 among prey species (McCann, Hastings, & Huxel, 1998), for instance due to costs on the
 149 consumption of either species. However, if the net interaction between the consumer and
 150 the helped resource becomes mutualistic due to large positive effects, we expect it to be
 151 destabilizing, because a negative trophic feedback loop then becomes a positive feedback
 152 loop (May, 1973).



153 *Figure 1: Presentation of the three-species model and indirect effects occurring*
 154 *between the resources. a Direct interactions: the consumer C consumes both resources R_1*
 155 *and R_2 depending on its specialization on each resource (s_1 and s_2). It increases the*
 156 *growth of resource R_1 by a factor x , which is the niche construction investment trait. b*
 157 *When the outcome of the C- R_1 interaction is negative ($s_1 > x$), resources are limited by*
 158 *apparent competition. c When the outcome of the C- R_1 interaction is positive ($s_1 < x$), the*
 159 *resources engage in apparent antagonism.*

160 Model presentation

161 Ecological dynamics are modeled using ordinary differential equations (eq (1)):

$$\begin{cases} \frac{dC}{dt} = C(e_1 s_1 R_1 + e_2 s_2 R_2 - m) \\ \frac{dR_1}{dt} = R_1(b_1 - g_1 R_1 - s_1 C + w x C) \\ \frac{dR_2}{dt} = R_2(b_2 - g_2 R_2 - s_2 C) \end{cases} \quad (1)$$

162 The consumer C *per capita* growth rate depends on its consumption of resources
 163 (modelled by specialization on resource R_i , s_i , and conversion efficiency of resource R_i , e_i)
 164 and on its *per capita* death rate m . Resources have a logistic growth in the absence of the
 165 consumer (allowing for their coexistence in such situations): b_i is the *per capita* birth rate
 166 and g_i is the intraspecific competition rate for resource R_i . We do not consider any direct
 167 competition between resources so that their coexistence can be entirely understood based
 168 on variations of indirect effects inherent to the consumer species. To this logistic growth
 169 is added a consumption rate scaled by the specialization of consumer on the resource, and
 170 a niche construction effect for resource R_i . All interactions are linear. In particular, in this
 171 first model, niche construction is proportional to the investment trait x , and the consumer
 172 density, modulated by a niche construction efficiency w . Such simple linear functions
 173 allow for an analytical study of the system. In the Supplementary Information, we
 174 consider a saturating response for the niche construction effects and discuss the
 175 robustness of the results we present in the main text. We assume that e_i , s_i , b_i , g_i , x are
 176 positive, so that niche construction is facultative for the maintenance of resource 1.
 177 Parameters and variables are summarized in Table S1 and Table S2 in the Supplementary
 178 Information.

179 The ecological analysis of the system focuses on the feasibility and linear stability
180 criteria applied on the different possible equilibria. Feasibility conditions require the
181 positivity of all equilibrium densities. The stability analysis relies on the analysis of the
182 Jacobian matrix (thereby assessing the return time to equilibrium following a small
183 disturbance) and of the invasibility of considered equilibrium by species that are not
184 present at equilibrium. All figures and computations were made using Mathematica 11,
185 except for Fig. S1 that was realized with R version 3.4.4.

Results

The model displays community states (equilibria) at which resources can subsist without the consumer, or the consumer coexists with one or both resources. We sum up the general stability and feasibility conditions for the “no cost” scenario, and study how niche construction impacts these coexistence and stability conditions. We then investigate how the addition of a cost modifies those results in the “exploitation cost” and “opportunity cost” scenarios. The detailed mathematical analysis can be found in the Supplementary Information.

1) Coexistence and stability under the “no cost” scenario ($s_1'(x)=s_2'(x)=0$)

In this scenario, the positive effect of the consumer on its resource happens through a passive effect, as a by-product of metabolism or activity of the consumer. There is no direct cost for the consumer. For instance, the large effects on nutrient recycling by the wildebeest in the Serengeti ecosystem (McNaughton, 1976) could be considered as a motivation for such a scenario. The positive effect only impacts the growth rate of resource 1 through the consumer density-dependent factor, and predation rates s_1 and s_2 are constant.

We show that the consumer-helped resource ($C-R_1$) equilibrium is feasible and stable when the interaction between the two species remains trophic, (ie, positive effects are not too high). The ratio between the resource birth rates and their vulnerabilities determines the invasion potential for resource R_2 : if it has a high birth to vulnerability ratio, it can invade the consumer-helped resource system. In this ($C-R_1$) subsystem, niche construction has no effect on the resource density but increases the consumer density. The increase in growth rate is compensated by an increase in predation rate, so that the resource remains top-down controlled.

210 Regarding the (C - R_2) equilibrium, our analysis reveals that niche construction does
 211 not have an impact on the equilibrium densities, as the helped resource is absent. Niche
 212 construction is destabilizing, as large x allows an invasion of the equilibrium by resource
 213 R_1 . Conditions of coexistence of the three species can therefore be expressed as upper and
 214 lower limits of the positive effect intensity. Hence, niche construction favors coexistence
 215 at intermediate values.

216 Niche construction affects the distribution of species densities. Given the dynamical
 217 system (1), species densities at the coexistence equilibrium in the “no cost” scenario can
 218 be written:

$$\begin{aligned} C^* &= \frac{b_1 e_1 g_2 s_1 + b_2 e_2 g_1 s_2 - g_1 g_2 m}{e_1 g_2 s_1 (s_1 - w x) + e_2 g_1 s_2^2} \\ R_1^* &= \frac{b_1 - (s_1 - w x) C^*}{g_1} \\ R_2^* &= \frac{b_2 - s_2 C^*}{g_2} \end{aligned} \quad (2)$$

219 It is then possible to show how species densities vary depending on the intensity of niche
 220 construction:

$$\begin{aligned} \frac{\partial C^*}{\partial x} &= \frac{g_2 C^*(x) e_1 s_1}{g_2 e_1 s_1 (s_1 - w x) + e_2 g_1 s_2^2} > 0 \\ \frac{\partial R_1^*}{\partial x} &= \frac{e_2 C^*(x) s_2^2}{g_2 e_1 s_1 (s_1 - w x) + e_2 g_1 s_2^2} > 0 \\ \frac{\partial R_2^*}{\partial x} &= \frac{-C^*(x) e_1 s_1 s_2}{g_2 e_1 s_1 (s_1 - w x) + e_2 g_1 s_2^2} < 0 \end{aligned} \quad (3)$$

221 As predicted, niche construction has a positive effect on the helped resource density,
 222 leading to a positive bottom-up effect on its consumer, negatively affecting the alternative
 223 resource density through apparent competition (Fig. 2). Equilibrium densities at the C - R_2
 224 equilibrium do not vary with the intensity of niche construction, but the invasion potential
 225 of R_1 increases up until R_1 can invade, eventually leading to coexistence.

Niche construction also affect the resilience of the system (measured as the negative real part of the dominant eigenvalue (Pimm & Lawton, 1977)). The stability measure varies abruptly around the ecological states frontiers (see Rip & McCann, (2011)), and we focus on variation for intermediate densities. For the coexistent equilibrium (as predicted from the mathematical conditions, see (S12)), niche construction is initially destabilizing then stabilizing, as it eventually increases interaction heterogeneity (McCann et al., 1998). Concerning the C - R_1 equilibrium, niche construction is stabilizing, as it decreases the *per capita* energy flux from the resource to the consumer (Rip & McCann, 2011).

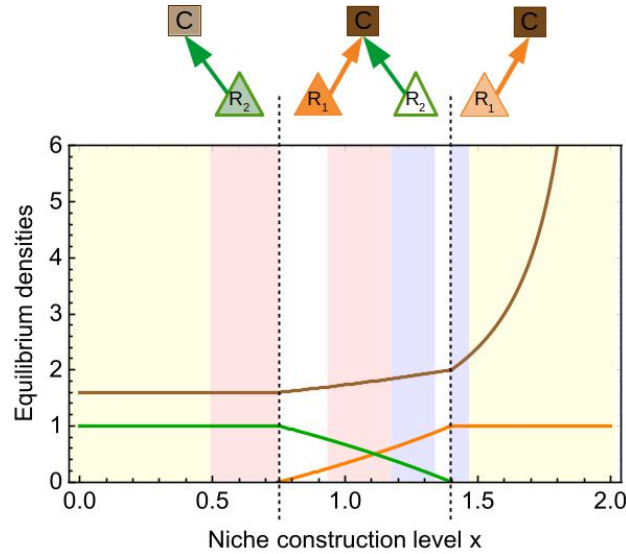


Figure 2: Effects of niche construction on the stable equilibrium densities and stability in the “no cost” scenario. The consumer density is in brown, resource 1 density in orange, resource 2 density in green. Above the plot, the different states of the module are represented. An empty box means that density decreases, light box means that density does not vary, while a dark box means that density increases. Within the plot, the background shows stability variation: no variation (yellow), destabilization (red), stabilization (blue). Stability is non-monotonous in white areas (transition between ecological states). $e_1=e_2=0.5$, $g_1=g_2=0.8$, $m=1$, $b_1=2$, $b_2=4$, $s_1=2$, $s_2=2$.

2) Effects of costly niche construction on coexistence and stability

We now assume that niche construction is costly for the consumer. This cost may decrease the consumption of either the helped resource (“exploitation cost”), or the alternative resource (“opportunity cost”). “Exploitation cost” scenarios include situations where higher positive effects on the helped resource (eg agriculture) decreases the exploitation of the same resource. This can happen because the time or energy devoted to protection of the resource against predators cannot be used for consumption (for instance, ants protecting aphids against ladybirds (Stadler and Dixon 2005)). “Opportunity cost” scenarios correspond to situations where the foraging on an alternative resource decreases, implying a trade-off between predation and agriculture activities.

From eq (1), it is easy to show that niche construction affects the distribution of species densities as (see Supplementary Information (S14)):

$$\begin{aligned} R_1^*(x) &= \frac{((-s_1+x)C^*)'(x)}{g_1} = -\frac{(s_1(x)-x)C^{*'}(x) + (s_1'(x)-1)C^*(x)}{g_1} \\ R_2^*(x) &= \frac{(-s_2C^*)'(x)}{g_2} = -\frac{s_2(x)C^{*'}(x) + s_2'(x)C^*(x)}{g_2} \end{aligned} \quad (4)$$

These derivatives are made of two terms. The first one shows the ecological consequences of niche construction (its impact on consumer population $C^{*'}(x)$), while the second term embodies the effect of each cost, $s_1'(x)$ and $s_2'(x)$.

a) “Exploitation cost” scenario ($s_1'(x) < 0$, $s_2'(x) = 0$)

In the “exploitation cost” scenario, niche construction directly lowers the consumption of R_1 . Intuitively, such a decrease in consumption reinforces the positive effect of niche construction on R_1 . In turn, this should increase apparent competition and harm R_2 . In such a scenario, we obtain that:

$$\begin{aligned}
\frac{\partial C^*}{\partial x} &= \left[\frac{\partial C^*}{\partial x} \right]^{(1)} + s_1'(x) \frac{g_2 e_1 (-C^*(x) s_1(x) + g_1 R_1^*(x))}{g_2 e_1 s_1(x) (s_1(x) - x) + e_2 g_1 s_2^2} \\
\frac{\partial R_1^*}{\partial x} &= \left[\frac{\partial R_1^*}{\partial x} \right]^{(1)} - s_1'(x) \frac{e_2 C^*(x) s_2^2 + g_2 e_1 R_1^*(x) (s_1(x) - x)}{g_2 e_1 s_1(x) (s_1(x) - x) + e_2 g_1 s_2^2} \\
\frac{\partial R_2^*}{\partial x} &= \left[\frac{\partial R_2^*}{\partial x} \right]^{(1)} + s_1'(x) \frac{e_1 s_2 (C^*(x) s_1(x) - g_1 R_1^*(x))}{g_2 e_1 s_1(x) (s_1(x) - x) + e_2 g_1 s_2^2}
\end{aligned} \tag{5}$$

263 $\left[\frac{\partial R_1^*}{\partial x} \right]^{(1)}$, $\left[\frac{\partial R_2^*}{\partial x} \right]^{(1)}$ and $\left[\frac{\partial C^*}{\partial x} \right]^{(1)}$ are density variations in the “no cost” scenario
264 (see equation (3)). These derivatives can either be all positive or all negative. Because
265 niche construction comes at a cost for the consumer, the overall effect on C^* may be
266 negative. Consumption is then relaxed on the alternative resource so that it may also
267 benefit from niche construction.

268 On Fig. 3, we illustrate these outcomes assuming a linear trade-off: $s_I(x) = s_I - \beta_I x$,
269 with different trade-off strengths (β_I) and interaction intensity s_2 . At low niche
270 construction, when the alternative interaction is low (panels a and b), variations are
271 similar to the no cost scenario (equation (3) and (5)). On panel a, note that intermediate
272 niche construction does not allow the stable maintenance of a coexistent system (grey
273 area). Starting from a coexistent state, dynamics lead to the extinction of resource R_2 and
274 the exponential growth of the C - R_I system. An initial C - R_I subsystem ($R_2=0$) would lead
275 to the extinction of the consumer. This may be explained by the fact that in the first case,
276 the transient dynamics during which R_2 is present allows large consumer populations that
277 ever increase due to the positive feedback with R_I (the interaction C - R_I is mutualistic, as
278 $s_I < x$ in this area). In the second case, the initial state does not allow such an infinite
279 growth as populations are too small. Because x is intermediate, the cost on the consumer
280 growth rate is not high enough to stabilize the dynamics: the energy intake from the
281 consumption of resource 1 is still high. Hence, we obtain typical unstable mutualistic
282 dynamics with exponential growth of the consumer and the helped resource (those
283 dynamics are illustrated in supplementary information, Fig. S1). When niche construction

x is high (Fig. 3a, right), it decreases consumer density (reduced energy intake). Since the interaction is mutualistic, this also decreases R_1 density. From the helped resource perspective, the positive effect of niche construction (increasing x and reducing attack rate s_1) is compensated by the negative density-dependent effect on the consumer. Considering equation (4) helps visualizing this balance: the first part of the equation is negative because $C^{*'}(x) < 0$ and $s_1(x) - x < 0$ (the interaction is mutualistic). The second part corresponds to a positive effect stemming from the reduction in attack rate $s_1(x)$. On the contrary, variations in R_2 density is only driven by the consumer density effect (equation (4)). We would like to draw the attention on an important consideration here: for high values of niche construction, the C - R_1 interaction is mutualistic but it is not symmetrical. In particular, when x is high enough, $s_1(x)$ tends towards 0 so that the interaction tends to commensalism (null effect of R_1 on C while R_1 benefits from niche construction). In panel c, because the alternative interaction is high, R_1 dominates the apparent competition when there is low niche construction. Increasing x first increases both R_1 and C but eventually heightens the cost of niche construction. R_2 can eventually invade the system when consumer density goes below its P^* . Niche construction then favors both resources densities while harming the consumer density.

Effects of niche construction on stability are largely consistent with the “no cost” scenario (compare Fig. 3a,b vs Fig. 2). However, note that for higher x values, niche construction is stabilizing. Niche construction costs there reduce the attack rate on R_1 and makes the interaction tend to commensalism. This reduces the positive feedback between R_1 and C thereby explaining the stabilization of the system. As a corollary, intermediate niche construction levels lead to unstable dynamics such as in the grey area of Fig. 3a.

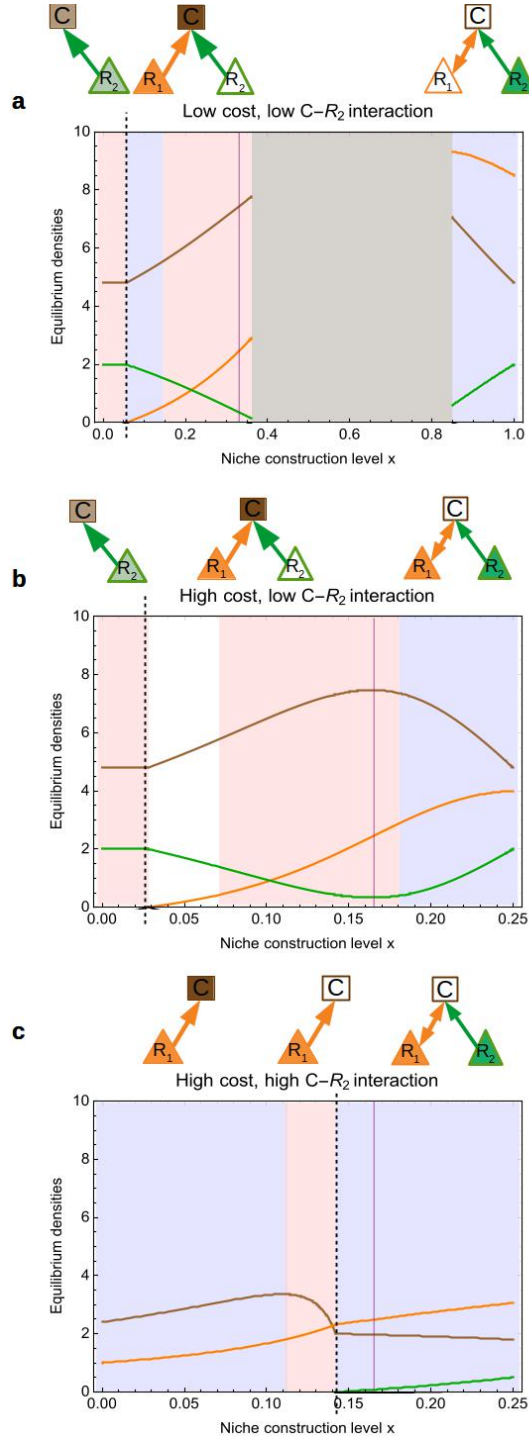


Figure 3: Effect of niche construction in the “exploitation cost” scenario for cost values and alternative resource interactions. The color code is the same as for Fig. 1. The grey area corresponds to no stable equilibria. The purple line indicates the value of niche construction where interaction between C and R₁ switches from trophic to mutualistic. $e_1=e_2=1$, $g_1=g_2=0.8$, $m=1$, $b_1=2$, $b_2=4$. In panel a, $s_1(x)=0.5-0.5x$, $s_2=0.5$. In b, $s_1(x)=0.5-x$, $s_2=0.5$. In c, $s_1(x)=0.5-x$, $s_2=2$.

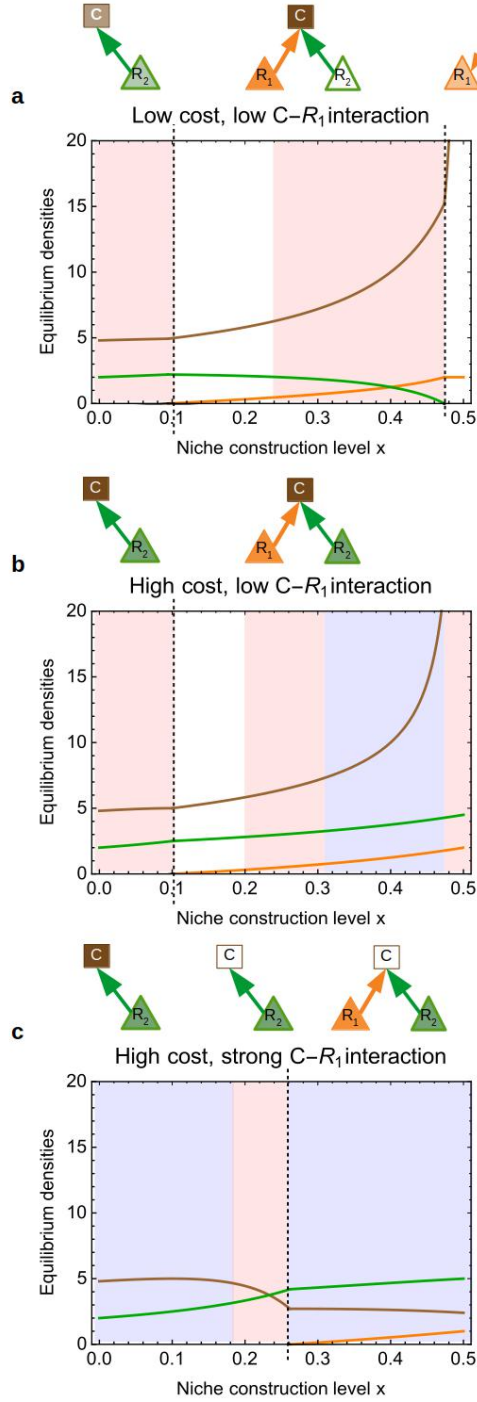
313 b) “Opportunity cost” scenario ($s_2'(x) < 0$, $s_1'(x) = 0$)

314 Given “opportunity costs”, niche construction decreases predation on the
 315 alternative resource. We can expect this to dampen the effects of apparent competition: as
 316 x increases, benefits on resource R_1 increase, and predation on R_2 is relaxed. We thus
 317 expect coexistence to be facilitated in this scenario compared to the previous ones.

318 We obtain that:

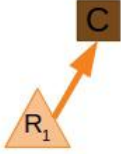
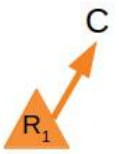
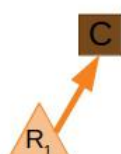
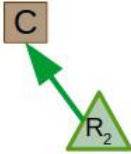
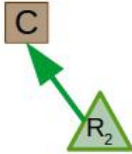
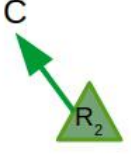
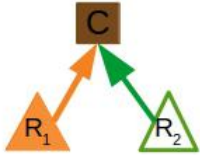
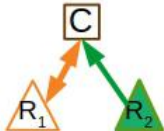
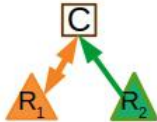
$$\begin{aligned}\frac{\partial C^*}{\partial x} &= \left[\frac{\partial C^*}{\partial x} \right]^{(1)} + s_2'(x) \frac{e_2 g_1 (g_2 R_2^*(x) - s_2(x) C^*(x))}{g_2 e_1 s_1 (s_1 - x) + e_2 g_1 s_2(x)^2} \\ \frac{\partial R_1^*}{\partial x} &= \left[\frac{\partial R_1^*}{\partial x} \right]^{(1)} - s_2'(x) \frac{e_2 (s_1 - x) (g_2 R_2^*(x) - s_2(x) C^*(x))}{g_2 e_1 s_1 (s_1 - x) + e_2 g_1 s_2(x)^2} \\ \frac{\partial R_2^*}{\partial x} &= \left[\frac{\partial R_2^*}{\partial x} \right]^{(1)} - s_2'(x) \frac{e_2 g_1 R_2^*(x) s_2(x) + e_1 s_1 C^*(x) (s_1 - x)}{g_2 e_1 s_1 (s_1 - x) + e_2 g_1 s_2(x)^2}\end{aligned}\tag{6}$$

319 As in the “exploitation scenario”, we illustrate the effects of the cost, assuming a
 320 linear trade-off $s_2(x) = s_2 - \beta_2 x$ (Fig. 4), varying the intensity of the cost and interaction
 321 s_1 . From system 6, $s_2'(x)$ modifies the density variations expected from the “no cost
 322 scenario”. When this cost is low ($\beta_2 \sim 0$), qualitative patterns are consistent with the no cost
 323 scenario, both in terms of density and stability variations (Fig. 4a). Higher costs benefit
 324 all densities, as predicted (Fig. 4b). Niche construction also stabilizes the system, as it
 325 increases the asymmetry between the two interactions (Fig. 4b,c). Results in Fig. 4c,
 326 where both the cost and the alternative interaction are high, are consistent with those of
 327 Fig. 3c, that also assumed a high cost and a high alternative interaction. R_1 can only
 328 invade when high niche construction reduces the consumer density under its P^* . The two
 329 resource densities then increase with x , while consumer density slightly decreases. At low
 330 x values, for the consumer- R_2 equilibrium, niche construction is first stabilizing then
 331 destabilizing (eventually allowing the invasion of R_1). Results are also similar at higher
 332 levels of niche construction (Fig. 4c vs Fig. 3c).



333 Figure 4: Effects of niche construction in the “opportunity cost” scenario. The color code
 334 is the same as in Fig. 3. $e_1=e_2=1$, $g_1=g_2=0.8$, $m=1$, $b_1=2$, $b_2=4$. Panel a: $s_2(x) = 0.5 - 0.5$
 335 x , $s_1 = 0.5$, panel b: $s_2(x) = 0.5 - x$, $s_1 = 0.5$, panel c: $s_2(x) = 0.5 - x$, $s_1 = 1$

336 The general results for the stock variations of the densities with x in the three
337 scenarios are summed up in the Table 1. We note that, when variations can be determined,
338 the consumer is usually positively affected by niche construction, except in high cost
339 scenarios. Similarly, niche construction is often positive for the helped resource, and may
340 create positive facilitative effects on the second resource, when costs of niche
341 construction are included.

	“No cost” scenario	“Exploitation cost” scenario	“Opportunity cost” scenario
$C-R_1$	$\frac{\partial R_1^*}{\partial x}=0, \frac{\partial C^*}{\partial x}>0$ 	$\frac{\partial R_1^*}{\partial x}>0, \frac{\partial C^*}{\partial x}>0 \text{ or } <0$ 	$\frac{\partial R_1^*}{\partial x}=0, \frac{\partial C^*}{\partial x}>0$ 
$C-R_2$	$\frac{\partial R_2^*}{\partial x}=0, \frac{\partial C^*}{\partial x}=0$ 	$\frac{\partial R_2^*}{\partial x}=0, \frac{\partial C^*}{\partial x}=0$ 	$\frac{\partial R_2^*}{\partial x}>0, \frac{\partial C^*}{\partial x}>0 \text{ or } <0$ 
$C-R_1-R_2$	$\frac{\partial R_1^*}{\partial x}>0, \frac{\partial R_2^*}{\partial x}<0,$ $\frac{\partial C^*}{\partial x}>0$ 	low x and low cost: same as in the no cost scenario  high x, low cost: 	low x and low cost: same as no cost scenario  high x, high cost, low $C-R_1$:  high x, high cost, high $C-R_1$: 

342 Table 1: General effects of niche construction on density distributions. Empty, dark, light
343 and no boxes mean decrease, increase, no variation and indetermination, respectively .

344 **3) Robustness analysis**

345 While we assumed effects of niche construction to be proportional to average investment
346 x and consumer density, little information exists to link niche construction with species
347 demography. In the supplementary material, we study an alternative model where niche
348 construction eventually saturates. Effects of niche construction on the distribution of
349 biomasses are largely consistent with the linear model, though species density variations
350 are more moderate and stabilize because of the saturating response.

Discussion

The motivation for our study was to investigate how the addition of a non trophic positive effect to a trophic interaction impacts the structure and functioning of a one-consumer-two-resources module. We investigate three scenarios that differ in whether and how the positive effect entails an allocative cost for the consumer. We discuss the three questions that we addressed in the introduction: the effect of niche construction on coexistence, on the distribution of densities within the module, and on stability.

When niche construction has no or little cost, we find that niche construction generally favors coexistence when the alternative resource initially dominates the apparent competition (for instance because it has a higher intrinsic growth rate or suffers less predation) (Holt, 1977). Niche construction then benefits the helped resource and allows coexistence, though increasing further eventually leads to the competitive exclusion of the alternative resource. Such a pattern may be linked to various empirical examples. For instance, devil's gardens are almost pure plantations of one tree species maintained by ants killing other, more competitive plants (Frederickson et al., 2005). On the contrary, if the two resources are initially equally competitive or the alternative resource is less competitive, niche construction increases the asymmetry between the two resources thereby limiting coexistence. These results are consistent with classic trophic module studies (Holt & Lawton, 1994), with niche construction simply modulating apparent competition.

Niche construction also alters the abundance distribution of the different species. Intuitively, we expect that niche construction behaviour may benefit the consumer population as well as the abundance of the helped species. When niche construction has no or little cost, we indeed find such a pattern, and also find that the alternative resource density is decreased. Such results are largely consistent with the direct effects of niche construction: it has a positive effect on the helped resource density, while increasing

consumer density through bottom-up effects (increased resource availability). This increase in consumer biomass leads to a negative top-down effect on the alternative resource density. Consistent with such a mechanism, some studies where ant tend aphids have noted an increased predation from ants on alternative non-tended aphid species (Warrington & Whittaker, 1985). It is however not clear whether this negative effect occurs from a consumer density increase or through changes in the foraging pattern. Similarly, Wimp & Whitham (2001) show that the experimental removal of an aggressive aphids-tending ant strongly increases the biodiversity of other arthropod species, suggesting that the ant-aphid association has a negative impact on the abundance of other species and may indeed limit species abundances and coexistence.

Interestingly, larger costs can strongly modify this intuitive pattern. The main effect of a strong cost is, counter-intuitively, not dependent on where this cost occurs in our trophic module. Whether this cost involves the exploitation of the helped resource (strong “exploitation costs”), or of the alternative resource (strong “opportunity costs”), it leads to a negative effect of niche construction on consumer density, and a positive effect on the alternative resource. The effect on the helped resource varies depending on the balance between the direct niche construction effect (through trait x) and the indirect effect on consumer density. This general pattern can be interpreted in the following way: if the interaction between the consumer and the helped resource becomes globally mutualistic (ie, the positive effect is larger than the trophic effect of the consumer), then the consumer and helped resource densities covary with the intensity of niche construction. Given a high cost, niche construction then decreases both densities, helping the alternative resource through relaxed predation (either because of the decrease in consumer density or, in the case of opportunity costs, because of lower predation rates). If the interaction remains mainly trophic, then niche construction generally decreases the consumer density but increases both of the resource densities due to relaxed predation. Such overall positive effects of niche construction on all resources can be linked to the notion of prudent

predation (Goodnight et al., 2008; Slobodkin, 1974) We also note, in the “exploitation cost” scenarios, that consumer density reaches an optimum at intermediate niche construction.

We note that such positive effect on the alternative resource, not directly helped, may be seen as a facilitation of this species by the $C-R_1$ interaction. Such a facilitation emerges when the interaction between the consumer and the helped resources becomes mostly mutualistic. Assuming strong costs of niche construction, apparent competition is then replaced by a dominant facilitation effect. Assuming strong costs, niche construction leads to an increase in both resources because it relaxes predation impacts not only on the helped resource, but also on the alternative resource species (either through a consumer density-dependent effect, or through a decrease in the *per capita* attack rate). Our model thus allows a continuum between competitive and facilitative interactions, whose importance in ecology is increasingly recognized (Bruno et al., 2003; He, Bertness, & Altieri, 2013; Kéfi et al., 2012). Because the balance between competition and facilitation in our system depends on the levels of cost, this highlights the importance of investigating the possible trade-offs associated to niche construction. We stress that the non-cultivated resource is facilitated though it receives no direct benefit. Niche construction can modify a foraging pattern in a way that is not necessarily costly: for instance, fire ants forage on the ground but when they tend aphids they also forage on the arthropods present on the host plant (Kaplan & Eubanks, 2005). Foraging on plants for preys only is not profitable but foraging for honeydew makes foraging for nearby preys profitable. We here assume that costs of niche construction act on predation rates. This assumption, based on allocation of time and energy between different functions (niche construction on one side, foraging on the other), could be generalized, for instance assuming a continuum between our “exploitation cost” and “opportunity cost” scenarios.

Effects of niche construction on stability are less intuitive. When costs are low, niche construction is first destabilizing then stabilizing. This can be explained thanks to

previous works on stability in trophic modules or networks. Notably, when it increases the heterogeneity of interaction strengths (eg, due to costs), niche construction is stabilizing, as found in food web modules (McCann et al., 1998). When only the helped resource is present, increasing niche construction is also stabilizing, because it decreases the *per capita* energy flux from the resource to the consumer, consistent with classical “paradox of enrichment” results (Rip & McCann, 2011; Rosenzweig, 1971).

We chose to keep our model linear to allow for a better analytical tractability. We assume no direct competition among resources focusing on apparent competition instead. We believe that adding direct (or exploitative) competition between the resources would give predictions similar to the P^* - R^* coexistence rule (Holt et al., 1994) with niche construction modulating the P^* value of the resource species. We analyze the robustness of the model regarding the assumption of a linear niche construction effect, investigating a scenario where effects of niche construction progressively saturate. In terms of equilibrium densities response, we find similar patterns in the linear and the saturating model. The saturating response is generally stabilizing, as expected from previous studies showing the stabilization of mutualism when considering saturating functional responses (Holland & DeAngelis, 2010; Holland, DeAngelis, & Bronstein, 2002).

The explicit consideration of trophic interaction modifications has recently received increased attention (Terry, Morris, & Bonsall, 2017 and references within). In this line of work, our model investigates how positive niche construction effects interfere with apparent competition, to constrain species coexistence and community stability. While these small modules are by essence simplified compared to larger, natural networks, ecology has a long tradition of using them to propose and test predictions on coexistence or stability. We also assume that the consumer positively affected one of the two resource species only. Note however that a consumer often has positive effects on several of its resources, a case we can reasonably expect in the cases of nutrient cycling (Cargill & Jefferies, 1984; de Mazancourt et al., 1998) and seed dispersal (Thutupalli et al., 2017).

458 Explicit simulations of these more complex (ie, more species or more diffuse effects)
459 scenarios are beyond the scope of this article, but they would help to get a better
460 understanding of the role of non trophic interactions in larger networks, by allowing the
461 accumulation of more indirect effects of different types (Kéfi et al., 2012).

462 While the present study would benefit from being extended to multispecies
463 networks, we believe that even in such situations, some of our results would hold. For
464 instance, if a herbivore has a positive effect on many plants through recycling, such
465 positive effects will be larger for the most nutrient limited species. Our model should then
466 be seen as an approximation of such heterogeneities in the positive effects. Next to the
467 extension to complex networks, another important issue would be to explicitly consider
468 spatial dynamics. Indeed, local niche construction processes may create spatial
469 heterogeneities in nature. Obvious examples include ant gardens (Frederickson et al.,
470 2005) in which whole plant species communities are modified by the combination of
471 trophic and non trophic effects of ant species, or large scale patterns of vegetation as in
472 the termite-driven hypothesis for Namibian fairy circles (Juergens, 2013; Pringle &
473 Tarnita, 2017).

474 **Author's Contributions:**

475 A.P., T.M. and N.L. designed the model, A.P conducted the analysis and wrote the
476 first draft. All authors contributed critically to the drafts and gave final approval for
477 publication.

478 **Data Accessibility:**

479 No data were used for this study.

480 **Conflict of interest:**

481 The authors declare no conflict of interest.

References

- Bascompte, J., & Melián, C. J. (2005). Simple trophic modules for complex food webs. *Ecology*, 86(11), 2868–2873. doi:10.1890/05-0101
- Boomsma, J. J. (2011). Evolutionary biology: Farming writ small. *Nature*, 469(7330), 308–309. doi:10.1038/469308a
- Bronstein, J. (2001). The exploitation of mutualisms. *Ecology Letters*, 4, 277–287.
- Brown, D. H., Ferris, H., Fu, S., & Plant, R. (2004). Modeling direct positive feedback between predators and prey. *Theoretical Population Biology*, 65(2), 143–152. doi:10.1016/j.tpb.2003.09.004
- Bruno, J. F., Stachowicz, J. J., & Bertness, M. D. (2003). Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology & Evolution*, 18(3), 119–125. doi:10.1016/S0169-5347(02)00045-9
- Cargill, S. M., & Jefferies, R. L. (1984). The Effects of Grazing by Lesser Snow Geese on the Vegetation of a Sub- Arctic Salt Marsh. *The Journal of Applied Ecology*, 21(2), 669. doi:10.2307/2403437
- Chapela, I. H., Rehner, S. A., Schultz, T. R., & Mueller, U. G. (1994). Evolutionary History of the Symbiosis Between Fungus-Growing Ants and Their Fungi. *Science*, 266(5191), 1691–1694. doi:10.1126/science.266.5191.1691
- Charnov, E. (1976). Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology*, 9(2), 129–136.
- Davidson, D. (1977). Foraging ecology and community organization in desert seed-eating ants. *Ecology*, 58(4), 725–737.
- de Mazancourt, C., Loreau, M., & Abbadie, L. (1998). Grazing Optimization and Nutrient Cycling : When Do Herbivores Enhance Plant Production ? *Ecology*, 79(7), 2242–2252.
- Fontaine, C., Guimarães, P. R., Kéfi, S., Loeuille, N., Memmott, J., van der Putten, W. H., ... Thébault, E. (2011). The ecological and evolutionary implications of merging different

508 types of networks. *Ecology Letters*, 14(11), 1170–1181. doi:10.1111/j.1461-
509 0248.2011.01688.x

510 Frederickson, M. E., & Gordon, D. M. (2007). The devil to pay: a cost of mutualism with
511 *Myrmelachista schumanni* ants in “devil’s gardens” is increased herbivory on *Duroia*
512 *hirsuta* trees. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1613), 1117–
513 1123. doi:10.1098/rspb.2006.0415

514 Frederickson, M. E., Greene, M. J., & Gordon, D. M. (2005). ‘Devil’s gardens’ bedevilled
515 by ants. *Nature*, 437(7058), 495–496. doi:10.1038/437495a

516 Goodnight, C., Rauch, E., Sayama, H., De Aguiar, M. A. M., Baranger, M., & Bar-Yam,
517 Y. (2008). Evolution in spatial predator - prey models and the “prudent predator”: The
518 inadequacy of steady-state organism fitness and the concept of individual and group
519 selection. *Complexity*, 13(5), 23–44. doi:10.1002/cplx.20209

520 Gross, K. (2008). Positive interactions among competitors can produce species-rich
521 communities. *Ecology Letters*, 11(9), 929–936. doi:10.1111/j.1461-0248.2008.01204.x

522 Hata, H., & Kato, M. (2006). A novel obligate cultivation mutualism between damselfish
523 and *Polysiphonia* algae. *Biology Letters*, 2(4), 593 LP-596.

524 He, Q., Bertness, M. D., & Altieri, A. H. (2013). Global shifts towards positive species
525 interactions with increasing environmental stress. *Ecology Letters*, 16(5), 695–706.
526 doi:10.1111/ele.12080

527 Holland, J. N., & DeAngelis, D. L. (2010). A consumer-resource approach to the density-
528 dependent population dynamics of mutualism. *Ecology*, 91(5), 1286–1295.
529 doi:10.1890/09-1163.1

530 Holland, J. N., DeAngelis, D. L., & Bronstein, J. L. (2002). Population Dynamics and
531 Mutualism: Functional Responses of Benefits and Costs. *The American Naturalist*,
532 159(3), 231–244. doi:10.1086/338510

533 Holt, R. D. (1977). Predation, apparent competition, and the structure of prey
534 communities. *Theoretical Population Biology*, 12(2), 197–229. doi:10.1016/0040-
535 5809(77)90042-9

536 Holt, R. D. (1997). Community Modules. In *Multitrophic interactions in terrestrial*
537 *systems* (pp. 333–350).

538 Holt, R. D., Grover, J., & Tilman, D. (1994). Simple rules for interspecific dominance in
539 systems with exploitative and apparent competition. *American Naturalist*, 144(5), 741–
540 771.

541 Holt, R. D., & Lawton, J. . (1994). The ecological consequences of shared natural
542 enemies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 25(1), 495–520.
543 doi:10.1146/annurev.es.25.110194.002431

544 Ingham, R. E., Trofymow, J. A., Ingham, E. R., & Coleman, D. C. (1985). Interactions of
545 Bacteria, Fungi, and their Nematode Grazers: Effects on Nutrient Cycling and Plant
546 Growth. *Ecological Monographs*, 55(1), 119–140. doi:10.2307/1942528

547 Ivens, A. B. F., von Beeren, C., Blüthgen, N., & Kronauer, D. J. C. (2016). Studying the
548 Complex Communities of Ants and Their Symbionts Using Ecological Network Analysis.
549 *Annual Review of Entomology*, 61(1), 353–371. doi:10.1146/annurev-ento-010715-
550 023719

551 Jones, C., Lawton, J., & Shachak, M. (1994). Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*,
552 69, 373–86.

553 Juergens, N. (2013). The Biological Underpinnings of Namib Desert Fairy Circles.
554 *Science*, 339(6127), 1618–1621. doi:10.1126/science.1222999

555 Kaplan, I., & Eubanks, M. D. (2005). Aphids Alter the Community-Wide Impact of Fire
556 Ants. *Ecology*, 86(6), 1640–1649. doi:10.2307/3450789

557 Kéfi, S., Berlow, E. L., Wieters, E. A., Navarrete, S. A., Petchey, O. L., Wood, S. A., ...
558 Brose, U. (2012). More than a meal... integrating non-feeding interactions into food
559 webs. *Ecology Letters*, 15(4), 291–300. doi:10.1111/j.1461-0248.2011.01732.x

560 Kylafis, G., & Loreau, M. (2008). Ecological and evolutionary consequences of niche
561 construction for its agent. *Ecology Letters*, 11(10), 1072–81. doi:10.1111/j.1461-
562 0248.2008.01220.x

563 May, R. M. (1973). Qualitative Stability in Model Ecosystems. *Ecology*, 54(3), 638–641.
 564 doi:10.2307/1935352

565 McCann, K. S., Hastings, A., & Huxel, G. R. (1998). Weak trophic interactions and the
 566 balance of nature. *Nature*, 395(6704), 794–798. doi:10.1038/27427

567 McNaughton, S. J. (1976). Serengeti Migratory Wildebeest: Facilitation of Energy Flow
 568 by Grazing. *Science*, 191(4222), 92–94. doi:10.1126/science.191.4222.92

569 Monk, C. T., Barbier, M., Romanczuk, P., Watson, J. R., Alós, J., Nakayama, S., ...
 570 Arlinghaus, R. (2018). How ecology shapes exploitation: A framework to predict the
 571 behavioural response of human and animal foragers along exploration-exploitation trade-
 572 offs. *Ecology Letters*. doi:10.1111/ele.12949

573 Mougi, A., & Kondoh, M. (2012). Diversity of interaction types and ecological
 574 community stability. *Science*, 337(6092), 349–351. doi:10.1126/science.1220529

575 Mueller, U. G., Gerardo, N. M., Aanen, D. K., Six, D. L., & Schultz, T. R. (2005). The
 576 Evolution of Agriculture in Insects. *Annual Review of Ecology, Evolution, and*
 577 *Systematics*, 36(1), 563–595. doi:10.1146/annurev.ecolsys.36.102003.152626

578 Odling-Smee, F., Laland, K., & Feldman, M. (1996). Niche construction. *American*
 579 *Naturalist*, 147(4), 641–648.

580 Offenberg, J. (2001). Balancing between mutualism and exploitation: The symbiotic
 581 interaction between *Lasius* ants and aphids. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 49(4),
 582 304–310. doi:10.1007/s002650000303

583 Pimm, S. L., & Lawton, J. H. (1977). Number of trophic levels in ecological communities.
 584 *Nature a Weekly Journal of Science*, 268(5618), 329–331.

585 Pringle, R. M., & Tarnita, C. E. (2017). Spatial Self-Organization of Ecosystems:
 586 Integrating Multiple Mechanisms of Regular-Pattern Formation. *Annual Review of*
 587 *Entomology*, 62(1), 359–377. doi:10.1146/annurev-ento-031616-035413

588 Pyke, G., Pulliam, H., & Charnov, E. (1977). Optimal foraging: a selective review of
 589 theory and tests. *Quarterly Review of Biology*, 52(2), 138–154.

590 Rip, J. M. K., & McCann, K. S. (2011). Cross-ecosystem differences in stability and the
 591 principle of energy flux. *Ecology Letters*, 14(8), 733–740. doi:10.1111/j.1461-
 592 0248.2011.01636.x
 593 Rosenzweig, M. (1971). Paradox of enrichment: destabilization of exploitation
 594 ecosystems in ecological time. *Science*, 171(Issue: 969), 385–387.
 595 Rowley-Conwy, P., & Layton, R. (2011). Foraging and farming as niche construction:
 596 stable and unstable adaptations. *Philosophical Transactions of the Royal Society B:
 597 Biological Sciences*, 366(1566), 849–862. doi:10.1098/rstb.2010.0307
 598 Slobodkin, L. B. (1974). Prudent predation does not require group selection. *American
 599 Naturalist*, 108(963), 665–678. doi:10.1086/282942
 600 Smith, B. D. (2016). Neo-Darwinism, niche construction theory, and the initial
 601 domestication of plants and animals. *Evolutionary Ecology*, 30(2), 307–324. doi:10.1007/
 602 s10682-015-9797-0
 603 Stadler, B., & Dixon, A. F. G. (2005). Ecology and Evolution of Aphid-Ant Interactions.
 604 *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36(1), 345–372.
 605 doi:10.1146/annurev.ecolsys.36.091704.175531
 606 Stouffer, D. B., & Bascompte, J. (2010). Understanding food-web persistence from local
 607 to global scales. *Ecology Letters*, 13(2), 154–61. doi:10.1111/j.1461-0248.2009.01407.x
 608 Terry, J. C. D., Morris, R. J., & Bonsall, M. B. (2017). Trophic interaction modifications:
 609 an empirical and theoretical framework. *Ecology Letters*, 20(10), 1219–1230.
 610 doi:10.1111/ele.12824
 611 Thutupalli, S., Uppaluri, S., Constable, G. W. A., Levin, S. A., Stone, H. A., Tarnita, C. E.,
 612 & Brangwynne, C. P. (2017). Farming and public goods production in *Caenorhabditis
 613 elegans* populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(9), 2289–
 614 2294. doi:10.1073/pnas.1608961114
 615 Warrington, S., & Whittaker, J. B. (1985). An Experimental Field Study of Different
 616 Levels of Insect Herbivory Induced By *Formica rufa* Predation on Sycamore (*Acer*

617 pseudoplatanus) I. Lepidoptera Larvae. *The Journal of Applied Ecology*, 22(3), 775.
618 doi:10.2307/2403228
619 Wimp, G. M. ., & Whitham, T. G. . (2001). Biodiversity Consequences of Predation and
620 Host Plant Hybridization on an Aphid-Ant Mutualism. *Ecology*, 82(2), 440–452.

A) Details of the mathematical analysis in the linear model

Tables of parameters and variables

Variable	Biological signification	Unit
C	Density of the consumer	Ind.m ⁻²
R_1	Density of the helped resource 1	Ind.m ⁻²
R_2	Density of alternative resource	Ind.m ⁻²

Table S1 | Name, biological signification and unit of the different variables used in

the analysis.

Parameter	Biological signification	Unit	Default value
e_i	Consumption efficiency of R_i by the consumer	dimensionless	$e_1=e_2=0.5$
m	Mortality rate of the consumer	Time ⁻¹	$m=1$
b_i	Intrinsic growth rate of resource i	Time ⁻¹	$b_1=2, b_2=4$
g_i	Intraspecific competition rate for resource R_i	Ind ⁻¹ .m ² .time ⁻¹	$g_1=g_2=0.8$
s_i	Predation rate of the consumer on R_i (specialization)	Ind ⁻¹ .m ² .time ⁻¹	$s_1=s_2=2$
x	Niche construction intensity (positive effect on the helped resource)	Ind ⁻¹ .m ² .time ⁻¹	No default value
w	Niche construction efficiency	dimensionless	$w=1$
β_1	Trade-off strength (“exploitation cost” scenario)	dimensionless	0, 0.5, 1
β_2	Trade-off strength (“opportunity cost” scenario)	dimensionless	0, 0.5, 1

Table S2 | Name, biological signification, unit and default value of the different

parameters used in the analysis.

8 **1) Feasibility and stability conditions of the ecological equilibria in the no**
9 **cost scenario.**

10 We detail here the feasibility and stability conditions for the ecological equilibria in
11 the no cost scenario. We recall the system of equations:

$$\begin{cases} \frac{dC}{dt} = C(e_1 s_1 R_1 + e_2 s_2 R_2 - m) \\ \frac{dR_1}{dt} = R_1(b_1 - g_1 R_1 - s_1 C + w x C) \\ \frac{dR_2}{dt} = R_2(b_2 - g_2 R_2 - s_2 C) \end{cases} \quad (S1)$$

12 All stability conditions are derived using the Jacobian matrix of the system,
13 evaluated at the different equilibria. The Jacobian matrix is:

$$\text{Jacobian} = \begin{bmatrix} -m + e_1 R_1 s_1 + e_2 R_2 s_2 & e_1 s_1 C & e_2 s_2 C \\ R_1(-s_1 + w x) & b_1 - 2g_1 R_1 - (s_1 - w x C) & 0 \\ -R_2 s_2 & 0 & b_2 - 2g_2 R_2 - s_2 C \end{bmatrix} \quad (S2)$$

14 *(a) Two-resources equilibrium*

15 The densities are

$$\begin{aligned} R_{1,0}^* &= \frac{b_1}{g_1} \\ R_{2,0}^* &= \frac{b_2}{g_2} \end{aligned} \quad (S3)$$

16 The two resources coexist at their respective carrying capacity. This equilibrium is
17 always feasible, as we assumed all parameters of (S3) to be positive. It is stable if and
18 only if :

$$m > e_1 s_1 \frac{b_1}{g_1} + e_2 s_2 \frac{b_2}{g_2} \quad (S4)$$

19 which corresponds to the stability against the invasion of a very small population of
 20 consumer in the (R_1, R_2) system (the *per capita* growth rate of C must be negative for a
 21 very small C value).

22 We call $E_1 = e_1 s_1 \frac{b_1}{g_1}$ and $E_2 = e_2 s_2 \frac{b_2}{g_2}$ the quantity of energy from each
 23 resource per time unit available for one consumer individual that would be introduced in
 24 the (R_1, R_2) system. The consumer's mortality has to be low enough compared to the sum
 25 of those two quantities to invade. (condition (S4)). In this scenario, niche construction has
 26 no effect on the ecological dynamics of this simple equilibrium (the consumer being
 27 absent).

28 (b) Consumer- R_1 equilibrium

29 Now consider the consumer-helped resource resource 1 equilibrium community
 30 state. The equilibrium densities are:

$$C_1^* = \frac{g_1(E_1 - m)}{(s_1 - w x) e_1 s_1} \quad (S5)$$

$$R_{1,1}^* = \frac{m}{e_1 s_1}$$

31 This equilibrium is feasible if $C_1^* > 0$, ie $m < E_1$ & $s_1 > w x$ or
 32 $m > E_1$ & $s_1 < w x$.

33 We consider the Jacobian matrix of the subsystem $C-R_1$, evaluated at the
 34 equilibrium:

$$\begin{bmatrix} -m+e_1 R_{1,1}^* s_1 & e_1 s_1 C_1^* \\ R_{1,1}^* (-s_1 + w x) & b_1 - 2 g_1 R_{1,1}^* - (s_1 - w x C_1^*) \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0 & e_1 s_1 C_1^* \\ R_{1,1}^* (-s_1 + w x) & -g_1 R_{1,1}^* \end{bmatrix}$$

35 The subsystem is locally stable if the determinant of the Jacobian matrix is positive
 36 and the trace of the matrix is negative. The trace of the Jacobian is: $-g_1 R_{1,1}$ and its
 37 determinant is: $e_1 s_1 C_1 R_{1,1} (s_1 - w x)$ hence the subsystem is locally stable if and only if $s_1 -$
 38 $w x > 0$, given the feasibility (the densities are positive). The stability against the invasion
 39 of R_2 is given by the condition on the *per capita* growth rate of R_2 in the $C-R_1$ system: it
 40 has to be negative when R_2 tends to 0, that is $b_2 < s_2 C_1^*$.

41 Hence the equilibrium is feasible and stable if and only if $m < E_1$, $b_2 < s_2 C_1^*$
 42 and $s_1 - w x > 0$ which leads to the condition:

$$\begin{aligned} s_1 &> w x & (a) \\ \& \ m < E_1 \left(1 - \frac{b_2 (s_1 - w x)}{b_1 s_2} \right) & (b) \end{aligned} \quad (S6)$$

43 Condition (S6)(b) is the stability against the invasion of a small population of R_2 in
 44 the system (C, R_1) : the birth rate of resource 2 should be low is not high enough compared
 45 to the predation pressure on resource 2. Stable coexistence of the $C-R_1$ system therefore
 46 requires that:

47 - the consumption is higher than the niche construction effect: the impact of the
 48 consumer on the resource has to remain globally negative.

49 - the mortality of the consumer is low, the basic level of resource (E_1) is high

50 - a necessary condition is that the birth rate of resource R_2 , normalized by its
 51 predation rate, is lower than the birth rate of resource R_1 , normalized by its net predation

52 rate (necessary condition $\frac{b_2(s_1 - wx)}{s_2 b_1} < 1$).

53 Niche construction has no effect on the density of resource 1 in equation (S5): the
 54 increase in growth rate is compensated by the increase in predation rate, so that the
 55 resource species remains top-down controlled. From equation (S5), it is straightforward
 56 that increasing niche construction has a positive effect on the consumer density.

57 The condition for non-invasion of resource R_2 in the $C-R_1$ community can be

58 expressed as a function of x : $\frac{1}{w}(s_1 - s_2 \frac{b_1}{b_2} + \frac{g_1 m}{b_2 e_1 s_1}) < x$. Hence, increasing niche
 59 construction favours the stability of the consumer-resource 1 state against invasion of
 60 resource 2: it maintains a high level of consumer which is also a consumer of resource 2.
 61 Note that if niche construction is too high, the stability condition (S6)(a) is no longer
 62 fulfilled. Therefore, niche construction has to be in a limited range of value to maintain a
 63 stable $C-R_1$ equilibrium.

64 (c) Consumer- R_2 equilibrium

65 Now we focus on the consumer-resource 2 equilibrium. The equilibrium densities
 66 are:

$$\begin{aligned} C_2^* &= \frac{g_2(E_2 - m)}{s_2^2 e_2} \\ R_{2,2}^* &= \frac{m}{e_2 s_2} \end{aligned} \tag{S7}$$

67 This equilibrium is feasible if $m < E_2$ that is, the consumer's mortality must be
 68 higher than the profitability of the resource. The equilibrium is always locally stable as
 69 the Jacobian matrix of the subsystem is:

$$70 \quad \begin{bmatrix} -m + e_2 R_{2,2}^* s_2 & e_2 s_2 C_2^* \\ -R_{2,2}^* s_2 & b_2 - 2g_2 R_{2,2}^* - s_2 C_2^* \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0 & e_2 s_2 C_2^* \\ -R_{2,2}^* s_2 & -g_2 R_{2,2}^* \end{bmatrix}$$

71 and has a negative trace and a positive determinant. Hence, the equilibrium is stable
 72 if and only if $b_1 < (s_1 - w x) C_2^*$ that is against the invasion of a small population of
 73 resource R_1 . Hence it is feasible and stable if and only if

$$m < E_2 \left(1 - \frac{b_1 s_2}{b_2 (s_1 - w x)} \right) \quad (S8)$$

74

75 Since m is positive, the conditions (S6) and (S8) are mutually exclusive: the two
 76 one resource equilibria cannot be both stable for a given parameter situation.

77 (d) Coexistent equilibrium

78 Coexistence of all species is also possible:

$$\begin{aligned} C_3^* &= \frac{b_1 e_1 g_2 s_1 + b_2 e_2 g_1 s_2 - g_1 g_2 m}{e_1 g_2 s_1 (s_1 - w x) + e_2 g_1 s_2^2} = \frac{E_1 + E_2 - m}{\frac{s_1 - w x}{b_1} E_1 + \frac{s_2}{b_2} E_2} \\ R_{1,3}^* &= \frac{b_1 - (s_1 - w x) C_3^*}{g_1} \\ R_{2,3}^* &= \frac{b_2 - s_2 C_3^*}{g_2} \end{aligned} \quad (S9)$$

79 It is feasible if

$$\begin{aligned}
& \frac{s_1 - w x}{b_1} E_1 + \frac{s_2}{b_2} E_2 > 0 \\
& \& \\
& \text{Max} \left(E_2 \left(1 - \frac{s_2 b_1}{b_2 (s_1 - w x)} \right), E_1 \left(1 - \frac{b_2 (s_1 - w x)}{s_2 b_1} \right) \right) < m < E_1 + E_2
\end{aligned} \tag{S10}$$

80 That is:

$$\begin{aligned}
& \frac{s_1 - w x}{b_1} E_1 + \frac{s_2}{b_2} E_2 < 0 \\
& \& E_1 + E_2 < m < E_1 \left(1 + \frac{(w x - s_1) b_2}{s_2 b_1} \right)
\end{aligned} \tag{S11}$$

81 depending on the sign of the denominator of C^*_3 , $\frac{s_1 - w x}{b_1} E_1 + \frac{s_2}{b_2} E_2$. A negative
82 denominator requires that $s_1 < w x$, ie the niche constructing trait has to be higher than
83 predation on R_1 . The conditions on mortality can be expressed with lower and upper limits
84 that depend on the terms E_2 and E_1 identified above.

85 The Jacobian matrix evaluated is
$$\begin{bmatrix}
0 & e_1 s_1 C_3^* & e_2 s_2 C_3^* \\
R_{1,3}^* (-s_1 + w x) & -g_1 R_{1,3}^* & 0 \\
-R_{2,3}^* s_2 & 0 & -g_2 R_{2,3}^*
\end{bmatrix}.$$

86 Given the feasibility conditions, one of the coefficients of the characteristic polynomial of
87 the matrix gives that the term $\frac{s_1 - w x}{b_1} E_1 + \frac{s_2}{b_2} E_2$, which is also the denominator of the
88 equilibrium densities, is positive. This leads to a necessary condition of stability and
89 feasibility (keep in mind that this is only a necessary condition, as there are more complex
90 stability conditions that are not exploited here):

$$\begin{aligned}
& \text{Max} \left(E_2 \left(1 - \frac{s_2 b_1}{b_2 (s_1 - w x)} \right), E_1 \left(1 - \frac{b_2 (s_1 - w x)}{s_2 b_1} \right) \right) < m < E_1 + E_2 \quad (a) \\
& \& \frac{s_1 - w x}{b_1} E_1 + \frac{s_2}{b_2} E_2 > 0 \quad (b)
\end{aligned} \tag{S12}$$

91 Again, it is straightforward that condition (S12)(b) is incompatible with conditions
 92 (S6) , (S8) and (S4). We can conclude that the stability conditions of the three equilibria
 93 are mutually exclusive: we cannot have alternative stable states.

94 The coexistence condition (S12) (b) can be expressed as upper and lower limits of
 95 x . Hence, niche construction can either favour coexistence or decrease coexistence if its
 96 level is close to the boundary values. The stability condition (S12)(b), which is a
 97 necessary stability condition, predicts that decreasing niche construction is destabilizing:
 98 $s_1 - w x$ decreases when x increases and makes the right term of the inequality less
 99 positive. Hence niche construction seems to be destabilizing, within a certain interval of
 100 feasibility.

101 (e) *Effect of niche construction on the coexistent equilibrium densities*

102 We express the derivatives as a function of the consumer equilibrium density:

$$\begin{aligned}
 \frac{\partial C^*}{\partial x} &= \frac{g_2 C^*(x) e_1 s_1}{g_2 e_1 s_1 (s_1 - w x) + e_2 g_1 s_2^2} > 0 \\
 \frac{\partial R_1^*}{\partial x} &= \frac{e_2 C^*(x) s_2^2}{g_2 e_1 s_1 (s_1 - w x) + e_2 g_1 s_2^2} > 0 \\
 \frac{\partial R_2^*}{\partial x} &= \frac{-C^*(x) e_1 s_1 s_2}{g_2 e_1 s_1 (s_1 - w x) + e_2 g_1 s_2^2} < 0
 \end{aligned}
 \tag{S13}$$

103 Increasing the positive effect intensity x increases the consumer and helped resource
 104 densities, and decreases the alternative resource density, which validates our initial
 105 prediction.

2) Cost scenarios

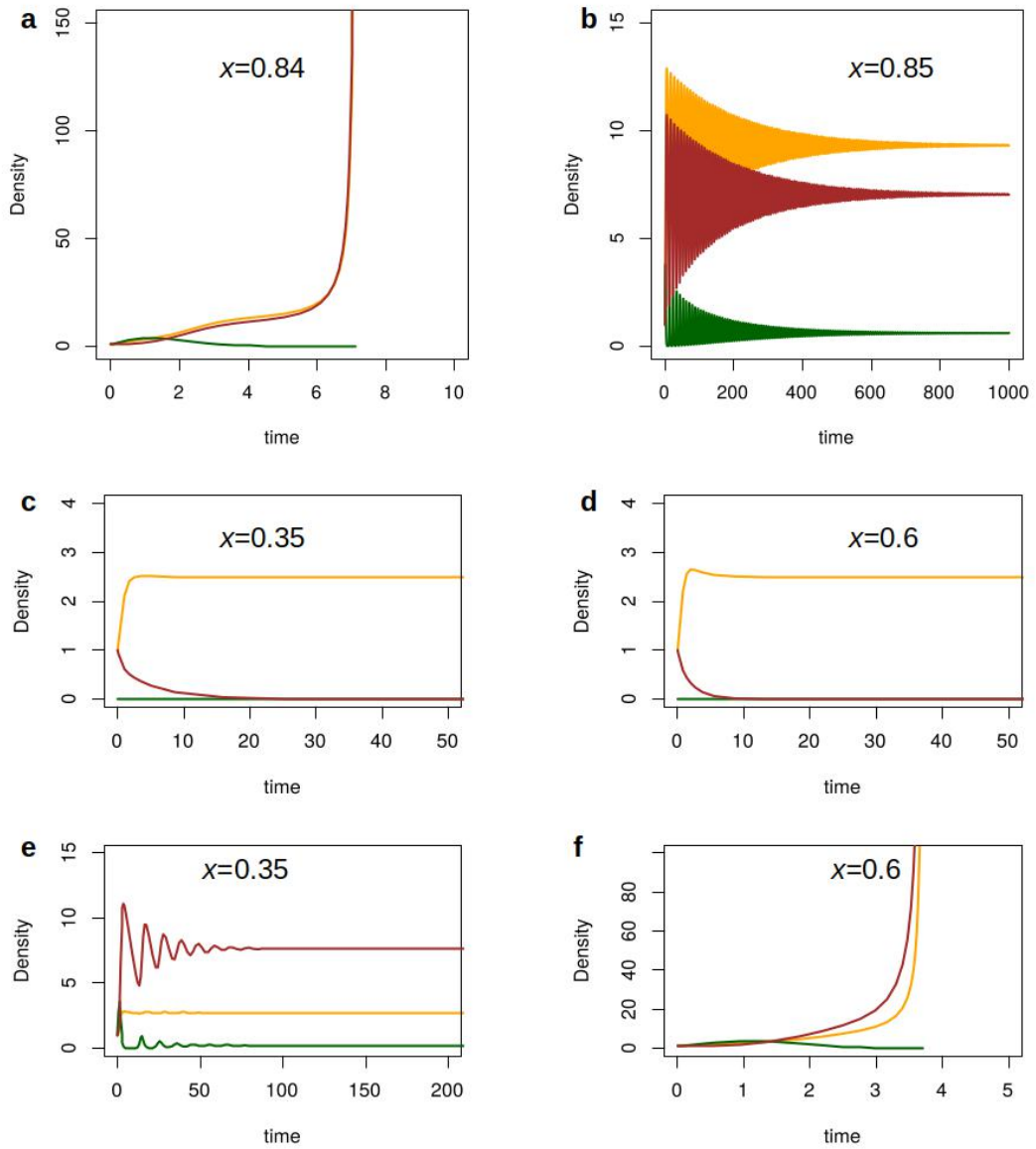
When considering a cost, this can either occur on the consumption of resource 1 or the consumption of resource 2. We now ask how the addition of this cost changes the impact of the positive effect on the equilibrium densities.

We obtain a general expression for the variation of the resources densities at the coexistent equilibrium using the consumer variation (derivative): the equation (S14) are obtained by deriving the expressions of the resources densities of system (S9).

$$\begin{aligned} R_{1,3}^*{}'(x) &= \frac{((-s_1+x)C_3^*)'(x)}{g_1} = -\frac{(s_1(x)-x)C_3^*{}'(x) + (s_1'(x)-1)C_3^*(x)}{g_1} \\ R_{2,3}^*{}'(x) &= \frac{(-s_2C_3^*)'(x)}{g_2} = -\frac{s_2(x)C_3^*{}'(x) + s_2'(x)C_3^*(x)}{g_2} \end{aligned} \quad (S14)$$

“Exploitation cost” unstable dynamics (grey area of Fig. 4a)

We present in Fig. S1 some temporal integration to illustrate the unstable dynamics in the grey area of Fig. 4a.



116 Figure S1: Temporal dynamics in the unstable parameter area. The consumer density is
 117 in brown, resource 1 density in orange, resource 2 density in green. Values are: $e_1=e_2=1$,
 118 $g_1=g_2=0.8$, $m=1$, $b_1=2$, $b_2=4$, $s_1(x)=0.5-0.5x$, $s_2=0.5$. In panel a, $x=0.84$ and the
 119 dynamics are unstable (exponential growth). In panel b, $x=0.85$ and the equilibrium is
 120 stable. In panels c and e, $x=0.35$, those panels differ in the initial conditions: in panel c,
 121 the initial state is C- R_1 and leads to the extinction of the consumer. In panel e, the
 122 initial state is C- R_1 - R_2 and leads to the maintain of the consumer but to the extinction of
 123 resource 2. In panels d and f, $x=0.6$. When starting from a C- R_1 state, the dynamics leads
 124 to the extinction of the consumer (panel d). When starting from a coexistent state, the

125 *dynamics leads to the extinction of resource 2 and the exponential growth of the*
126 *consumer and resource 1 (panel f).*

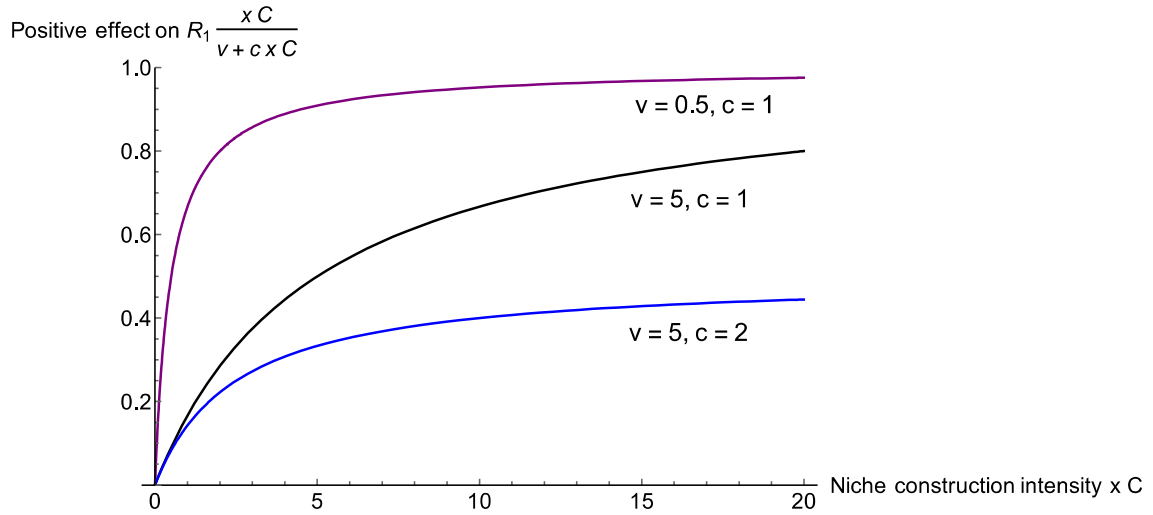
B) Robustness analysis (implementation of saturating niche construction in the model)

In the main text, we assumed a linear increase of the positive effect with the intensity of the niche construction effort. We expect this assumption to be unrealistic in some biological cases, where putting more effort into niche construction does not lead to a proportional effect on the resource growth rate, which may be limited by other constraints (resource, space, etc). To account for this, we model the effect of the resource growth as a saturating response of the niche construction intensity as a Holling type-II functional response for niche construction (saturating for high niche construction (ie, high trait x or consumer population)).

We consider the following equations:

$$\begin{cases} \frac{dC}{dt} = C(e_1 s_1 R_1 + e_2 s_2 R_2 - m) \\ \frac{dR_1}{dt} = R_1(b_1 - g_1 R_1 - s_1 C + \frac{x C}{v + c x C}) \\ \frac{dR_2}{dt} = R_2(b_2 - g_2 R_2 - s_2 C) \end{cases} \quad (S15)$$

When $x C$ is large, niche construction effects tend toward $\frac{1}{c}$. We present the functional response of niche construction on Fig. S1. Parameter v scales how fast this saturation takes place. For a given c (which gives the maximum positive effect, $\frac{1}{c}$), a higher v means a slower saturation. The term c scales the potential effect of niche construction (ie, for a very large investment), while v scales the immediate effect of niche construction (ie, how it varies for a small change in the investment).



144 *Figure S2: Functional response of niche construction intensity on the positive effect on R_1*
 145 *for three different parameters of the functional response.*

146 As in the linear model, the equilibria correspond to community states where either
 147 the resources coexist with or without the consumer. The density expressions at the
 148 coexistent equilibria are much more complex than in the linear model and not detailed
 149 here. Hence, we cannot obtain analytically the exhaustive conditions for feasibility and
 150 stability of the different equilibria (although we obtain necessary conditions from the
 151 Routh-Hurwitz criteria that can be used to obtain others results, as shown below)

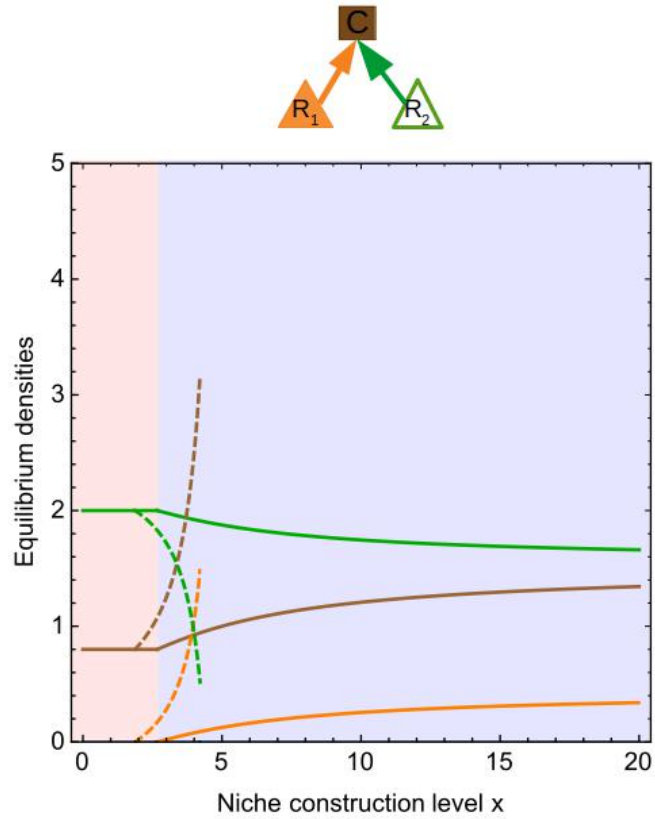
152 **1) “No cost” scenario**

153 In order to assess whether the main results concerning the effect of niche
 154 construction on the ecological dynamics of the system hold for this model, we
 155 analytically derive the effect of the niche constructing trait x on the equilibria density
 156 looking at the derivatives of the equations of system (S15) and solving the system to
 157 obtain the derivatives of each density. Those derivatives are presented in system (S16).

$$\begin{aligned}
\frac{\partial R_1^*}{\partial x} &= \frac{e_2 s_2^2 v C}{v(e_2 g_1 s_2^2 v + e_1 g_2 s_1(s_1 v - x)) + c x C(2v + c x C)(e_1 g_2 s_1^2 + e_2 g_1 s_2^2)} \\
\frac{\partial R_2^*}{\partial x} &= -\frac{e_1 s_1 s_2 v C}{v(e_2 g_1 s_2^2 v + e_1 g_2 s_1(s_1 v - x)) + c x C(2v + c x C)(e_1 g_2 s_1^2 + e_2 g_1 s_2^2)} \\
\frac{\partial C^*}{\partial x} &= \frac{e_1 s_1 g_2 v C}{v(e_2 g_1 s_2^2 v + e_1 g_2 s_1(s_1 v - x)) + c x C(2v + c x C)(e_1 g_2 s_1^2 + e_2 g_1 s_2^2)}
\end{aligned} \tag{S16}$$

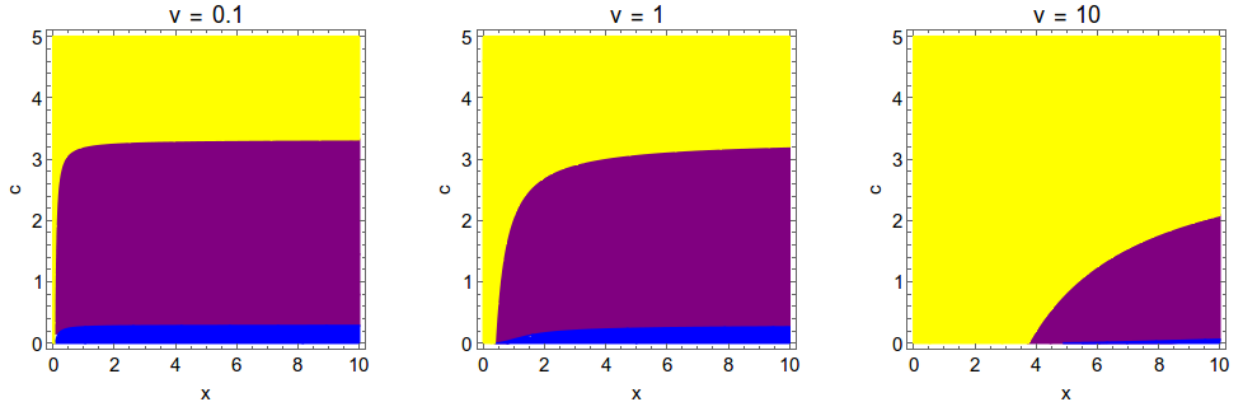
158 We show that the positivity of the denominator of all those derivatives is a
 159 necessary criterion for the stability of the equilibrium (using the Routh-Hurwitz stability
 160 criteria). Hence, in this benefit-saturating model, we obtain the same pattern as in the no
 161 cost scenario for the linear model: increasing niche construction as a positive effect on the
 162 helped resource density, a positive effect on the consumer density, and a negative effect
 163 on the alternative resource density.

164 In Fig. S3 we present the bifurcation diagram for the stable equilibrium densities.
 165 Because of the saturation in the functional response, the ecological states displays a limit
 166 when x tends to infinity. In the consumer- R_2 region, increasing x decreases stability (it
 167 facilitates the invasion of R_1) while in the coexistent region, increasing x increases
 168 stability.



169 *Figure S3: Stable equilibrium densities against the level of niche construction x in the no*
 170 *cost scenario, comparison with the linear model. The consumer density is in brown,*
 171 *resource 1 density in orange, resource 2 density in green. The saturating model is in solid*
 172 *lines, the linear model is in dashed lines. Parameter values are: $b_1 = 1$, $b_2 = 2$, $g_1 = g_2 =$*
 173 *0.8 , $e_1 = e_2 = 1$, $s_1 = s_2 = 0.5$, $m = 1$, $v = 5$, $w = 1$, $v = 0.2$, $c = 1$.*

174 To assess the different types of bifurcation diagram such as in Fig. S3, we represent
 175 two-dimensional bifurcation diagrams on both x and c (giving the maximum intensity) for
 176 three values of v (Fig. S4).

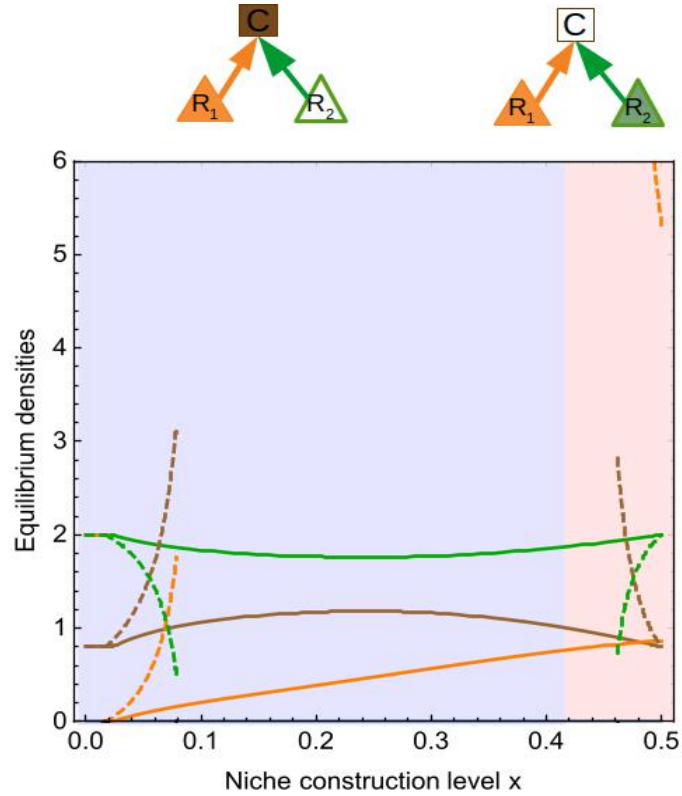


177 *Figure S4: Two-dimensional bifurcation diagrams: the stable community state is*
 178 *represented in the (x, c) parameter plane. A horizontal slice of the graph describes the*
 179 *ecological transitions when increasing x . The yellow, blue, and purple regions (resp.)*
 180 *correspond to stable $C-R_2$, $C-R_1$, $C-R_1-R_2$ equilibria. Parameter values are: $b_1 = 0.1$, $b_2 =$*
 181 *2 , $g_1 = g_2 = 0.8$, $e_1 = e_2 = 1$, $s_1 = s_2 = 0.5$, $m = 1$.*

182 We chose a high asymmetry in the resources growth-rate to highlight the effect of
 183 niche construction. First of all, in all panels we observe that increasing x has a positive
 184 effect on species coexistence, while increasing c reduces the potential effect of niche
 185 construction. When c is close to 0, we find the same pattern as in the linear model: when
 186 x increases, the ecological transition is $C-R_2 \rightarrow C-R_1-R_2 \rightarrow C-R_1$ which is consistent because
 187 it means that the functional response is almost linear. When c increases, we have two
 188 main possible dynamics: at intermediate c values, when increases x , we observe only the
 189 $C-R_2 \rightarrow C-R_1-R_2$ transition. At high c values, increasing x does not modify the ecological
 190 state which remains $C-R_2$. This is because at high c values, the maximum niche
 191 construction intensity ($1/c$) is small and does not compensate for the strong competitive
 192 ability between the two resources. At equal c the functional response is lower for a higher
 193 v , because increasing v reduces the immediate effect of niche construction. This explains
 194 why the yellow region (which corresponds to the exclusion of the less competitive,
 195 cultivated resource) is higher for higher v values (comparison of the three panels).

196 Now, we investigate how the addition of the functional response modifies the
 197 impact of niche construction on the ecological dynamics in the two trade-off scenarios.
 198 We keep the same trade-off implementations as in the linear model.

199 2)“Exploitation cost” scenario



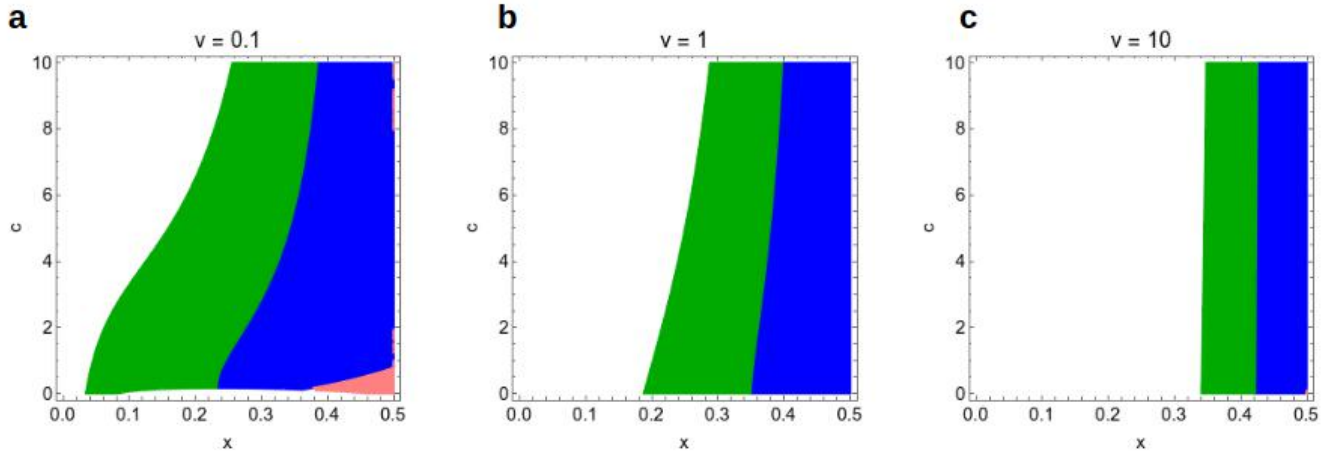
200 *Figure S5: Effect of x on the stable equilibrium densities at coexistence. The*
 201 *consumer density is in brown, resource 1 density in orange, resource 2 density in green.*
 202 *The saturating model is in solid lines, the linear model is in dashed lines. Parameter*
 203 *values are: $b_1 = 0.1$, $b_2 = 2$, $g_1 = g_2 = 0.8$, $e_1 = e_2 = 1$, $s_2 = 0.5$, $m = 1$, $v = 0.1$, $c = 2$, $s_1 =$*
 204 *0.5 , $\beta_1 = 1$ ($s_1(x) = s_1 - \beta x$).*

205

206 In this scenario, at low x values, increasing x increases the helped resource and the
 207 consumer and decreases the alternative resource (as in the linear model). At higher values,

208 increasing x leads to an increase in both resources densities and a decrease in the
 209 consumer density (cost of niche construction on its predation rate). We now investigate
 210 how this pattern is modified by the saturating function parameters.

211 In Fig. S6, we present the sign of the effect of x on the equilibrium densities.



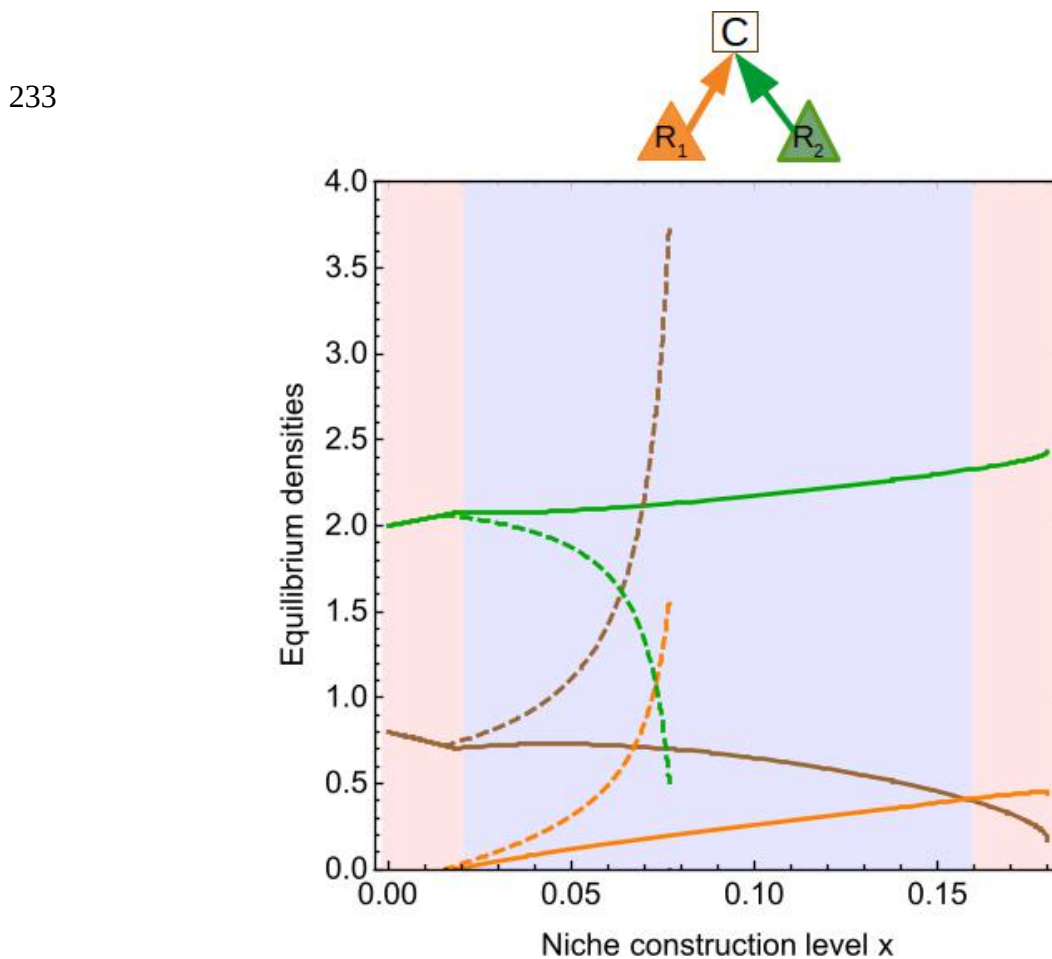
212 *Figure S6: Effect of x on the coexistent equilibrium densities, according to the*
 213 *parameters of the saturating function (sign of the density derivatives). In the blue region:*
 214 *the densities of R_1 and R_2 increase with x while C decreases in density. In the green*
 215 *region: the densities of R_1 and C increase with x while R_2 decreases in density (similarly*
 216 *to the no cost scenario). In the pink region, the densities of R_1 and C decrease with x while*
 217 *R_2 increase in density. In the white region there is no stable coexistent equilibrium.*
 218 *Parameter values are: $b_1 = 0.1$, $b_2 = 2$, $g_1 = g_2 = 0.8$, $e_1 = e_2 = 1$, $s_2 = 0.5$, $m = 1$, $s_1 = 0.5$,*
 219 *$\beta_1 = 1$ ($s_1(x) = s_1 - \beta x$).*

220 Note that C and R_2 always vary in opposite ways in this scenario (since its the
 221 predation rate of R_1 that is affected by niche construction). At low x and low trade-off
 222 intensity, we obtain the same pattern as in the no cost scenario (similarly to the linear
 223 model). At higher x values or trade-off intensity, x has a negative impact on the density of
 224 the consumer but not on the resources. Increasing the maximum attack rate s_1 does not

225 modify this general pattern but moves the two areas in the plane: if the s_1 is higher, then
 226 the consumer suffers less from the trade-off and the “no cost” pattern is obtained for
 227 higher x values.

228 3)“Opportunity cost” scenario

229 We conduct the same analysis for the “opportunity cost” scenario. There are more
 230 possible dynamics in this scenario (as in the linear model). All densities can vary in all
 231 directions when niche construction increases (in the previous scenario, R_2 and C were
 232 varying oppositely). The changes can be quite subtle.



234 *Figure S7: Effect of x on the stable equilibrium densities. The consumer density is*
 235 *in brown, resource 1 density in orange, resource 2 density in green. The saturating model*

is in solid lines, the linear model is in dashed lines. Parameter values are: $b_1 = 0.25$, $b_2 = 2$, $g_1 = g_2 = 0.8$, $e_1 = e_2 = 1$, $s_1 = 0.5$, $m = 1$, $v = 0.1$, $c = 2$, $s_2(x) = 0.5 - x$.

Fig. S7 shows a simple bifurcation diagram on x . For the main part of the parameter space, x has a negative impact on the consumer density, and a positive impact on the two resources densities.

We now investigate how this pattern is modified by the saturating function parameters. In Fig. S8, we present the sign of the effect of x on the equilibrium densities.

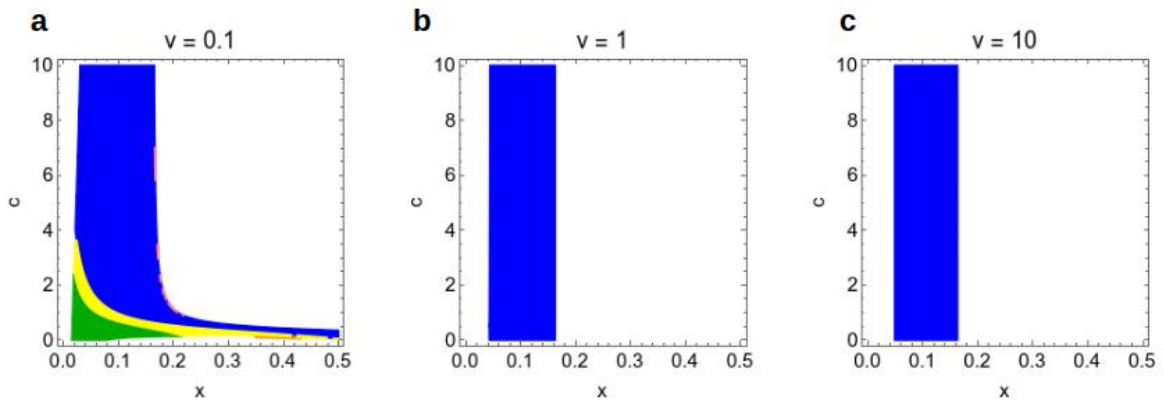


Figure S8: Effect of x on the coexistent equilibrium densities, according to the parameters of the saturating function (sign of the density derivatives). In the blue region: the densities of R_1 and R_2 increase with x while C decreases in density. In the green region: the densities of R_1 and C increase with x while R_2 decreases in density (similarly to the no cost scenario). In the pink region, the densities of R_1 and C decrease with x while R_2 increases in density. In the yellow region, all densities increase in x . In the white region there is no stable coexistent equilibrium. Parameter values are: $b_1 = 0.25$, $b_2 = 2$, $g_1 = g_2 = 0.8$, $e_1 = e_2 = 1$, $s_1 = 0.5$, $m = 1$, $s_2 = 0.5$, $\beta_1 = 1$ ($s_2(x) = s_2 - \beta x$).

There is no strong effect of the saturating response here, as the general pattern is not much affected by varying v or c . For the majority of parameter values, we obtain the same pattern as in Fig. S7: increasing x decreases C and increases the resources densities.

254 Overall the qualitative results are very similar between the linear and the saturating
255 model: we obtain the same pattern for the no cost scenario and the trade-offs have the
256 same qualitative effects on the equilibrium densities (though large differences exist in
257 terms of quantitative effects).

III Implications de la coévolution entre la construction de niche et la spécialisation sur les ressources pour le maintien de la diversité et la structure des communautés.

Ce chapitre s'appuie sur les résultats du chapitre précédent et présente l'étude de l'évolution du trait phénotypique d'investissement dans la construction de niche, selon les deux scénarios de coût allocatif définis précédemment (coût d'opportunité lorsque la construction de niche diminue la possibilité de chasser une proie alternative, ou coût d'exploitation lorsque la construction de niche diminue le taux d'attaque de la ressource aidée). On s'intéresse plus précisément à l'effet de la spécialisation sur les ressources sur l'évolution de la construction de niche, suivant une prédiction intuitive : on suppose que plus la spécialisation sur la ressource aidée est élevée (c'est-à-dire plus elle est profitable), plus la construction de niche sera sélectionnée. Inversement, plus la spécialisation sur la ressource alternative est élevée, moins la construction de niche devrait être sélectionnée. Nos résultats valident ces prédictions dans une certaine mesure, mais le coût de la construction de niche peut modifier la profitabilité relative des ressources et conduire à une corrélation opposée. Nous obtenons également des possibilités de diversification dans le trait de construction de niche du consommateur, avec coexistence d'un constructeur de niche spécialiste et d'un non-constructeur de niche généraliste. Ce chapitre constitue un article en préparation qui sera prochainement soumis.

Implications of coevolution of agriculture and resource foraging for the maintenance of species diversity and community structure

Aurore Picot, Thibaud Monnin & Nicolas Loeuille

5 **Keywords:** niche construction, evolution of specialization, indirect effects, agriculture, functional specialization

Abstract: Agriculture - cultivation of plants, algae, fungi and animal herding - is found in numerous taxa such as humans, but also ants, beetles, fishes and even bacteria. Such niche construction behaviours have evolved independently from hunter/predation behaviours, though
10 many species remain primarily predators. We here investigate when such a transition from predation/hunter behaviour to agriculture is favoured. In these systems where a consumer has a positive effect on its resource, we can expect an allocative cost of agriculture for the farmer, hence modifying the selective pressures acting upon it. The management of the resource may have a negative effect on its consumption: for instance, when the consumer defends the resource against
15 other predators (exploitation cost). In other situations, the cost may occur on the foraging of alternative resources, for instance if the consumer spends more time nearby the farmed resource (opportunity cost). Here, we develop a simple three-species model constituted by a farmer species that consumes two resource species, one of them receiving an additional positive effect from the consumer. We consider two tradeoff scenarios based on how the cost of agriculture is implemented,
20 either as an exploitation cost or as an opportunity cost. We use an adaptive dynamics approach to study the conditions for the coevolution of the investment into agriculture and specialization on the two resources, and consequences on the ecological dynamics of the community. We show a feedback between the evolution of agriculture and specialization on the helped resource, that can lead to varying selected intensity of agriculture, from generalist strategies with no agriculture, to
25 farmer phenotypes that are entirely specialized on the farmed resource, with possible coexistence between those two extreme strategies.

Introduction

Some of the species that display the greatest ecological success perform agriculture, that we here define as the cultivation of plants, algae, fungi and the herding of animal. Agriculture is a type of niche construction, that is the active modification of its environment by an organism, that potentially feedbacks on the selective pressures acting upon it (Odling-Smee, Laland, and Feldman 2003). We can obviously think of the impact of agriculture on the evolutionary history of humans and species affected by agriculture (Boivin et al. 2016). Humans have been causing both ecological and evolutionary change through their practice of agriculture, from direct effects such as artificial selection and domestication, to indirect effects such as climate change or introduction of invasive species, and causing the evolution of resistance to use of herbicides or pesticides (Thrall et al. 2011; Loeuille, Barot, and Georgelin 2013). The consequences of domestication, for instance, are important not only for the selected species (that can display drastic modification of their phenotypic traits contrary to the ancestral, undomesticated species, as in wheat (Thrall et al. 2011) but also at the community level because biomass of the domesticated species will be largely higher than the wild ones. Humans are not the only species to practice agriculture. Some ant species can use other insects, such as aphids, as cattle, or cultivate fungi (Mueller et al. 2005). Numerous taxa in fact benefit from actively managing their resources: agriculture is also found in termites, beetles, fishes, nematodes and even microorganisms (Boomsma 2011; Hata and Kato 2006; Thutupalli et al. 2017). The benefits associated with agriculture are easily understandable in changing, unpredictable and competitive environments: it potentially increase the resource availability, limits competition if the cattle or exploitation is privatized, and the predictability of resource abundance can provide less risk than those associated to foraging.

In a consumer-resource theory perspective, agriculture can be envisioned as a modification of a purely trophic interaction between a consumer and a resource: this interaction is not only consisting of consumption or predation, but contains an additional positive effect of the consumer on the resource, which has been described in various contexts (Abrams 1992; Brown et al. 2004; Terry, Morris, and Bonsall 2017). The ecological and evolutionary consequences of including positive

effects into trophic networks have received increasing attention (Kéfi et al. 2012; Fontaine et al.
55 2011; Mougi and Kondoh 2012). Accounting for such non trophic interaction alters for instance on
stability of networks and coexistence of species. Positive effects associated with agriculture can
emerge from different consumer behaviours (protection against predators, helped reproduction or
dispersal, for instance) and impact for the resource demography in various ways (increase of the
carrying capacity, increase of the growth rate) that are expected to a increase the resource
60 profitability for the farmer species, compared to alternative foraged resources. The evolution of
agriculture has been envisioned in the niche construction perspective, particularly in the human
context (Zeder 2016; Rowley-Conwy and Layton 2011; Boivin et al. 2016). A classical example of
the consequences of niche construction through agriculture is the evolution of lactose tolerance in
humans (Laland and O'Brien 2011). More generally, explicitly accounting for niche construction in
65 models theory leads to patterns that would not be predictable otherwise (Kylafis and Loreau 2011).

Jointly to the niche construction perspective, the ecological and evolutionary consequences of
agriculture can naturally be conceived in the light of foraging theories (optimal foraging, (Charnov
1976; Pyke, Pulliam, and Charnov 1977), adaptive foraging, (Loeuille 2010)). This can help
understand the classical question of the potential transition between foraging strategies such as
70 hunting, gathering, to agricultural strategies. The evolution of agriculture can lead to full
specialization and reciprocal dependency of the agricultural partners, as in fungus-growing ants
(Mueller et al. 2005). To understand those two questions (transition to settled agriculture, extreme
specialization), we can use the evolution of specialization framework (Egas, Dieckmann, and
Sabelis 2004; Abrams 2006). Optimal foraging theory predicts that the specialization of a consumer
75 will evolve depending on the resources profitabilities. Agriculture practice can then modify the
resource profitability through the modification of its abundance. Hence we expect that increasing
agriculture selects for higher specialization on the cultivated resource that becomes more
profitable, selecting for more agriculture, leading to a positive feedback between agriculture and
specialization on the cultivated resource. As a consequence, we should expect reciprocal
80 evolutionary consequences (or coevolution) between the evolution of specialization (*sensu*
consumption, predation) on the resources, and the evolution of agriculture. In this perspective, we

can understand the evolution of agriculture as the addition of another dimension to the classic evolution of specialization: an organism allocates energy or time between the consumption of different resources, and the cultivation of one or several resources. We can then expect two types of evolutionary outcomes: either a high level of agriculture with a high specialization on the managed resource, or no agriculture and generalism or a specialist on another resource.

This simple prediction can be modified by taking account of the cost associated with agriculture: the niche constructing phenotype can first be threatened by cheaters, if niche construction benefits are shared by all the population (potentially leading to a tragedy of commons, (Hardin 1968)). Farming can then be considered a public good (Thutupalli et al. 2017). Even if the threat of freerider invasion is overcome for instance through privatization (pleiotropy, (Chisholm et al. 2018), monopolization of the niche (Krakauer, Page, and Erwin 2009)), trade-offs can still mitigate the evolution of agriculture by altering the profitabilities of the resources: if the cultivated resource is initially much less profitable than an alternative resource, we predict that agriculture may be counter-selected despite potential benefits. Behaviours associated with agriculture can be costly because of a high presence of competitors, predators or pathogens of the resource that need to be actively protected (Stadler and Dixon 2005; Hübner and Völkl 1996; Adams et al. 2013; Fernández-Marín et al. 2013; Thutupalli et al. 2017). Here, we investigate the cost of agriculture in the foraging theory perspective: increasing the niche construction activity occurs at a cost on the consumption of resources, because of a limited energy or time budget available to the farmer species. Agriculture can, as a type of resource exploitation, decrease the consumption of an alternative resource (“opportunity cost”, that is used in (Picot, Monnin, and Loeuille 2018)). It can as well decrease the consumption of the managed resource, eg if defending it against predators or competitors implies moving away from the resource site, or allocating more time to defense rather than consumption (“exploitation cost” scenario, (Picot, Monnin, and Loeuille 2018)).

Because of the previously stated feedback loop, understanding the (co)evolution of agriculture and specialization requires to investigate its ecological consequences in terms of variations in resource abundances. In humans, agriculture is known to have drastic effects on the community and ecosystem level properties: for instance, by introducing invasive species that

engage in apparent competition with native ones (Geslin et al. 2017; David et al. 2017). This question is more generally linked to those of maintaining biodiversity through agriculture (Emmerson et al. 2016), or the loss of ancestral cultivated morphs following extreme specialization. The study of indirect effects may give insights on the community consequences of evolution of agriculture, that we replace in a consumer-resource perspective. Indirect effects are effects of one species on another, transmitted by another species (Wootton 1994). Then, when a consumer consumes two resources, those resources engage in apparent competition (Holt 1977): an increase in density of one resource may decrease the other resource growth rate through their interaction with the consumer. In an ecological analysis of a consumer-resource model with niche construction, Picot, Monnin, and Loeuille (2018) show that cultivated and non-cultivated resources may then engage in apparent competition through the interaction with the consumer. Without considering any cost, increasing niche construction has a positive effect on the managed resource density, which translate in a bottom-up positive effect on the consumer density, and a negative effect on the alternative density, because of apparent competition. Considering costs of niche construction mitigates this result: in particular, if the cost of niche construction is high enough in terms of resource consumption, increasing it may lead to counter-intuitive increase in the alternative resource density: because of a decrease in its consumption rate (“opportunity cost” scenario) and/or a decrease of the consumer density (“exploitation cost” scenario and “opportunity cost”).

In this study, we theoretically investigate the evolution of agriculture in a two-resource, one consumer module. We assume two trade-offs scenario: either investing into agriculture decrease the consumption of the managed resource, or it decreases the consumption of the alternative resource. We use adaptive dynamics and numerical simulations to study the evolution and coevolution of the niche constructing trait and the specialization on the two resources (Geritz et al. 1998). We address the following questions: (1) How does a fixed foraging strategy impact the selected investment into agriculture? We predict that a high specialization on the managed resource favours the evolution of agriculture, while a high specialization on the alternative resource prevents it. (2) How does the evolution of niche construction impact the coexistence of the resources and the functioning of the

system? We then predict that a high selected level of agriculture leads to the exclusion of the alternative resource because of increased apparent competition, while counter-selection of niche construction should lead to coexistence of the resources.

Model presentation

Ecological dynamics

Our model is based on ordinary differential equations describing the ecological dynamics of the consumer and two resource species. In this simple model (eq (1)), the consumer species C interacts with the two resources R_1 and R_2 . The resource R_1 is managed through agriculture: we assume it receives a positive effect that increases its growth rate, but it is also consumed. The alternative resource R_2 is only consumed:

$$\begin{cases} \frac{dC}{dt} = C(e_1(x)s_1(x)R_1 + e_2s_2(x)R_2 - m) & (a) \\ \frac{dR_1}{dt} = R_1(b_1 - g_1R_1 - s_1(x)C + wxC) & (b) \\ \frac{dR_2}{dt} = R_2(b_2 - g_2R_2 - s_2(x)C) & (c) \end{cases} \quad (1)$$

The consumer *per capita* growth rate depends on its consumption of resources (modelled by specialization on resource R_i , s_i , and consumption efficiency of resource R_i , e_i) and on its death rate m . In the absence of the consumer, the two resources grow logistically (allowing for their coexistence in such situations): b_i is the birth rate and g_i is the intraspecific competition rate for resource R_i . Only apparent competition through the interactions with the consumer is considered here: we do not consider any direct competition between resources, which allows to clearly identify the impacts of the consumer. The resources variation also depends on their consumption by the consumer, modelled through consumption rate s_i (or specialization). Additionally, the resource R_1 receives a positive effect from agriculture, proportional to the investment into niche construction x and niche construction efficiency w . We assume that e_i , s_i , b_i , g_i , x are positive, so that the two resources have a positive intrinsic growth rate. Niche construction is then facultative for the maintenance of R_1 .

160 Trade-offs: costs and benefits of niche construction

As stated above, we assume that agriculture occurs at a cost for foraging on the resources. We consider two trade-off scenarios that rely on a time or energy constraint: increasing the agriculture intensity can decrease the consumption of the managed resource (“exploitation cost”, $s_1'(x) < 0$) or the consumption of the alternative resource (“opportunity cost”, $s_2'(x) < 0$). We consider that the
165 three traits are linked through the following formula:

$$x^k + s_1^k + s_2^k = L \quad (2)$$

L represents the total amount of time or energy that the consumer allocated between niche construction and the consumption of the two resources. In the opportunity cost scenario, s_1 is fixed while in the exploitation cost scenario, s_2 is fixed. In the coevolution scenario, the three traits may evolve jointly along the trade-off surface. The exponent k shapes the trade-off (accelerating for a
170 concave trade-off or saturating for a convex trade-off).

We also assume that niche construction provides a direct benefit for the organisms performing it: for instance, agriculture can provide a more direct access to the managed resource and increase its consumption efficiency, because of proximity, or another adaptation. This inclusion of a direct benefit (consumption efficiency is positively linked to the agricultural trait), has been shown to
175 favor the evolution of niche construction (Chisholm et al. 2018). In our case, we consider the simple formula

$$e_1(x) = (1+x)^u \quad (3)$$

where $u < 1$ indicates saturating efficiency increase (diminishing returns, for instance if the efficiency consumption is constrained by other factors, such as physiological ones) while $u > 1$ indicates an accelerating response.

180 Ecological dynamics

The ecological dynamics of a similar system has been studied in Picot, Monnin, and Loeuille (2018), assuming a fixed level of niche construction, and differing only in the trade-off function that are used: niche construction intensity decrease the specialization rates s_1 and s_2 linearly, by a

factor β and no direct benefit of niche construction is assumed (this would mean $u=0$ in our present
 185 model). However, some general considerations apply in the present model: different types of
 ecological equilibria are obtained: either the coexistence of the two resources, with or without the
 consumer, or the maintaining of one resource (still with or without the consumer) or the extinction
 of all species.

Evolutionary dynamics

190 We study the evolution of the phenotypic trait x using the adaptive dynamics framework
 (Dieckmann and Law 1996; Geritz et al. 1998). Adaptive dynamics allows to investigate
 evolutionary dynamics of phenotypic traits while defining the fitness of a given phenotype based
 on its ecological dynamics. The analytical framework rely on the separation of ecological and
 evolutionary timescales, while numerical simulations may modulate the two timescales. The
 195 evolution of a trait is studied through several steps, assuming clonal reproduction, and small and
 rare mutations:

- the ecological equilibrium is determined, for a monomorphic population of resident trait x_{res}
 (by nulling equations 1(a) to 1(c))
- a rare mutant with trait x_{mut} is introduced and replaces the resident trait if its invasion fitness
 200 (ie, its *per capita* growth rate when rare, based on eq1(a)) is positive. The invasion fitness is given
 by:

$$W(x_{mut}, x_{res}) = e_1(x_{mut})s_1(x_{mut})R_1(x_{res}) + e_2s_2(x_{mut})R_2(x_{res}) - m \quad (4)$$

The new ecological equilibrium is established and the process is iterated.

A deterministic approximation of the evolution of the trait is given by the canonical equation of
 adaptive dynamics (Dieckmann et Law 1996) :

$$\frac{dx}{dt} = \frac{1}{2} \mu \sigma^2 N^0(x_{res}) \left. \frac{\partial W(x_{mut}, x_{res})}{\partial x_{mut}} \right|_{x_{mut} \rightarrow x_{res}} \quad (5)$$

205 $\mu \sigma^2 N^0(x_{res})$ is the evolutionary potential, that is total phenotypic variability brought by mutations with μ the *per capita* mutation rate, σ^2 the phenotypic variance associated to these mutations and $N^0(x_{res})$ the resident population equilibrium density. The selection gradient

$\left. \frac{\partial W(x_{mut}, x_{res})}{\partial x_{mut}} \right|_{x_{mut} \rightarrow x_{res}}$ is derived from the invasion fitness (eq 4) and corresponds to the slope

of the fitness landscape around the resident population, therefore representing the selective
 210 pressures acting on the phenotypic variability brought by mutations. The traits that nullify this gradient are called singular strategies (Dieckmann and Law 1996). Dynamics around these singular strategies are characterized by the second partial derivatives of fitness (Dieckmann and Law 1996; Geritz et al. 1998). This allows to distinguish two stability-related properties: invasibility and convergence. A singular strategy x^* is non-invasible (Maynard Smith 1982), or evolutionary stable
 215 if:

$$\left. \frac{\partial^2 W(x_{mut}, x_{res})}{\partial x_{mut}^2} \right|_{x_{mut} \rightarrow x_{res} \rightarrow x^*} < 0 \quad (6)$$

i.e. when the singular strategy is the resident population, no nearby mutant can invade.

A singular strategy is convergent or continuously stable (Eshel 1983) if:

$$\left. \frac{\partial^2 W(x_{mut}, x_{res})}{\partial x_{mut}^2} \right|_{x_{mut} \rightarrow x_{res} \rightarrow x^*} + \left. \frac{\partial^2 W(x_{mut}, x_{res})}{\partial x_{mut} \partial x_{res}} \right|_{x_{mut} \rightarrow x_{res} \rightarrow x^*} < 0 \quad (7)$$

i.e., considering a resident population close to the singular strategy, mutants that are even closer to it are selected. The two trade-off scenarios lead to different fitness expression for each scenario,

220 since in the “exploitation cost” scenario, s_2 is fixed and $s_1(x) = (L - s_2^k - x^k)^{\frac{1}{k}}$ while in the

opportunity cost scenario s_1 is fixed leading to $s_2(x) = (L - s_1^k - x^k)^{\frac{1}{k}}$.

Using numerical simulations, we illustrate the evolution of x in the “exploitation cost” and “opportunity cost” scenarios, and the coevolution of s_1 , s_2 , and x given the constraint (equation (2)). In this last case, we introduce mutations on x and assume it incurs an equal cost on both resource consumption. Then we assume that the cost of agriculture is equally shared between the two consumptions.

Results

1) Evolutionary dynamics of agriculture in the two trade-off scenarios

“Exploitation cost” scenario: managing the resource or consuming it.

In this scenario, increasing the intensity of niche construction negatively impacts the consumption of the helped resource. We first study the general possible evolutionary dynamics in function of the trade-off shape, then focus on the linear trade-off scenario to get a more thorough mathematical investigation. As a first step, we do not specify the various functions implied in the biological trade-off, to have a general analysis of possible evolutionary dynamic: we ignore equations 2 and 3 and assume that s_1 decreases with x while e_1 increases with x .

Using the adaptive dynamics framework, we derive in eq (8) the fitness of a mutant of trait x_{mut} appearing in a resident population of consumer with trait x_{res} .

$$W(x_{mut}, x_{res}) = e_1(x_{mut})s_1(x_{mut})R_1^*(x_{res}) + e_2s_2R_2^*(x_{res}) - m \quad (8)$$

We then differentiate the fitness gradient to find singular strategies, that is potential endpoints of evolution (equation (9)): only the first part of the fitness depends on the mutant trait.

$$G(x_{mut}, x_{res}) = \frac{\partial W(x_{mut}, x_{res})}{\partial x_{mut}} = (e_1'(x_{mut})s_1(x_{mut}) + e_1(x_{mut})s_1'(x_{mut}))R_1^*(x_{res}) \quad (9)$$

From this equation, we immediately note that if we do not consider a direct benefit to niche construction ($e_1'(x_{mut})=0$), the fitness gradient becomes negative (as $s_1'(x_{mut})<0$): this leads to gradual decrease of the trait and counter-selection of niche construction. This is consistent with the result of Chisholm et al. (2018): considering a direct benefit (from pleiotropy or pseudo-

spatialization) is necessary to avoid a tragedy of the commons. That is inevitable given that our non
 245 spatial model implicitly assumes that all consumers have access to the farmed resource. Let us
 consider from now that $e_1'(x_{mut}) > 0$. Assuming that the helped resource is not extinct, the position of
 singular strategies x^* can be obtained from eq (10) and does not depend on the resident trait x_{res} .

$$(e_1 s_1)'(x^*) = e_1'(x^*) s_1(x^*) + e_1(x^*) s_1'(x^*) = 0 \quad (10)$$

This mathematical condition means that the singular strategies correspond to an optimum of the
 realized consumption of the managed resource: if this strategy is an evolutionary endpoint,
 250 evolution optimize effective consumption of the managed resource, since the consumption
 efficiency and specialization rate vary oppositely with agriculture trait x . We then expect
 intermediate levels of agriculture to be selected for. In the scenario, we also note that the value of
 the singular strategy only depends on this consumption-efficiency optimization: the densities of the
 resource do not matter.

255 Replacing the fitness gradient with the chosen functions of equations 2 and 3 (in equation (10))
 leads to:

$$(L - s_2^k - x^{*k})^{\frac{1-k}{k}} (x^{*k} - (L - s_2^k) u x^{*u} + (1+u) x^{*k+u}) = 0 \quad (11)$$

And the condition for non-invasibility and convergence (that are equivalent here, see
 Supplementary Information for details) is:

$$(u-1) u x^{*u} - \frac{2u x^{*k+u}}{L - s_2^k - x^{*k}} - \frac{(k-1)(L - s_2^k) x^{*k} (1 + x^{*u})}{(L - s_2^k - x^{*k})^2} < 0 \quad (12)$$

In the linear case ($u=k=1$), the equation (11) becomes $(x^* - (L - s_2) x^* + 2 x^{*2}) = 0$. We obtain
 260 two possible singularities: $x^* = 0$ (which is a neutral case in the sense that the second derivative is

null) or $x^* = \frac{(L-s_2-1)}{2}$ which is always convergent and non-invasible (CSS) (the second

derivative expressed in (12) is $\frac{-2x^{*2}}{L-s_2-x^*}$ and is negative): it is an evolutionary endpoint.

While a completely general study using non-linear trade-offs is not possible, note that a sufficient condition to obtain a CSS is that $u < 1$ and $k > 1$ (see equation (12)), in other terms
 265 having diminishing returns of niche construction on resource consumption efficiency and a concave trade-off between specialization and niche construction. If $u > 1$ and $k < 1$ (accelerating efficiency and convex trade-off) the strategy may be characterized as a repeller: an unstable evolutionary point depending of the sign of our expression. In this case, directional selection brings the trait to either zero niche construction (and total consumption), or total niche construction (and zero
 270 consumption), the latter case being less likely biologically. We show the possible evolutionary dynamics for different trade-off shapes in Supplementary figure S1.

“Opportunity cost” scenario: managing one resource or foraging on another resource

When increasing agriculture occurs at a cost of the consumption of the alternative resource, the invasion fitness of a mutant of trait x_{mut} appearing in a resident population of consumer with trait
 275 x_{res} is derived:

$$W(x_{mut}, x_{res}) = e_1(x_{mut})s_1R_1^*(x_{res}) + e_2s_2(x_{mut})R_2^*(x_{res}) - m \quad (13)$$

To obtain the fitness gradient $G(x_{mut}, x_{res})$ we consider the derivation of the fitness with respect to the mutant trait x_{mut} :

$$G(x_{mut}, x_{res}) = \frac{\partial W(x_{mut}, x_{res})}{\partial x_{mut}} = e_1'(x_{mut})s_1R_1^*(x_{res}) + e_2s_2'(x_{mut})R_2^*(x_{res}) \quad (14)$$

Singularities x^* are obtained through nulling $G(x^*, x^*)$. The position of the singularity depends on optimizing both the consumption efficiency and the cost on the alternative resource consumption.
 280 Contrary to the previous scenario, the resident agricultural trait x_{res} matters for the position of the

singularity. The non-invasibility condition is given for a general trade-off and for our chosen trade-off functions in equation (14):

$$\begin{aligned} e_1''(x^*)s_1R_1^*(x^*)+e_2s_2''(x^*)R_2^*(x^*)<0 \\ e_1(u-1)ux^{u-2}s_1R_1^*(x^*)+e_2(1-k)(L-s_1^k)x^{k-2}(L-x^{*k}-s_1^k)^{\frac{1}{k}-2}R_2^*(x^*)<0 \end{aligned} \quad (15)$$

In the linear case ($u=k=1$), the invasibility criteria is null, but not necessarily the convergence criteria. This can lead us to identify parameters set for which the strategy is convergent, and
285 invasible.

As in the previous scenario, we can get partial information in the non-linear cases. We obtain a sufficient condition for non-invasibility of the singular strategy (equation (15)) (ie if this level of agriculture is reached, it is an ESS): $u < 1$ and $k > 1$. A sufficient condition for the invasibility of the point is that if $u > 1$ and $k < 1$. Those conditions are the same as for the “exploitation cost”
290 scenario invasibility condition, but are not conditions for the evolutionary convergence that we only study numerically (see Supplementary information for the convergence condition).

2) Effect of specialization patterns on the evolutionary dynamics of agriculture and feedbacks on the ecological dynamics

In the “exploitation cost” scenario, when we consider linear functions, we obtain a continuously
295 stable strategy (CSS) that is both convergent and non-invasible. Moreover we obtain the value of this selected level of agriculture expressed in eq 16:

$$x^* = \frac{(L-s_2-1)}{2} \quad (16)$$

This singular strategy is positive if $s_2 < L-1$. If $s_2 > L-1$, the value of the singularity becomes negative and the niche constructing trait evolves to 0. From the expression of the singularity (eq 16) we show that the selected level of niche construction is negatively correlated to
300 specialization on resource R_2 . This is an intuitive result that we predicted in the introduction. The consumption of the managed resource at the evolutionary equilibrium ($s_1(x^*)$) is

$$s_1(x^*) = L - s_2 - \frac{(L-s_2-1)}{2} = \frac{(L-s_2+1)}{2} .$$

We plot the value of the selected agriculture level and

consequent consumption of the managed resource, as a function of specialization on resource 2 in Figure 2 a. We also plot the evolutionary equilibrium densities in Figure 2 b. We represent the area of stable coexistence of the species when resource 2 specialization s_2 and x vary (ecologically). We show that the selected value of agriculture, x^* (represented as a black line) falls in the coexistence area (the black arrows indicated the direction of evolution, meaning that starting from a high value of agriculture, evolution brings the trait back into a coexistence area).

We show that the slope of the selected x^* and $(s_1(x^*))$ levels is the same (the lines are parallel), meaning that the cost of increasing consumption of resource 2 is equally shared between niche constructing activities and exploitation of the managed resource. This comes directly from our trade-off expression: mathematically, we assume that the total amount of energy or time L is a linear combination of all the traits and here they all have the same coefficient (ie, 1). If we consider different coefficients, that is that the variation of each trait does not have the same impact on the energy allocation, then at the evolutionary equilibrium, modifying the specialization on resource 2 would lead to weighted cost on agriculture investment and the resource 1 consumption (see Supplementary Figure S2). In the non-linear CSS cases, we also obtain a negative correlation between the intensity of alternative resource consumption and the evolved level of agriculture. When the strategy is a repellor, the singular strategy value is now positively related to the specialization on R_2 . That means that the higher s_2 , the larger the range of initial traits that lead to zero specialization (see Supplementary Figure S3).

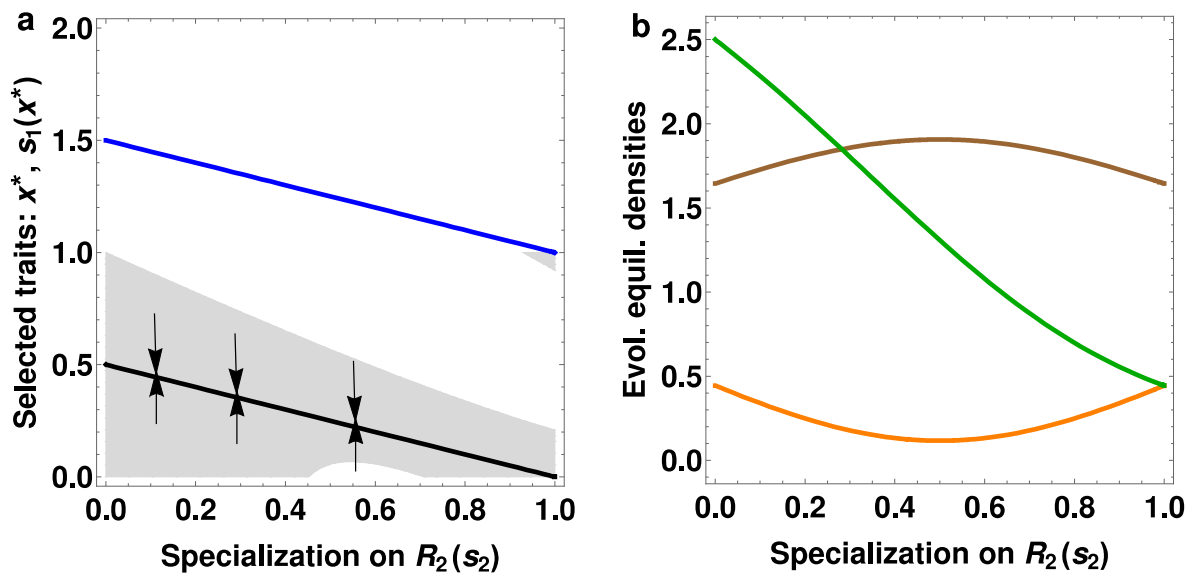


Figure 2: Effect of specialization on resource 2 on the evolutionary and ecological dynamics in the “exploitation cost” scenario. a) effect on the selected level of niche construction x^* (in black) and subsequent consumption of resource 1, $s_1(x^*)$ (in blue). The area of stable ecological coexistence of the three species when varying agriculture and the specialization on R_2 (ie, in a (s_2, x) plane) is represented in grey. b) effect on the species densities at the ecological evolutionary equilibrium (that is at the selected niche construction): the consumer is in brown, R_1 is in orange, R_2 is in green. $b_1 = b_2 = 2$, $g_1 = g_2 = 0.8$, $e_1 = e_2 = 1$, $L = 2$, $w = 1$, $m = 0.8$, $k=1$, $u=1$

In the “opportunity cost” scenario, we do not obtain an analytical value of the expected evolved level of agriculture: it is obtain by numerically nulling the fitness gradient (equ. (14)), and then computing the dynamics (convergence and invasibility criteria). We do this for a range of s_1 traits in order to investigate our prediction stating that the more the consumer is specialized on the managed resource, the more it should allocate to agriculture. On figure 3 we present the selected investment into agriculture in CSS cases (evolutionary endpoint), as well as the resulting specialization on the alternative resource, and the densities of the species at the evolutionary equilibrium.

When specialization on the managed resource is relatively low (left part of figure 3a), consistently with our prediction, increasing the level of specialization leads to an increase in the selected agriculture intensity. Meanwhile, the level of foraging on resource 2 decreases. However, when specialization is higher (right part of figure 3a), this pattern is reversed: now, increasing specialization leads to a lower selected level of agriculture. We can explain this by considering the evolutionary equilibrium densities (figure 3b): because an increase in specialization decreases the foraging on resource 2 (blue line, fig 3 a), the alternative resource suffers less from the indirect effects: in the second part of the graph, it increases in density (green line). This increases its profitability and then selects for less niche construction.

As in the “exploitation cost” scenario, the selected agriculture level (x^* , black line) falls in the coexistence area represented in gray for all specialization values. However, this is not always the case and in particular seems to depend on the trade-off shapes, and effect of niche construction on the helped resource, that mediates apparent competition and hence coexistence. We can obtain insight from how evolution could reduce coexistence from figure 3b: at low s_1 , increasing

350 specialization on the helped resource decreases the alternative resource density at the evolutionary equilibrium, because it selects for more niche construction. Then we can imagine that if this pattern is even stronger, it could lead to the extinction of the alternative resource. This is indeed what is observed when the helped resource obtains even higher benefits from niche construction (high conversion efficiency w): this makes apparent competition stronger and for intermediate R_1 specializations, R_2 may become extinct (see Supplementary Figure S4). In this case, evolution kills the alternative resource but also destabilizes the community: it increases the agriculture trait to levels where the consumer and helped resource display exponential growth.

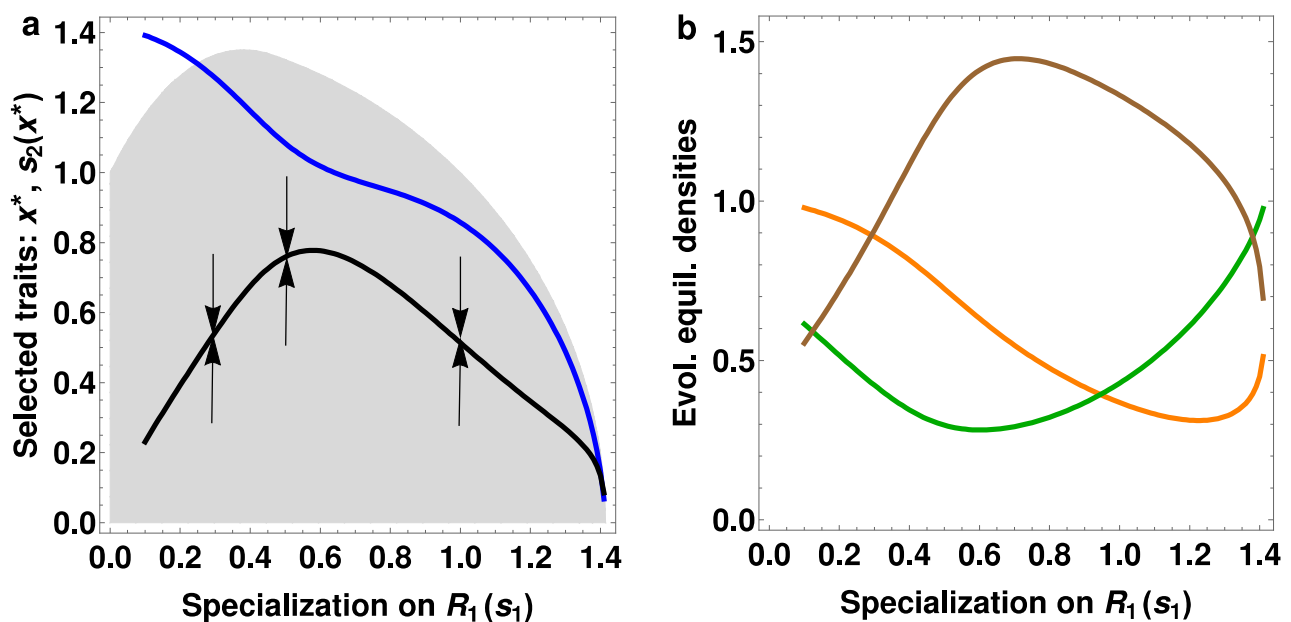


Figure 3: Effect of specialization on resource 1 on the evolutionary and ecological dynamics in the “opportunity cost” scenario. a) effect on the selected level of niche construction x^* (in black) and subsequent consumption of resource 2, $s_2(x^*)$ (in blue). The area of stable ecological coexistence of the three species when varying agriculture and the specialization on R_1 (ie, in a (s_1, x) plane) is represented in grey.. b) effect on the species densities at the ecological evolutionary equilibrium (that is at the selected niche construction): the consumer is in brown, R_1 is in orange, R_2 is in green. $b_1 = b_2 = 2$, $g_1 = g_2 = 2$, $e_1 = e_2 = 2$, $L = 2$, $w = 0.1$, $m = 2$, $k = 2$, $u = 0.5$

365 Can evolution increase the diversity of the system?

In the “exploitation cost” scenario, because the non-invasibility and convergence criteria are equivalent, the two only types of evolutionary dynamics are evolutionary endpoints (CSS) that

select for intermediate agriculture levels, or repellors leading to runaway evolution towards no niche construction, full niche construction (potentially destabilizing for the community) or to intermediate levels of niche construction (see supplementary figure S1).

In the “opportunity cost”, all types of singular strategies can be potentially obtained, combining convergence and non-convergence, invasibility and non-invasibility. In particular, it is possible to obtain convergent points that are invisable: evolutionary branching points. In such dynamics, the traits evolves towards the singularity value where disruptive selection is experienced: then dimorphism can appear in the consumer population. We illustrate these dynamics in figure 4: if the initial level of niche construction is high enough (that is, higher than the repellor value of the singularity, around 0.4 in the example), it evolves towards the singularity (around 1.2) where it experiences disruptive selection: we then observe the coexistence of two consumers in the population, one with a high value of niche construction investment, one not investing at all into niche construction. If initial niche construction investment is too low, it is then counter-selected and evolves towards zero (which is consistent with the positive nature of the feedbacks: we can expect threshold-dependent dynamics). This evolution leads to the coexistence of the two plants: one of the consumer phenotypes is a full specialist on the helped resource, and has a high investment into agriculture. The other consumer phenotype is a forager-only: it consumes both preys, and is a relative generalist (here we have a higher specialization on the alternative resource, which is a property of our parameters: we fixed s_1 to 0.5, so evolution towards zero niche construction automatically brings s_2 to 1.5). The evolutionary branching point that we obtain here is not linked to the trade-off shape ($k=1$) but to the niche “privatization” effect, that is the accelerating positive effect of agriculture intensity on the consumption efficiency on the resource ($u=2$). This is intuitive: providing diminishing returns to the farmer should favor generalism, while providing increasing returns favors specialization and more niche construction.

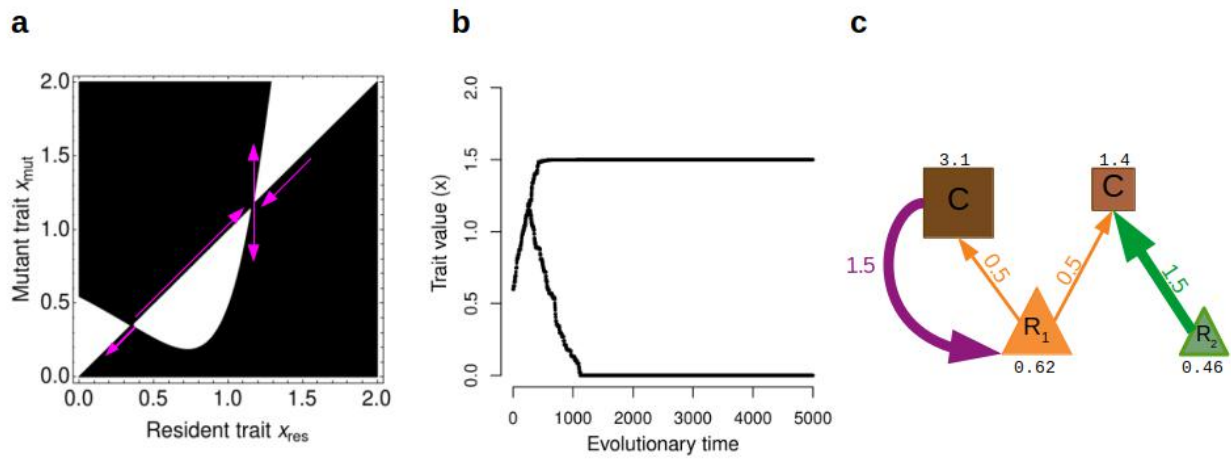


Figure 4: Evolutionary branching leading to dimorphism in agriculture investment, in the “opportunity cost” scenario. a: Pairwise Invasibility Plot, the sign of the fitness of a mutant of trait x_{mut} appearing in a population of trait x_{res} is shown (white for negative, black for positive). The pink arrows indicated the direction of evolution. b: Evolution trajectory of the investment into agriculture: the trait experiences disruptive selection at the convergent singularity leading to two coexisting phenotypes. c: final module with traits values (in color) and population densities (in black): the width of the arrows represents the trait value, not the net interaction (eg, the net per capita effect of C on R_1 is $s_1 - w x = 0.35$). Values are: $s_1=0.5$, $k=1$, $u=2$, $w=0.1$, $b_1=b_2=3$, $g_1=g_2=2$, $e_1=e_2=2$, $m=2$.

Discussion

Evolution of agriculture in our model assumed two main hypotheses: first, that agriculture occurs at a cost, that is there is a trade-off between agriculture and the foraging of resources (either the cultivated one or the alternative one), second that agriculture provides a direct benefit to the organism that performs it. This direct benefit can also be interpreted as a trade-off between the consumption efficiency of resource 1 and its non-cultivation, and allow for the evolution of agriculture because it limits the invasion of cheaters that would not pay the cost of agriculture investment. This scenario has been recently described in a model of niche construction in which pleiotropy allow for the maintenance of niche construction (Chisholm et al. 2018): if there is a positive correlation between the investment and the returns (which is exactly what we have in our model), costly niche construction may evolve. These considerations have also be applied to a more specific biological setting. Thutupalli et al have investigated farming as a public good in nematodes that disperse (“seed”) bacteria which they use as food resource (Thutupalli et al. 2017). Experimentally the authors could not find any trade-off or cost to this “agricultural” behaviour: there was no fitness difference between the nematodes that disperse bacteria and others, suggesting that this behaviour might be a by-product. They discuss scenarios in which this behaviour could be costly and include this assumption in their theoretically study.

In our model, considering a direct benefit is a necessary condition to observe the evolution of agriculture, but it is not sufficient. The evolution of the trait, if the invasion by cheaters is avoided, is still determined by the associated fitness costs and benefits, and depends on the trade-off shape and specialization patterns. Especially, our initial prediction is that intuitively, cultivating a resource that the consumer is not consuming (ie a resource that is not profitable) is not adaptive and is counter-selected. This general prediction translates in two predictions when considering our scenarios: first, that the increasing the (fixed) specialization on the alternative resource should decrease the investment into agriculture in the “exploitation cost” scenario, second that increasing the (fixed) specialization on the cultivated resource should increase the investment into agriculture (in the “opportunity cost” scenario). These predictions are partly confirmed with our results:

indeed, increasing the profitability of (specialization on) the alternative resource decreases the investment for agriculture in the “exploitation cost” scenario. Conversely, increasing the profitability of (specialization on) the cultivated resource increases the selected level of agriculture, at least when this specialization level is not too high. It is important to note that profitability itself can evolve in our model, since the three-components trade-off allow to vary investment into agriculture and the level of specialization: the joint evolution of specialization and agriculture is possible in the coevolution scenarios, which brings an active role of the organism in its evolution.

In the study, we have an eco-evolutionary feedback between the specialization or preference of the plant and level of agriculture. In particular, this gives insights on the transitions from foraging-only to agriculture-only strategies, that may be observed in the model, as well as transitions from foraging-only to facultative farmers (or facultative foragers). This general model that we envision in a niche construction/agriculture perspective is very well suited to understand the evolution of mutualism or symbiosis: for instance, some ants perform facultative agriculture (on aphids or fungi) while other taxa are obligate farmers of fungi (Chapela et al. 1994) or aphids (Ivens et al. 2016). This full specialization may be explained by physiological constraints and here we show that such dynamics may arise from foraging theory constraints (that may be linked to physiology, but also to resource densities, dynamics). In our model, we do not investigate whether the net interaction is mutualistic for the helped resource, because this has been proven difficult to measure experimentally (context-dependency of interactions (Chamberlain, Bronstein, and Rudgers 2014), multiple components of fitness) but we rather decide to implement both a positive and a negative aspect of the interaction. For instance, in the ant-aphid interaction, it is unclear whether this can be qualified as mutualism or exploitation (Offenberg 2001; Billick et al. 2007; Stadler and Dixon 2005).

One of the two questions that stimulated our study was the conditions for evolution of agriculture. The other one, is the effect of this evolution on the ecological dynamics and in particular the coexistence of cultivated and non-cultivated resources, which is mediated by the indirect interactions occurring in the system, particularly apparent competition. Apparent competition has been experimentally described in systems where a predator has a positive effect of

one of its preys, notably in aphid-tending ant increasing the predation on other arthropods (Warrington and Whittaker 1985; Wimp and Whitham 2001). In our model, we note that evolution does not optimize densities: this result that could seem counter-intuitive is rather well known when considering adaptive dynamics studies (Metz, Mylius, and Diekmann 2008; Boudsocq, Barot, and Loeuille 2011). Second, we show that evolutionary rescue may happen (Ferriere and Legendre 2012). In the “exploitation cost” scenario, for instance, we expect that increasing specialization on the alternative resource should reduce coexistence (because of increased predation pressure on the resource which does not benefit from niche construction). However when we consider evolution, since increasing this level of specialization leads to a decrease in the evolved niche constructing trait, this mitigates the negative effect of increased predation pressure by reducing apparent competition: evolution then helps coexistence by rescuing the alternative resource, even if the initial agriculture intensity did not allow its maintain. We can observe the same patterns in the “opportunity cost” scenario. In a community perspective, this can have consequences for the coexistence of cultivated and non-cultivated resources: because of the trade-off and evolutionary dynamics, the evolution of agriculture may allow for the coexistence of the two resources. Adaptive foraging has been shown to improve coexistence of resources by mitigating apparent competition (Abrams 2010). However, this pattern is not a general one and can be mitigated by the costs and benefits. Especially, if niche construction has a very strong positive impact on the helped resource, the decreased evolutionary agriculture levels may not be sufficient to rescue the alternative resource that suffers from important apparent competition, and lead to the murder of the alternative resource. In devil's gardens, ants kill competitors of their host plant species: this limits coexistence at a local scale (Frederickson, Greene, and Gordon 2005). In our model, runaway evolution of the positive feedback may destabilize the system and lead to exponential growth of the consumer and helped resource. We think this pattern could be avoided if we considered diminishing returns in terms of the effect of niche construction on the helped resource, for instance, if its growth is constrained by other parameters. This addition to the model has been shown to stabilize the dynamics in the ecological analysis of this module (in preprint Picot, Monnin, and Loeuille (2018).

If the direct benefits of niche construction are accelerating when increasing niche construction intensity, the evolution of the agricultural trait can lead to dimorphism in the consumer population.

485 We then observe the coalition of a highly specialize farmer, that invests a lot in niche construction and only preys on the helped resource, and a forager phenotype that performs no or very low agriculture and consumer both resources. This latter could be considered a cheater in the evolution of cooperation terminology: it consumes the resource that is maintained by niche construction, without paying the cost of agriculture. Because of the direct benefit that the farmer obtains from the

490 exploitation of the helped resource (“privatization” or “monopoly” (Krakauer, Page, and Erwin 2009; Chisholm et al. 2018)), the invasion of the cheater is avoided and the two phenotypes coexist. The coexistence of cheaters and cooperators is a question that has been studied elsewhere in the context of social evolution. A variety of mechanisms can explain this coexistence. We consider in this model a preferential access of the benefits of cooperation by cooperators through

495 higher consumption efficiency. This preferential access can emerge from spatial structure or specificity of the resource use (Kümmerli et al. 2009; Niehus et al. 2017). Such coexistence can also emerge from cyclic dynamics such as rock-paper-scissors (or green beard) dynamics (Biernaskie, Gardner, and West 2013; Lee, van Baalen, and Jansen 2012) and snowdrift dynamics (Gore, Youk, and van Oudenaarden 2009). Here, because the cooperators retain a higher benefit

500 from niche construction that the cheaters, it might be inadequate to qualify the latter as “true cheaters” (Ghoul, Griffin, and West 2013). However, the decrease of niche construction in the generalist “cheater” phenotype could be interpreted as an evolutionary loss of function (since this decrease of niche construction level occurs at a branching point where the trait is at an intermediate value), that depends on the presence of the other phenotype that maintains a necessary resource.

505 Such an evolutionary loss of trait driven by indirect positive of facilitation effects has been described in the “Black Queen Hypothesis” literature (Morris and Zinser 2012; Morris, Papoulis, and Lenski 2014).

This coexistence between niche constructors and non-constructors also allows the coexistence of the two resources: we then have an increase of the diversity in the module. Increasing the number

510 of consumers should then stabilize the system: similar to exploitative competition where two

consumers may coexist when consuming two shared resources (according to the R^* rule, (Tilman 1980)), in apparent competition, resources are more likely to coexist if they are consumed by n consumers because it balances apparent competition (similarly to the P^* rule, Holt, Grover, and Tilman (1994)). If the consumer population is considered as a whole comprised of two
515 subpopulations, we can then interpret this coalition as division of labor, or functional specialization, between farmers and foragers. This type of division of labour linked to the evolution of specialization has recently been investigated in several theoretical works (Rueffler, Hermisson, and Wagner 2012; Cooper and West 2018): both underline the importance of considering high benefits to specialization or accelerating returns to favour division of labour, which is also
520 something observed in our model and recalls the importance of trade-off geometries in evolutionary dynamics of specialization (Egas, Dieckmann, and Sabelis 2004; de Mazancourt and Dieckmann 2004; Kisdi 2006; Ravigné, Dieckmann, and Olivieri 2009). We have discussed our results in terms of evolution of cooperation, but our study of the evolution of niche construction is also rooted in the evolution of specialization framework. The coalition between niche-constructor
525 and non-constructor is also a coalition between a specialist and a generalist. The question of the coexistence of specialists and generalists have been frequently investigated in the evolution of specialization (Egas, Dieckmann, and Sabelis 2004; Abrams 2006; Rueffler, Egas, and Metz 2006).

References

- Abrams, Peter A. 1992. "Why Don't Predators Have Positive Effects on Prey Populations?" *Evolutionary Ecology* 6 (6): 449–57. <https://doi.org/10.1007/BF02270691>.
- . 2006. "ADAPTIVE CHANGE IN THE RESOURCE-EXPLOITATION TRAITS OF A GENERALIST CONSUMER: THE EVOLUTION AND COEXISTENCE OF GENERALISTS AND SPECIALISTS." *Evolution* 60 (3): 427. <https://doi.org/10.1554/05-443.1>.
- . 2010. "Implications of Flexible Foraging for Interspecific Interactions: Lessons from Simple Models." *Functional Ecology* 24 (1): 7–17. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2009.01621.x>.
- Adams, R. M. M., J. Liberti, A. A. Illum, T. H. Jones, D. R. Nash, and J. J. Boomsma. 2013. "Chemically Armed Mercenary Ants Protect Fungus-Farming Societies." *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110 (39): 15752–57. <https://doi.org/10.1073/pnas.1311654110>.
- Biernaskie, J M, a Gardner, and S a West. 2013. "Multicoloured Greenbeards, Bacteriocin Diversity and the Rock-Paper-Scissors Game." *Journal of Evolutionary Biology* 26 (10): 2081–94. <https://doi.org/10.1111/jeb.12222>.
- Billick, Ian, Samantha Hammer, Jennifer S. Reithel, and Patrick Abbot. 2007. "Ant–Aphid Interactions: Are Ants Friends, Enemies, or Both?" *Annals of the Entomological Society of America* 100 (6): 887–92. [https://doi.org/10.1603/0013-8746\(2007\)100\[887:AIAAFE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0013-8746(2007)100[887:AIAAFE]2.0.CO;2).
- Boivin, Nicole L., Melinda A. Zeder, Dorian Q. Fuller, Alison Crowther, Greger Larson, Jon M. Erlandson, Tim Denham, and Michael D. Petraglia. 2016. "Ecological Consequences of Human Niche Construction: Examining Long-Term Anthropogenic Shaping of Global Species Distributions." *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113 (23): 6388–96. <https://doi.org/10.1073/pnas.1525200113>.
- Boomsma, Jacobus J. 2011. "Evolutionary Biology: Farming Writ Small." *Nature* 469 (7330): 308–9. <https://doi.org/10.1038/469308a>.
- Boudsocq, S, S Barot, and N Loeuille. 2011. "Evolution of Nutrient Acquisition: When Adaptation Fills the Gap between Contrasting Ecological Theories." *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 278 (1704): 449–57. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.1167>.
- Brown, David H., Howard Ferris, Shenglei Fu, and Richard Plant. 2004. "Modeling Direct Positive Feedback between Predators and Prey." *Theoretical Population Biology* 65 (2): 143–52. <https://doi.org/10.1016/j.tpb.2003.09.004>.
- Chamberlain, Scott a, Judith L Bronstein, and Jennifer a Rudgers. 2014. "How Context Dependent Are Species Interactions?" *Ecology Letters* 17 (7): 881–90. <https://doi.org/10.1111/ele.12279>.

- Chapela, I. H., S. A. Rehner, T. R. Schultz, and U. G. Mueller. 1994. "Evolutionary History of the Symbiosis Between Fungus-Growing Ants and Their Fungi." *Science* 266 (5191): 1691–94. <https://doi.org/10.1126/science.266.5191.1691>.
- Charnov, E. L. 1976. "Optimal Foraging, the Marginal Value Theorem." *Theoretical Population Biology* 9 (2): 129–36.
- Chisholm, Rebecca H, Brian D Connolly, Benjamin Kerr, and Mark M Tanaka. 2018. "The Role of Pleiotropy in the Evolutionary Maintenance of Positive Niche Construction." *The American Naturalist* 192 (1). <https://doi.org/10.1086/697471>.
- Cooper, Guy A, and Stuart A West. 2018. "Division of Labour and the Evolution of Extreme Specialization." *Nature Ecology & Evolution*, May. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0564-9>.
- David, P., E. Thébault, O. Anneville, P. F. Duyck, E. Chapuis, and N. Loeuille. 2017. "Impacts of Invasive Species on Food Webs: A Review of Empirical Data." *Advances in Ecological Research* 56: 1–60. <https://doi.org/10.1016/bs.aecr.2016.10.001>.
- Dieckmann, Ulf, and Richard Law. 1996. "The Dynamical Theory of Coevolution: A Derivation from Stochastic Ecological Processes." *Journal of Mathematical Biology* 34: 579–612.
- Egas, Martijn, Ulf Dieckmann, and Maurice W Sabelis. 2004. "Evolution Restricts the Coexistence of Specialists and Generalists: The Role of Trade-off Structure." *The American Naturalist* 163 (4): 518–31. <https://doi.org/10.1086/382599>.
- Emmerson, M., M. B. Morales, J. J. Oñate, P. Batáry, F. Berendse, J. Liira, T. Aavik, et al. 2016. "How Agricultural Intensification Affects Biodiversity and Ecosystem Services." *Advances in Ecological Research* 55: 43–97. <https://doi.org/10.1016/bs.aecr.2016.08.005>.
- Eshel, Ilan. 1983. "Evolutionary and Continuous Stability." *Journal of Theoretical Biology*, 99–111. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(83\)90201-1](https://doi.org/10.1016/0022-5193(83)90201-1).
- Fernández-Marín, Hermógenes, Gaspar Bruner, Ernesto B. Gomez, David R. Nash, Jacobus J. Boomsma, and William T. Wcislo. 2013. "Dynamic Disease Management in *Trachymyrmex* Fungus-Growing Ants (Attini: Formicidae)." *The American Naturalist* 181 (4): 571–82. <https://doi.org/10.1086/669664>.
- Ferriere, Régis, and Stéphane Legendre. 2012. "Dynamics and Evolutionary Rescue Theory." *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, no. i.
- Fontaine, Colin, Paulo R. Guimarães, Sonia Kéfi, Nicolas Loeuille, Jane Memmott, Wim H. van der Putten, Frank J F van Veen, and Elisa Thébault. 2011. "The Ecological and Evolutionary Implications of Merging Different Types of Networks." *Ecology Letters* 14 (11): 1170–81. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01688.x>.
- Frederickson, Megan E., Michael J Greene, and Deborah M Gordon. 2005. "'Devil's Gardens' Bedevilled by Ants." *Nature* 437 (7058): 495–96. <https://doi.org/10.1038/437495a>.

- Geritz, SAH, Eva Kisdi, G Meszner, and JAJ Metz. 1998. "Evolutionarily Singular Strategies and the Adaptive Growth and Branching of the Evolutionary Tree." *Evolutionary Ecology* 12 (1): 35–57.
- Geslin, B., B. Gauzens, M. Baude, I. Dajoz, C. Fontaine, M. Henry, L. Ropars, O. Rollin, E. Thébault, and N. J. Vereecken. 2017. "Massively Introduced Managed Species and Their Consequences for Plant–Pollinator Interactions." *Advances in Ecological Research* 57: 147–99. <https://doi.org/10.1016/bs.aecr.2016.10.007>.
- Ghoul, Melanie, Ashleigh S. Griffin, and Stuart a. West. 2013. "Toward an Evolutionary Definition of Cheating." *Evolution*, 318–31. <https://doi.org/10.1111/evo.12266>.
- Gore, Jeff, Hyun Youk, and Alexander van Oudenaarden. 2009. "Snowdrift Game Dynamics and Facultative Cheating in Yeast." *Nature* 459 (7244): 253–56. <https://doi.org/10.1038/nature07921>.
- Hardin, G. 1968. "The Tragedy of the Commons." *Science* 162 (3859): 1243–48.
- Hata, Hiroki, and Makoto Kato. 2006. "A Novel Obligate Cultivation Mutualism between Damsel and Polysiphonia Algae." *Biology Letters* 2 (4): 593 LP – 596.
- Holt, Robert D. 1977. "Predation, Apparent Competition, and the Structure of Prey Communities." *Theoretical Population Biology* 12 (2): 197–229. [https://doi.org/10.1016/0040-5809\(77\)90042-9](https://doi.org/10.1016/0040-5809(77)90042-9).
- Holt, Robert D., James Grover, and David Tilman. 1994. "Simple Rules for Interspecific Dominance in Systems with Exploitative and Apparent Competition." *American Naturalist* 144 (5): 741–71.
- Hübner, Gerhard, and Wolfgang Völkl. 1996. "Behavioral Strategies of Aphid Hyperparasitoids to Escape Aggression by Honeydew-Collecting Ants." *Journal of Insect Behavior* 9 (1): 143–57. <https://doi.org/10.1007/BF02213729>.
- Ivens, Aniek B. F., Christoph von Beeren, Nico Blüthgen, and Daniel J.C. C Kronauer. 2016. "Studying the Complex Communities of Ants and Their Symbionts Using Ecological Network Analysis." *Annual Review of Entomology* 61 (1): 353–71. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-010715-023719>.
- J. Jeffrey Morris, Richard E. Lenski, and Erik R. Zinser. 2012. "The Black Queen Hypothesis : Evolution of Dependencies Through." *MBio* 3 (2): 1–7. <https://doi.org/10.1128/mBio.00036-12>. Copyright.
- Kéfi, Sonia, Eric L. Berlow, Evie A. Wieters, Sergio A. Navarrete, Owen L. Petchey, Spencer A. Wood, Alice Boit, et al. 2012. "More than a Meal... Integrating Non-Feeding Interactions into Food Webs." *Ecology Letters* 15 (4): 291–300. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01732.x>.
- Kisdi, Éva. 2006. "Trade-off Geometries and the Adaptive Dynamics of Two Co-Evolving Species." *Evolutionary Ecology Research*, 959–73.

- Krakauer, David C, Karen M Page, and Douglas H Erwin. 2009. "Diversity, Dilemmas, and Monopolies of Niche Construction." *The American Naturalist* 173 (1): 26–40. <https://doi.org/10.1086/593707>.
- Kümmerli, Rolf, Ashleigh S Griffin, Stuart a West, Angus Buckling, and Freya Harrison. 2009. "Viscous Medium Promotes Cooperation in the Pathogenic Bacterium *Pseudomonas Aeruginosa*." *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society* 276 (1672): 3531–38. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.0861>.
- Kylafis, Grigoris, and Michel Loreau. 2011. "Niche Construction in the Light of Niche Theory." *Ecology Letters* 14 (2): 82–90. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01551.x>.
- Laland, Kevin N., and Michael J. O'Brien. 2011. "Cultural Niche Construction: An Introduction." *Biological Theory* 6 (3): 191–202. <https://doi.org/10.1007/s13752-012-0026-6>.
- Lee, William, Minus van Baalen, and Vincent a a Jansen. 2012. "An Evolutionary Mechanism for Diversity in Siderophore-Producing Bacteria." *Ecology Letters* 15 (2): 119–25. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01717.x>.
- Loeuille, Nicolas. 2010. "Consequences of Adaptive Foraging in Diverse Communities." *Functional Ecology* 24 (1): 18–27. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2009.01617.x>.
- Loeuille, Nicolas, S Barot, and Ewen Georgelin. 2013. "Eco-Evolutionary Dynamics of Agricultural Networks: Implications for Sustainable Management." *Advances in Ecological Research* 49: 339–435. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-420002-9.00006-8>.
- Maynard Smith, John. 1982. *Evolution and the Theory of Games*. Vol. 13. <https://doi.org/10.2277/0521288843>.
- Mazancourt, Claire de, and Ulf Dieckmann. 2004. "Trade off Geometries and Frequency dependent Selection." *The American Naturalist* 164 (6): 765–78.
- Metz, J. a J, S. D. Mylius, and O. Diekmann. 2008. "When Does Evolution Optimize?" *Evolutionary Ecology Research* 10 (5): 629–54.
- Morris, J. Jeffrey, Spiridon E. Papoulis, and Richard E. Lenski. 2014. "Coexistence of Evolving Bacteria Stabilized by a Shared Black Queen Function." *Evolution*, 2960–71. <https://doi.org/10.1111/evo.12485>.
- Mougi, a, and M Kondoh. 2012. "Diversity of Interaction Types and Ecological Community Stability." *Science (New York, N.Y.)* 337 (6092): 349–51. <https://doi.org/10.1126/science.1220529>.
- Mueller, Ulrich G., Nicole M. Gerardo, Duur K. Aanen, Diana L. Six, and Ted R. Schultz. 2005. "The Evolution of Agriculture in Insects." *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36 (1): 563–95. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.36.102003.152626>.
- Niehus, R., A. Picot, N.M. Oliveira, S. Mitri, and K.R. Foster. 2017. "The Evolution of Siderophore Production as a Competitive Trait." *Evolution* 71 (6). <https://doi.org/10.1111/evo.13230>.

- Odling-Smee, F. John, Kevin N. Laland, and Marcus W. Feldman. 2003. "Niche Construction: The Neglected Process in Evolution." *Niche Construction: The Neglected Process in Evolution*. <https://doi.org/10.1353/pbm.2004.0029>.
- Offenberg, J. 2001. "Balancing between Mutualism and Exploitation: The Symbiotic Interaction between *Lasius* Ants and Aphids." *Behavioral Ecology and Sociobiology* 49 (4): 304–10. <https://doi.org/10.1007/s002650000303>.
- Picot, Aurore, Thibaud Monnin, and Nicolas Loeuille. 2018. "From Apparent Competition to Facilitation, Impacts of Consumer Niche Construction on the Coexistence and Stability of Consumer-Resource Communities." *BioRxiv*, January. <https://doi.org/10.1101/332437>.
- Pyke, GH, HR Pulliam, and E Charnov. 1977. "Optimal Foraging: A Selective Review of Theory and Tests." *Quarterly Review of Biology* 52 (2): 138–54.
- Ravigné, Virginie, Ulf Dieckmann, and Isabelle Olivieri. 2009. "Live Where You Thrive: Joint Evolution of Habitat Choice and Local Adaptation Facilitates Specialization and Promotes Diversity." *The American Naturalist* 174 (4): E141–69. <https://doi.org/10.1086/605369>.
- Rowley-Conwy, Peter, and Robert Layton. 2011. "Foraging and Farming as Niche Construction: Stable and Unstable Adaptations." *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 366 (1566): 849–62. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0307>.
- Rueffler, Claus, Martijn Egas, and Johan A J Metz. 2006. "Evolutionary Predictions Should Be Based on Individual-Level Traits." *The American Naturalist* 168 (5): E148–62. <https://doi.org/10.1086/508618>.
- Rueffler, Claus, Joachim Hermisson, and Günter P Wagner. 2012. "Evolution of Functional Specialization and Division of Labor." *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 109 (6): E326–35. <https://doi.org/10.1073/pnas.1110521109>.
- Stadler, Bernhard, and Anthony F.G. Dixon. 2005. "Ecology and Evolution of Aphid-Ant Interactions." *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36 (1): 345–72. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.36.091704.175531>.
- Terry, J. Christopher D., Rebecca J. Morris, and Michael B. Bonsall. 2017. "Trophic Interaction Modifications: An Empirical and Theoretical Framework." *Ecology Letters* 20 (10): 1219–30. <https://doi.org/10.1111/ele.12824>.
- Thrall, Peter H., John G. Oakeshott, Gary Fitt, Simon Southerton, Jeremy J. Burdon, Andy Sheppard, Robyn J. Russell, Myron Zalucki, Mikko Heino, and R. Ford Denison. 2011. "Evolution in Agriculture: The Application of Evolutionary Approaches to the Management of Biotic Interactions in Agro-Ecosystems." *Evolutionary Applications* 4 (2): 200–215. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2010.00179.x>.
- Thutupalli, Shashi, Sravanti Uppaluri, George W. A. Constable, Simon A. Levin, Howard A. Stone, Corina E. Tarnita, and Clifford P. Brangwynne. 2017. "Farming and Public Goods

- Production in *Caenorhabditis Elegans* Populations.” *Proceedings of the National Academy of Sciences* 114 (9): 2289–94. <https://doi.org/10.1073/pnas.1608961114>.
- Tilman, D. 1980. “Resources: A Graphical-Mechanistic Approach to Competition and Predation.” *The American Naturalist* 116 (3): 362–93.
- Warrington, S., and J. B. Whittaker. 1985. “An Experimental Field Study of Different Levels of Insect Herbivory Induced By *Formica Rufa* Predation on Sycamore (*Acer Pseudoplatanus*) I. Lepidoptera Larvae.” *The Journal of Applied Ecology* 22 (3): 775. <https://doi.org/10.2307/2403228>.
- Wimp, Gina M ., and Thomas G . Whitham. 2001. “Biodiversity Consequences of Predation and Host Plant Hybridization on an Aphid-Ant Mutualism.” *Ecology* 82 (2): 440–52.
- Wootton, J T. 1994. “The Nature and Consequences of Indirect Effects in Ecological Communities.” *Annual Review of Ecology and Systematics* 25 (1): 443–66. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.25.110194.002303>.
- Zeder, Melinda A. 2016. “Domestication as a Model System for Niche Construction Theory.” *Evolutionary Ecology* 30 (2): 325–48. <https://doi.org/10.1007/s10682-015-9801-8>.

Supplementary Information

530 1) Mathematical analysis: details

“Exploitation cost” scenario: convergence and invasibility

The convergence and invasibility properties are expressed as functions of second derivatives of fitness. The singularity is non-invasible (evolutionary stable) if:

$$\left. \frac{\partial^2 W(x_{mut}, x_{res})}{\partial x_{mut}^2} \right|_{x_{mut} \rightarrow x_{res} \rightarrow x^*} < 0 \Leftrightarrow \quad (17)$$

$$e_1''(x^*)s_1(x^*) + 2e_1'(x^*)s_1'(x^*) + e_1(x^*)s_1''(x^*) < 0$$

The term $2e_1'(x^*)s_1'(x^*)$ is negative. Hence, the non-invasibility condition is dependent on
 535 trade-off concavity between x et s_1 ($s_1''(x^*)$), as well as on the benefit from niche construction
 ($e_1''(x^*)$). The singularity is convergent if:

$$\left. \frac{\partial^2 W(x_{mut}, x_{res})}{\partial x_{mut}^2} \right|_{x_{mut} \rightarrow x_{res} \rightarrow x^*} + \left. \frac{\partial^2 W(x_{mut}, x_{res})}{\partial x_{mut} \partial x_{res}} \right|_{x_{mut} \rightarrow x_{res} \rightarrow x^*} < 0 \quad (18)$$

Given that $\frac{\partial^2 W(x_{mut}, x_{res})}{\partial x_{mut} \partial x_{res}} = (e_1'(x_{mut})s_1(x_{mut}) + e_1(x_{mut})s_1'(x_{mut})) \frac{\partial R_1^*(x_{res})}{\partial x_{res}}$, we have

$$\left. \frac{\partial^2 W(x_{mut}, x_{res})}{\partial x_{mut} \partial x_{res}} \right|_{x_{mut} \rightarrow x_{res} \rightarrow x^*} = (e_1'(x^*)s_1(x^*) + e_1(x^*)s_1'(x^*)) \frac{\partial R_1^*(x_{res})}{\partial x_{res}} \Big|_{x_{mut} \rightarrow x_{res} \rightarrow x^*} = 0 \quad (19)$$

Hence we conclude that the singularity is convergent if and only if it is non-invasible.

“Opportunity cost” scenario: convergence and invasibility

540 The strategy is non-invasible if:

$$e_1''(x^*)s_1R_1^*(x^*)+e_2s_2''(x^*)R_2^*(x^*)<0 \quad (20)$$

And it is convergent if:

$$\begin{aligned} & e_1''(x^*)s_1R_1^*(x^*)+e_2s_2''(x^*)R_2^*(x^*) \\ & +e_1'(x^*)s_1\frac{dR_1^*(x_{res})}{dx_{res}}\bigg|_{x_{res}\rightarrow x^*}+e_2s_2'(x^*)\frac{dR_2^*(x_{res})}{dx_{res}}\bigg|_{x_{res}\rightarrow x^*} <0 \end{aligned} \quad (21)$$

With the trade-off functions that we considered, the fitness gradient at the singularity becomes:

$$G(x^*, x^*)=\frac{\partial W(x_{mut}, x_{res})}{\partial x_{mut}}\bigg|_{x_{mut}\rightarrow x_{res}\rightarrow x^*}=e_1ux^{*u-1}s_1R_1^*(x^*)-e_2x^{*\frac{1}{k}-1}(L-x^{*k}-s_1^k)^{\frac{1}{k}-1}R_2^*(x^*)$$

We note that in this scenario, the resource densities at the ecological equilibrium can have an effect on the dynamics. In the linear case, the singular strategy cannot be studied (degenerate case
545 with the nulling of the invasibility and convergence properties).

The non-invasibility condition becomes:

$$e_1(u-1)ux^{*u-2}s_1R_1^*(x^*)+e_2(1-k)(L-s_1^k)x^{*k-2}(L-x^{*k}-s_1^k)^{\frac{1}{k}-2}R_2^*(x^*)<0$$

We get a sufficient condition for non-invasibility: $u < 1$ and $k > 1$. A sufficient condition for the invasibility is that if $u > 1$ and $k < 1$.

2) Supplementary Figures

550 “Exploitation cost” scenario

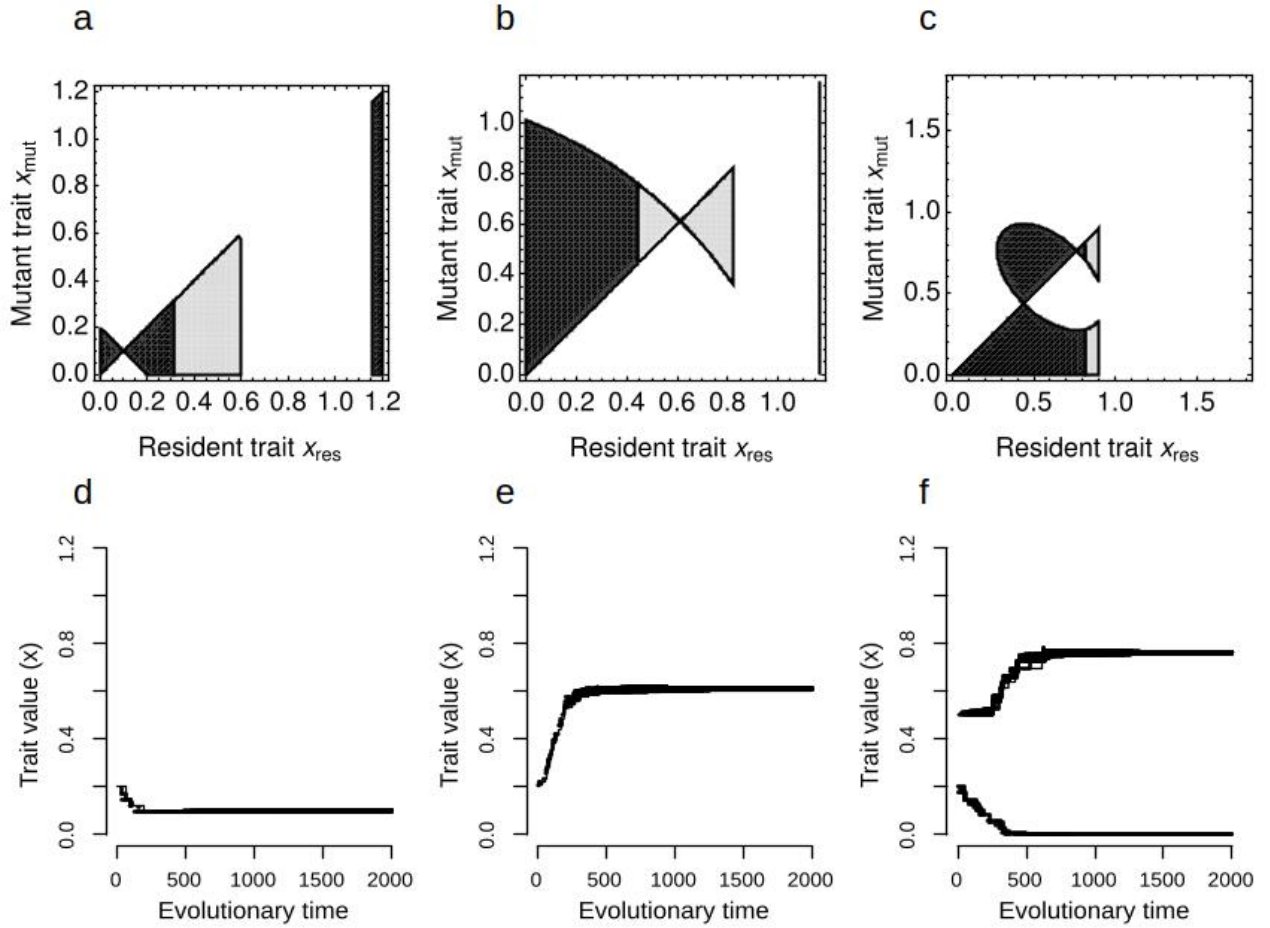


Figure S1: Pairwise Invasibility Plot and corresponding evolutionary trajectories in the “exploitation cost” scenario. For panels a,b,c: the sign of the fitness of a mutant of trait x_{mut} appearing in a population of trait x_{res} is shown (white for negative, black and grey for positive). In the black area, the three species coexist stably, while in the gray area only the constructor and R_1 coexist. a: $k=2$, $u=1$, $s_2=0.8$ (CSS, evolutionary attractor) illustrated in d. b: $k=1$, $u=1$, $s_2=0.8$ (CSS), illustrated in e. c: $k=1$, $u=2$, $s_2=0.2$ (repellor and CSS, evolutionary bistability, illustrated in f). Other parameter values are $b_1 = b_2 = 2$, $g_1 = g_2 = 0.8$, $e_1 = e_2 = 1$, $L = 2$, $w = 1$, $m = 0.8$.

On panel 3a,b we obtain a CSS: the evolution leads the trait to an intermediate level of niche construction. On panel 3c, there is a repellor and a CSS: that is starting from less than 0.5 (the position of the repellor), evolution leads to zero niche construction, while starting from above 0.5, the evolution leads to the CSS that is an intermediate value of niche construction (0.8). The

evolution brings the trait to a coexistent zone on panel 3b,c while it reduces diversity by killing resource 2 on panel a.

We present the effect of specialization on the selected level of agriculture when varying the weight
565 of each trait in the trade-off function:

$$\gamma x^k + \beta s_1^k + \alpha s_2^k = L \quad (22)$$

This leads to altered distribution of the cost of increased specialization on R_2 between the selected agriculture level and specialization on R_1 (figure S2).

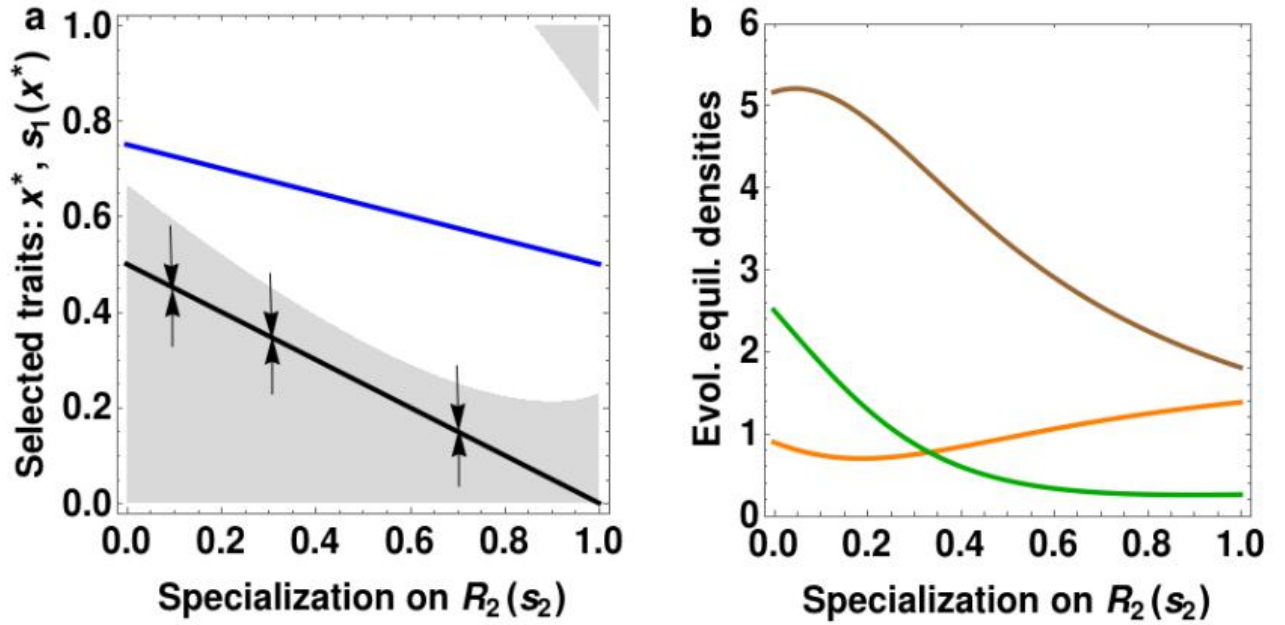


Figure S2: Effect of specialization on resource 2 on the evolutionary and ecological dynamics in
570 the “exploitation cost” scenario. a) effect on the selected level of niche construction x^* (in black)
and subsequent consumption of resource 2, $s_1(x^*)$ (in blue). The area of stable ecological
coexistence of the three species when varying agriculture and the specialization on R_2 (ie, in a (s_2, x)
plane) is represented in grey. b) effect on the species densities at the ecological evolutionary
equilibrium (that is at the selected niche construction): the consumer is in brown, R_1 is in orange,
575 R_2 is in green. $b_1 = b_2 = 2$, $g_1 = g_2 = 0.8$, $e_1 = e_2 = 1$, $L = 2$, $w = 1$, $m = 0.8$, $k = 1$, $u = 1$, $\alpha = 1$, $\gamma = 1$, β
= 2

When the strategy is a repellor, we obtain a positive correlation between its value and the specialization on R_2 (figure S3): this leads to a negative correlation in terms of outcome of evolution, because the higher the specialization on R_2 , the higher the repellor singular strategy, and
580 the lower the range of initial values that lead to a high niche construction.

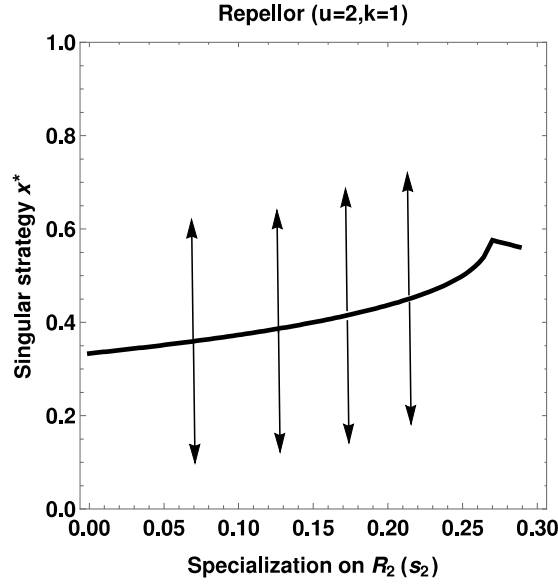
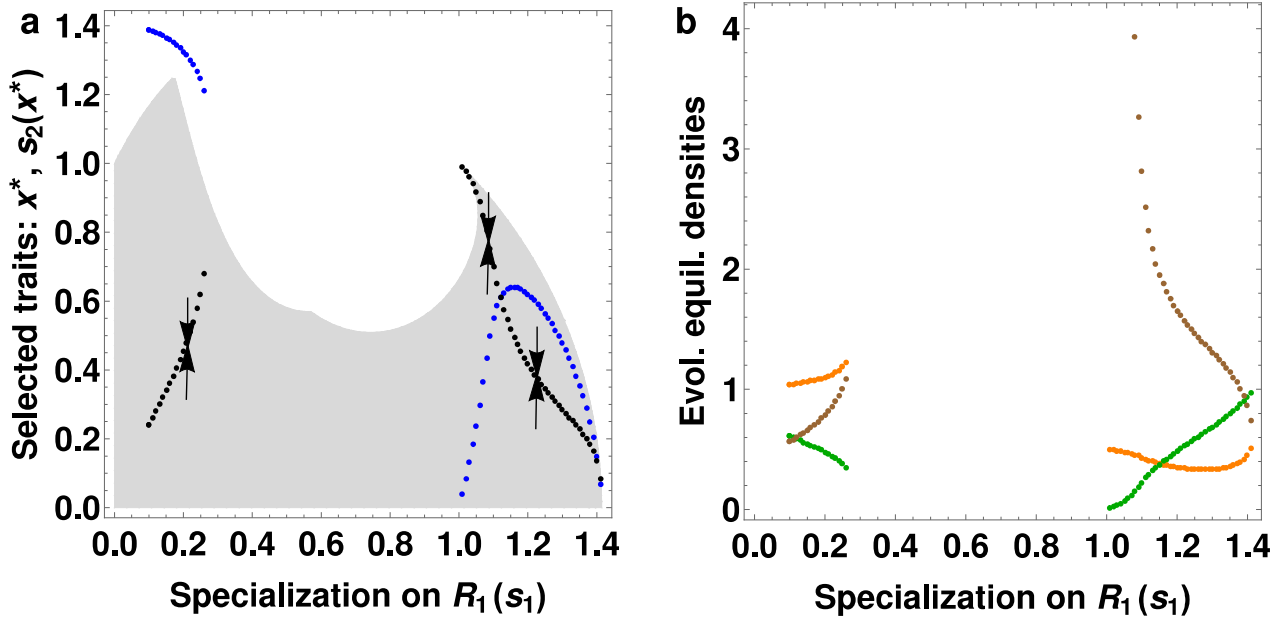


Figure S3: The effect of specialization on resource 2 on the evolutionary dynamics. We plot the value of the repellor singular strategy (unstable evolutionary equilibrium) against the value of s_2 .

$b_1 = b_2 = 2$, $g_1 = g_2 = 0.8$, $e_1 = e_2 = 1$, $L = 2$, $w = 1$, $m = 0.8$, $k=1$, $u=2$

“Opportunity cost” scenario



585 Figure S4: Effect of specialization on resource 1 on the evolutionary and ecological dynamics in
the “opportunity cost” scenario. a) effect on the selected level of niche construction x^* (in black)
and subsequent consumption of resource 2, $s_2(x^*)$ (in blue). The area of stable ecological
coexistence of the three species when varying agriculture and the specialization on R_1 (ie, in a (s_1, x)
plane) is represented in grey. b) effect on the species densities at the ecological evolutionary
590 equilibrium (that is at the selected niche construction): the consumer is in brown, R_1 is in orange,
 R_2 is in green. $b_1 = b_2 = 2$, $g_1 = g_2 = 2$, $e_1 = e_2 = 2$, $L = 2$, $w = 1$, $m = 2$, $k = 2$, $u = 0.5$

Coevolution (continuum between the exploitation cost and opportunity cost).

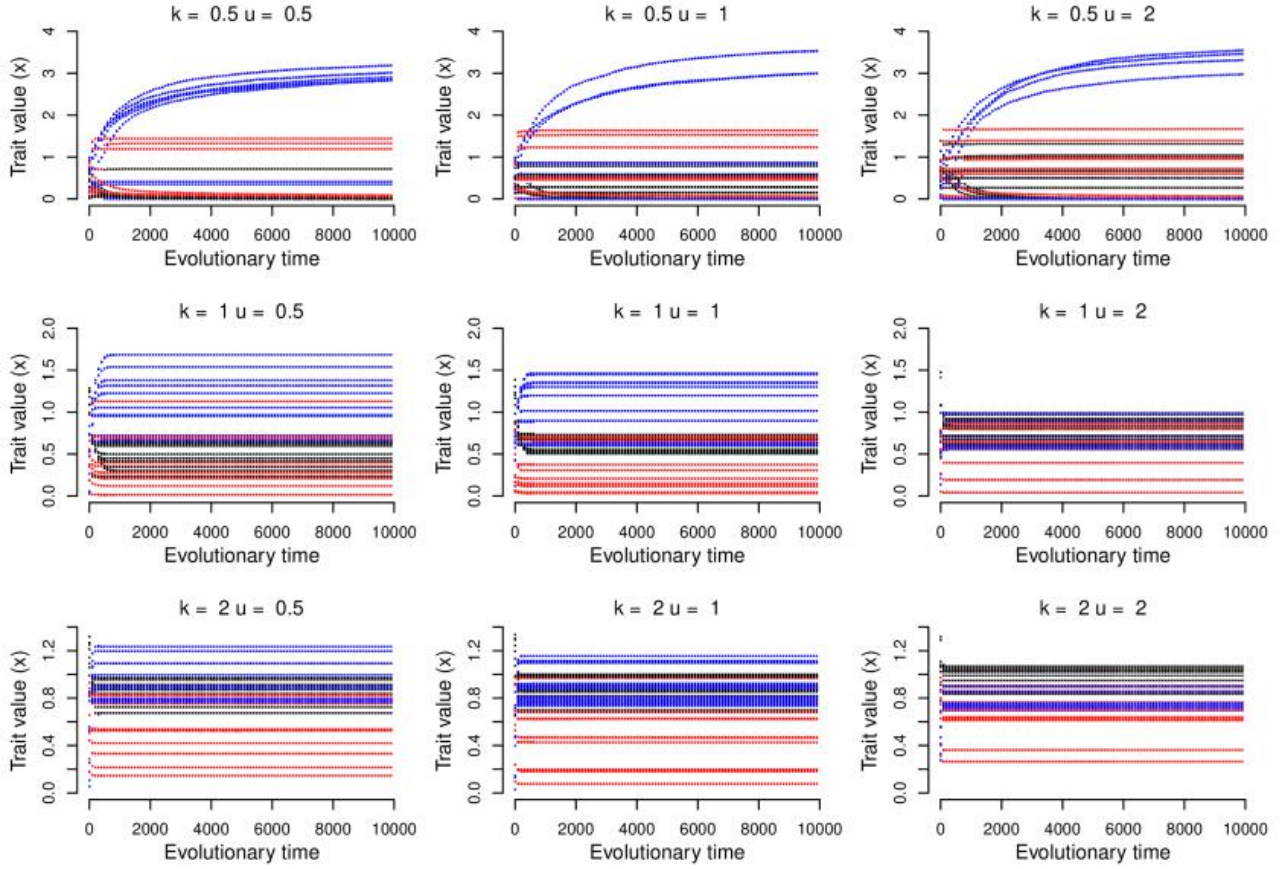


Figure S5: Coevolution of x , s_1 and s_2 for different trade-off shapes. Trait x is in black, s_1 is in blue, s_2 is in red. We plot 10 replicates for each parameter set, with random initial condition. Values are $b_1 = 2$, $b_2 = 4$, $g_1 = g_2 = 0.8$, $e_1 = e_2 = 1$, $L = 2$, $w = 0.1$, $m = 3$

This is only a preliminary results and the coevolution study needs more investigation, hence it is not discussed in the main text.

IV Dynamique éco-évolutive de la construction de niche dans une méta-communauté

Ce chapitre est une extension spatiale des deux chapitres précédents. Nous modélisons de façon explicite la méta-communauté sur une grille, par simulations. On s'intéresse aux conséquences écologiques de la construction de niche en termes de distribution et d'auto-corrélation des espèces, puis aux conditions d'évolution du trait de construction de niche en fonction notamment de la dispersion relative des différentes espèces. Ce travail est le fruit d'une collaboration avec Élise Verrier, stagiaire de M2 que j'ai encadrée de février à juin 2018. Je présente ici son rapport de stage tel qu'elle l'a rédigé dans sa version finale. Les hypothèses du modèle ont été élaborées en amont du stage lors de discussion avec mes encadrants, et consolidées avec Élise. Élise a ensuite implémenté le modèle de façon autonome (écriture du code, réalisation des figures), et j'ai activement participé à la correction de son rapport de stage. J'ai choisi de présenter ce travail à la suite des deux chapitres précédent plutôt qu'en annexes, puisqu'il constitue la suite logique du modèle non-spatial et que j'ai été impliquée directement à tous les stades de ce travail. Ce chapitre constituera une publication qui sera écrite avec Élise.

Impact de l'évolution de la construction de niche sur la coexistence et la distribution des espèces au sein des méta-communautés

Elise Verrier

M2 Biodiversité, Écologie, Évolution – Parcours
Écologie Théorique et Modélisation
Année universitaire 2017/2018



IEES Paris

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

Encadrement : Aurore Picot (équipes : EERI & ESEAE) & Nicolas
Loeuille (équipe : EERI) & Thibaud Monnin (équipe : ESEAE)

Rapport de Stage de M2
du 29 Janvier 2018 au 30 Juin 2018

Soutenu le 18 juin 2018

Table des matières

Introduction.....	3
Présentation du Modèle.....	6
Dynamique spatiale (processus colonisation-extinction).....	6
Qualité de patchs et interactions locales.....	7
Dynamique évolutive.....	9
Déroulé de la simulation.....	10
Analyse des données.....	10
Résultats.....	11
Dynamique écologique de la méta-communauté (à construction de niche fixée).....	12
Dynamique éco-évolutive de la construction de niche.....	14
Discussion.....	20
Remerciements.....	25
Bibliographie.....	25
Annexes.....	28
Résumé.....	29
Abstract.....	29

Introduction

Sous le terme de construction de niche sont regroupées toutes les actions d'une espèce qui modifient sa niche écologique via son métabolisme, ses activités et ses choix (Odling-Smee et al. 1996). Cela peut passer par des effets directs quand les espèces contraignent directement leur niche ou indirects quand elles détériorent celles de leurs compétiteurs ou prédateurs (Kylafis et Loreau 2011). Par exemple, chez les fourmis, les ouvrières des sous-familles *Formicinae* et *Dolichoderinae*, ainsi que quelques espèces des genres *Myrmica* et *Tetramorium*, élèvent des pucerons pour consommer leur miellat. (Stadler et Dixon 2005). La construction de niche est le résultat d'une boucle de rétroaction entre les différentes espèces mais aussi avec leur environnement. Le bénéfice net qu'en tire chaque partenaire joue un rôle critique dans le potentiel avantage évolutif que représente la construction de niche (Kylafis et Loreau 2008). Dans notre exemple, les fourmis investissent dans la protection et l'entretien de cette ressource, apportant un effet positif qui peut transformer leur relation antagoniste en relation mutualiste.

La construction de niche peut donc avoir d'importants impacts sur les communautés et nous pouvons prédire qu'elle aura également des impacts sur les méta-communautés. Une méta-communauté est un ensemble de communautés qui sont reliées par la dispersion de multiples espèces interagissant entre elles (Wilson 1992). Une communauté est un ensemble d'individus de plusieurs espèces qui interagissent potentiellement entre elles sur une aire d'habitat local (Leibold et al. 2004). Il existe différents modèles de méta-communauté, l'un d'entre eux étant un modèle de dynamique de patch. Tous les patchs sont à l'origine identiquement attractifs pour les espèces et subissent des extinctions stochastiques et déterministes qui sont contrebalancées par la dispersion entre les différents patchs (Leibold et al. 2004). Le maintien de la diversité des méta-communautés a été principalement étudié sous l'angle de la compétition interspécifique (Tilman 1994) et peut se faire grâce à l'hétérogénéité spatiale (Leibold et al. 2004; Loeuille et Leibold 2014; Mouquet et Loreau 2003). Les méta-communautés ont été principalement abordées par la compétition interspécifique ; nous proposons d'étudier l'effet de la construction de niche dans le cadre de relations trophiques.

La construction de niche est un concept éco-évolutif : en altérant son environnement, un individu modifie également les contraintes de sélection qui s'exercent sur lui (Odling-Smee et

al. 1996). Il y a donc une rétroaction évolutive entre l'environnement – qui détermine les conditions d'évolution de la construction de niche – et la construction de niche elle-même qui altère l'environnement. De ce fait, nous nous attendons à ce que l'évolution de la construction de niche soit contrainte par son environnement, et influence la dynamique et la structure des méta-communautés. La construction de niche, si elle ne bénéficie pas uniquement à l'individu qui la réalise, peut être contre-sélectionnée et le système peut s'orienter vers une tragédie des biens communs (Hardin 1968). En particulier, ceci peut être prédit si elle a également un coût : si par exemple la ressource construite est partagée, et donc considérée comme un bien commun, alors, tout individu « tricheur » n'investissant pas dans la construction sera avantagé par rapport aux individus participant à la construction de niche et ceci peut conduire à contre-sélectionner la construction de niche.

Il est possible d'éviter une tragédie des biens communs en limitant la rencontre entre les individus, notamment en limitant leur dispersion. Par exemple, la fragmentation de l'habitat permet une augmentation de l'abondance localisée des individus et une augmentation de la qualité du milieu, facilitant l'établissement du mutualisme (Stadler et Dixon 2005). Chez les bactéries produisant des sidérophores (*une molécule sécrétée par certains micro-organismes et permettant de capter le fer insoluble, et classiquement vue comme bien commun (Griffin et al. 2004)*), il a été montré que la viscosité du milieu, en limitant la diffusion des sidérophores, est favorable à l'évolution de leur production (Kümmerli et al. 2014). Ainsi, la structuration de l'environnement et la limitation de la dispersion peuvent prévenir de l'apparition des tricheurs en créant une « privatisation spatiale » des biens, et donc éviter une tragédie des biens communs. Dans les modèles théoriques la spatialisation permet de mimer cette privatisation et d'augmenter localement la diversité de la méta-communauté (Lee et al. 2016; Tilman 1994; Lion et al. 2011).

Dans cette étude, le but est de comprendre simultanément les contraintes évolutives pesant sur la construction de niche et l'effet de cette évolution sur la coexistence des espèces en méta-communautés. Pour ce faire nous avons développé un modèle spatial de dynamique de patch dont l'unité est l'individu, l'ensemble des patches représentant une méta-communauté (Leibold et al. 2004). Dans chaque patch, trois espèces interagissent potentiellement : une espèce constructrice qui se nourrit sur deux espèces ressources. L'une de ces dernière peut être aidée via le processus de construction de niche (qui peut évoluer), tel que l'élevage réalisé par le

constructeur, tandis que l'autre constitue une ressource consommée alternative, mais non construite (*Figure 1A*).

Lorsque la construction de niche n'a pas un grand impact sur l'espèce aidée, les ressources sont en *compétition apparente*, car elles partagent le même prédateur (Holt 1977) (*Figure 1B*). Lorsque la construction de niche est assez importante, son effet sur la ressource aidée peut être suffisamment élevé pour compenser, voire dominer l'effet trophique du consommateur, et donc la ressource tirerait de la présence d'un consommateur un bénéfice net positif (*Figure 1C*). Dans ce cas, les ressources sont engagées dans un antagonisme apparent.

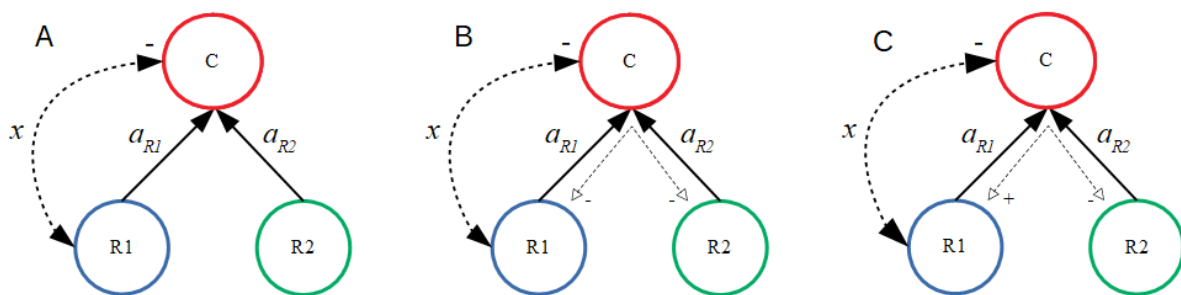


Figure 1 : Schéma explicatif des interactions entre les trois espèces du modèle. **A. Interaction directe**, les ressources R_1 et R_2 sont consommées par le constructeur C , avec a_i la profitabilité de la ressource i pour C . R_1 est aidée par le processus de construction de niche x et C subit un coût proportionnel à x . **B. Compétition apparente et effet négatif de C sur R_1** , l'effet trophique de C sur R_1 est plus important que l'impact de la construction de niche, les deux ressources sont impactées négativement par C . **C. Antagonisme apparent et effet positif de C sur R_1** , l'effet de la construction de niche est plus important que l'effet trophique de C sur R_1 , ainsi seul R_2 est impacté négativement par C .

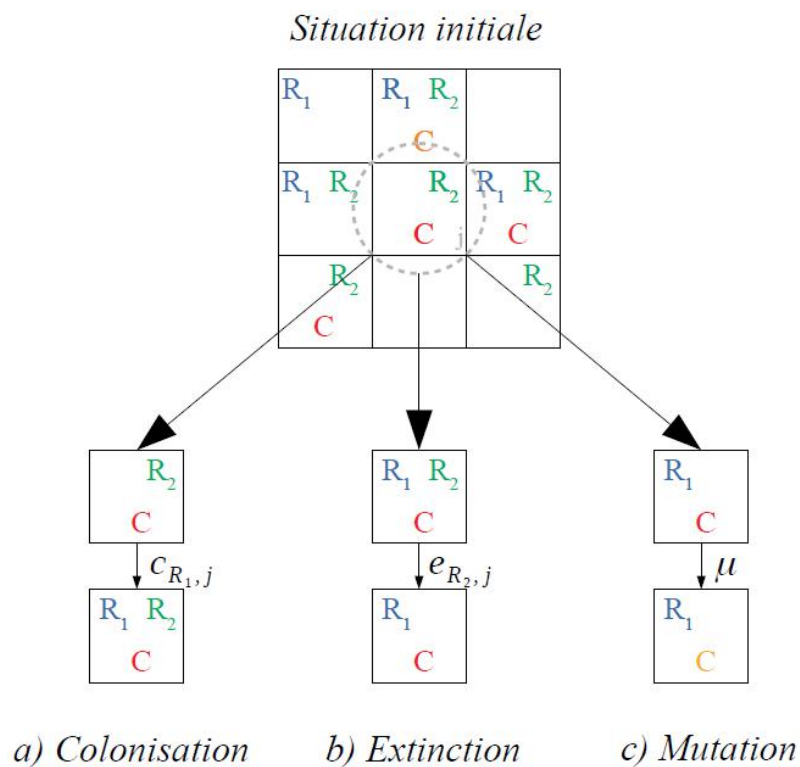
Nous tentons avec ce modèle de comprendre diverses problématiques. La première concerne l'impact de la construction de niche sur les méta-communautés d'un point de vue de la coexistence des espèces et de la répartition spatiale. Nous prédisons que la construction de niche favorise la dynamique de l'espèce ressource construite (R_1) et de l'espèce constructrice (C), mais aussi défavorise, dans une certaine mesure, celle de la ressource alternative (R_2) via la compétition apparente. D'un point de vue spatial, nous prédisons avoir une forte corrélation entre espèce construite et espèce constructrice. Nous étudions également l'évolution de la construction de niche et nous cherchons comment ce trait évolue selon les conditions

écologiques, notamment son coût et la probabilité de colonisation. Nous estimons qu'augmenter le coût de la construction de niche a un effet négatif sur le niveau de construction de niche sélectionné. Varier la colonisation permet d'augmenter la dispersion et de limiter la structuration spatiale. Nous nous attendons donc à une contre-sélection de la construction de niche à forte probabilité de colonisation pour le constructeur ou pour la ressource construite. Enfin, nous examinons les conséquences de cette évolution sur la structure spatiale des trois espèces au sein de la méta-communauté.

Présentation du Modèle

Dynamique spatiale (processus colonisation-extinction)

La dynamique spatiale de chaque espèce repose sur des processus discrets de colonisation-extinction, analogues au modèle classique de Levins (1969). Nos trois espèces sont placées sur une grille de 30*30 patches, formant un tore pour éviter les effets de bord. Chacun des patches j représente une unité spatiale. Les patches sont identiques pour ce qui est de l'environnement « abiotique », seule la composition de la communauté varie d'un patch à l'autre, créant des hétérogénéités spatiales (*Figure 2*).



*Figure 2 : Schéma explicatif du déroulé de la simulation pour chaque pas de temps. Première étape, la **colonisation (a)** : la totalité des patchs sont étudiés un à un, si l'espèce i est absente du patch j , l'un des huit patchs voisins peut permettre la colonisation. Ensuite, nous étudions les événements d'**extinction (b)** pour chaque patch ; si l'espèce i est présente sur le patch j , elle peut s'éteindre. Enfin, le trait de chaque individu C peut subir indépendamment une **mutation (c)**.*

Chaque patch peut accueillir un unique individu de chaque espèce. Si le patch j est vide de l'espèce i , alors il peut être colonisé par l'espèce i en fonction de son abondance dans les patchs voisins.

$$(1) \quad c_{i,j} = c_i^{base} \cdot Q_{i,j} \cdot n_{i,j}$$

Cette probabilité de colonisation du patch colonisé j par l'espèce i dépend de façon croissante de la probabilité de colonisation de base de l'espèce i (c_i^{base}), de la qualité attendue du patch colonisé j pour l'espèce i ($Q_{i,j}$) et de la proportion de patchs voisins de j occupés par l'espèce i ($n_{i,j}$). La qualité, comprise entre 0 et 1, dépend de la composition de la communauté locale (cf partie suivante).

Pour l'espèce C , chaque individu présente une valeur de trait x décrivant son investissement dans la construction de niche. Si la colonisation est un succès, il est nécessaire de savoir quel individu de l'espèce C a colonisé le patch j , et donc quel trait sera associé au clone du patch j . Nous tirons alors dans une loi multinomiale le trait x parmi les traits des patchs voisins dont les probabilités de succès sont multipliées par la qualité du patch cible, dépendante de x .

Une fois l'ensemble des événements de colonisations considérés, nous réexaminons chaque patch pour implémenter les extinctions possibles. L'espèce i peut s'éteindre du patch j selon une probabilité d'extinction dépendante de la probabilité d'extinction de base de l'espèce i (e_i^{base}) et la qualité ($Q_{i,j}$) du patch j , la probabilité d'extinction diminuant lorsque $Q_{i,j}$ augmente.

$$(2) \quad e_{i,j} = e_i^{base} \cdot (1 - Q_{i,j})$$

Qualité de patchs et interactions locales

La qualité du patch pour R_2 dépend uniquement de la présence de C , son prédateur, puisque nous faisons l'hypothèse qu'il n'est pas en compétition directe avec R_1 .

$$(3.1) \quad Q_{R2,j} = (1 - I_{C,j}) g_{R2} + I_{C,j} \cdot g_{C,R2}$$

La présence d'une espèce i sur le patch j est donnée par la fonction indicatrice $I_{i,j}$. (égale à 1 lorsque l'espèce i est présente sur le patch j , 0 sinon). Nous supposons que g_{R2} est supérieure à $g_{C,R2}$, la différence entre les deux correspondant à l'effet de la prédation.

De même, La qualité du patch pour R_I dépend de la présence de C et de l'intensité dans son investissement dans la construction de niche x .

$$(3.2) \quad Q_{R1,j} = (1 - I_{C,j})g_{R1} + I_{C,j}(g_{C,R1} + (1 - g_{C,R1})\left(\frac{x}{x_{max}}\right))$$

En l'absence de construction de niche, cette fonction est complètement analogue à celle de R_2 (eq 3.1). Lorsqu'il y a construction de niche, l'effet de celle-ci augmente la qualité du patch

pour R_I d'un facteur $\left(\frac{x}{x_{max}}\right)$, pondéré par $(1 - g_{C,R1})$ pour maintenir $Q_{R1,j}$ entre 0 et 1. À faible construction, $Q_{R1,j}$ prend généralement une valeur entre g_{R1} et $g_{C,R1}$, l'effet trophique de C sur R_I reste alors dominant (*Figure 3A*). Cependant, quand l'effet de la construction de niche devient suffisant, la qualité du patch de R_I peut devenir supérieure à g_{R1} et avoir un effet net positif de C sur R_I (*Figure 3A*).

La qualité du patch pour C va dépendre de la présence de ses proies, mais aussi du coût lié au trait de construction de niche. En effet, nous supposons que l'agriculture a un coût énergétique pour l'espèce éleveuse qui n'est exprimée que lorsque l'espèce élevée est présente.

$$(3.3) \quad Q_{C,j} = (a_{R1}I_{R1,j} + a_{R2}I_{R2,j})(1 - I_{R1,j}\left(k \cdot \frac{x_j}{x_{max}}\right))$$

Si aucune proie n'est présente sur le patch, nous avons donc $Q_C = 0$. Si les deux proies sont présentes, alors, la qualité du patch est égale à la somme des profitabilités des ressources a_i avec $a_{R1} + a_{R2} < 1$ et est modulée par le coût de la construction de niche qui est représenté par

$k \cdot \frac{x}{x_{max}}$, avec k désignant l'intensité du coût pour le consommateur. De ce fait, pour de

fortes valeurs de construction de niche x , il est possible que la qualité pour C d'un patch j soit supérieure uniquement en présence de R_2 , plutôt qu'en présence des deux ressources (*Figure 3B*).

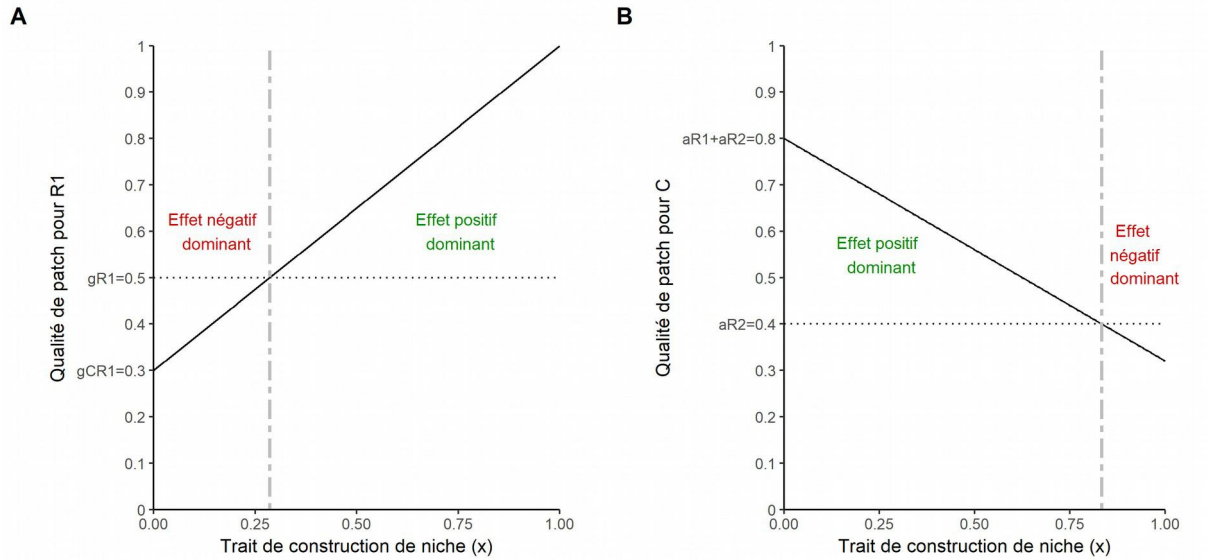


Figure 3 : Variation de la qualité de patch pour R_1 (A) et pour C (B) en fonction de la valeur du trait de construction de niche x et de la composition du patch. (A) Qualité de patch attendue pour R_1 en présence de C (trait continu, l'ordonnée à l'origine représente l'effet de la prédation $g_{CR1} = 0,3$) et en absence de C (trait pointillé, qualité de patch constante, $g_{R1} = 0,5$). L'impact net de C sur R_1 est globalement positif si l'effet de la construction de niche est supérieur à l'effet de la prédation (x est supérieur à un seuil, représenté ligne verticale). Si x est inférieur à ce seuil, l'effet net de C sur R_1 est globalement négatif (l'interaction trophique domine). (B) Qualité de patch attendue pour C en présence de R_2 seul (trait pointillé), ou en présence des deux ressources R_1 et R_2 (trait continu). L'ordonnée à l'origine représente l'effet positif de R_1 et de R_2 sur C ($a_{R1} = a_{R2} = 0,4$), en absence de construction de niche qui est diminué lorsque la construction de niche augmente (le coût représente la pente de la droite). Si le trait est supérieur à un seuil (ligne verticale), le coût de la construction de niche dépasse l'effet positif associé à la présence de R_1 : l'effet est alors globalement négatif de R_1 sur C. ($k = 0.6$)

Dynamique évolutive

La dynamique évolutive est modélisée à l'aide d'un processus de mutation/sélection sur le trait x du constructeur C. Le processus de mutation est supposé aléatoire. Pour chaque patch j occupé par un individu C, à chaque pas de temps, une mutation peut avoir lieu selon une probabilité μ (Figure 2). La nouvelle valeur de trait x de l'individu est alors tirée dans une loi normale centrée autour de l'ancienne valeur de trait et d'écart type σ (qui caractérise

l'amplitude des mutations). Si cette nouvelle valeur est supérieure à x_{max} , la valeur est fixée à x_{max} . De même, si la nouvelle valeur obtenue est négative, alors celle-ci est remplacée par 0. Le maintien du nouveau trait est ensuite soumis à la dérive génétique (du fait de la stochasticité des processus de colonisation et d'extinction) et à la sélection naturelle (liée à la structure spatiale de la méta-communauté).

Déroulé de la simulation

Les temps de simulation sont de 10^4 pour les scénarios sans évolution (dynamiques écologiques) et 2.10^5 pour les analyses évolutives. Ces temps sont suffisants pour atteindre une situation stable caractérisable. Au début de la simulation, les individus sont introduits sur la grille avec une probabilité p de présence d'un individu de l'espèce i sur chaque patch j . À chaque pas de temps, la totalité de grille est examinée patch par patch pour toutes les espèces : d'abord pour la colonisation, puis pour l'extinction et enfin pour le processus de mutation. Le schéma explicatif du déroulé de nos simulations est présenté en *figure 2*. Toutes les valeurs de paramètres utilisées pendant les simulations ont été répertoriées dans le *tableau 1*.

Analyse des données

Toutes les simulations et les analyses ont été réalisées avec R (3.5.0) (R Core Team 2018). Pour le calcul des moyennes roulantes, nous avons utilisé la fonction *rollmean* du package *ZOO* (Zeileis et Grothendieck 2005).

Des analyses d'autocorrélation spatiales ont aussi été faites avec la fonction *Moran.I* du package *ape* (Paradis et al. 2004). Ces analyses permettent d'estimer la dépendance spatiale entre les individus d'une même espèce sur la grille en prenant en compte deux critères : la proximité spatiale des individus et la ressemblance du pattern avec l'ensemble de la zone d'étude. Pour ce faire, nous utilisons l'indice de Moran (Moran 1950), il varie entre -1 (dispersion parfaite) et 1 (corrélation parfaite), la valeur nulle reflétant une distribution parfaitement aléatoire sur la grille.

Tableau 1: Paramètres et variables du modèle.

Paramètres	Définitions	Valeurs
a_i	Profitabilité de la ressource i pour le constructeur, somme inférieure à 1	0,4
I_{ij}	Fonction indicatrice de la présence de l'espèce i sur le patch j	0 ou 1
g_i	Qualité du patch pour la ressource i sans prédateur	0,5
$g_{C,i}$	Effet de la prédation du constructeur sur la ressource i , toujours inférieur à g_i	0,3
k	Coefficient modulateur du coût de construction de niche	{[0,05-0,45 ; pas : 0,05] ; 0,6 ; 0,3 ; 0,9}
x_{max}	Valeur maximale du trait de construction de niche	1
e_i^{base}	Probabilité d'extinction de l'espèce i	[0-1 ; pas :0,05], valeur par défaut 0,2
c_i^{base}	Probabilité de colonisation de l'espèce i	[0-1 ; pas :0,05], valeur par défaut 0,7
μ	Probabilité de mutation de x	0,001
$N(x,\sigma)$	Loi de tirage de la nouvelle valeur du trait	$\sigma = 0,02$
Variables	Définitions	
n	Proportion patches voisins occupés par l'espèce i	
x	Valeur du trait de construction de niche, inclus entre 0 et x_{max}	

Résultats

Dans un premier temps, nous présentons l'effet de la construction de niche sur la dynamique de la méta-communauté, sans évolution. Puis nous étudions l'évolution du trait de construction de niche selon le coût et les probabilités de colonisation de base ainsi que leurs conséquences sur la structure de la méta-communauté.

Dans cette partie, pour plus de clarté sur les figures, l'abréviation *CN* désigne la construction de niche.

Dynamique écologique de la méta-communauté (à construction de niche fixée)

Nous étudions tout d'abord l'effet du niveau de construction de niche sur la dynamique écologique de la méta-communauté, en particulier l'occupation de la grille par les trois espèces et leur distribution spatiale.

Lorsque son coût est faible, comme attendu, la construction de niche permet d'améliorer les qualités de patch pour C comme pour R_1 , qui profitent donc d'une augmentation du trait x ; ainsi, le nombre de patchs qu'ils occupent augmente. Du fait de la compétition apparente, R_2 souffre par contre de cette augmentation de x (Figure 4A).

Si le coût de la construction de niche est élevé, alors son effet global peut devenir négatif pour le consommateur dont l'occupation chute à fortes valeurs de x (Figure 4B). Ceci se répercute sur les ressources, la diminution de la qualité de patch pour C limite la colonisation de R_1 , mais a également un effet indirectement positif sur la ressource R_2 dont la pression de prédation s'amenuise.

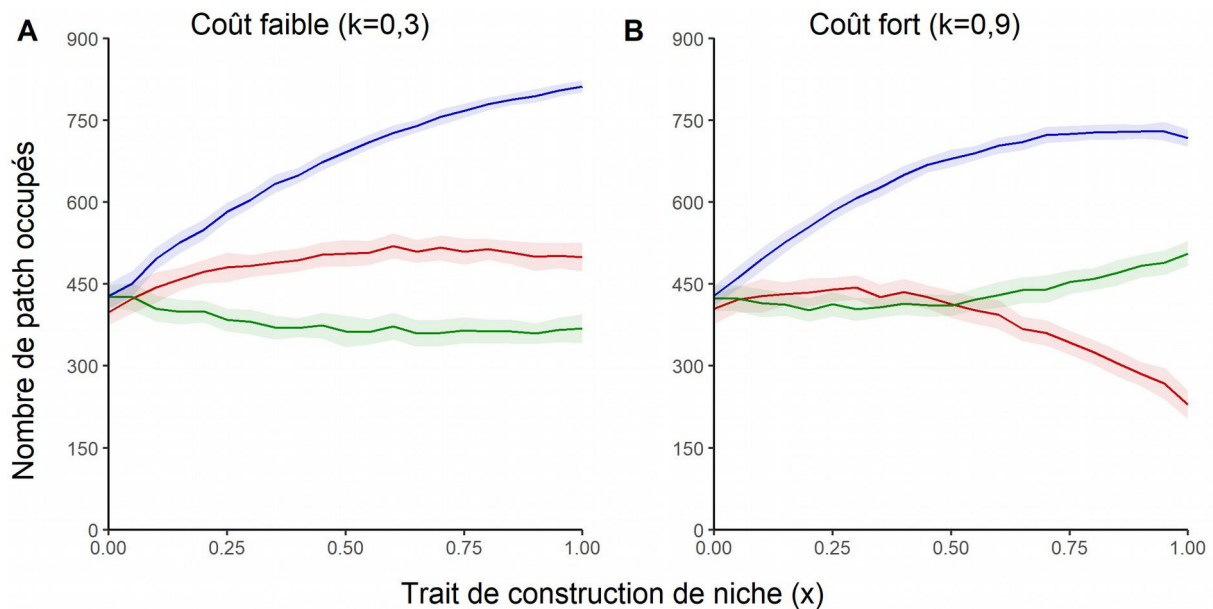


Figure 4: Effet de l'intensité de construction de niche sur l'occupation des trois espèces pour deux niveaux de coût pour le consommateur. On représente le nombre moyen de patchs occupés sur les 500 derniers pas de temps de la simulation, ce qui correspond à l'état stable $\pm$ l'erreur standard, en fonction du trait de construction de niche x (C en rouge, R_1 en bleu et

R_2 en vert). **(A)** faible coût pour le consommateur, $k=0,3$. **(B)** fort coût pour le consommateur, $k=0,9$. Les paramètres non spécifiés sont fixés à leur valeur par défaut (cf tableau 1).

Maintenant que nous avons compris comment la construction de niche peut affecter globalement les abondances des espèces, nous nous intéressons à leurs variations et covariations dans l'espace de la méta-communauté (*Figure 5*). En effet, dans notre modèle la dispersion est limitée car elle est liée aux processus de colonisation et d'extinction décrits précédemment ; de ce fait cela pourrait créer des autocorrélations spatiales. De plus, la construction de niche augmentant la qualité de patch pour R_I , les couples $C-R_I$ devraient être favorisés et spatialement regroupés lorsque la construction de niche augmente.

Nous représentons pour différents niveaux de construction de niche l'occupation du consommateur et des deux ressources ($x = 0$, $x = 0.5$ et $x = 1$) pour un coût fixé ($k=0.3$ ce qui correspond à la *Figure 4A*).

Nous notons tout d'abord que visuellement, en accord avec la figure 4, l'effet de la construction de niche est positif pour l'occupation de R_I (les panneaux D, E, F montrent une augmentation de la densité de patches bleus), mais est négatif pour l'occupation de R_2 et est relativement constant pour le consommateur (le bénéfice de l'augmentation de la densité de la ressource R_I étant compensé par le coût de la construction de niche).

Plus spécifiquement, nous nous intéressons à l'autocorrélation spatiale pour chaque espèce. Quel que soit le trait de construction de niche, l'indice de Moran pour la ressource R_2 est significativement positif, donc la ressource alternative est spatialement autocorrélée (*Figure 5A – 5C*). Ceci peut s'interpréter par un « évitement » des patches où sont présents le consommateur et R_I , mais aussi par une colonisation spatialement limitée. Pour la ressource R_I l'indice de Moran diminue avec la construction de niche, suggérant une distribution plus aléatoire. Cette diminution de structuration s'explique par l'augmentation de l'occupation de la grille par R_I ; en effet, à forte construction de niche (*Figure 5F*) la grille est quasiment entièrement occupée par R_I donc l'autocorrélation est relativement faible.

Pour l'espèce C , l'autocorrélation spatiale est positivement affectée par la construction de niche lorsque celle-ci reste dans des valeurs intermédiaires. Ceci peut s'expliquer par le fait que la construction de niche crée une structure spatiale pour le couple $C-R_I$ qui engendre une structure spatiale dans les qualités de patch du consommateur. Lorsque la construction de

niche est élevée, celle-ci affecte négativement l'autocorrélation spatiale, ce qui est probablement lié, comme pour R_1 , à une forte occupation de la grille par C .

Comme annoncé précédemment, nous nous attendons à ce que la construction de niche couple spatialement et positivement, les individus de l'espèce consommatrice et ceux de l'espèce élevée. Nous nous intéressons donc à la corrélation entre le consommateur et la ressource R_1 . Pour chaque niveau de construction de niche, le nombre de patchs occupés par le couple C - R_1 est comparé au nombre attendu au hasard (évalué par randomisation, en répartissant aléatoirement et indépendamment l'ensemble des individus C et R_1 , obtenus en fin de simulation, sur la grille). Nous montrons que plus la construction de niche augmente, plus le résultat s'éloigne des valeurs attendues lors d'un tirage aléatoire à mesure que la valeur du trait x augmente, ce qui traduit une corrélation de plus en plus forte entre le consommateur et R_1 .

Dynamique éco-évolutive de la construction de niche

Bien que la partie précédente nous informe sur les effets de la construction de niche sur la structure de la méta-communauté, il est cependant attendu que de telles structures spatiales jouent en retour sur la sélection du trait de construction de niche. De tels aspects ne peuvent être envisagés qu'en autorisant les dynamiques éco-évolutives liant le trait de construction de niche à l'état écologique de la méta-communauté. De ce fait, nous nous intéressons maintenant à l'évolution du trait de construction de niche selon le processus de mutation décrit précédemment.

Selon les prédictions établies en introduction, nous nous intéressons au coût de la construction de niche et aux probabilités de colonisation des différentes espèces, ces deux paramètres étant susceptibles de moduler la vulnérabilité face à un probable scénario de tragédie des biens communs. La *figure 6* montre comment l'état évolutif (valeur du trait de construction de niche) et l'état écologique (occupation de la grille par les différentes espèces) dépendent des colonisations des différentes espèces et du coût de la construction de niche.

Nous prédisons qu'un fort taux de colonisation de base du constructeur et/ou de la ressource aidée (ce qui homogénéise spatialement la grille) sont défavorables à l'évolution de la construction de niche. Pour ce qui est du taux de colonisation de R_2 , nous estimons qu'une variation de son taux de colonisation n'affectera pas l'évolution du trait.

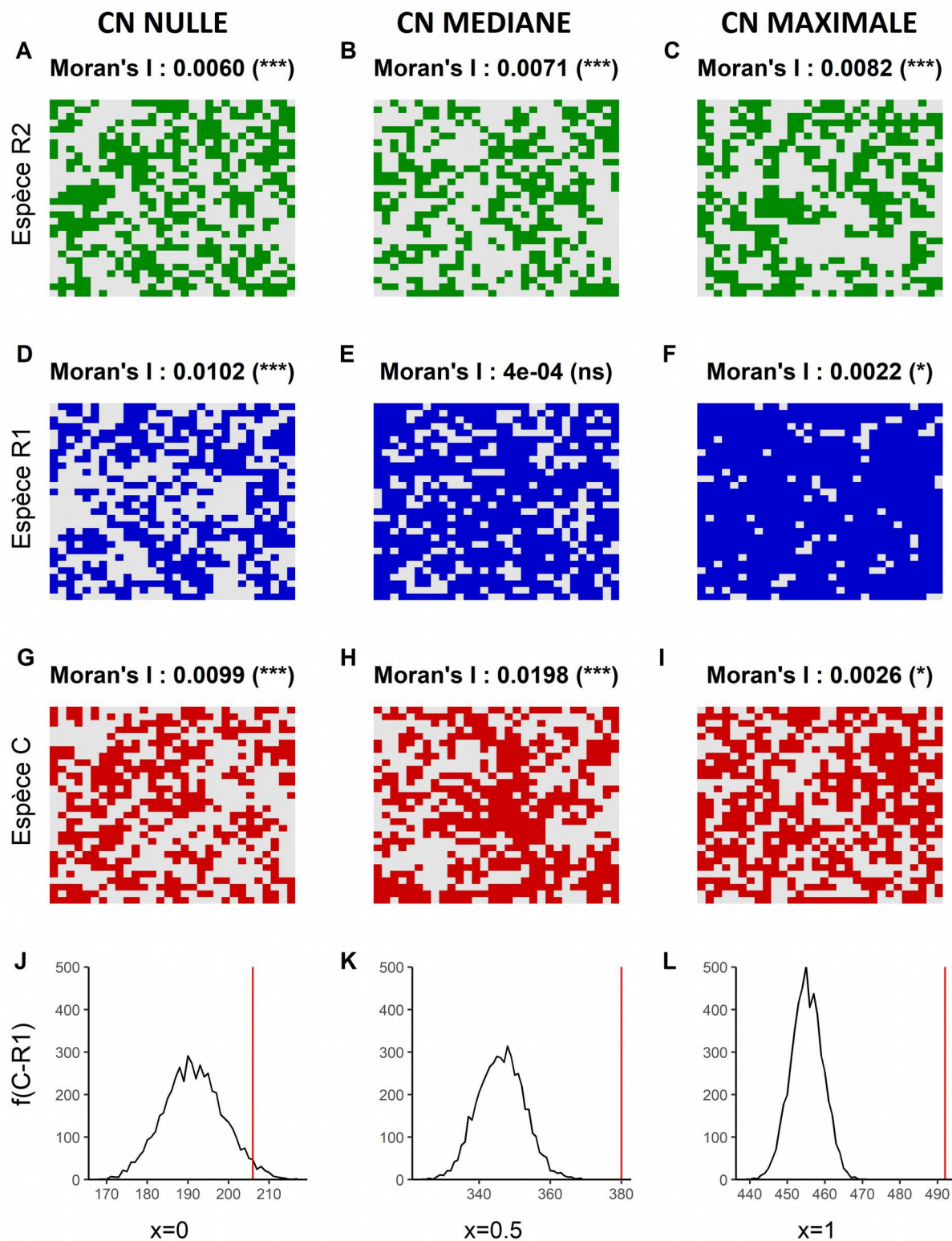


Figure 5 : Occupation finale de la grille par R_2 (A, B, C), R_1 (D, E, F) et C (G, H, I) en fonction de l'intensité de la construction de niche x . Les patches gris correspondent aux patches vides. Les colonnes diffèrent par la valeur de construction de niche, nulle à gauche, médium

au centre et maximum à droite. Au dessus des panneaux *A* à *I* est indiqué l'indice de Moran qui mesure l'autocorrélation spatiale: * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$. Les panneaux *J* à *L* représentent le nombre observé de patches occupés par le couple $C-R_1$ (ligne rouge) par rapport à ce qui est attendu au hasard (distribution aléatoire du nombre de patches occupés par $C-R_1$, « randomisation » sur 5000 répétitions). ($k=0,3$). Les paramètres non spécifiés sont fixés à leur valeur par défaut (cf tableau 1).

Lorsque la probabilité de colonisation de base de chaque espèce varie, nous notons qu'il existe une probabilité de colonisation seuil pour laquelle l'espèce se maintient dans l'environnement (Figure 6A-6C). Les augmentations des probabilités de colonisation ont toujours un effet positif sur le consommateur. Nous pouvons expliquer ceci par deux effets : l'augmentation de sa probabilité de colonisation a un effet positif direct sur son occupation en accord avec le modèle de Levins (Figure 6C) et l'augmentation de la colonisation d'une des ressources a un effet positif indirect (bottom-up) via l'augmentation de leur disponibilité (Figure 6A-6B).

Pour les ressources, lorsque la probabilité de colonisation de l'une d'elles est augmentée, celle-ci a un effet positif direct sur elle-même (Figure 6A-6B). Par contre cela peut avoir un effet néfaste sur l'autre ressource si la compétition apparente est dominante, comme pour R_2 lorsque la probabilité de R_1 augmente (Figure 6A). Cependant pour R_1 , cet effet de la compétition apparente est gommé par la construction de niche, et de ce fait, la ressource aidée ne souffre pas vraiment de l'augmentation de la colonisation de R_2 . Enfin, R_2 est affectée négativement par l'augmentation de la probabilité de colonisation de C (effet top-down), tandis que R_1 est affectée positivement.

Conformément à la tragédie des communs, l'augmentation de la probabilité de colonisation a un effet négatif pour l'évolution de la construction de niche (Figure 6A-6C). Cet effet est particulièrement marqué pour R_1 , la ressource aidée. Ces résultats valident donc nos prédictions concernant l'effet de la colonisation de base sur l'évolution de la construction de niche ; cependant l'effet de la probabilité de colonisation de R_2 affecte négativement l'évolution du trait de construction de niche auquel nous ne nous attendions pas.

En accord avec nos prédictions, un fort coût aboutit à une contre-sélection du trait de construction de niche, qui tend rapidement vers zéro. De ce fait, pour les études évolutives, un coût de 0,15 a été fixé pour garder un niveau de construction de niche intermédiaire en fin de

simulation. Concernant la dynamique écologique de nos espèces, également en accord avec nos prédictions, nous observons que l'augmentation du coût est défavorable pour l'espèce C , dont la qualité de patch est directement affectée par le coût, mais aussi pour l'espèce R_I qui voit le nombre de constructeurs diminuer. Pour la ressource alternative, l'augmentation du coût diminue le nombre de patches occupés par C et lui est donc favorable, diminuant sa pression de prédation.

Nous nous intéressons maintenant à l'effet de l'évolution et de la colonisation sur la distribution spatiale des trois espèces (*Figure 7*). L'occupation du consommateur et des deux ressources (colonisation identique pour les trois espèces (panneaux A, E, I, M), puis forte pour une des espèces) sont représentées pour différentes valeurs de probabilité de colonisation de base des espèces, pour un coût fixé ($k=0.15$, voir *Figure 6*).

Tout d'abord, nous notons toujours une autocorrélation spatiale significative des ressources et ce en dépit de l'augmentation des différentes probabilités de colonisation (*Figure 7A-7H*). Ceci suggère que l'évolution de la construction de niche a un rôle important dans le maintien de la structuration de la méta-communauté.

Concernant le constructeur, nous étudions l'autocorrélation des différents traits de construction de niche (*Figure 7I-7L*). Nous observons une autocorrélation positive significative des valeurs de construction de niche, et ce pour toutes les combinaisons de probabilités de colonisation de base que nous avons testées. Nous observons des clusters de constructeurs de niche très investis (patches rouges) et des clusters de constructeurs avec de faibles valeurs de traits. Ceci est en accord avec nos prédictions : la spatialisation du modèle et donc la structuration de la méta-communauté permettent d'éviter la tragédie des biens communs. Ce résultat est conforté par la diminution de l'autocorrélation spatiale du trait lorsqu'il y a une colonisation plus efficace pour l'une des espèces, témoignant d'une déstructuration de la méta-communauté (*Figure 7L*).

Enfin, nous nous intéressons à la corrélation entre le consommateur et la ressource R_I . Pour chaque combinaison de probabilités nous comparons le nombre de patches occupés par le couple $C-R_I$ au nombre attendu au hasard (évalué par randomisation, panneaux M à P). La corrélation $C-R_I$ est très forte, le nombre observé de patches occupés par les deux espèces étant très supérieur à celui attendu aléatoirement. Néanmoins, cette corrélation quoique forte est

plus faible lorsque la probabilité de dispersion de R_1 est élevée (panneau O) que dans les autres cas (panneaux M, N, P).

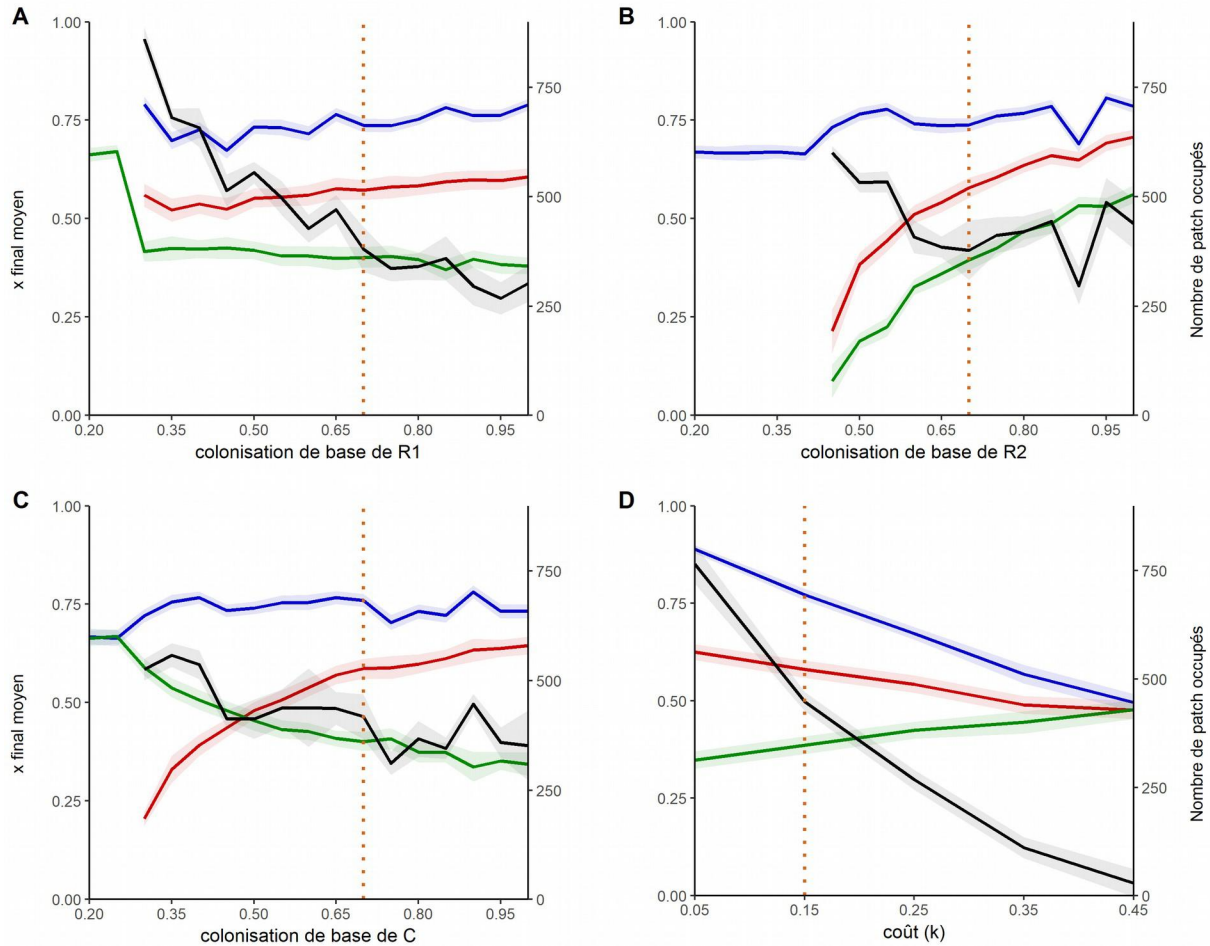


Figure 6 : Impact de la colonisation et du coût sur l'évolution du trait de construction de niche et l'occupation de la grille. Nous représentons le trait de construction de niche final moyen et l'occupation de grille finale moyenne en fonction des probabilités de colonisation de base de R_1 , R_2 , et C (panneaux A, B, C respectivement) et du coût de la construction de niche (D). Les valeurs représentent la moyenne du nombre de patchs occupés sur les 500 derniers pas de temps $\pm$ l'erreur standard. Pour le trait, il s'agit de la moyenne du trait moyen des 500 derniers pas de temps et de la moyenne de leur erreur standard. En noir est représentée la valeur du trait moyen final, en rouge le nombre moyen de patchs occupés par C, en bleu par R_1 et en vert par R_2 . Le trait pointillé vertical correspond à la probabilité de colonisation de base des autres espèces (A, B, C) ou le coût utilisé pour les études évolutives (D). ($k=0,15$). Les paramètres non spécifiés sont fixés à leur valeur par défaut (cf tableau 1).

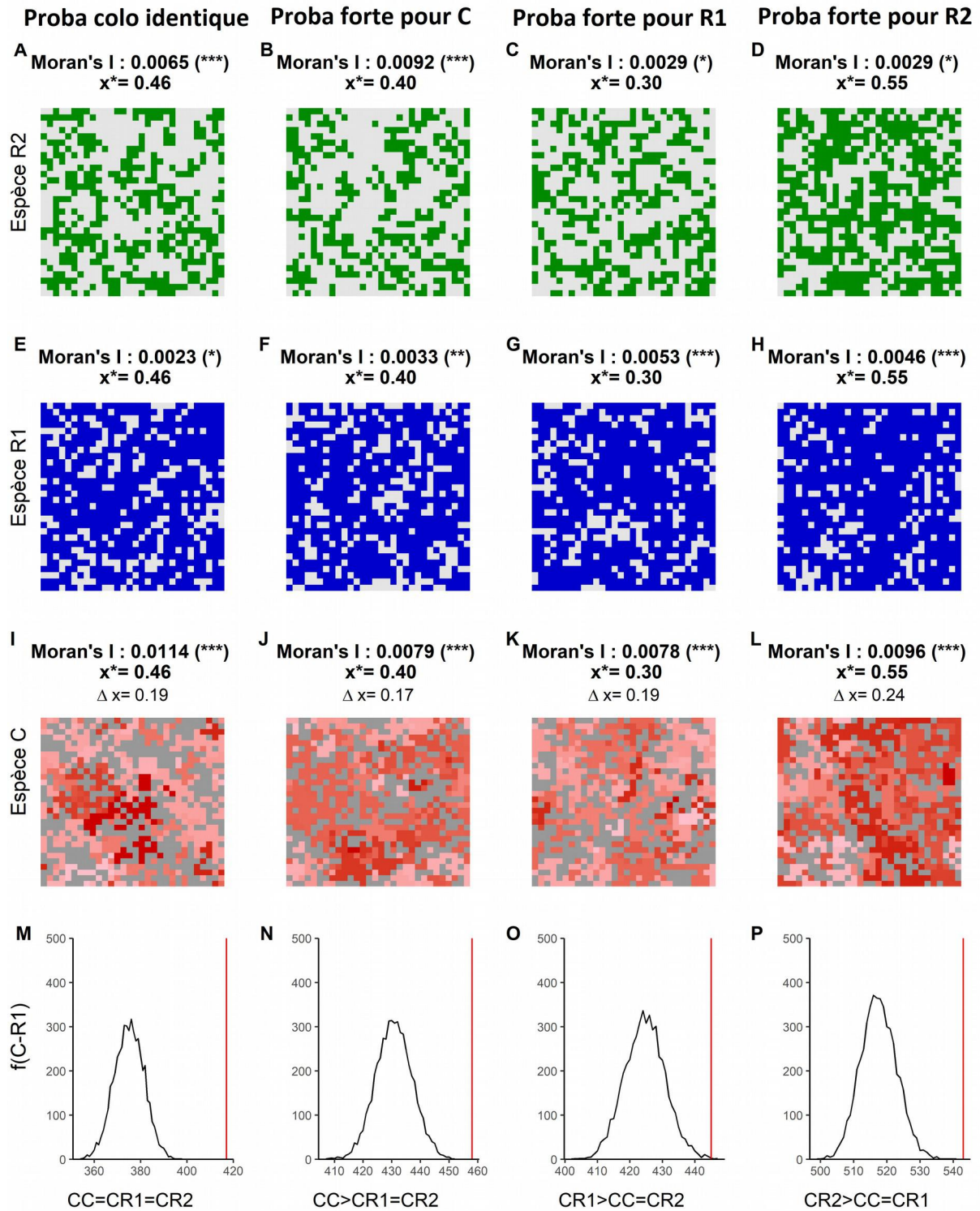


Figure 7 : Effet de la colonisation sur l'évolution du trait et sur la distribution spatiale finale des espèces. Occupation finale de la grille par R2 (A, B, C, D), et R1 (E, F, G, H) en fonction de la probabilité de colonisation de base des différentes espèces. Les panneaux I à L représentent la répartition des individus C et des différentes valeurs de trait x sur la grille, du rose pour les valeurs de x les plus faibles au rouge pour les plus fortes, l'étendue de la

variation de x est donné par Δx . Le paysage est représenté sur une grille 30*30 au dernier pas de temps de la simulation et les patches gris correspondent aux patches vides. Les colonnes diffèrent par les probabilités de colonisation de base de chaque espèce, identique pour toutes les espèces à gauche ($=0,7$), égale à 0.95 pour C sur la deuxième colonne, pour $R1$ sur la troisième et pour $R2$ sur celle de droite. Au dessus des panneaux **A** à **L** est indiqué l'indice de Moran qui mesure l'autocorrélation spatiale * : $p < 0,05$; ** : $p < 0,01$; *** : $p < 0,001$. Cette autocorrélation est étudiée sur la présence-absence pour les ressources et les valeurs de trait pour le constructeur. Il est aussi indiqué la valeur du trait moyen au dernier pas de temps. Les panneaux **M** à **P** correspondent au nombre de patches effectivement occupés par le couple C - $R1$ (ligne rouge) par rapport au nombre attendu au hasard (courbe noire : distribution aléatoire pour 5000 répétitions), ($k=0,15$). Les paramètres non spécifiés sont fixés à leur valeur par défaut (cf tableau 1).

Discussion

L'objectif de notre étude est dans un premier temps d'examiner l'effet de la construction de niche sur la structure d'une méta-communauté composée de trois espèces en interaction, un consommateur et ses deux ressources, l'une des ressources étant aidée par la construction de niche. Dans un deuxième temps, nous nous intéressons aux conditions écologiques d'évolution de la construction de niche et à l'effet de cette évolution sur la structure de la méta-communauté. Nous discutons nos résultats à la lumière des questions identifiées dans l'introduction.

L'étude des mécanismes permettant la coexistence d'espèces dans les communautés implique fréquemment de comprendre les effets indirects (Wootton 1994), les effets indirects ont notamment été étudiés de façon extensive dans les modules à petit nombre d'espèces (Polis et al. 1997; Bascompte et Melián 2005; Stouffer et Bascompte 2010), tel que le module étudié ici. Nous discutons ainsi de l'effet de la construction de niche sur la coexistence des ressources et du consommateur via la modulation des effets indirects dans notre système, à construction de niche fixée. En accord avec nos prédictions, la construction de niche a généralement un effet positif sur l'occupation de la grille par le consommateur et la ressource aidée et un effet négatif sur la ressource alternative si la construction de niche est d'intensité relativement faible ou peu coûteuse. Ces résultats sont en accord avec l'effet de la

construction de niche sur l'abondance des populations si le même module d'interaction est considéré, mais non-spatialisé (Picot et al. 2018).

Dans notre modèle, il y a donc un effet négatif indirect de la ressource aidée sur la ressource alternative qui émerge (de type compétition apparente) et qui est renforcé par la construction de niche. Cependant, dans les scénarios étudiés, cette compétition apparente n'est pas suffisamment forte pour exclure la ressource R_2 de la grille. La coexistence entre les ressources est possible malgré la construction de niche : ceci peut s'expliquer par la structuration spatiale de notre modèle. En effet, bien que l'ajout de prédateur dans un modèle de méta-communauté peut causer l'extinction de la proie, si la proie a un taux de colonisation suffisant, alors la persistance de l'espèce est possible à des taux de dispersion intermédiaires (Holt 1984; Taylor 1990). Ces résultats peuvent être confrontés à l'exemple des jardins du Diable : la fourmi *Myrmelachista schumanni* a pour hôte la plante *Duroia hirsuta* qu'elle défend en tuant toute autre plante dans un rayon donné, ce qui donne lieu à une exclusion compétitive locale (Frederickson et al. 2005). Cependant, sur une échelle spatiale plus grande, on retrouve de la coexistence liée au coût associé à l'herbivorie lorsque la monoculture de *D. hirsuta* attire des herbivores insensibles aux fourmis (Frederickson et Gordon 2007).

D'autre part, dès lors que le coût de la construction de niche est plus élevé, nous observons une modulation des effets indirects. Une augmentation de la construction de niche impacte négativement l'occupation par le consommateur : ceci s'explique par le fort coût sur la qualité de patch qui compense l'effet positif bottom-up de la ressource aidée. Indirectement, ceci impacte également négativement l'occupation de la ressource aidée, pour qui un effet généralement positif du consommateur est observé, son bénéfice de la construction de niche est diminué. Mais il y a également un effet positif indirect sur la ressource alternative sur laquelle la pression de prédation s'est affaiblie. En effet, nous avons une régulation top-down du système et son relâchement est bénéfique pour les ressources prédatées (Oksanen et al. 1981; Oksanen et Oksanen 2000; Hairston et al. 1960). Ces résultats sont également en accord avec les résultats obtenus pour un module d'interaction non-spatialisé (Picot et al. 2018). Ainsi, les effets indirects densité-dépendants qui émergent dans le modèle non-spatialisé se retrouvent dans notre modèle spatial, en effets indirects abondance-dépendants ou occupation-dépendants à l'échelle de la grille puisque nous nous intéressons ici à la coexistence non pas locale (sur chaque patch) mais globale. Les processus de colonisation-extinction permettent

donc de retrouver qualitativement, à l'échelle globale, des résultats expliqués par des effets locaux densité-dépendants.

Nous observons donc une rétroaction positive entre le consommateur et la ressource aidée lorsque le coût de la construction de niche est faible, tandis que cette boucle de rétroaction positive est atténuée lorsque le coût augmente, voire peut être transformée en boucle de rétroaction négative si le coût pour le consommateur est très élevé. Spatialement, ceci se traduit par une corrélation forte entre le consommateur et la ressource aidée. Cette agrégation liée à une rétroaction positive est un phénomène classiquement observé en écologie spatiale (patterns de végétation induits par les termites notamment (Pringle et Tarnita 2017), ou liés à la facilitation en zones arides (Kéfi et al. 2007)).

Plus la construction de niche augmente, plus la ressource alternative est agrégée sur la grille. Cette agrégation peut être interprétée comme l'effet d'une probabilité d'extinction augmentée de la ressource alternative dans les patchs contenant la ressource aidée et le consommateur et donc une concentration des individus sur les patchs refuges. L'existence de ces patchs refuges a été montrée chez les rongeurs vivant en zone désertique, dont les niches et les micro-habitats sont modulés par la présence des prédateurs (Kotler 1984). La présence de ces patchs refuges est cependant modulée par la densité du prédateur, mais aussi par son comportement de chasse (Sih 1987). Il serait intéressant de voir si la fréquence des patchs comportant les trois espèces ou bien le consommateur et sa proie alternative est inférieure à celle attendue en cas de distribution aléatoire. Cela reviendrait à définir les conditions de coexistence locale entre les différentes espèces toujours en considérant les effets indirects de type compétition apparente, ce qui pourrait être fait en s'inspirant des travaux de Mouquet et Loreau (Mouquet et Loreau 2003)

Nous nous intéressons ensuite à l'évolution de la construction de niche et à ses conséquences sur la méta-communauté. Nous étudions comment le trait de construction de niche évolue en fonction du coût de celui-ci et de la probabilité de colonisation de base de chaque espèce et quelles sont les conséquences sur les dynamiques écologiques de la méta-communauté.

L'évolution de la construction de niche est modulée par ses coûts et bénéfices. Le coût de la construction de niche pour le consommateur est direct puisque sa qualité de patch est affectée. Le bénéfice lui est indirect, via l'augmentation de la disponibilité de la ressource aidée, ce qui augmente indirectement sa qualité de patch. Ainsi, lorsque ce bénéfice indirect est supérieur

au coût direct, la construction de niche peut évoluer dans notre modèle. Cependant, dans notre modèle, nous ne considérons pas de privatisation du bénéfice lié à la construction de niche : l'évolution de celle-ci est potentiellement menacée par l'apparition de tricheurs qui ne paient pas le coût mais qui bénéficient du maintien de la ressource aidée. La structuration spatiale permet d'éviter ce scénario, en accord avec les études sur l'effet de la spatialisation sur l'évolution de la coopération. Nous observons que la construction de niche peut évoluer dans notre modèle, ceci même lorsqu'elle est coûteuse ; cette évolution de la construction de niche est accompagnée par une structuration de l'espace et l'apparition de cluster de valeurs de traits. Du fait d'une colonisation limitée, la structure spatiale limite la tragédie des biens communs (Hardin 1968; Lion et van Baalen 2008; Lion et al. 2011) et permet le maintien de la construction de niche. Chez les bactéries produisant des sidérophores, la structuration spatiale permet le maintien de la construction de niche (Kümmerli et al. 2014; Lee et al. 2012). Dans un modèle spatialisé, la construction de niche est un avantage adaptatif qui permet aux constructeurs un meilleur maintien des ressources et donc d'en tirer un bénéfice indirect qui reste supérieur au coût (Kylafis et Loreau 2011, 2008; Odling-Smee et al. 1996). Cependant cela est vrai jusqu'à un certain niveau : d'un point de vue quantitatif, une augmentation du coût diminue la valeur moyenne du trait sélectionné jusqu'à tendre vers zéro.

Il y a donc un effet positif de la structure spatiale sur l'évolution de la construction de niche. En accord avec nos prédictions, lorsque nous augmentons la probabilité de colonisation de base de chaque espèce, l'évolution du trait de construction de niche en est affecté négativement et tend vers zéro, notamment quand la probabilité de colonisation de la ressource aidée augmente. Une augmentation de la probabilité de colonisation de la ressource construite augmente sa dispersion ce qui homogénéise le paysage (Haegeman et Loreau 2014) et par conséquent diminue la « privatisation » du bénéfice lié à la construction de niche. Donc quand la probabilité de colonisation augmente, le système tend vers une tragédie des biens communs (Hardin 1968), ce qui est confirmé par les résultats de l'autocorrélation spatiale du trait qui est plus faible lorsqu'une espèce a une plus grande efficacité de colonisation. De plus corrélation observé entre le constructeur et la ressource aidée est plus faible lorsque l'une des espèces a une probabilité de colonisation de base forte.

Pour conclure, notre étude a montré que la spatialisation du modèle permet de (1) maintenir la coexistence des trois communautés, en évitant une exclusion compétitive grâce à la création de patch refuges, mais aussi (2) d'éviter une tragédie des biens communs en créant des

boucles de rétroactions positives locales entre la ressource aidée et le constructeur de niche et (3) de maintenir de la construction de niche en limitant la colonisation des individus ; ceci aboutit à la structuration spatiale du modèle et à l'apparition de clusters d'espèces constructrices très investies dans la construction de niche.

Il est à noter que nous avons toujours étudié le trait moyen final. En effet dans nos simulations nous n'avions que de la sélection stabilisante vers une valeur de trait, et aucune diversification (cf annexe). Cependant, des hypothèses supplémentaires concernant le coût de la construction de niche pourraient faire émerger de la diversification, en modulant la concavité du trade-off entre la qualité du patch et le coût de construction de niche (Kisdi 2006; de Mazancourt et Dieckmann 2004).

Notre modèle repose sur des profitabilités fixées de R_1 et R_2 . À l'avenir, nous pourrions étudier comment les profitabilités des ressources (identiques dans le modèle actuel) modulent l'évolution de la construction de niche. Nous pourrions prédire par exemple que, si la ressource aidée est très peu profitable, ceci conduirait à contre-sélectionner la construction de niche. Dans un autre temps, nous pourrions étudier plus spécifiquement la coévolution entre la spécialisation et la construction de niche. De nombreux exemples empiriques montrent que la spécialisation sur les ressources évolue en même temps que l'agriculture ou l'élevage de celles-ci. Par exemple les fourmis champignonnistes basales sont associées à un unique cultivar de champignon, alors que chez les termites certaines espèces cultivent différents champignons (Mueller et al. 2005). Dans certains cas extrêmes, comme pour les fourmis champignonnistes *Atta texana* et *Acromyrmex*, une relation mutualiste obligatoire s'est développée entre les deux partenaires (Mintzer et Vinson 1985). Dans notre modèle, nous pourrions considérer un trade-off entre la capacité du consommateur à s'alimenter sur la ressource alternative et sa capacité à s'alimenter sur la ressource aidée. Des études théoriques ont déjà montré que la flexibilité du comportement de choix de la proie pouvait guider l'évolution, dans notre cas, du trait de construction de niche mais aussi du degré de spécialisation sur l'une des ressources et affecter la coexistence des différents consommateurs (Egas et al. 2004; Rueffler et al. 2007).

Remerciements

Je remercie mes encadrants de stage, Aurore Picot, Dr Nicolas Loeuille et Dr Thibaud Monnin. Ils m'ont fortement aidée et soutenue, ils se sont montrés bienveillants et particulièrement patients, ce qui m'a permis de mener à bien ce projet et d'améliorer mes compétences aussi bien en modélisation qu'en rédaction. Je les remercie très sincèrement pour le temps qu'ils m'ont consacré pendant ces cinq mois de stage, notamment au cours des mois de mai et juin.

Je remercie également Pierre Quevreur et Eric Tromeur qui m'ont apporté leurs conseils avisés sur l'utilisation du cluster. Je remercie Aurore Picot et Théophile Hemachandra, mon compagnon, qui m'ont aidé à prendre en main linux et le langage bash. Je remercie également Dr Nicolas Loeuille qui m'a permis monopoliser son ordinateur pour faire tourner mes simulations lorsque le cluster est tombé en panne.

Je remercie mes collègues stagiaires du bureau 510 qui ont partagé mon quotidien, particulièrement mes camarades de deuxième année de master : Rémi, Neyla, Giulio et Julie qui ont été présents pendant la quasi-totalité de mon stage.

Bibliographie

Bascompte, Jordi, et Carlos J. Melián. 2005. « Simple Trophic Modules for Complex Food Webs ». *Ecology* 86 (11): 2868-73. <https://doi.org/10.1890/05-0101>.

Egas, Martijn, Ulf Dieckmann, et Maurice W. Sabelis. 2004. « Evolution Restricts the Coexistence of Specialists and Generalists: The Role of Trade-off Structure ». *The American Naturalist* 163 (4): 518-31. <https://doi.org/10.1086/382599>.

Frederickson, Megan E., et Deborah M. Gordon. 2007. « The Devil to Pay: A Cost of Mutualism with *Myrmelachista schumanni* Ants in “devil’s Gardens” Is Increased Herbivory on *Duroia hirsuta* Trees ». *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274 (1613): 1117-23. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.0415>.

Frederickson, Megan E., Michael J. Greene, et Deborah M. Gordon. 2005. « ‘Devil’s Gardens’ Bedevilled by Ants: Ecology ». *Nature* 437 (7058): 495-96. <https://doi.org/10.1038/437495a>.

Griffin, A. S., S. A. West, A. Buckling, et Yuan Wang. 2004. « Cooperation and Competition in Pathogenic Bacteria ». *Nature* 430 (7003): 1021-24. <https://doi.org/10.1038/nature02802>.

Haegeman, Bart, et Michel Loreau. 2014. « General Relationships between Consumer Dispersal, Resource Dispersal and Metacommunity Diversity ». *Ecology Letters* 17 (2): 175-84. <https://doi.org/10.1111/ele.12214>.

- Hairston, Nelson G., Frederick E. Smith, et Lawrence B. Slobodkin. 1960.** « Community Structure, Population Control, and Competition ». *The American Naturalist* 94 (879): 421-25. <https://doi.org/10.1086/282146>.
- Hardin, Garrett. 1968.** « The Tragedy of the Commons ». *Science* 162: 105–119.
- Holt, Robert D. 1977.** « Predation, Apparent Competition, and the Structure of Prey Communities ». *Theoretical Population Biology* 12 (2): 197-229. [https://doi.org/10.1016/0040-5809\(77\)90042-9](https://doi.org/10.1016/0040-5809(77)90042-9).
- . **1984.** « Spatial Heterogeneity, Indirect Interactions, and the Coexistence of Prey Species ». *The American Naturalist* 124 (3): 377-406. <https://doi.org/10.1086/284280>.
- Kéfi, Sonia, Max Rietkerk, Concepción L. Alados, Yolanda Pueyo, Vasilios P. Papanastasis, Ahmed ElAich, et Peter C. de Ruiter. 2007.** « Spatial Vegetation Patterns and Imminent Desertification in Mediterranean Arid Ecosystems ». *Nature* 449 (7159): 213-17. <https://doi.org/10.1038/nature06111>.
- Kisdi, Éva. 2006.** « Trade-off Geometries and the Adaptive Dynamics of Two Co-Evolving Species ». *Evolutionary Ecology Research* 8 (6): 959-73.
- Kotler, Burt P. 1984.** « Risk of Predation and the Structure of Desert Rodent Communities ». *Ecology* 65 (3): 689-701. <https://doi.org/10.2307/1938041>.
- Kümmerli, Rolf, Konstanze T. Schiessl, Tuija Waldvogel, Kristopher McNeill, et Martin Ackermann. 2014.** « Habitat Structure and the Evolution of Diffusible Siderophores in Bacteria ». *Ecology Letters* 17 (12): 1536-44. <https://doi.org/10.1111/ele.12371>.
- Kylafis, Grigoris, et Michel Loreau. 2008.** « Ecological and Evolutionary Consequences of Niche Construction for Its Agent ». *Ecology Letters* 11 (10): 1072-81. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01220.x>.
- . **2011.** « Niche Construction in the Light of Niche Theory: Niche Construction in Light of Niche Theory ». *Ecology Letters* 14 (2): 82-90. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01551.x>.
- Lee, William, Minus van Baalen, et Vincent A. A. Jansen. 2012.** « An Evolutionary Mechanism for Diversity in Siderophore-Producing Bacteria: Siderophore Diversity ». *Ecology Letters* 15 (2): 119-25. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01717.x>.
- Lee, William, Minus van Baalen, et Vincent A.A. Jansen. 2016.** « Siderophore Production and the Evolution of Investment in a Public Good: An Adaptive Dynamics Approach to Kin Selection ». *Journal of Theoretical Biology* 388 (janvier): 61-71. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2015.09.038>.
- Leibold, M. A., M. Holyoak, N. Mouquet, P. Amarasekare, J. M. Chase, M. F. Hoopes, R. D. Holt, et al. 2004.** « The Metacommunity Concept: A Framework for Multi-Scale Community Ecology: The Metacommunity Concept ». *Ecology Letters* 7 (7): 601-13. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00608.x>.
- Levins, R. 1969.** « Some Demographic and Genetic Consequences of Environmental Heterogeneity for Biological Control ». *Bulletin of the Entomological Society of America* 15 (3): 237-40. <https://doi.org/10.1093/besa/15.3.237>.
- Lion, Sébastien, et Minus van Baalen. 2008.** « Self-Structuring in Spatial Evolutionary Ecology ». *Ecology Letters* 11 (3): 277-95. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01132.x>.
- Lion, Sébastien, Vincent A.A. Jansen, et Troy Day. 2011.** « Evolution in Structured Populations: Beyond the Kin versus Group Debate ». *Trends in Ecology & Evolution* 26 (4): 193-201. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.01.006>.
- Loeuille, Nicolas, et Mathew A. Leibold. 2014.** « Effects of Local Negative Feedbacks on the Evolution of Species within Metacommunities ». *Ecology Letters* 17 (5): 563-73. <https://doi.org/10.1111/ele.12258>.

- Mazancourt, Claire de, et Ulf Dieckmann. 2004.** « Trade-Off Geometries and Frequency-Dependent Selection ». *The American Naturalist* 164 (6): 765-78. <https://doi.org/10.1086/424762>.
- Mintzer, Alex, et S. B. Vinson. 1985.** « Cooperative Colony Foundation by Females of the Leafcutting Ant *Atta Texana* in the Laboratory ». *Journal of the New York Entomological Society* 93 (3): 1047-.
- Moran, P. A. P. 1950.** « A Test for the Serial Independence of Residuals ». *Biometrika* 37 (1/2): 178. <https://doi.org/10.2307/2332162>.
- Mouquet, Nicolas, et Michel Loreau. 2003.** « Community Patterns in Source-Sink Metacommunities ». *The American Naturalist* 162 (5): 544-57. <https://doi.org/10.1086/378857>.
- Mueller, Ulrich G., Nicole M. Gerardo, Duur K. Aanen, Diana L. Six, et Ted R. Schultz. 2005.** « The Evolution of Agriculture in Insects ». *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36 (1): 563-95. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.36.102003.152626>.
- Odling-Smee, F John, Kevin N Laland, et Marcus W Feldman. 1996.** « Niche Construction ». *The American Naturalist* 147: 641–648.
- Oksanen, Lauri, Stephen D. Fretwell, Joseph Arruda, et Pekka Niemela. 1981.** « Exploitation Ecosystems in Gradients of Primary Productivity ». *The American Naturalist* 118 (2): 240-61. <https://doi.org/10.1086/283817>.
- Oksanen, Lauri, et Tarja Oksanen. 2000.** « The Logic and Realism of the Hypothesis of Exploitation Ecosystems ». *The American Naturalist* 155 (6): 703-23. <https://doi.org/10.1086/303354>
- Paradis, E., J. Claude, et K. Strimmer. 2004.** « APE: Analyses of Phylogenetics and Evolution in R Language ». *Bioinformatics* 20 (2): 289-90. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btg412>.
- Picot, Aurore, Thibaud Monnin, et Nicolas Loeuille. 2018.** « From Apparent Competition to Facilitation, Impacts of Consumer Niche Construction on the Coexistence and Stability of Consumer-Resource Communities. », <https://doi.org/10.1101/332437>.
- Polis, Gary A., Wendy B. Anderson, et Robert D. Holt. 1997.** « Toward an Integration of Landscape and Food Web Ecology :The Dynamics of Spatially Subsidized Food Webs ». *Annual Review of Ecology and Systematics* 28 (1): 289-316. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.28.1.289>.
- Pringle, Robert M., et Corina E. Tarnita. 2017.** « Spatial Self-Organization of Ecosystems: Integrating Multiple Mechanisms of Regular-Pattern Formation ». *Annual Review of Entomology* 62 (1): 359-77. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-031616-035413>.
- R Core Team. 2018.** *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>.
- Rueffler, Claus, Tom J. M. Van Dooren, et Johan A. J. Metz. 2007.** « The Interplay between Behavior and Morphology in the Evolutionary Dynamics of Resource Specialization ». *The American Naturalist* 169 (2): E34-52. <https://doi.org/10.1086/510635>.
- Sih, Andrew. 1987.** « Prey Refuges and Predator-Prey ». *Theoretical Population Biology* 31 (1): 1-12.
- Stadler, Bernhard, et Anthony F.G. Dixon. 2005.** « Ecology and Evolution of Aphid-Ant Interactions ». *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36 (1): 345-72. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.36.091704.175531>.
- Stouffer, Daniel B., et Jordi Bascompte. 2010.** « Understanding Food-Web Persistence from Local to Global Scales ». *Ecology Letters* 13 (2): 154-61. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01407.x>.
- Taylor, Andrew D. 1990.** « Metapopulations, Dispersal, and Predator-Prey Dynamics: An Overview ». *Ecology* 71 (2): 429-33. <https://doi.org/10.2307/1940297>.

Tilman, David. 1994. « Competition and Biodiversity in Spatially Structured Habitats ». *Ecology* 75 (1): 2-16. <https://doi.org/10.2307/1939377>.

Wilson, David Sloan. 1992. « Complex Interactions in Metacommunities, with Implications for Biodiversity and Higher Levels of Selection ». *Ecology* 73 (6): 1984-2000. <https://doi.org/10.2307/1941449>.

Wootton, J T. 1994. « The Nature and Consequences of Indirect Effects in Ecological Communities ». *Annual Review of Ecology and Systematics* 25 (1): 443-66.

Zeileis, Achim, et Gabor Grothendieck. 2005. « Zoo: S3 Infrastructure for Regular and Irregular Time Series ». *Journal of Statistical Software* 14 (6). <https://doi.org/10.18637/jss.v014.i06>.

Annexes

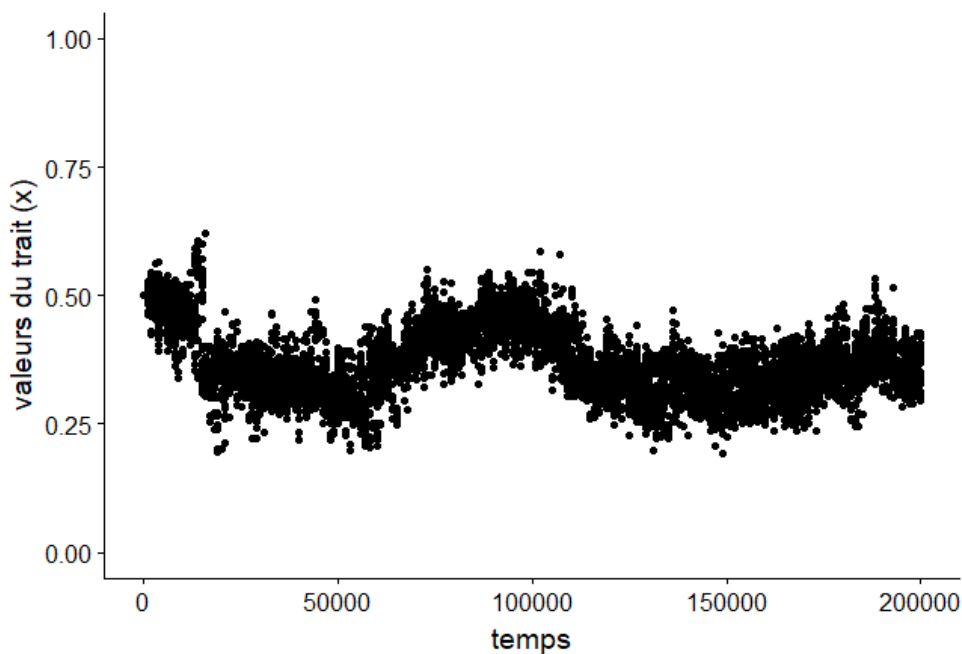


Figure 8 : Variation des valeurs de trait de construction de niche (x) en fonction du temps. Les points représentent une valeur de trait présent sur la grille lors de l'étude évolutive. Les enregistrements ont été réalisés tous les 1000 pas de temps ; $c=0,8$; $e=0,2$; $k=0,15$.

Résumé

Les organismes modifient leur environnement local via la construction de niche, ce qui altère en retour les pressions de sélection qui s'exercent sur eux. Nous nous attendons donc à ce que la dynamique écologique et évolutive de la construction de niche ait un effet important sur la structure des communautés et des méta-communautés. Dans cette étude, nous nous intéressons à la manière dont la dynamique écologique et évolutive de la construction de niche affecte la distribution et la coexistence des espèces. Nous développons un modèle de méta-communautés dans lequel trois espèces interagissent : un consommateur qui se nourrit de deux espèces ressources et qui aide l'une d'elles via la construction de niche. La coexistence des ressources est affectée par la compétition apparente, renforcée par l'effet positif de la construction de niche sur la ressource aidée. Cet effet se traduit par un effet « bottom-up » positif sur le consommateur et « top-down » négatif sur la ressource alternative. Cependant, la structuration spatiale, en particulier via la dispersion limitée du consommateur, permet d'éviter l'exclusion compétitive de la ressource alternative grâce à la création de « patches refuges ». La dynamique évolutive de la construction de niche dépend de son coût pour le consommateur, ainsi que du bénéfice indirect lié au maintien de la ressource aidée. Si ce ratio coût-bénéfice est favorable, et si la structuration spatiale est suffisante pour empêcher l'invasion de « tricheurs » n'investissant pas dans la construction de niche, alors celle-ci peut être sélectionnée. Nous montrons qu'une forte probabilité de colonisation du consommateur et de la ressource aidée conduit à contre-sélectionner la construction de niche. (267 mots)

Abstract

Organisms modify their local environment through niche construction, which in turn alters the selective pressures acting on them. Thus, we expect the ecological and evolutionary dynamics of niche construction to significantly impact community structure, as well as metacommunity structure. In this study we investigate how the ecological and evolutionary dynamics of niche construction affect the species coexistence and distribution. We develop a spatial model where three species interact (metacommunity): a consumer, which feed on two different resources and helps one of them through niche construction. The resources coexistence is affected by apparent competition, which niche construction reinforces because of its positive effect on the helped resource. Increasing niche construction intensity then leads to a positive bottom-up effect on the consumer and a negative top-down effect on the alternative resource. Spatial structure allow for the maintain of coexistence, because of limited dispersal of the consumer and the creation of refuge patches. The evolutionary dynamics of niche construction is constrained by its cost for the consumer and the indirect benefit of the maintain of the helped resource. Niche construction is selected and evolves if this cost-benefit ratio is favorable and if the space is enough structured to prevent the invasion of « cheaters » that would benefit from niche construction without investing in it. In particular, we show that high colonization probabilities for the consumer and helped resource counter-select for niche construction. (230 words)

V Évolution de la production de sidérophores : entre compétition et coopération.

Dans ce chapitre, on s'intéresse à un cas de construction de niche chez les bactéries, à savoir la production de sidérophores, qui est également considérée en évolution de la coopération microbienne comme un archétype de bien public. Ce travail a été entamé lors d'un stage à l'université d'Oxford, encadré par René Niehus (alors doctorant) et Kevin Foster (directeur du laboratoire), et a été poursuivi durant ma première année de thèse pour aboutir à une publication en 2017 dans la revue *Evolution* dont je suis co-premier auteur avec René. Il a fait l'objet d'un commentaire (« digest ») dans la même revue (Connelly et Dickinson 2017). Lors du début de ce stage, je savais déjà que j'allais poursuivre par une thèse sur la construction de niche quelques mois plus tard, et je souhaitais aborder cette thématique chez les micro-organismes. Je me suis intéressée à la production de sidérophores et j'ai été surprise qu'ils soient principalement présentés comme un bien public dans la littérature d'évolution sociale microbienne. Sans considérer l'évolution de la coopération, en microbiologie, la production de sidérophores est classiquement présentée comme modulant la compétition pour le fer. Par ailleurs, les articles étudiant l'évolution de la coopération par la production de sidérophores considèrent principalement une stratégie binaire dans les études expérimentales (mutants « knock-out » pour la production de pyoverdine par exemple) ou bien continue, mais sans nécessairement prendre en compte les dynamiques écologiques (West et Buckling 2003; mais voir Lee, van Baalen, et Jansen 2016). Le but de ce stage a donc été de faire le lien entre ces deux visions d'un même trait. Pour ce faire, j'ai développé un modèle mécanistique d'interactions locales de compétition et de coopération entre différentes souches, incluant la dynamique de la concentration de fer, de la densité de cellules, et bien sûr la production de sidérophores que nous considérons comme un trait continu (degré d'investissement dans cette production). Nous avons inclus un paramètre permettant de moduler la privatisation des sidérophores sur un continuum entre entièrement public et entièrement privé. L'étude de l'évolution de l'investissement dans la production de sidérophores a été ensuite réalisée selon le degré de privatisation, ainsi que d'autres paramètres écologiques tels que le coût de la production de sidérophores et la disponibilité en fer. Nous montrons donc que qualifier la

production de sidérophores comme trait compétitif ou coopératif dépend du contexte social et écologique. Enfin, nous introduisons une dimension plastique (Kümmerli, Jiricny, et al. 2009) dans la production de sidérophores en considérant l'évolution de la régulation de cette production en fonction de la disponibilité en fer et de la densité de coopérateurs ou de compétiteurs (« quorum-sensing », « competition sensing », (Oglesby et al. 2008; Cornforth et Foster 2013)).

The evolution of siderophore production as a competitive trait

Rene Niehus,^{1,2,3,*} Aurore Picot,^{1,4,*} Nuno M. Oliveira,^{1,5} Sara Mitri,⁶ and Kevin R. Foster^{1,7,8}

¹Department of Zoology, University of Oxford, South Parks Road OX1 3PS Oxford, United Kingdom

²Mahidol Oxford Tropical Medicine Research Unit (MORU), 10400 Bangkok, Thailand

³Centre for Tropical Medicine and Global Health, Nuffield Department of Clinical Medicine, University of Oxford, Oxford, United Kingdom

⁴Sorbonne Universités, UPMC Univ Paris 6, UPEC, Univ Paris Diderot, Univ Paris-Est Créteil, CNRS, INRA, IRD, Institute of Ecology and Environmental Sciences-Paris (iEES Paris), 7 quai Saint-Bernard, 75 252, Paris, France

⁵Department of Applied Mathematics and Theoretical Physics (DAMTP), Centre for Mathematical Sciences, Wilberforce Road, Cambridge CB3 0WA, United Kingdom

⁶Department of Fundamental Microbiology, University of Lausanne, CH-1015 Lausanne, Switzerland

⁷Oxford Centre for Integrative Systems Biology, University of Oxford, South Parks Road, Oxford OX1 3QU, United Kingdom

⁸E-mail: kevin.foster@zoo.ox.ac.uk

Received January 3, 2017

Accepted March 12, 2017

Microbes have the potential to be highly cooperative organisms. The archetype of microbial cooperation is often considered to be the secretion of siderophores, molecules scavenging iron, where cooperation is threatened by “cheater” genotypes that use siderophores without making them. Here, we show that this view neglects a key piece of biology: siderophores are imported by specific receptors that constrain their use by competing strains. We study the effect of this specificity in an ecoevolutionary model, in which we vary siderophore sharing among strains, and compare fully shared siderophores with private siderophores. We show that privatizing siderophores fundamentally alters their evolution. Rather than a canonical cooperative good, siderophores become a competitive trait used to pillage iron from other strains. We also study the physiological regulation of siderophores using *in silico* long-term evolution. Although shared siderophores evolve to be downregulated in the presence of a competitor, as expected for a cooperative trait, privatized siderophores evolve to be upregulated. We evaluate these predictions using published experimental work, which suggests that some siderophores are upregulated in response to competition akin to competitive traits like antibiotics. Although siderophores can act as a cooperative good for single genotypes, we argue that their role in competition is fundamental to understanding their biology.

KEY WORDS: Bacteria, competition, cooperation, fitness trade-off, microbial interaction, phenotypic regulation, public good, sharing, siderophores, specificity, xenosiderophores.

Iron limits the growth of many microorganisms making it a key determinant of evolutionary fitness and ecological competition. To cope with iron limitation, microbes secrete siderophores into

the environment (Ratledge and Dover 2000; Chakraborty et al. 2013). These molecules chelate insoluble iron and allow it to be taken up via siderophore receptors (Wandersman and Delepelaire 2004). Cells of one genotype (strain) have matching siderophores and siderophore receptors such that the siderophores produced by a cell are shared with other cells of the same strain (Griffin et al. 2004). Because siderophores can also carry metabolic costs

*These authors contributed equally to this work.

This article corresponds to Brian D. C. (2017), Digest: Cooperators get competitive in mixed company. *Evolution*. <https://doi.org/10.1111/evo.13263>.

(Griffin et al. 2004), siderophores have been identified as a microbial public good (West et al. 2006, 2007; Nadell et al. 2009), with the key corollary that a nonproducer (cheater) mutant may outcompete a producer by using its siderophores without paying the production cost (Griffin et al. 2004; Ross-Gillespie et al. 2007; Brown et al. 2009).

Although it is clear that siderophores have the potential to act as public goods between cells of a single genotype, this perspective lacks a key piece of siderophore biology. The different strains and species that commonly meet in natural communities possess a large diversity of both siderophores and siderophore receptors (Miethke and Marahiel 2007; Hider and Kong 2010) and many receptors bind siderophores in a highly specific manner (Braun 2001; Hantke 2001). Importantly, experiments have shown that this specificity can greatly limit siderophore cross-feeding between competing strains (Joshi et al. 2006; Khan et al. 2006). Siderophores may then act as public goods within a strain but they can be *private* goods between different strains (Joshi et al. 2006). This privatization is further amplified when bacteria grow in clonal patches, which is common in many environments (Mitri et al. 2015; Stacy et al. 2015), because limited diffusion then means that siderophores tend to remain close to the strain that released them (Nadell et al. 2010; Julou et al. 2013; Kümmerli et al. 2014; Oliveira et al. 2014).

How does siderophore privatization affect its social role and the evolution of siderophore production? To answer these questions, we developed a novel ecoevolutionary model of siderophore production. Our theory is centered upon an explicit mechanistic model of siderophore scavenging (Fgaier and Eberl 2010; Lee et al. 2016), which we extend to allow different levels of inter-strain sharing of siderophores. When siderophores are private, or partially private, we find they evolve as an exploitative strategy that functions to steal iron from competitors. Moreover, our model predicts that privatization leads to a major shift in the regulation of siderophore production. Although public siderophores are downregulated in the presence of competitors, partly privatized siderophores evolve to be upregulated instead. We use published experimental work (Traxler et al. 2013) to test between these two regulatory responses and argue that the role of siderophores in ecological competition is fundamental to both their evolution and regulation.

Materials and Methods

MODEL OVERVIEW

Our goal is to understand how siderophore privatization affects the evolution of siderophore production and regulation. The core of our approach is based upon the biochemical mechanisms of iron scavenging via siderophores, a well-studied process that includes secretion of siderophore molecules, their binding to iron

and subsequent formation of siderophore-iron complexes, the uptake of these complexes via siderophore receptors, and the loss of siderophores through diffusion (Winkelmann et al. 1987; Winkelmann 1991; Andrews et al. 2003). All of these processes affect the evolutionary costs and benefits of siderophore production (Kümmerli et al. 2009aa, 2014; Lee et al. 2016) and we model the processes explicitly using ordinary differential equations (ODEs). Although this leads to relatively large systems of equations, this allows us to make full use of the detailed experimental work on siderophore production (Boukhalfa and Crumbliss 2002; Mey et al. 2004; Hider and Kong 2010). In addition, as we will show, the relative complexity that comes with this realism does not prevent us from extracting clear and testable predictions from our model. We embed the model within an implicit meta-population framework (Cremer et al. 2012; Oliveira et al. 2014), where we study sets of strains that grow, interact, and compete over iron in local patches before dispersing and seeding new patches. With this, we can study the evolutionary fate of strains that differ in their siderophore production as a function of the ecology and, importantly, the level of privatization of siderophores that limits their use to a single strain.

LOCAL DYNAMICS

We study strains that migrate to and interact in a focal patch, which could represent for example a small neighbourhood within a structured community, or a host organism. Most theory to date has focussed on the interaction between producers and nonproducers (West and Buckling 2003; Eberl and Collinson 2009; Inglis et al. 2011). By contrast, in our model all strains have the potential to produce siderophores, although they may evolve not to produce any. We study selection on the investment into siderophore production (f), which can take any value in the range $[0, 1]$, where 0 corresponds to nonproduction of siderophores. The number of different strains that interact in a single patch is given by n ($n = 1, 2, 3, \dots$). This number determines the strength of ecological competition in the patch: when a single strain seeds a patch ($n = 1$) there is no competition between genotypes; when two or more strains seed a patch, there is interstrain competition for iron; and this competition increases with the number of competing strains.

Each strain in the focal patch is a distinct genotype that originates from the external ecological landscape. Although bacterial genotypes have the potential to produce multiple siderophores at the same time (Cornelis et al. 1989; Carson et al. 1994; Cornelis 2010; Dumas et al. 2013), we follow previous models (West and Buckling 2003; Lee et al. 2012) and assume that each strain can produce at most one siderophore. Production of multiple public goods has been studied elsewhere (Oliveira et al. 2014). Each strain expresses the cognate receptor for its siderophore but may also take up siderophores produced by other strains

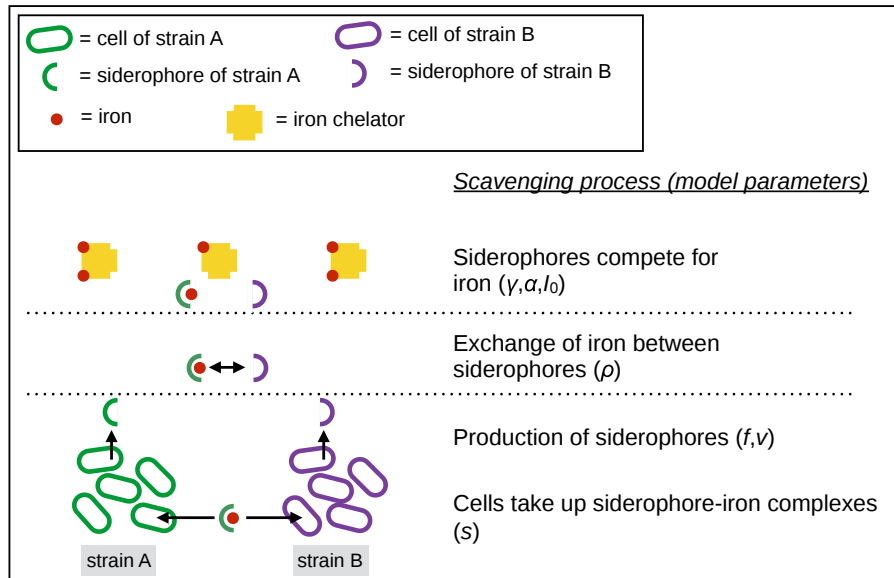


Figure 1. A schematic view of siderophore scavenging divided into its key component processes. Iron scavenging begins with the secretion of siderophores by cells with a specified level of investment and yield. Siderophores (half-circles) then bind the environmental iron (red dots on yellow shapes, representing for example other iron chelators), that is present in the patch according to its reflux rate (α) and its concentration in the external environment (I_0). Siderophores and iron form complexes according to the siderophore affinity γ . Siderophores can also "steal" or strip iron away from existing complexes at a rate that depends on the iron exchange parameter ρ . Finally, different strains compete for the uptake of siderophore-iron complexes according to the extent to which siderophores are shared between strains (s). For clarity, each process is shown separately in this cartoon, but in our model, all processes occur continuously in one well-mixed patch.

(xenosiderophores). Uptake of xenosiderophores may happen either because a strain's siderophore receptor has affinity for other siderophores (Crowley et al. 1991) or because it coexpresses multiple siderophore uptake systems (Cornelis and Matthijs 2002; Cornelis and Bodilis 2009). Our model captures both single and multiple uptake systems, and we make the between-strain sharing a tuneable parameter ($s \in [0, 1]$) of our model, where $s = 0$ means that only the producer strain benefits and $s = 1$ means that all strains benefit equally. Conceptually, this parameter can be linked to the proportion of siderophores retained for personal use in the model considered by Kümmerli & Ross-Gillespie (2014).

Siderophores are secreted molecules and iron scavenging occurs outside the cells through several processes. For clarity, we capture scavenging as four key processes, which we incorporate into our model to occur simultaneously (Fig. 1):

1. Siderophore secretion: We assume the production of siderophores to be metabolically costly (Griffin et al. 2004) and to depend on the level of energy invested (f), which is traded-off against the energy allocated to growth (Lee et al. 2016). The total amount of energy available to the cells depends on the uptake of a nonlimiting nutrient (N) which is not considered explicitly in the model.
2. Binding iron: Excreted siderophores bind the environmental iron with a certain affinity (γ), thereby making this iron

unavailable for other siderophores (Boukhalfa and Crumbliss 2002; Hider and Kong 2010).

3. Stealing iron: Siderophores can strip iron away from other siderophore-iron complexes with rate ρ . The extent of this exchange will depend on the quantity and the affinity of the siderophore that is stealing the iron and the quantity of iron-complexes by other siderophores (Kraemer 2004; Khan et al. 2006).
4. Cellular uptake: Cells take up their own type of siderophore-iron complexes via siderophore receptors. And strains may, as discussed above, also be able to take up siderophores from other strains (Joshi et al. 2006; Khan et al. 2006). For simplicity, we do not explicitly model siderophore diversity and receptor affinities, but we capture the between-strain sharing through a single parameter s ($s \in [0, 1]$), which gives the fraction of a siderophore concentration that can be used by strains other than the producer strain. We also assume that cells carry a limited amount of siderophore receptors, giving a saturating siderophore uptake response. Siderophore sharing may also be affected by spatial arrangement of the different bacterial strains (Nadell et al. 2010; Julou et al. 2013; Kümmerli et al. 2014). Although there is the potential to extend our model to capture such effects explicitly, we decide to focus here on a well-mixed case.

We can then capture the dynamics of siderophore scavenging within a single patch for a single-strain ($n = 1$) by the ODE system

$$\begin{cases} \frac{dC(t)}{dt} = \mu \frac{(1-f)}{(1-f)+\beta} \left(\frac{P(t)}{P(t)+K_P} + \epsilon I(t) \right) C(t) - d_C C(t) \\ \frac{dS(t)}{dt} = v f C(t) + q \frac{(1-f)}{(1-f)+\beta} \frac{P(t)}{P(t)+K_P} C(t) - \gamma S(t) I(t) - d_S S(t) \\ \frac{dP(t)}{dt} = \gamma S(t) I(t) - \frac{(1-f)}{(1-f)+\beta} \frac{P(t)}{P(t)+K_P} C(t) - d_P P(t) \\ \frac{dI(t)}{dt} = a(I_0 - I(t)) - \gamma S(t) I(t) - \epsilon C(t) I(t) \end{cases} \quad (1)$$

where $C(t)$ is the cell density of the focal strain, $S(t)$ is the concentration of its siderophores, $P(t)$ is the concentration of iron-siderophore complex, and $I(t)$ is the concentration of available iron at time t . We model cellular metabolism such that cellular growth relies both on iron and on other sources of energy, such as carbohydrates, lipids or protein. Iron is often limiting due to low concentrations of its soluble form (Wandersman and Delepelaire 2004), and we assume that other energy sources are abundant. From these assumptions, we show in the Supporting Information Materials and Methods how we can go from a form where non-iron nutrients are explicitly captured to equation (1) where these nutrients are captured implicitly. We also assume that the production of siderophores does not require significant iron, which is consistent with their chemistry (Hider and Kong 2010).

Cells proliferate with a rate that depends on a maximum growth rate μ , the investment of energy into cell growth, and the iron available per cell. The available iron depends on the uptake of iron-siderophore complex (P) and iron-uptake through siderophore-independent mechanisms (ϵ) (Wandersman and Delepelaire 2004). Cells invest a fraction $1 - f$ of their energy into

and to the siderophore production yield (v). We assume that the siderophores are instantaneously recycled from iron-siderophore complexes: the rate of siderophore recycling is equal to the rate of iron-siderophore complex uptake multiplied by a recycling efficiency constant q . In an extended version of the model (Supporting Information Results), we consider a trade-off between this recycling efficiency parameter and the affinity of siderophores for iron, assuming that the stronger siderophores bind iron, the more difficult to recycle they are. A sweep over the range of the recycling parameter reflects this trade-off, where at intermediate values of recycling and affinity strains can invest less into production (Fig. S1). Siderophores are lost from the system through diffusion (d_S).

Our model follows chemostat dynamics with a permanent input of iron as well as loss of siderophores and siderophore-iron complexes. The external concentration of iron is I_0 , and there is a reflux of iron into the patch at reflux rate a . The concentration of iron-bound siderophores changes over time due to the formation of such complexes (at a rate γ , that represents the affinity of siderophore for iron), due to the uptake by cells, and due to loss (d_P). Finally, the concentration of available iron follows chemostat dynamics with a reflux of external iron and depletion through the formation of iron-siderophore complexes.

When multiple strains interact in a patch ($n > 1$) we extend the number of equations accordingly. We illustrate this here with the extended system for two strains, to demonstrate the implementation of between-strain sharing of siderophores and well as of ligand exchange:

$$\begin{cases} \frac{dC_1}{dt} = \mu \frac{(1-f_1)}{(1-f_1)+\beta} \left(\frac{P_1+sP_2}{P_1+sP_2+K_P} + \epsilon I \right) C_1 - d_C C_1 \\ \frac{dS_1}{dt} = v f_1 C_1 + q \frac{(1-f_1)}{(1-f_1)+\beta} \frac{P_1+sP_2}{P_1+sP_2+K_P} C_1 - \gamma S_1 I - d_S S_1 + \rho (S_2 P_1 - S_1 P_2) \\ \frac{dP_1}{dt} = \gamma S_1 I - \frac{(1-f_1)}{(1-f_1)+\beta} \frac{P_1}{P_1+sP_2+K_P} C_1 - \frac{(1-f_2)}{(1-f_2)+\beta} \frac{sP_1}{P_2+sP_1+K_P} C_2 - d_P P_1 + \rho (S_1 P_2 - S_2 P_1) \\ \frac{dC_2}{dt} = \mu \frac{(1-f_2)}{(1-f_2)+\beta} \left(\frac{P_2+sP_1}{P_2+sP_1+K_P} + \epsilon I \right) C_2 - d_C C_2 \\ \frac{dS_2}{dt} = v f_2 C_2 + q \frac{(1-f_2)}{(1-f_2)+\beta} \frac{P_2+sP_1}{P_2+sP_1+K_P} C_2 - \gamma S_2 I - d_S S_2 + \rho (S_1 P_2 - S_2 P_1) \\ \frac{dP_2}{dt} = \gamma S_2 I - \frac{(1-f_2)}{(1-f_2)+\beta} \frac{P_2}{P_2+sP_1+K_P} C_2 - \frac{(1-f_1)}{(1-f_1)+\beta} \frac{sP_2}{P_1+sP_2+K_P} C_1 - d_P P_2 + \rho (S_2 P_1 - S_1 P_2) \\ \frac{dI}{dt} = a(I_0 - I) - \gamma (S_1 + S_2) I - \epsilon (C_1 + C_2) I \end{cases} \quad (2)$$

building up cell biomass, and we assume here the presence of an abundant energy source that is captured in β of the Monod function with saturation constant K (see Supporting Information Materials and Methods). The acquisition of iron through uptake of siderophore-iron complexes also follows a Monod function with constant K_P . Cells die at a constant per capita rate d_C . The free siderophore concentration $S(t)$ changes over time due to cellular siderophore production, which is proportional to the amount of energy that the cells invest into siderophore production (f)

We assume that siderophores can strip iron away from other iron-siderophore complexes, according to the reactions $S_1 + P_2 \rightarrow S_2 + P_1$ and $S_2 + P_1 \rightarrow S_1 + P_2$, which proceed with mutual rate constant ρ . Importantly, the siderophore produced by a bacterial strain can to some extent also be used by other strains. The sharing parameter s determines how much a siderophore can be used by the other strains that did not produce this siderophore. The number of strains (n) gives the strength of ecological competition that is intensified with increasing number of strains.

We assume that the chemical properties of siderophores (amount of sharing, recycling efficiency, affinity, loss, yield) are identical for all interacting strains. In reality, siderophores can differ in their chemical properties (Cornelis and Matthijs 2002), but with this assumption we can study the isolated effect of siderophore privatization on its evolution. Diversity in the other properties such as affinity and yield will have additional effects on siderophore evolution.

To solve the system of ODEs, we impose initial conditions ($C(t = 0) = 1$, $S(t = 0) = 0$, $P(t = 0) = 0$, $I(t = 0) = I_0$) and we use the Runge-Kutta-Fehlberg 4–5 method (Fehlberg 1970) with adaptive step-size steps to solve the equations numerically using the ODE solver `gsl-odeiv-step-rkf45` from GSL (GNU Standard Library) library version 2.1 in C++ (<http://www.gnu.org/software/gsl>). The C++ code of our model is available at <http://zoo-kfoster.zoo.ox.ac.uk>. The duration of competition in a local patch is determined by the integration time of the ODE τ . The ecological equilibrium is not necessarily reached. We study the effect of this competition span in Fig S3 G–I. We summarize the biological significance and default values of the parameters used in our model in the Table S1.

PHYSIOLOGICAL REGULATION OF SIDEROPHORES

Our first models studied strains that invest a fixed proportion of their resources into siderophores. We next study the evolution of regulated siderophore production. We replace the fixed investment f by a sigmoid, quasi-step function that represents a simple sensory trigger function that responds to a signal x , given through

$$f = f_{bas} + \frac{(f_{act} - f_{bas})}{(1 + \exp(100(x - T)))}, \quad (3)$$

Under this functional form, f approximately takes the "activated" value f_{act} when the signal x is above the threshold T , and the "basal" value f_{bas} otherwise. We consider three possible sources of information for the regulation of siderophores for a focal strain i . The first is intracellular iron concentration, which is known to strongly regulate siderophore production in some species (Schmitt and Holmes 1991; Ratledge and Dover 2000; Rodriguez et al. 2002; Chakraborty et al. 2013), which will be proportional to the iron-siderophore complexes that a focal strain i can use, given as $[(1 - s)P_i + s \sum_{j=1}^n P_j]$. The second source of information is clonemate density (C_i), which can be detected by quorum sensing or another product specific to the focal strain (Stintzi et al. 1998; Lewenza et al. 1999; Mok et al. 2003). We model quorum sensing without an explicit signal. However, by implementing an evolvable cell density threshold where quorum sensing activates siderophore production, our model captures a quorum threshold effect that is consistent with an autoinducing molecule. Finally,

we consider competitor cell density ($\sum_{j=1}^n C_j - C_i$), which can be detected by any compound that is specific to the competitor. This detection might include nonself quorum sensing autoinducers but also sensing the damage from antibiotics or bacteriocins of the competing strain (competition sensing as defined in Cornforth & Foster 2013).

In our optimizing algorithm, the three parameters that define the shape of the trigger function (f_{act} , f_{bas} , and T) will initially be selected at random and identical for all strains, and then we iteratively test the invasion of a new strategy with either of the parameters changed. Note that while we use the term "activated" for above threshold, the strains are free to evolve either an increase or decrease in the production of siderophores upon activation.

META-POPULATION DYNAMICS

We embed our model of local competition between strains within a meta-population to study how different strategies evolve over time. Our meta-population model is based on previously published work and assumes an infinite number of local patches that are linked through the dynamics of a simple microbial life cycle (Cremer et al. 2012; Oliveira et al. 2014):

1. Seeding: An empty patch is seeded with a certain number n of different strains with initially small density ($C_i(0) = 1$). The strategy for each strain is determined according to the frequency of the strategies in the entire meta-population.
2. Competition: Strains grow and interact within each patch of the meta-population according to the local dynamics model given in equations (1) and (2). Interactions are simulated for a fixed amount of time (that can be varied as a parameter).
3. Mixing: Cells from all patches disperse and mix, leading to a new seeding episode.

We then assess the evolutionary fate of new strategies that appear in the meta-population. To do this, we use invasion analysis, which is based upon the logic of evolutionary game theory (Maynard Smith 1982). When it can be used, invasion analysis is a powerful way to study coevolving strategies that allows one to avoid explicitly modeling each step in a life cycle (Nowak and Sigmund 2004). Specifically, to follow the evolution of new siderophore production strategies, we study how a rare mutant or immigrant with the new strategy performs in a meta-population where all other strains perform another strategy. We can then ask whether this immigrant will successfully invade the resident strategy population, or instead go extinct.

We calculate invasion ability from the fitness of the new mutant strain (w_{inv}) and the fitness of the resident strategy (w_{res}). The fitness of the invader, because it is rare, is determined by its local competition with other strains that have the resident strategy, $w_{inv} = w(f_{inv}/f_{res})$. The fitness of the resident strategy, which is

very common and will therefore nearly always meet itself—is determined by local competition with strains with this strategy so that $w_{\text{res}} = w(f_{\text{res}}|f_{\text{res}})$. If strains in the local patch do not meet any other strain ($n = 1$), then the resident and migrant strategy's fitnesses are determined by their autonomous growth, following a single set of ODEs (eq. (2)). We define the fitness of a strain as its cell density at the end of a competition phase, which is after a fixed amount of competition time t_{end} . We then compute the invasion index for an invading strategy as defined by Mitri et al. (2011),

$$I_{\text{inv}} = \frac{w_{\text{inv}}}{w_{\text{res}}} = \frac{w(f_{\text{inv}} \vee f_{\text{res}})}{w(f_{\text{res}} \vee f_{\text{res}})}. \quad (4)$$

When the invasion index of a new strategy is larger than one ($I_{\text{inv}} > 1$) the migrant strategy will increase its meta-population frequency from its initial appearance to the next mixing step. When the strategy's invasion index is smaller than one ($I_{\text{inv}} < 1$), it will go extinct. An important nuance of evolutionary invasion analysis is that a strategy's evolutionary success is not determined solely by its local competitive success: a migrant strategy that wins in a local patch against the resident strategy could still go extinct from the meta-population if the fitness of the resident strategy is high ($I_{\text{inv}} < 1$). For example, a really aggressive strategy might win locally but harm itself so much in the process that it cannot outcompete the other patches in the meta-population (Hauert et al. 2002).

We use the invasion index to follow the evolution of siderophore production and find optimal strategies. A successfully invading strategy will become the new resident strategy. This will occur repeatedly until we find an evolutionarily stable strategy (ESS, Maynard Smith 1982), which cannot itself be replaced by other strategies. Specifically, the ESS is a strategy that, if adopted by the entire population, cannot be invaded by any other strategy. We find ESSs by following the gradual evolution of strategies as they compete with others that are different to themselves. We test invading strategies that are locally similar as well as strategies from the full range of possible strategies. By combining local and global searches in this way, we identify strategies that are evolutionarily stable in the face of a vast range of possible competing strategies. Although multiple ESS are theoretically possible in game theory, we always found a unique ESS for each analysis.

Results

OVERVIEW

We can use our ecoevolutionary model to study how siderophore production evolves across different scenarios and, in particular, in response to siderophore privatization. This allows us to test a range of ecologies where differing number of strains meet and compete for resources and we can vary the extent to which the

different strains can share each other's siderophores. We use this to identify the evolutionarily stable investment into siderophore production for each situation. We then study the physiological regulation of siderophore production and find that the regulatory strategies that evolve also depend strongly on how much siderophores are shared. Specifically, with siderophore privatization our model predicts that production should increase when strains encounter competitors.

PRIVATIZATION STRONGLY AFFECTS THE EVOLUTION OF SIDEROPHORE PRODUCTION

Evolutionary studies typically treat siderophores as a canonical public good that benefits all cells in an environment equally, where nonproducers (cheaters) can thrive in the presence of siderophore producers (Griffin et al. 2004; West et al. 2006, 2007; Ross-Gillespie et al. 2007; Brown et al. 2009; Nadell et al. 2009). The potential for one genotype to exploit another, however, rests upon strains mixing such that nonproducers have access to the siderophore producers. As such, a key prediction of the standard social evolution model of siderophores is that the evolution of production will decrease with an increasing number of strains mixing in local competition (Harrison et al. 2008). In social evolution terminology, the investment into cooperation will evolve to decrease under conditions of decreased relatedness (Hamilton 1964; Frank 1998).

We compare the evolutionarily stable siderophore production in the absence of competitors ($n = 1$, Fig. 2, black diamond) and in the presence of increasing numbers of competitor strains. The single-strain case serves here as the baseline to compare the optimal siderophore production in monoculture with cases of competition. When siderophores are entirely shared ($s = 1$) and their benefit returns to the producer as much as to other cells, we recapitulate the classic social evolution prediction that optimal investment into siderophores decreases for higher numbers of competing strains in a patch (Fig. 2, green dots). Strains now produce fewer siderophores relative to the monoculture case to reduce sharing with their competitors.

We then ask how this relationship is affected by limited siderophore sharing between genotypes ($s < 1$). The privatization of siderophores fundamentally changes the effects of strain mixing on production. When siderophores are private to the producer strain, increasing the intensity of competition between strains (increasing n) results in an increase in siderophore production (Fig. 2). When siderophores are partly private and partly public, we see that the effect of increasing competition has elements of both the purely public and private evolutionary responses. Importantly, for relatively low levels of strain mixing, which may often be common due to spatial structuring in communities (Hallatschek et al. 2007; Oliveira et al. 2014; Mitri et al. 2015; Nadell et al. 2016), the effect of increasing competition is to *increase* siderophore

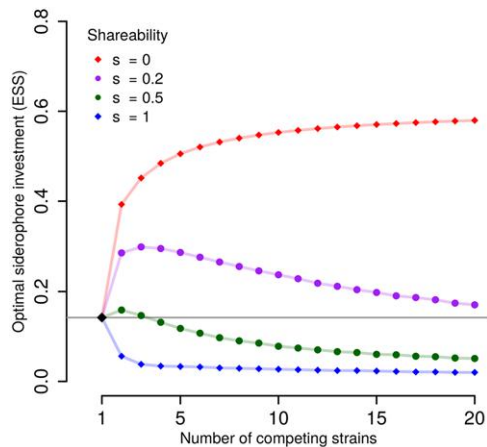


Figure 2. The effect of competition and siderophore sharing on siderophore production. Using an adaptive dynamics framework we find the evolutionarily stable level of siderophore production for different levels of competition and siderophore sharing. We plot the optimal investment into siderophores (f^*) against different numbers of competitors (n) per local competition. In the absence of competition between strains, where siderophore sharing does not occur, the optimal investment into siderophore production is shown by the black diamond on the far left. This serves as baseline for comparison with scenarios with competition, and it is marked with a horizontal gray line and highlighted by slightly smoothed lines joining the points. The effect of added competition on investment (f^*) is qualitatively different for different levels of between-strain sharing of siderophores. When the number of competing strains increases, the production of an entirely shared siderophore is reduced (blue diamonds), while the production of a private siderophore is increased (red diamonds). At intermediate levels of sharing siderophore production first increases and then decreases with increasing competition (purple and green dots). For this figure only, $v = 7$, $a = 0.1$, and $\tau = 30$.

investment relative to the monoculture baseline (Fig. 2). This additional investment is explained by a competitive benefit from hoarding iron away from the competitor. At ESS production strains optimize both harvesting and hoarding iron, and these two siderophore functions—while conceptually distinguishable—occur instantaneously in our model.

Even though siderophores are still a public good with respect to the cells of a single genotype, therefore, privatization shifts them to behaving as a mechanism of exploitative competition, which is used to deplete and steal the iron of competitors.

THE EFFECTS OF PRIVATIZATION ARE ROBUST FOR A WIDE RANGE OF CONDITIONS

We have shown that privatization can have strong effects on the evolution of siderophore production. In particular, privatization means that siderophores evolve as a competitive rather than a

cooperative trait, with investment increasing under conditions of high strain mixing (low relatedness). How robust is this effect? Our model contains a number of parameters that can be used to study how key ecological and biological factors influence the evolution of siderophore production. We performed sweeps of these parameters and studied in each case how strain mixing affects the evolved level of siderophore production (Fig. 3, Figs. S2–S5).

Our model is relatively complex in that it combines a dynamic model of local competitions between strains, with global competition in a meta-population and search algorithms that identify the evolutionarily stable strategy for each set of parameters. The predicted effects of parameters on the evolution of siderophore production are in some cases also relatively complex. For example, a decreased iron concentration commonly causes an increased siderophore production on physiological timescales (Schmitt and Holmes 1991; Rodriguez et al. 2002; Chakraborty et al. 2013) (see section "Privatization is Critical to the Evolution of Siderophore Regulation"), but this is not necessarily true for an ESS level of constitutive production. This is because the evolved level is also affected by changes in growth dynamics: when iron availability is very low, cells grow poorly and so benefit less from producing siderophores (Fig. 3). Nevertheless, we observe clear and consistent effects of strain mixing on production level. When siderophores are fully public ($s = 1$), introducing local competition between strains (increased mixing) always decreases the evolutionarily stable level of siderophore production (Fig. 3; blue line below black line).

By contrast, with no sharing of siderophore between strains ($s = 0$), the investment level increases with adding a competitor (Fig. 3; blue line above black line). For some parameters, this decrease is minor, particularly when siderophore production becomes minimal (low production yield or seeding cell density) or when iron is abundant, because under these conditions siderophores have little effect on competitors and are produced similarly to the single strain case. However, critically, in the vast majority of sweeps, for private siderophores we never see a decrease, and for public siderophores, we never see an increase in production when we move from the clonal group to the mixed-genotype group (Fig. 3, but see e.g., Fig. S3D–F).

Conditions of intermediate sharing ($s = 0.5$) are again intermediate in their behaviour and we see that, dependent on parameters, strain mixing can drive an increase or decrease in the evolutionarily stable level of siderophore production. In conditions where cells cannot use siderophores to exploit competitors (high iron, low production yield and/or low cell density), cross-feeding effects dominate and production reduces with strain mixing. But when siderophores are most effective (low iron, high production yield, and/or high cell density) the benefit of exploiting can overcome the cost of cross-feeding (Fig. 3; crossing

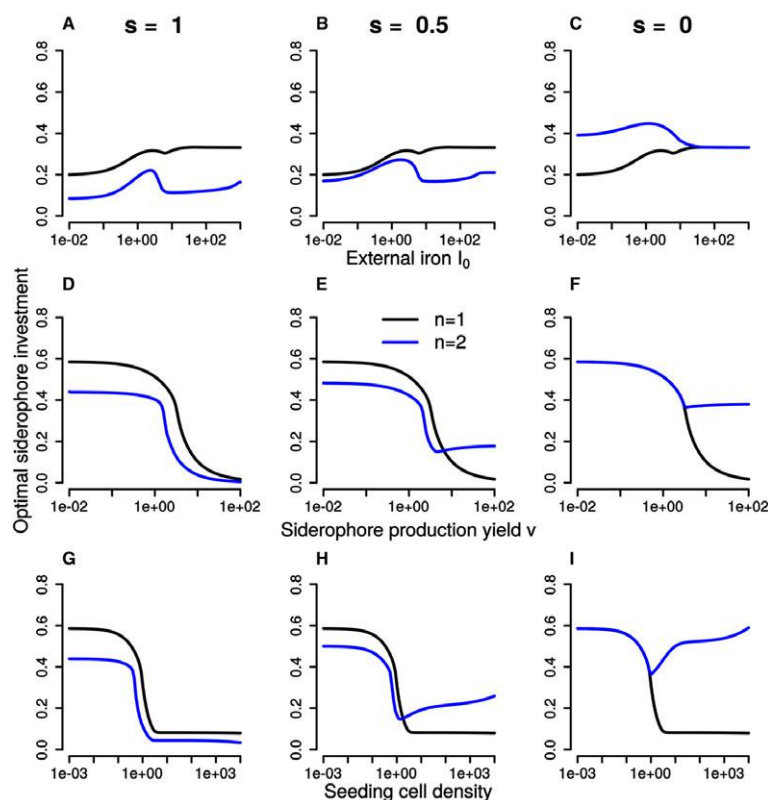


Figure 3. Wide-ranging parameter sweeps show consistent effects of privatization on siderophore evolution (see also Figs. S2–S5). We study the effect of iron concentration, siderophore yield, and seeding cell density on ESS production of siderophores. We plot the optimal siderophore investment with and without competition ($n = 2$, $n = 1$, respectively) over a range of external iron concentrations (A–C), and over a range of siderophore production yields (D–F), and over a range of seeding cell densities (G–I). We find that when siderophores are fully shared between strains ($s = 1$), adding local competition always decreases the evolutionarily stable level of siderophore production (A, D, G; blue line below black line). By contrast, for entirely private siderophores ($s = 0$), the production level increases (C, F, I; blue line above black line). Under intermediate sharing ($s = 0.5$), we observe regions of both decreased and increased siderophore production (B, E, H; crossings of blue and black line). When cells cannot use siderophores to improve their growth rate (high iron, low production yield, and/or low cell density) the cross-feeding effect dominates and production is reduced with strain mixing. But when siderophores become effective (low iron, high production yield, and/or high cell density) then their exploitative potential means that strains increase production in strain mixes.

of black and blue line) so that production increases with strain mixes.

In summary, privatization has strong and consistent effects on the evolution of siderophore production that are robust for a wide range of ecological and biological conditions.

PRIVATIZATION IS CRITICAL TO THE EVOLUTION OF SIDEROPHORE REGULATION

As is typical of previous theoretical work on siderophore evolution (West and Buckling 2003; Lee et al. 2012, 2016), we have so far treated siderophore production as a constitutive trait where each cell invests a fixed proportion of its resources (f) into siderophores. However, in reality siderophores are often strongly regulated in response to environmental conditions (Harrison et al. 2008; Kümmerli et al. 2009b; Traxler et al. 2013). We therefore

extend our model to consider regulation of siderophore production and evolution of this regulation. We study regulation based on three sources of information in the environment, which are known to affect bacterial regulatory networks for multiple traits: iron concentration (Ratledge and Dover 2000; Wandersman and Delepelaire 2004), density of clone mate cells (e.g., quorum-sensing) (Waters and Bassler 2005), and density of competitor cells (Abrudan et al. 2015) (e.g., competition sensing (Cornforth and Foster 2013)) (section Materials and Methods). For each type of sensing, we can then follow the evolution of strategies as before and identify the evolutionarily stable strategies of regulation (section Materials and Methods, Fig. 4).

Siderophore regulation in response to iron level and own cell density evolves in a consistent way, irrespective of the degree of privatization. The responses evolve such that low iron and

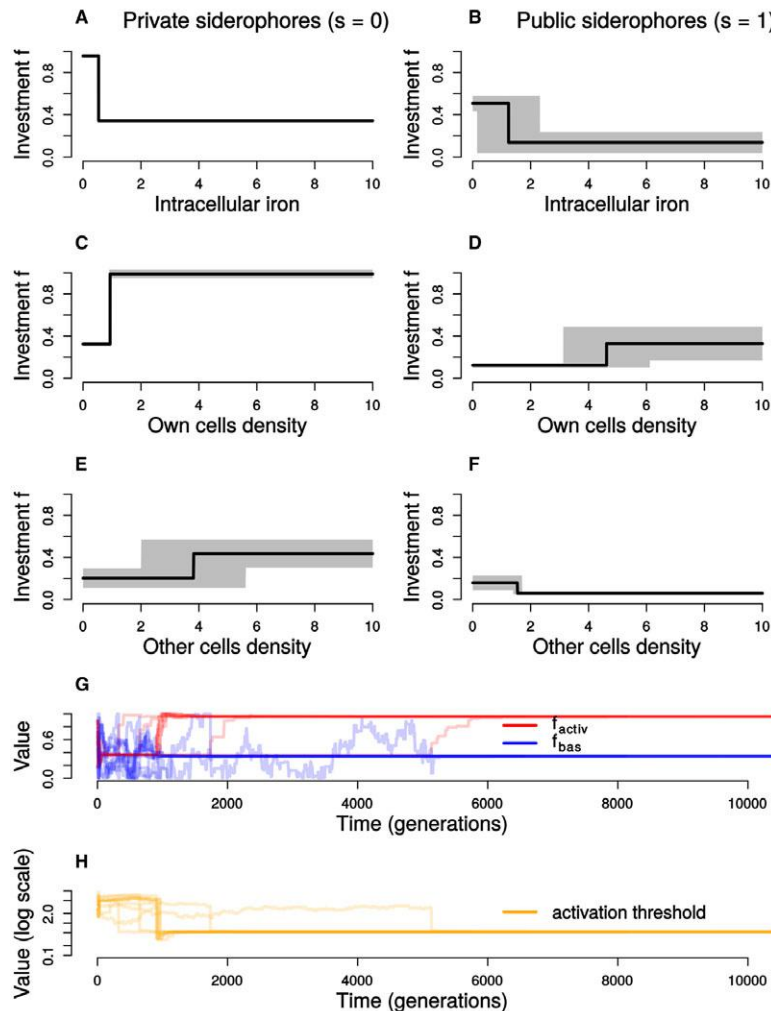


Figure 4. The evolution of physiological siderophore regulation. We evolve the sensing function for siderophore production in pairwise competitions ($n = 2$) using the evolutionary algorithm outlined in Supporting Information Methods and Results. We study three cases that each captures a different source of information: intracellular iron, own cell density, and competitor cell density. The plots show the evolved response in siderophore production as a function of the sensed signal, as a mean from 30 runs of the simulation. The gray area shows the standard deviation (SD). Siderophores evolve to be upregulated at low iron, independent of the shareability (A, B), consistent with siderophores being most valuable when iron is low. Siderophores evolve to be upregulated for high quorum (C, D) consistent with their efficiency being highest at high cell density. However, when siderophores are regulated based upon the density of competing cells, they are downregulated when siderophores are shared ($s = 1$) and upregulated when siderophores are private ($s = 0$) (E, F). The bottom two plots (G, H) show illustrative time plots from the evolutionary algorithm optimizing iron sensing, given $s = 0$, showing how the initial, and the activated siderophore investment (G) and the activation threshold (H) evolve. We show 20 realizations of the algorithm.

high quorum both favour the release of siderophore. There is a clear post-hoc logic to these forms of regulation. Most simply, siderophores are most valuable when iron is low and our predicted regulation is well supported by empirical work that shows that in a number of different species siderophore production can be strongly upregulated by low iron (Schmitt and Holmes 1991; Ratledge and Dover 2000; Rodriguez et al. 2002; Chakraborty et al. 2013). The quorum-based regulation recapitulates the typical interpretation of the evolutionary function of quorum sensing. Quorum sensing allows a group of cells to only release a secreted

product once the cell density of the focal strain is high enough to generate and receive an effective concentration of the product (Schluter et al. 2016). Consistent with this prediction, there is evidence that siderophore production increases at high cell density for a number of species (Stintzi et al. 1998; Lewenza et al. 1999; Mok et al. 2003).

When we allow cells to evolve siderophore regulation based upon the density of competing cells, we see a different pattern. Now, whether cells upregulate or downregulate production depends upon whether siderophores are public or private (Fig. 4E, F).

The evolution of the regulation of public siderophores leads to a response where production is downregulated in response to increased numbers of the competing strain. This is because under these conditions, increased competition means that there is a greater threat of siderophore piracy from the competitors and so downregulation benefits the focal strain. When siderophores are privatized, we predict the opposite pattern. Now, siderophores respond as expected for a competitive trait, such as the release of an antibiotic that kills another strain (Cornforth and Foster 2013), with secretion upregulated in response to the presence of the competing strain.

Our predictions on the evolution of siderophore regulation are well supported by known regulatory responses to iron level (Schmitt and Holmes 1991; Ratledge and Dover 2000; Rodriguez et al. 2002; Chakraborty et al. 2013) and quorum sensing (Stintzi et al. 1998; Lewenza et al. 1999; Mok et al. 2003). However, we see the same predictions for private and public siderophores so the data are unable to distinguish between the two models. By contrast, the predicted regulation based upon the level of competition with other strains changes depending on whether siderophores are private or public. This latter form of regulation, therefore, lends itself to testing the importance of privatization for the evolution of siderophore use.

Does siderophore production, therefore, increase or decrease upon strain mixing? Empirical work suggests that siderophore production typically increases in the presence of unrelated strains and species. Specifically, coculture experiments between *Pseudomonas aeruginosa* with *Staphylococcus aureus* found that *P. aeruginosa* makes more siderophores in the presence of *S. aureus* (Harrison et al. 2008). More recently, Traxler et al. (2013) placed colonies of *Streptomyces* species either alone, or next to a colony of a different species. When next to a foreign colony, the *Streptomyces* strain increased secretion of a number of siderophores (Traxler et al. 2013). Caution is required as the underlying mechanisms driving the upregulation of siderophore production is not yet clear and the responses may be driven by multiple factors, including iron limitation. Nevertheless, the data in both cases are most consistent with the upregulation of siderophores upon competition with other species, not the downregulation expected for a public good.

Discussion

Siderophores have emerged as a powerful model system to understand microbial sociality (Griffin et al. 2004; Ross-Gillespie et al. 2007; Buckling and Brockhurst 2008; Kümmerli et al. 2009a; Ross-Gillespie et al. 2009; Luján et al. 2015). In mixed cultures with a wild-type producer strain, siderophore null mutants (cheaters) can thrive and outcompete the wild-type, which is consistent with the idea that siderophores act as canonical public

goods in microbial communities. This view was recently emphasized in discussions of “black queen” evolution (Oliveira et al. 2014; Morris 2015). Microbes may commonly lose genes, including those for siderophores, when they can be complemented by other strains and species in their diverse communities (Cordero et al. 2012; Andersen et al. 2015). However, it is also clear that the siderophores of one strain are often not fully shared with other strains, because of the use of specific receptors to import siderophores (Joshi et al. 2006; Khan et al. 2006; Lee et al. 2012) and limited diffusion (Nadell et al. 2010; Julou et al. 2013; Kümmerli et al. 2014).

Here we have shown how limited siderophore sharing between strains has fundamental effects on their ecology and evolution, which are missed in the typical public goods model. With privatization, strains that face a lot of competition from other genotypes evolve to increase their investment in siderophores (Fig. 2), rather than the decrease expected from a public good. The effects of privatization are mirrored in the evolution of siderophore regulation. When siderophores are fully shared, our model predicts that cells will evolve to downregulate production when competing strains are detected. By contrast, when siderophores are privatized, regulation evolves to increase production in the presence of competing strains. Siderophores then function as a way to compete with other genotypes (Fig. 4); they become mediators of exploitative competition (Hibbing et al. 2010).

One of our simplifying assumptions is that each strain only produces a single siderophore. However, many bacteria produce multiple types of siderophores (Cornelis 2010) and recent theoretical work has shown that this can lead to the evolution of dependencies between strains for public goods (Oliveira et al. 2014). Despite the potential for such complexities, we can use our model to make some predictions for such scenarios. In particular, if a strain produces two siderophores, one private and one public with otherwise identical properties, we predict that in the face of competition, this strain would downregulate the public siderophore and upregulate the private one (Fig. 4E, F). Another complexity would be the scenario where strains, instead of making siderophores, invest in pirating siderophores as seems to occur for example in pseudomonads (Cornelis and Matthijs 2002). Our framework can easily be extended to study such strategies.

The existing data on siderophore regulation suggest that siderophore production is upregulated in the presence of other strains, consistent with it being used in competition (Harrison et al. 2008; Traxler et al. 2013). More generally, there is growing evidence that bacteria are capable of regulating a wide range of traits based upon the presence of different strains. Competing genotypes can be detected by quorum sensing autoinducers or other molecules released into the environment (Keller and Surette 2006; Cornforth and Foster 2013; LeRoux et al. 2015). Another way to achieve detection is via competition sensing, in particular

via stress responses that detect the cell damage caused by the toxins of competing strains (Basler and Mekalanos 2012; Cornforth and Foster 2013). The discussion of competitive responses has so far focused on bacterial warfare and the upregulation of toxins and type VI secretion systems in response to ecological competition (Basler and Mekalanos 2012; Basler et al. 2013; Cornforth and Foster 2013; Majeed et al. 2013). Siderophores are another important way to compete with other genotypes, as is biofilm formation, which was also recently found to be upregulated in response to competition (Oliveira et al. 2015). Some studies have previously stressed that the public good role of siderophores can disappear in certain environments (Griffin et al. 2004; Zhang and Rainey 2013). Here, we provide a framework that demonstrates how siderophores can be agents of both competition and cooperation.

In summary, siderophores can function as a public good when all cells have the same receptors. This effect may dominate ecoevolutionary dynamics whenever competition is primarily between cells with a recent common ancestor, as may occur in lung infections in patients with cystic fibrosis (Andersen et al. 2015). However, the ecology of many bacterial species centers upon competition in diverse communities, where strain-specific siderophores limit between genotype sharing (Joshi et al. 2006; Khan et al. 2006). We have shown that these conditions strongly affect how siderophores function in nature. Siderophores should no longer be considered a simple public good. Instead, siderophores become a competitive phenotype that, like antibiotics, is upregulated to overcome other strains.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

R.N., A.P., and K.R.F. conceived the model, A.P. performed the computational work, R.N. wrote the first draft, and all authors discussed the results and contributed to manuscript corrections.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank M. Ghoul, S. Breum-Anderson, C. MacLean, D. J. Rankin, A. San Millán, N. Davies, K. Coyte, N. Loeuille, T. Monnin, and S. West for valuable feedback.

This study was funded by a Calleva Research Centre for Evolution and Human Science (Magdalen College, Oxford, U.K.) grant (KRF), the European Research Council Grant 242670 (KRF), the EPSRC-funded Systems Biology Doctoral Training Centre studentship EP/G50029/1 (RN), the École Normale Supérieure – Paris (AP), and the Herchel Smith Fellowship (NMO).

LITERATURE CITED

- Abrudan, M. I., F. Smakman, A. J. Grimbergen, S. Westhoff, E. L. Miller, G. P. van Wezel, and D. E. Rozen. 2015. Socially mediated induction and suppression of antibiosis during bacterial coexistence. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 112:11054–11059.
- Andersen, S. B., R. L. Marvig, S. Molin, H. Krogh Johansen, and A. S. Griffin. 2015. Long-term social dynamics drive loss of function in pathogenic bacteria. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 112:10756–10761.
- Andrews, S. C., A. K. Robinson, and F. Rodríguez-Quiriones. 2003. Bacterial iron homeostasis. *FEMS Microbiol. Rev.* 27:215–237.
- Basler, M., B. T. Ho, and J. J. Mekalanos. 2013. Tit-for-tat: type VI secretion system counterattack during bacterial cell-cell interactions. *Cell* 152:884–894.
- Basler, M., and J. J. Mekalanos. 2012. Type 6 secretion dynamics within and between bacterial cells. *Science* 337:2115, pp. 815.
- Boukhalfa, H., and A. L. Crumbliss. 2002. Chemical aspects of siderophore mediated iron transport. *Biomaterials* 15:325–339.
- Braun, V. 2001. Iron uptake mechanisms and their regulation in pathogenic bacteria. *Int. J. Med. Microbiol.* 291:67–79.
- Brown, S. P., S. A. West, S. P. Diggle, and A. S. Griffin. 2009. Social evolution in micro-organisms and a Trojan horse approach to medical intervention strategies. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 364:3157–3168.
- Buckling, A., and M. A. Brockhurst. 2008. Kin selection and the evolution of virulence. *Heredity* 100:484–488.
- Carson, K. C., A. R. Glenn, and M. J. Dilworth. 1994. Specificity of siderophore-mediated transport of iron in rhizobia. *Arch. Microbiol.* 161:333–339.
- Chakraborty, R., V. Braun, K. Hantke, and P. Cornelis (eds). 2013. Iron uptake in bacteria with emphasis on *E. coli* and *Pseudomonas*. Springer Netherlands, Dordrecht.
- Cordero, O. X., L. -A. Ventouras, E. F. DeLong, and M. F. Polz. 2012. Public good dynamics drive evolution of iron acquisition strategies in natural bacterioplankton populations. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 109:20059–20064.
- Cornelis, P. 2010. Iron uptake and metabolism in pseudomonads. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 86:1637–1645.
- Cornelis, P., and J. Bodilis. 2009. A survey of TonB-dependent receptors in fluorescent pseudomonads. *Environ. Microbiol. Rep.* 1:256–262.
- Cornelis, P., and S. Matthijs. 2002. Diversity of siderophore-mediated iron uptake systems in fluorescent pseudomonads: not only pyoverdines. *Environ. Microbiol.* 4:787–798.
- Cornelis, P., D. Hohnadel, and J. M. Meyer. 1989. Evidence for different pyoverdine-mediated iron uptake systems among *Pseudomonas aeruginosa* strains. *Infect. Immun.* 57:3491–3497.
- Cornforth, D. M., and K. R. Foster. 2013. Competition sensing: the social side of bacterial stress responses. *Nat. Rev. Microbiol.* 11:285–293.
- Cremer, J., A. Melbinger, and E. Frey. 2012. Growth dynamics and the evolution of cooperation in microbial populations. *Sci. Rep.* 2:281.
- Crowley, D. E., Y. C. Wang, C. P. P. Reid, and P. J. Szanislo. 1991. Mechanisms of iron acquisition from siderophores by microorganisms and plants. *Plant Soil* 130:179–198.
- Dumas, Z., A. Ross-Gillespie, and R. Kummerli. 2013. Switching between apparently redundant iron-uptake mechanisms benefits bacteria in changeable environments. *Proc. Biol. Sci.* 280:20131055–20131055.
- Eberl, H. J., and S. Collinson. 2009. A modeling and simulation study of siderophore mediated antagonism in dual-species biofilms. *Theor. Biol. Med. Model.* 6:30.
- Fehlberg, E. 1970. Klassische Runge-Kutta-Formeln vierter und niedrigerer Ordnung mit Schrittweiten-Kontrolle und ihre Anwendung auf Wärmeleitungsprobleme. *Computing* 6:61–71.
- Fgaier, H., and H. J. Eberl. 2010. A competition model between *Pseudomonas fluorescens* and pathogens via iron chelation. *J. Theor. Biol.* 263:566–578.
- Frank, S. S. A. 1998. Foundations of social evolution. Princeton Univ. Press, New Jersey.
- Griffin, A. S., S. A. West, and A. Buckling. 2004. Cooperation and competition in pathogenic bacteria. *Nature* 430:1024–1027.
- Hallatschek, O., P. Hersen, S. Ramanathan, and D. R. Nelson. 2007. Genetic drift at expanding frontiers promotes gene segregation. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 104:19926–19930.

- Hamilton, W. D. 1964. The genetical evolution of social behaviour. I. J. Theor. Biol. 7:1–16.
- Hantke, K. 2001. Iron and metal regulation in bacteria. Curr. Opin. Microbiol. 4:172–177.
- Harrison, F., J. Paul, R. C. Massey, and A. Buckling. 2008. Interspecific competition and siderophore-mediated cooperation in *Pseudomonas aeruginosa*. ISME J. 2:49–55.
- Hauert, C., S. De Monte, J. Hofbauer, and K. Sigmund. 2002. Volunteering as Red Queen mechanism for cooperation in public goods games. Science 296:1129–1132.
- Hibbing, M. E., C. Fuqua, M. R. Parsek, and S. B. Peterson. 2010. Bacterial competition: surviving and thriving in the microbial jungle. Nat. Rev. Microbiol. 8:15–25.
- Hider, R. C., and X. Kong. 2010. Chemistry and biology of siderophores. Nat. Prod. Rep. 27:637–57.
- Inglis, R. F., P. G. Roberts, A. Gardner, and A. Buckling. 2011. Spite and the scale of competition in *Pseudomonas aeruginosa*. Am. Nat. 178:276–285.
- Joshi, F., G. Archana, and A. Desai. 2006. Siderophore cross-utilization amongst rhizospheric bacteria and the role of their differential affinities for Fe³⁺ on growth stimulation under iron-limited conditions. Curr. Microbiol. 53:141–147.
- Julou, T., T. Mora, L. Guillon, V. Croquette, I. J. Schalk, D. Bensimon, and N. Desprat. 2013. Cell-cell contacts confine public goods diffusion inside *Pseudomonas aeruginosa* clonal microcolonies. Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 110:12577–12582.
- Keller, L., and M. G. Surette. 2006. Communication in bacteria: an ecological and evolutionary perspective. Nat. Rev. Microbiol. 4:249–258.
- Khan, A., R. Geetha, A. Akolkar, A. Pandya, G. Archana, and A. J. Desai. 2006. Differential cross-utilization of heterologous siderophores by nodule bacteria of *Cajanus cajan* and its possible role in growth under iron-limited conditions. Appl. Soil Ecol. 34:19–26.
- Kraemer, S. M. 2004. Iron oxide dissolution and solubility in the presence of siderophores. Aquat. Sci. 66:3–18.
- Kümmerli, R., and A. Ross-Gillespie. 2014. Explaining the sociobiology of pyoverdinin producing *Pseudomonas*: a comment on Zhang and Rainey (2013). Evolution 68:3337–3343.
- Kümmerli, R., A. Gardner, S. A. West, and A. S. Griffin. 2009a. Limited dispersal, budding dispersal, and cooperation: an experimental study. Evolution 63:939–949.
- Kümmerli, R., N. Jiricny, L. S. Clarke, S. A. West, and A. S. Griffin. 2009b. Phenotypic plasticity of a cooperative behaviour in bacteria. J. Evol. Biol. 22:589–598.
- Kümmerli, R., K. T. Schiessl, T. Waldvogel, K. McNeill, and M. Ackermann. 2014. Habitat structure and the evolution of diffusible siderophores in bacteria. Ecol. Lett. 17:1536–1544.
- Lee, W., M. van Baalen, and V. A. A. Jansen. 2012. An evolutionary mechanism for diversity in siderophore-producing bacteria. Ecol. Lett. 15:119–125.
- . 2016. Siderophore production and the evolution of investment in a public good: an adaptive dynamics approach to kin selection. J. Theor. Biol. 388:61–71.
- LeRoux, M., S. B. Peterson, and J. D. Mougous. 2015. Bacterial danger sensing. J. Mol. Biol. 427:3744–3753.
- Lewenza, S., B. Conway, E. P. Greenberg, and P. A. Sokol. 1999. Quorum sensing in *Burkholderia cepacia*: identification of the LuxRI homologs CepRI. J. Bacteriol. 181:748–756.
- Luján, A. M., P. Gómez, and A. Buckling. 2015. Siderophore cooperation of the bacterium *Pseudomonas fluorescens* in soil. Biol. Lett. 11:20140934–20140934.
- Majeed, H., A. Lampert, L. Ghazaryan, and O. Gillor. 2013. The weak shall inherit: bacteriocin-mediated interactions in bacterial populations. PLoS One 8:e63837.
- Maynard Smith, J. 1982. Evolution and the theory of games. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.
- Mey, A. R., J. H. Crosa, and S. M. Payne. 2004. Iron transport in bacteria. American Society of Microbiology. Washington, United States.
- Miethke, M., and M. A. Marahiel. 2007. Siderophore-based iron acquisition and pathogen control. Microbiol. Mol. Biol. Rev. 71:413–451.
- Mitri, S., J. B. Xavier, and K. R. Foster. 2011. Social evolution in multispecies biofilms. Proc. Natl. Acad. Sci. 108:10839–10846.
- Mitri, S., E. Clarke, and K. R. Foster. 2015. Resource limitation drives spatial organization in microbial groups. ISME J. 10:1471–1482.
- Mok, K. C., N. S. Wingreen, and B. L. Bassler. 2003. *Vibrio harveyi* quorum sensing: a coincidence detector for two autoinducers controls gene expression. EMBO J. 22:870–881.
- Morris, J. J. 2015. Black Queen evolution: the role of leakiness in structuring microbial communities. Trends Genet. 31:475–482.
- Nadell, C. D., J. B. Xavier, and K. R. Foster. 2009. The sociobiology of biofilms. FEMS Microbiol. Rev. 33:206–224.
- Nadell, C. D., K. R. Foster, and J. B. Xavier. 2010. Emergence of spatial structure in cell groups and the evolution of cooperation. PLoS Comput. Biol. 6:e1000716.
- Nadell, C. D., K. Drescher, and K. R. Foster. 2016. Spatial structure, cooperation, and competition in biofilms. Nat. Rev. Microbiol. 14:589–600.
- Nowak, M. A., and K. Sigmund. 2004. Evolutionary dynamics of biological games. Science 303:793–799.
- Oliveira, N. M., R. Niehus, and K. R. Foster. 2014. Evolutionary limits to cooperation in microbial communities. Proc. Natl. Acad. Sci. 111:17941–17946.
- Oliveira, N. M., E. Martinez-Garcia, J. Xavier, W. M. Durham, R. Kolter, W. Kim, and K. R. Foster. 2015. Biofilm formation as a response to ecological competition. PLoS Biol. 13:e1002191.
- Ratledge, C., and L. G. Dover. 2000. Iron metabolism in pathogenic bacteria. Annu. Rev. Microbiol. 54:881–941.
- Raymond, K. N., E. A. Dertz, and S. S. Kim. 2003. Enterobactin: an archetype for microbial iron transport. Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 100:3584–3588.
- Rodriguez, G. M., M. I. Voskuil, B. Gold, G. K. Schoolnik, and I. Smith. 2002. *ideR*, an essential gene in *Mycobacterium tuberculosis*: role of *IdeR* in iron-dependent gene expression, iron metabolism, and oxidative stress response. Infect. Immun. 70:3371–3381.
- Ross-Gillespie, A., A. Gardner, S. A. West, and A. S. Griffin. 2007. Frequency dependence and cooperation: theory and a test with bacteria. Am. Nat. 170:331–342.
- Ross-Gillespie, A., A. Gardner, A. Buckling, S. A. West, and A. S. Griffin. 2009. Density dependence and cooperation: theory and a test with bacteria. Evolution. 63:2315–2325.
- Schluter, J., A. P. Schoech, K. R. Foster, and S. Mitri. 2016. The Evolution of Quorum Sensing as a Mechanism to Infer Kinship. PLoS Comput. Biol. 12:e1004848.
- Schmitt, M. P., and R. K. Holmes. 1991. Iron-dependent regulation of diphtheria toxin and siderophore expression by the cloned *Corynebacterium diphtheriae* repressor gene *dtxR* in *C. diphtheriae* C7 strains. Infect. Immun. 59:1899–1904.
- Stacy, A., L. McNally, S. E. Darch, S. P. Brown, and M. Whiteley. 2015. The biogeography of polymicrobial infection. Nat. Rev. Microbiol. 14:93–105.
- Stintzi, A., K. Evans, J. Meyer, and K. Poole. 1998. Quorum-sensing and siderophore biosynthesis in *Pseudomonas aeruginosa*: *lasR* and

- mutants exhibit reduced pyoverdine biosynthesis. *FEMS Microbiol. Lett.* 166:341–345.
- Traxler, M. F., J. D. Watrous, T. Alexandrov, P. C. Dorrestein, and R. Kolter. 2013. Interspecies interactions stimulate diversification of the *Streptomyces coelicolor* secreted metabolome. *Mbio* 4:1–12.
- Wandersman, C., and P. Delepelaire. 2004. Bacterial iron sources: from siderophores to hemophores. *Annu. Rev. Microbiol.* 58:611–647.
- Waters, C. M., and B. L. Bassler. 2005. Quorum sensing: communication in bacteria. *Annu. Rev. Cell Dev. Biol.* 21:319–346.
- West, S. A., and A. Buckling. 2003. Cooperation, virulence and siderophore production in bacterial parasites. *Proc. Biol. Sci.* 270:37–44.
- West, S. A., A. S. Griffin, A. Gardner, and S. P. Diggle. 2006. Social evolution theory for microorganisms. *Nat. Rev. Microbiol.* 4:597–607.
- West, S. A., S. P. Diggle, A. Buckling, A. Gardner, and A. S. Griffin. 2007. The social lives of microbes. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 38:53–77.
- Winkelmann, G. 1991. *Handbook of microbial iron chelates*. CRC Press. Boca Raton, Florida, United States.
- Winkelmann, G., D. Van der Helm, and J. Neilands. 1987. *Iron transport in microbes, plants, and animals*. VCH.
- Zhang, X. X., and P. B. Rainey. 2013. Exploring the sociobiology of pyoverdine-producing *Pseudomonas*. *Evolution* 67:3161–3174.

Associate Editor: V. Cooper
Handling Editor: P. Tiffin

Supporting Information

Additional Supporting Information may be found in the online version of this article at the publisher's website:

Table S1. Biological significance and default values of the parameters used in the model.

Figure S1. The effect of the recycling efficiency on the ESS production of siderophores, for three shareability scenarios ($s = 1$, $s = 0.5$, $s = 0$), with a trade-off between recycling efficiency and the iron affinity of siderophores.

Figure S2. The effect of the cell mortality, free siderophore, and complex siderophore decay terms on the ESS production of siderophores for three shareability scenarios ($s = 1$, $s = 0.5$, $s = 0$).

Figure S3. The effect of the siderophore uptake saturation constant, recycling efficiency, and competition duration on the ESS production of siderophores, for three shareability scenarios ($s = 1$, $s = 0.5$, $s = 0$).

Figure S4. The effect of the siderophore iron binding rate, iron bioavailability (how much iron cells can take up without siderophores), and iron turnover on the ESS production of siderophores, for three shareability scenarios ($s = 1$, $s = 0.5$, $s = 0$).

Figure S5. The effect of the cell maximum growth rate, ligand exchange rate, and external iron nutrient saturation on the ESS production of siderophores, for three shareability scenarios ($s = 1$, $s = 0.5$, $s = 0$).

Supplementary Methods and Results

In this supplementary material, we describe how we obtain the local strain dynamics given through equation (1) in the main text. We present a table of the different parameters used in the model. We consider the effect of an extra assumption on the trade-off between recycling efficiency and receptor affinity for siderophores. Finally, we present some supplementary parameter sweeps that cover all of the parameters used in the model.

Explicit interaction dynamics that lead to equation 1

Starting from the assumptions described in the Methods section, we explicitly model the dynamics of siderophore scavenging within a single patch for a single-strain ($n = 1$) by the ODE system (\$1)

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dC}{dt} = \mu \left(\frac{(1-f)N}{(1-f)N + K} \left(\frac{P}{P + K_P} + \epsilon I \right) \right) C - d_C C \\ \frac{dS}{dt} = VfNC + q \frac{(1-f)N}{(1-f)N + K} \frac{P}{P + K_P} C - \gamma SI - d_S S \\ \frac{dP}{dt} = \gamma SI - \frac{(1-f)N}{(1-f)N + K} \frac{P}{P + K_P} C - d_P P \\ \frac{dI}{dt} = a(I_0 - I) - \gamma SI - \epsilon CI, \end{array} \right. \quad (\$1)$$

where $C(t)$ is the biomass of the focal strain, $S(t)$ is the concentration of its siderophores, $P(t)$ is the concentration of iron-siderophore complex, and $I(t)$ is the concentration of available iron at time t . As stated previously, our model follows chemostat dynamics with a constant input of iron as well as loss of cells, siderophores and complexes. The external concentration

of iron is I_0 , and there is a reflux of iron into the patch at reflux rate a . The dynamics of the focal strain biomass are due to two processes: cell death, which proceeds with a constant per capita rate d_C ; and cell proliferation, whose rate depends on a maximum growth rate μ , a non-limited and therefore constant nutrient (N), the available iron-siderophore complex (P) and iron uptake through siderophore-independent mechanisms (ϵ). In this first equation, we explicitly model the presence of nutrient N that represents the cells' source of energy. Cells invest a fraction $1 - f$ of their energy into biomass accumulation and the conversion of nutrient into biomass is given by a saturating Monod function with saturation constant K . The acquisition of iron through uptake of siderophore-iron complexes also follows a Monod function with constant K_P . The free siderophore concentration S changes over time due to cellular siderophore production, which is proportional to the fraction of non-limited nutrients that the cells allocate to siderophore production ($f N$) and to the siderophore production yield (V). Siderophores are recycled from iron-siderophore complexes with efficiency q and are lost from the system through diffusion (d_S). The concentration of iron-bound siderophores changes over time due to the formation of such complexes (at a rate γ , that represents the affinity of siderophore for iron), on the uptake by cells, and on a loss term with loss parameter d_P . Finally, the concentration of available iron follows a chemostat dynamics with a reflux of external iron and depletion through the formation of iron-siderophore complexes. As the level of non-limited nutrient N is constant, we can reduce the system by introducing the parameter $\beta = \frac{K}{N}$. To simplify the expression we rename the corrected siderophore production yield $v = V N = V \frac{K}{\beta}$, yielding equation 1 of the main text.

Parameter	Biological significance	Default value
s	siderophore shareability among strains	0 - 1
v	siderophore production yield	3.5
d_s	free siderophore loss	0.5
d_c	cell mortality	0.2
d_p	iron-siderophore complex loss	0.5
I_0	external iron concentration	10
a	external iron reflux rate	0.2
μ	cell maximum growth rate	0.8
β	normalized nutrient saturation constant: $\beta = \frac{K}{N}$ with K the saturation constant of the Monod function for nutrient-dependent growth and N the constant nutrient level	1
ρ	between-siderophore iron exchange rate	0
ϵ	siderophore-independent iron capture rate	0
K_p	Monod saturating constant for the uptake of iron-siderophore complexes	1
γ	siderophore-iron binding affinity	5
Q	captured siderophore recycling efficiency	1
T	duration of competition on a patch	50
$C_{t=0}$	initial seeding strain biomass	1

Table S1 | Biological significance and default values of the parameters used in the model

Supplementary Results

Model extension: a trade-off between recycling efficiency and siderophore binding affinity

Some siderophores with high affinity for iron must be degraded to release the iron (Raymond et al. 2003). This suggests that there may be a trade-off between affinity and recycling efficiency. In order to explore this trade-off, we consider a simple relation between recycling efficiency and the siderophore iron affinity: $\gamma = 10(1 - q) + 0.1$

We represent parameter sweeps of q (implying that γ varies with q) in Figure S1. Because of this trade-off, we now obtain a hump shaped relationship reflecting that the cells have to optimise both recycling efficiency and iron binding: the ESS is the lowest for intermediate values of q . This hump occurring for high recycling efficiencies was not obtained in the recycling efficiency sweep without considering such trade-off (Figure S3, d - f).

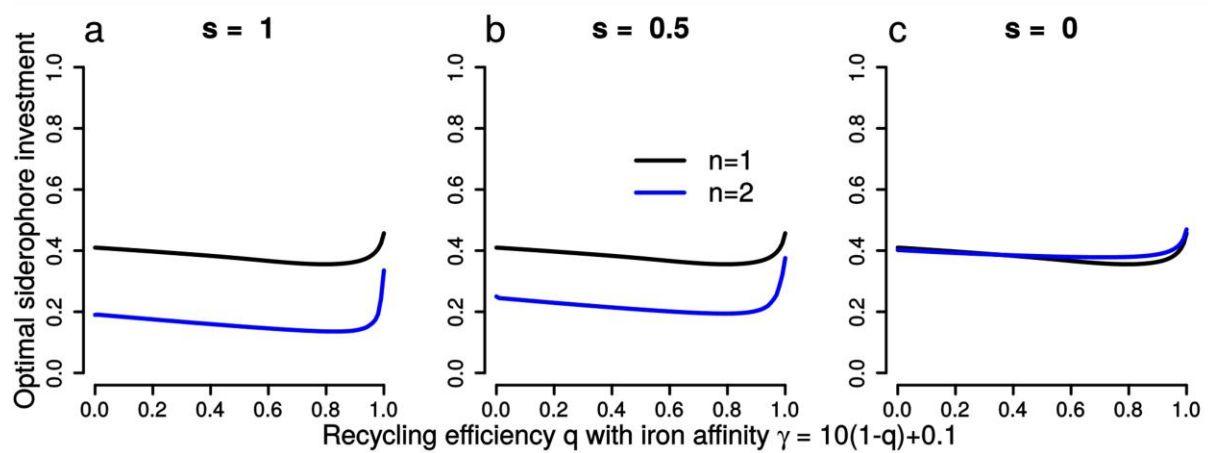


Figure S1 | The effect of the recycling efficiency on the ESS production of siderophores, for three shareability scenarios ($s = 1$, $s = 0.5$, $s = 0$), with a trade-off between recycling efficiency and the iron affinity of siderophores. We plot the optimal siderophore investment with and without competition ($n = 2$, $n = 1$, respectively) over a range of recycling efficiencies.

Here we present extended sweeps of the initial model parameters (without considering the trade-off between recycling efficiency and iron affinity). Critically, across these sweeps, we find consistent effects of privatization and competition on siderophore evolution.

Specifically, competition with other strains can lead to an increase in the production of private siderophore, but a decrease in public siderophores.

However, some parameters have complex effects on siderophore evolution because of the many density-dependent effects in our model. This means that we often see non-monotonous responses to parameters (for example, the effect of cell mortality, complex siderophore decay in Figure S2 or iron turnover and iron bioavailability in Figure S4 or cell maximum growth rate in Figure S5). Other parameters have a more intuitive monotonous response, such as an increase in free siderophore decay always increasing ESS production (Figure S2 g - i), or the effects of recycling efficiency (Figure S3 d - f) or iron-binding rate (Figure S4 a - c).

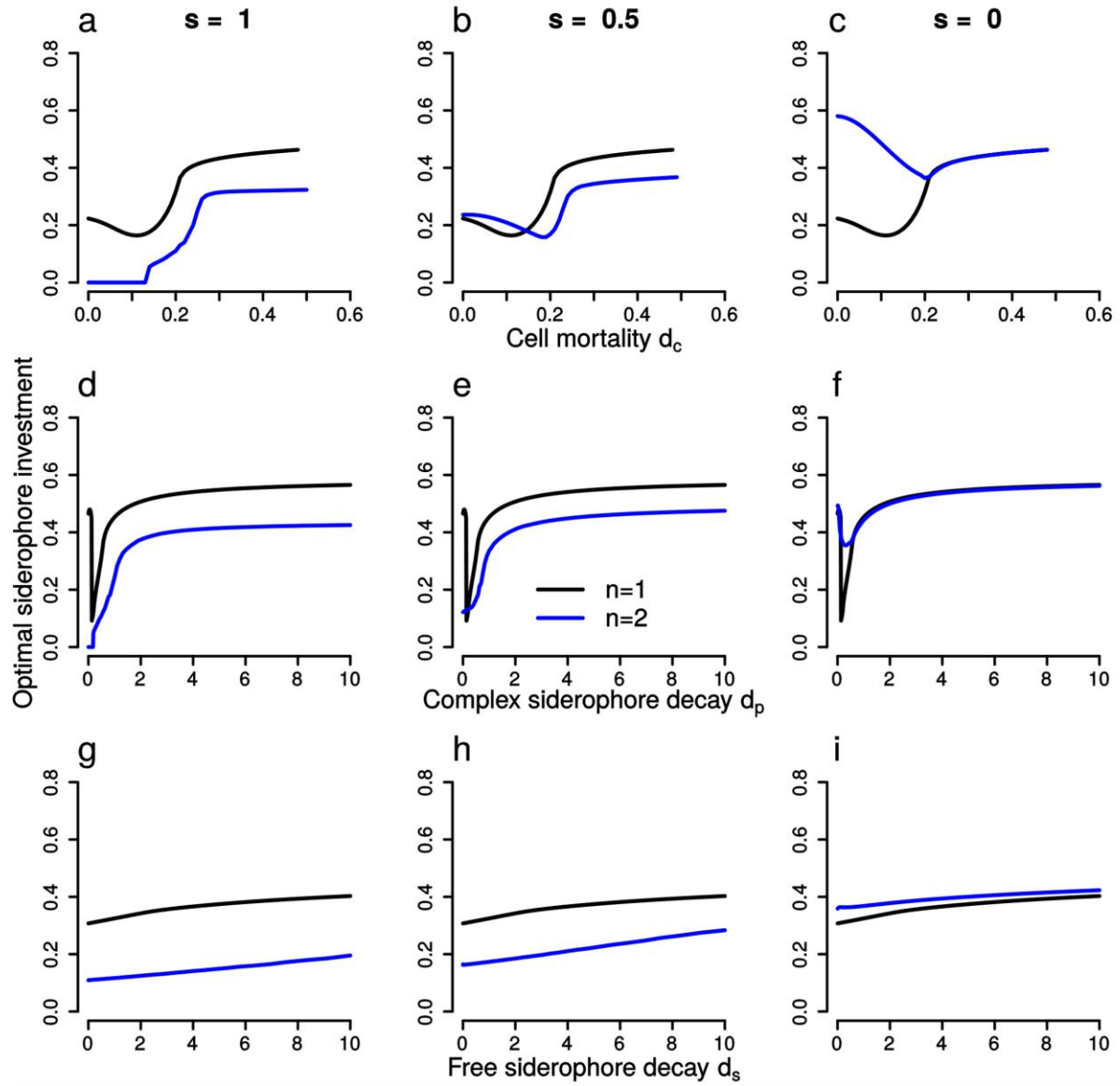


Figure S2 | The effect of the cell mortality, free siderophore and complex siderophore decay terms on the ESS production of siderophores for three shareability scenarios ($s = 1$, $s = 0.5$, $s = 0$). We plot the optimal siderophore investment with and without competition ($n = 2$, $n = 1$, respectively) over a range of cell mortality rates (a - c), over a range of iron-siderophore complex loss rates (d - f), and over a range of free siderophore loss rates (g - i). When cell death rate is too high, the cells cannot subsist on the patch whatever the value of siderophore production, so no ESS is obtained.

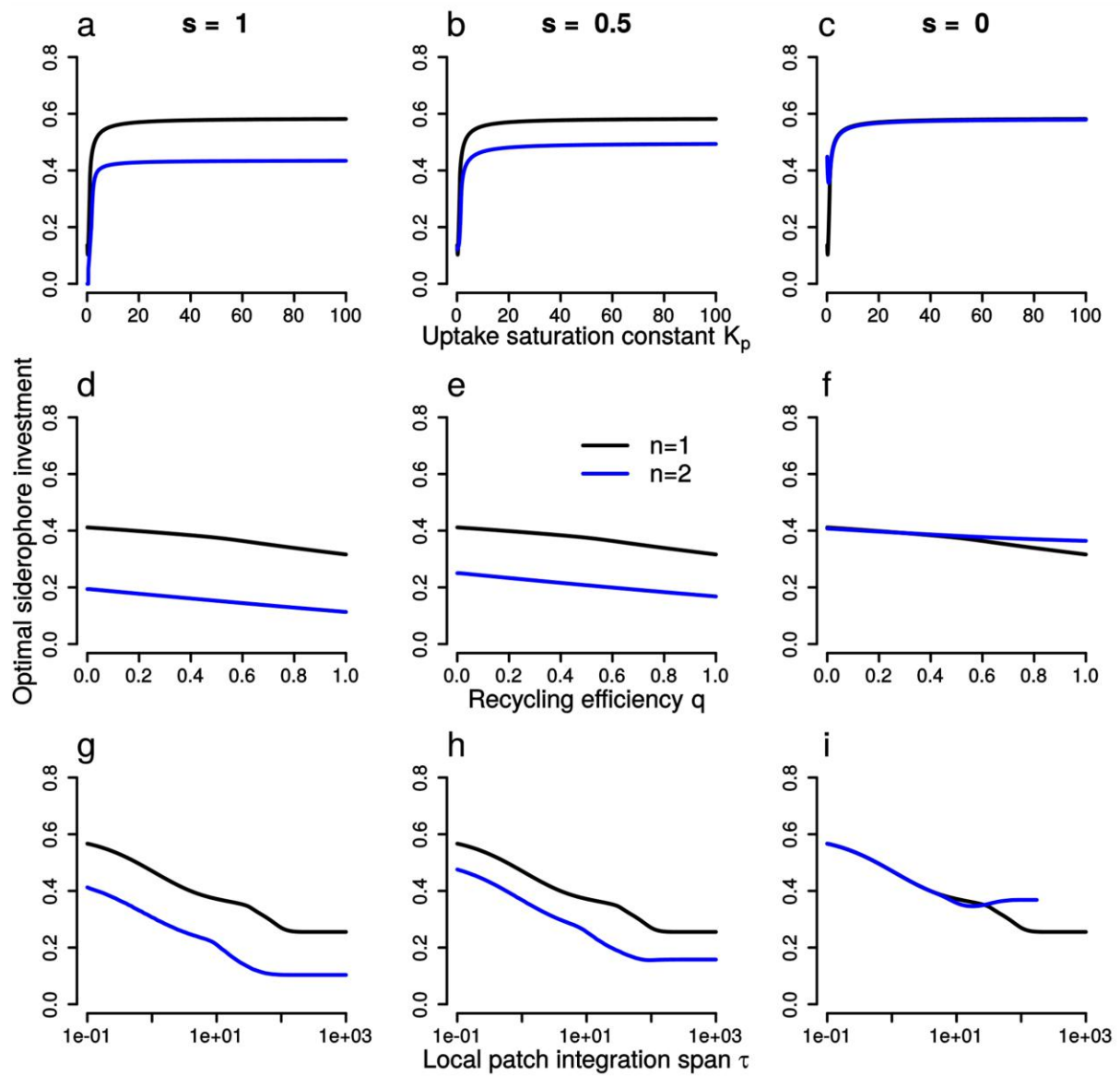


Figure S3 | The effect of the siderophore uptake saturation constant, recycling efficiency and competition duration on the ESS production of siderophores, for three shareability scenarios ($s = 1$, $s = 0.5$, $s = 0$). We plot the optimal siderophore investment with and without competition ($n = 2$, $n = 1$, respectively) over a range of siderophore uptake saturation constants (**a - c**), over a range of siderophore recycling efficiencies (**d - f**), and over a range of durations of competition (**g - i**).

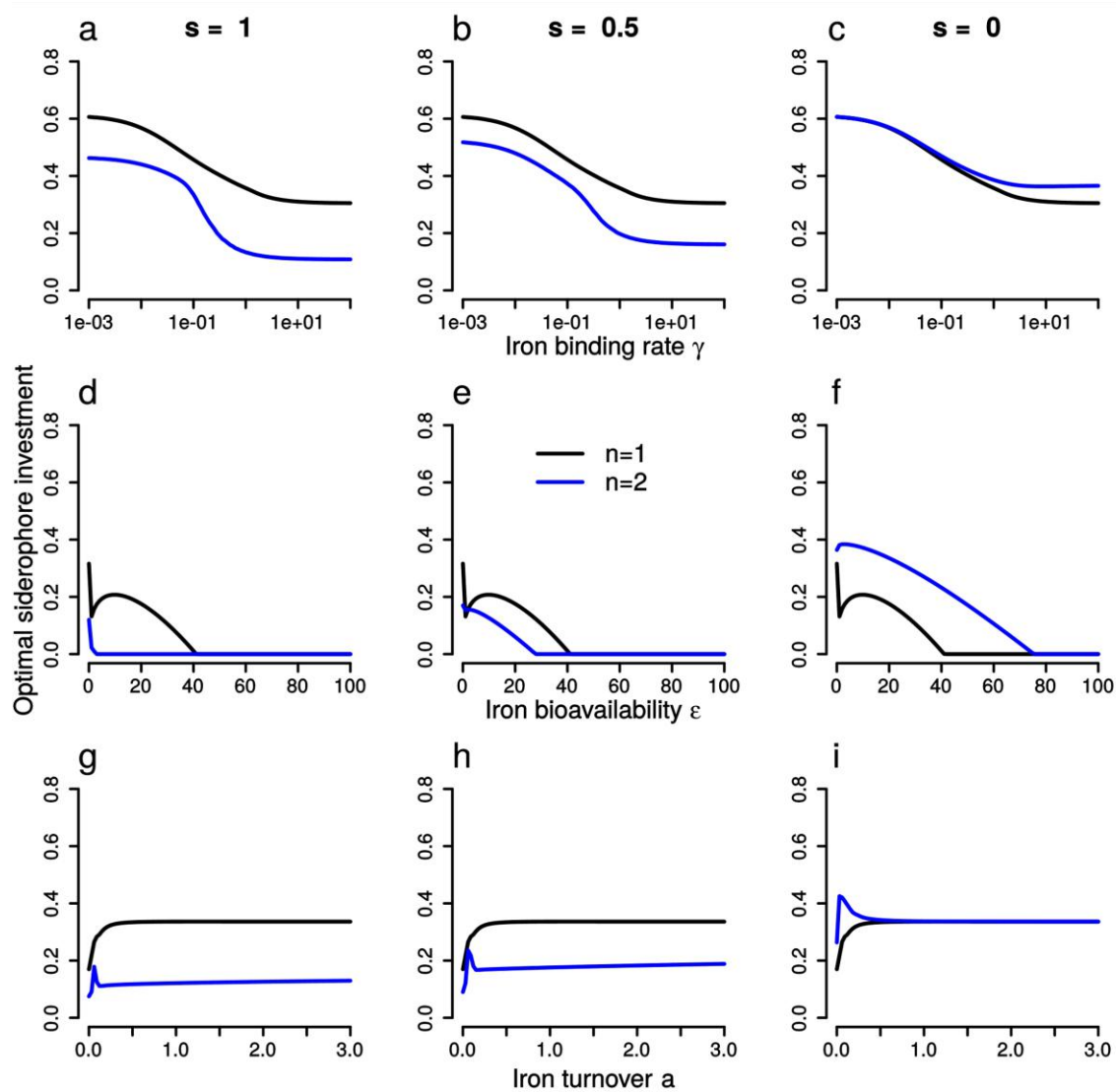


Figure S4 | The effect of the siderophore iron binding rate, iron bioavailability (how much cells can uptake without siderophores), and iron turnover on the ESS production of siderophores, for three shareability scenarios ($s = 1$, $s = 0.5$, $s = 0$). We plot the optimal siderophore investment with and without competition ($n = 2$, $n = 1$, respectively) over a range of iron binding rates (**a-c**), over a range of iron bioavailabilities (**d - f**), and over a range of iron turnover rates (**g - i**).

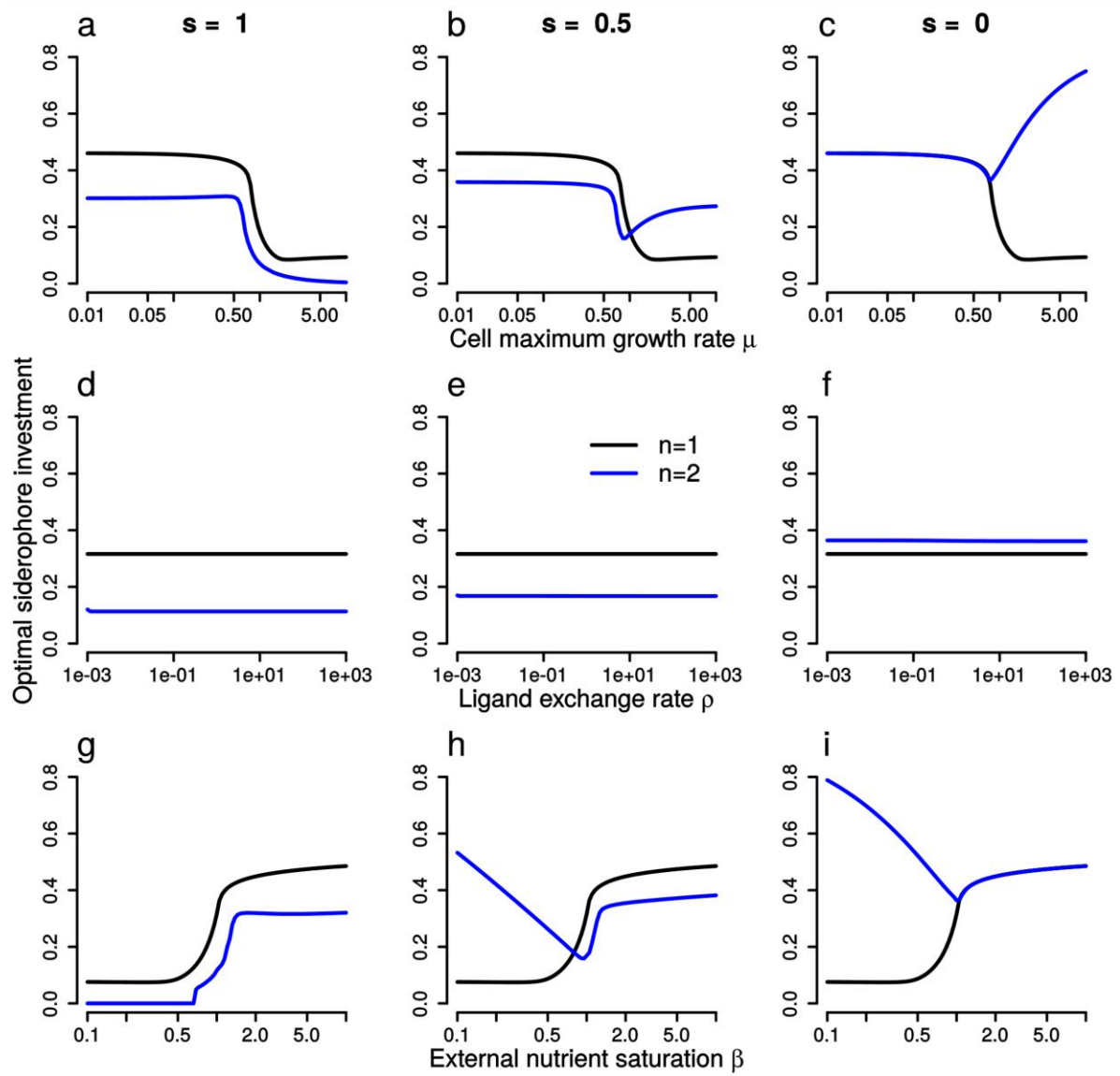


Figure S5 | The effect of the cell maximum growth rate, ligand exchange rate, and external iron nutrient saturation on the ESS production of siderophores, for three shareability scenarios ($s = 1$, $s = 0.5$, $s = 0$). We plot the optimal siderophore investment with and without competition ($n = 2$, $n = 1$, respectively) over a range of cell maximum growth rates (**a-c**), over a range of ligand exchange rates (**d-f**), and over a range of external nutrient saturation constants (**g-i**).

VI Modification de la niche au cours du cycle de vie

Dans ce chapitre, nous étudions un module inspiré par le cycle de vie du papillon, herbivore au stade juvénile, et pollinisateur au stade adulte. Dans ce cadre, la niche de l'insecte est définie par les abondances des ressources, donc des plantes avec qui il interagit : c'est donc une définition biotique de la niche. Ainsi, en modifiant le type et l'intensité de ses interactions avec les ressources (spécialisation), l'organisme modifie l'abondance des ressources et donc sa niche réalisée. Ceci peut en retour induire une modification des pressions de sélection pour plus ou moins de spécialisation sur les ressources. Nous considérons donc la construction de niche au sens large incluant les interactions biotiques et leur modification. La particularité de ce modèle d'étude est la modification de niche entre le stade juvénile et le stade adulte : la modification concerne à la fois le type d'interaction (qui est fixe selon le stade dans le modèle et n'est pas sujet à la sélection, par exemple à cause de contraintes importantes) et la fréquence ou l'intensité de l'interaction, qui peut elle évoluer en considérant l'évolution de la spécialisation.

On considère une population structurée en stades en interaction avec deux plantes selon leur degré de spécialisation respectif : le stade juvénile est un herbivore et le stade adulte est un pollinisateur. On modélise l'évolution de la préférence du juvénile et de l'adulte afin de tester des prédictions sur le recouvrement de niche entre les deux stades. Cette étude a été motivée par une méta-analyse effectuée sur près d'un millier d'espèces de lépidoptères européens (Altermatt et Pearse 2011). Les résultats soulignent une corrélation positive significative entre le régime alimentaire du stade juvénile et celui du stade adulte et proposent des contraintes physiologiques pour expliquer cette corrélation. Dans ce chapitre, nous étudions une hypothèse alternative fondée sur les effets indirects asymétriques entre les stades juvéniles et adultes. Si les deux stades sont spécialisés sur la même plante, alors le juvénile aura un effet indirect négatif sur le stade adulte, alors que le stade adulte a un effet indirect positif sur le stade juvénile. On prédit que l'évolution du stade adulte conduit à limiter le recouvrement de niche, tandis que l'évolution du stade juvénile conduit à maximiser le recouvrement de niche. À partir de l'étude des effets indirects, nous déduisons des conditions de recouvrement de niche en termes de coexistence pour les plantes. Nous caractérisons les

dynamiques évolutives possibles, et nous testons les prédictions établies en termes de conséquences sur le recouvrement de niche.

Ce travail a en partie été réalisé durant mon stage de M2 et a été poursuivi au cours de ma thèse (dynamiques de coévolution, analyse de robustesse). Il fait actuellement l'objet de révisions mineures dans le journal *Oikos*.

From antagonistic larvae to mutualistic adults: coevolution of diet niches within life cycles.

Aurore Picot ^{1,a}, Ewen Georgelin ^{1,b}, Nicolas Loeuille ^{1,c}

¹ Sorbonne Universités, UPMC Univ Paris 06, Univ Paris Diderot, Univ Paris-Est Créteil, CNRS, INRA, IRD, Institute of Ecology and Environmental Sciences of Paris (iEES Paris), 75 quai Saint-Bernard, 75252, Paris, France

^a Orcid ID: 0000-0003-3039-287X, email: aurore.picot@etu.upmc.fr

^b email: ewen_georgelin@gozmail.net

^c Orcid ID: 0000-0001-9588-6542, email: nicolas.loeuille@upmc.fr

18 **Abstract**

19 Population structures largely affect higher levels of organization (community structure,
20 ecosystem functioning), especially when involving ontogenetic changes in habitat or diet.
21 Along life cycles, partners and interaction type may change: for instance Lepidopterans are
22 herbivores as larvae and pollinators as adults. To understand variations in diet niche from
23 larvae to adults, we model a community of two plant species and one stage-structured insect
24 species consuming plants as juvenile and pollinating them as adult. We model the coevolution
25 of juvenile and adult diet specialization using adaptive dynamics to investigate when one
26 should expect niche partitioning or niche overlap among life stages. We consider ecological
27 and evolutionary implications for the coexistence of species. As predicted based on indirect
28 effects among stages, the evolution of the juvenile diet increases niche overlap and the
29 coexistence of plants, while the evolution of the adult diet decreases them.

30 **Keywords**

31 ontogenetic diet shift, pollination, predation, coevolution, indirect density-dependent effects,
32 trade-off

33 Introduction

34 Ecological communities involve different interaction types, qualitatively classified depending
35 on the effect of one species on another's growth rate. Mutualistic interactions benefit to both
36 their partners, while antagonistic interactions have a negative effect on at least one of the two
37 species (predation, competition). Most works in network ecology consider only one
38 interaction type, such as food webs and mutualistic networks. The co-occurrence of different
39 interactions types within networks has recently raised much interest, leading to theoretical and
40 empirical integrative studies combining antagonistic and mutualistic interactions (Fontaine et
41 al. 2011, Kéfi et al. 2012, Mougi and Kondoh 2012, Georgelin and Loeuille 2014, Ke and
42 Nakazawa 2017).

43 Such a coupling between interaction types does not have to rely on the addition of extra
44 species within existing network studies. Indeed, the role of a single species may change due to
45 ontogenetic shifts. *Lepidoptera* (butterflies and moths), for instance, are herbivores as larvae
46 and pollinators as adults (Bronstein et al. 2009, Altermatt and Pearse 2011). In aquatic
47 foodwebs, the size and stage of an individual often determine its trophic level: the species role
48 varies along its life cycle (Werner and Gilliam 1984). Under such conditions, population
49 structure largely impacts coexistence and stability properties of communities (Rudolf and
50 Lafferty 2011, Miller and Rudolf 2011).

51 In this theoretical work, we study the evolution and coevolution of juvenile and adult diet
52 specialization of a *Lepidoptera* species. Because of this ontogenetic change of role,
53 *Lepidoptera* species can have impacts on natural communities and agricultural systems.
54 Several cases where plants are consumed and pollinated by different stages of the same

species have been described (Irwin 2010, Altermatt and Pearse 2011), among which some of agricultural importance, such as the tobacco plants (*Nicotiana attenuata*) and the hawkmoth (*Manduca sexta*) interaction (Kessler et al. 2010). Here, we consider a simple community of one insect and two plants. The insect predaes plants as a juvenile and pollinates them as an adult, according to each stage specialization. Optimal foraging theory (Pyke et al. 1977) predicts that at equal profitability, the specialization on the most abundant resource should be selected. Thus, the two stages should specialize on the same plant and there should be a convergence between their optimal specialization strategies. Taking account of the indirect effects occurring in the system modifies this simple prediction. Changes in partner and interaction type along life cycles create qualitative changes in indirect effects within the network.

Indirect interactions are the effect of a species on another, transmitted through other species of the network (Strauss 1991, Wootton 1994). They have been well described for trophic interactions but emerge from all interaction types and can create positive or negative effects between species. Predictions on coexistence and diversity are derived by combining apparent competition (Holt 1977) – species sharing a common predator – and exploitative competition (Tilman 1980; Begon et al. 2006) - species sharing a common resource. Coexistence may then happen, based on a trade-off between competitive ability and vulnerability to predation (Paine 1966; Holt et al. 1994). The analysis becomes more challenging when non-trophic interaction types are considered (Fontaine et al. 2011; Georgelin & Loeuille 2014). Consider a community of flower-producing plants interacting with pollinators and herbivores. Indirect effects resulting from these interactions are asymmetrical (Holland et al. 2013). Through plant density, pollinators have a positive effect on herbivores while herbivores have a negative effect on pollinators (Georgelin & Loeuille 2014). In our system, if the juvenile (herbivore)

and adult (pollinator) are specialized on the same plant, the adult should have a positive indirect effect on the juvenile through pollination. The juvenile stage however competes with the adult as it consumes the plant.

The diet overlap of adults and juveniles has implications for the coexistence of the plant communities. If the juvenile is not a full specialist, that is the two plant species share a predator (herbivore), then they are involved in apparent competition (Holt 1977). Similarly, even though pollen dilution may happen, observations suggest that pollinator sharing may create dominant facilitative effects among plant species (Tur et al. 2016). Therefore, apparent mutualism among plant species is possible, when the adult stage is not a full specialist. A meta-analysis of adult and juvenile diets from 995 species of European *Lepidoptera* showed a significant positive correlation between adult and juvenile diets (Altermatt & Pearse 2011).

The authors suggest this is due to physiological and spatial constraints. We use this meta-analysis as an inspiration to investigate an alternative hypothesis in a simple module, linking diet overlap and the indirect effect asymmetry resulting from coupling antagonism and mutualism. We study the evolution and co-evolution of diet specialization of the two stages, using adaptive dynamics (Geritz et al. 1998). We allow juvenile and adult preferences for the two plants to evolve in response to community dynamics. We consider a trade-off based on temporal and allocation constraints: an increased interaction (pollination or consumption) with one plant reduces the interaction with the other plant.

We address the following questions: (1) what are the conditions on diet overlap of the insect stages allowing the coexistence of the plant populations? We predict that coexistence requires a balance between pollination and herbivory between the two plants, therefore a strong diet overlap (Holt et al. 1994). (2) what are the evolutionary dynamics of each stage preference and how do these preferences co-evolve? Based on the predicted indirect effects between the

103 two stages, we expect that the selected juvenile (resp. adult) specialization maximizes (resp.
 104 minimizes) diet overlap. The relative evolutionary constraints on those traits should determine
 105 the balance of these opposite selective pressures and the outcome of their coevolution. (3)
 106 what is the effect of evolution on the communities composition and ecological dynamics?
 107 Evolution should lead to coexistence of the two plants if it promotes a sufficient diet overlap,
 108 whether the two stages are generalist or specialized on the same plant. If evolution leads to
 109 specialization on different plants for the two stages we predict a decrease in coexistence
 110 following the decrease in density of one plant.

111 **Methods**

112 *Ecological dynamics of the system*

113 We formulate our model according to the following ordinary differential equations for the
 114 community:

$$\begin{cases}
 \frac{dP_1}{dt} = r_1 P_1 - s^g a_1 P_1 J + m^h w_1 b_1 P_1 A & (a) \\
 \frac{dP_2}{dt} = r_2 P_2 - (1-s)^g a_2 P_2 J + (1-m)^h w_2 b_2 P_2 A & (b) \\
 \frac{dJ}{dt} = V_A(P_1, P_2) A - V_J(P_1, P_2) J - d_J J & (c) \\
 \frac{dA}{dt} = V_J(P_1, P_2) J - d_A A & (d)
 \end{cases} \quad (1)$$

$$\begin{cases}
 V_A(P_1, P_2) = m^h v_1 b_1 P_1 + (1-m)^h v_2 b_2 P_2 \\
 V_J(P_1, P_2) = s^g k_1 a_1 P_1 + (1-s)^g k_2 a_2 P_2
 \end{cases}$$

115

116 Equations (a), (b), (c), (d) of system (1) represent the density variations of plant P_1 , plant P_2 ,
 117 juvenile J and adult A insect stages. In the absence of the insect, plant populations exhibit

118 exponential growth with r_i defined as the intrinsic growth rate of plant P_i . If $r_i < 0$, then the
 119 population is a sink for plant P_i (and P_i is an obligate mutualist) while if $r_i > 0$, the population is
 120 source for plant P_i (P_i is a facultative mutualist) (Pulliam 1988). The plants are consumed by
 121 the juvenile stage and pollinated by the adult stage of the insect. These interactions are
 122 modeled by a type I functional response (Holling 1959) where a_i is the predation rate and b_i is
 123 the pollination rate. k_i are energy conversion efficiencies associated with consumption rates.
 124 w_i corresponds to the conversion of pollination benefits by plant P_i while v_i scales the
 125 conversion of pollination benefits into growth for the adult stage (figure 1 A). We define s^g and
 126 m^h the juvenile and adult preferences for P_i : the trait s (resp. m) quantifies how much the
 127 juvenile (resp. adult) interacts with P_i compared to P_2 ($0 < s < 1$ and $0 < m < 1$). The trade-off
 128 functions for each stage specialization are modeled by the exponents g for the juvenile
 129 preference and h for the adult preference. A concave trade-off means specialization is costlier
 130 than generalism, while the costs associated to generalist strategies are higher under convex
 131 trade-offs (figure 1 B). The transition rates between stages are consumption-dependent
 132 (Schreiber and Rudolf 2008, Revilla and Encinas-Viso 2015, Ke and Nakazawa
 133 2017) $V_A(P_1, P_2)$ is the reproduction rate, assumed to be proportional to adult energy intake.
 134 $V_J(P_1, P_2)$ is the maturation rate and is proportional to juvenile consumption resulting from
 135 predation on the plants. Parameters are further presented and discussed in Supplementary
 136 Material Appendix A.

137 Setting equations 1(a)-(d) to 0 gives the ecological equilibria. We investigate their feasibility
 138 by determining populations positivity conditions and their stability through the associated
 139 Jacobian matrix. We also analyzed the direct and indirect effects occurring in the system,
 140 using the negative inverse Jacobian matrix (Vázquez et al. 2015). The details of the analytical
 141 investigation of ecological dynamics is reported in Supplementary Material Appendix B,

142 while we present the main results in the “Ecological Dynamics” section of the Results.

143 [Insert Figure 1]

144 *Evolutionary dynamics of the system*

145 We study the evolution of the phenotypic traits s and m , that affect juvenile and adult
146 specialization, using the adaptive dynamics framework (Dieckmann & Law 1996; Geritz et al.
147 1998). Adaptive dynamics allows to investigate evolutionary dynamics of phenotypic traits
148 with explicit links to ecological dynamics. The analytical computations we present rely on the
149 separation of ecological and evolutionary timescales. The evolution of a trait is studied
150 through several steps, assuming clonal reproduction, and small and rare mutations:

151 - the ecological equilibrium is determined, for a monomorphic population of resident trait x_{res}
152 (by nulling equations 1(a) to 1(d))

153 - a rare mutant with trait x_{mut} is introduced and replaces the resident trait if its invasion fitness
154 is positive. The new ecological equilibrium is established and the process is iterated.

155 Dieckmann & Law (1996) derived a deterministic approximation of this process, the
156 canonical equation of adaptive dynamics (2):

$$\frac{dx}{dt} = \frac{1}{2} \mu \sigma^2 N^0(x_{res}) \left. \frac{\partial W(x_{mut}, x_{res})}{\partial x_{mut}} \right|_{x_{mut} \rightarrow x_{res}} \quad (2)$$

157

158 $\mu \sigma^2 N^0(x_{res})$ represents the total phenotypic variability resulting from mutations; μ and

159 σ^2 are the mutation rate per individual and associated phenotypic variance and $N^0(x_{res})$ is the

160 density of the population (or reproductive class for a structured population) at the equilibrium

161 determined by the resident.

162 The selection gradient $\left. \frac{\partial W(x_{mut}, x_{res})}{\partial x_{mut}} \right|_{x_{mut} \rightarrow x_{res}}$ represents the selective pressures acting on

163 the phenotypic variability brought by mutations. By nulling it, one obtain the fixed points of

164 the canonical equation, called singular strategies. Dynamics around these singular strategies

165 are characterized by the second partial derivatives of fitness. This allows to distinguish two

166 stability-related properties: invasibility and convergence. A singular strategy x^* is non-

167 invisable (Maynard Smith 1982), or evolutionary stable if:

$$\frac{\partial^2 W(x_{mut}, x_{res})}{\partial x_{mut}^2} \Big|_{x_{mut} \rightarrow x_{res} \rightarrow x^*} < 0 \quad (3)$$

168 *i.e.* if no nearby mutant can invade the singularity.

169 A singular strategy is convergent (Eshel 1983) if:

$$\frac{\partial^2 W(x_{mut}, x_{res})}{\partial x_{mut}^2} \Big|_{x_{mut} \rightarrow x_{res} \rightarrow x^*} + \frac{\partial^2 W(x_{mut}, x_{res})}{\partial x_{mut} \partial x_{res}} \Big|_{x_{mut} \rightarrow x_{res} \rightarrow x^*} < 0 \quad (4)$$

170 *i.e.*, considering a resident population close to the singular strategy, mutants that are even

171 closer to it are selected.

172

173 **Invasion fitness in a structured population: a matrix-based approach.**

174 In unstructured population models, the relative fitness of the mutant is determined by its *per*

175 *capita* population growth rate when rare in the resident population. Based on a similar idea, in

a structured model, the mutant may invade when rare, provided its population is repelled from the extinction equilibrium. This approach is analogous to fitness criterion for meta-populations (Metz & Gyllenberg 2001; Massol et al. 2009). Based on this idea, we define the fitness function in Supplementary Material Appendix C.

We illustrate evolutionary dynamics using Pairwise Invasibility Plots (PIP) that represent areas of positive and negative fitness of a mutant of trait s_{mut} (or m_{mut}) in the equilibrium set by the resident s_{res} (or m_{res}).

Simulations of trait evolution and trait co-evolution

We simulated trait evolutionary trajectories to illustrate analytical results and study the coevolution of the two preferences (see the algorithm structure in Supplementary Material Appendix E). We run simulations on two trade-off scenarios (concave and convex) for the juvenile preference (this is because in single preference evolution study, we find that the trade-off structure does not have a great impact on the adult preference evolution, while it does on the juvenile preference evolution). Because we expect conflicting selective pressures on the adult and juvenile traits, the outcome of coevolution should depend on the relative evolution speed allowed for each trait. We therefore manipulate the standing phenotypic variability by changing adult and juvenile mutation rates on a logarithmic grid (10^{-14} to 10^{-11}). Each set is replicated 50 times starting from the same initial conditions (high diet overlap, generalist stages, coexisting plants) and run for 10000 time steps (*i.e.* random mutational events on the adult and/or juvenile traits). We define diet overlap D_f as the similarity between the two plant-stages interaction frequencies (5): F_A (resp. F_J) is the adult (resp. juvenile) mean frequency of interaction with P_i . $D_f = 1$ (resp. $D_f = 0$) corresponds to a maximal (resp. minimal) diet overlap.

$$\begin{aligned}
F_A &= \frac{m^h v_1 b_1}{m^h v_1 b_1 + (1-m)^h v_2 b_2} \\
F_J &= \frac{s^g k_1 a_1}{s^g k_1 a_1 + (1-s)^g k_2 a_2} \\
D_f &= 1 - |F_A - F_J|
\end{aligned} \tag{5}$$

197 The mean phenotypic traits, the number of phenotypes, the plant community state were then
 198 averaged on the 50 replicates for each combination of juvenile and adult mutation rates.

199 **Analysis of an extended version of the model**

200 Note that the previous model does not include direct competition (e.g., for nutrient or space)
 201 among the two plant species. This allows us to focus our discussion on the effects of the
 202 interacting species and its larvae/adult structure. This simplicity also allows us to get a
 203 mathematical analysis of ecological and evolutionary dynamics that is not possible in more
 204 complex settings. However, in Supplementary Material Appendix D, we carry an analysis of
 205 extended version of our initial simple model, in which the two plants directly compete. We
 206 then compare numerically or semi-analytically obtained results of this extended model to the
 207 analytical results of the simple linear model presented in the main body. Overall, the
 208 conclusions we get for the simple model are robust to the inclusion of plant competition.
 209 Especially, our conclusions regarding the conditions for coexistence, as well as the
 210 evolutionary predictions we propose below concerning the evolution of diet specialization and
 211 overlap are unaltered by such modifications.

212

213

214 **Results**

215 **Ecological dynamics: how do diet specialization and niche overlap of the two insect** 216 **stages affect plant coexistence?**

217 We first assume that the traits are fixed and present some key aspects of the ecological
218 dynamics of the community. There are four possible states of the community at equilibrium:
219 extinction of the three species (equilibrium 0), one plant only and the insect (equilibrium i
220 with plant P_i) and coexistence of the three species (equilibrium 3). Two additional one-plant-
221 insect equilibria mathematically exist but are never feasible (densities being negative) so we
222 discard them from the rest of the analysis. Here we focus mainly on the study of the
223 coexistence equilibrium. We present the detailed analytical study of one-plant equilibria in the
224 Supplementary Material Appendix B.

225 While we described indirect ecological effects between juveniles and adults, the two stages
226 are also linked directly, through maturation and reproduction. The first step of the ecological
227 analysis is then to investigate the direct, indirect and total effects between the different sub-
228 populations at equilibrium. We demonstrate through the study of the negative inverse
229 Jacobian matrix for the one-plant equilibrium that coupling the adult and juvenile population
230 does not change the qualitative indirect effects predicted initially: through the plant, the
231 juvenile stage has a negative indirect effect on the adult growth rate, while the adult stage has
232 a positive effect on the juvenile growth rate (see details in Supplementary Material Appendix
233 B).

234 Given the feasibility and local stability of equilibrium 1 (detailed in Supplementary Material
235 Appendix B), we consider the stability against the invasion of a second plant, that could lead

236 to coexistence of the two plants. P_2 can invade in the insect- P_1 system only if the *per capita*
 237 growth rate of a very small density of P_2 , at equilibrium 1, is positive. This condition can be
 238 written:

$$r_2 > (1-s)^g a_2 J_{(1)}^* - (1-m)^h w_2 b_2 A_{(1)}^* \quad (6)$$

239 The invasion of P_2 is possible if P_1 supports a high enough adult equilibrium density
 240 compared to the juvenile density, and if P_2 is weakly consumed by the juveniles or highly
 241 pollinated by the adults. The invasion of a plant that could not persist alone ($r_2 < 0$) may
 242 happen due to the presence of the insect and P_1 . In such instances, a facilitation of plant P_2 by
 243 P_1 occurs, through their interactions with the insect (Bruno et al. 2003). Under certain
 244 conditions, we observe bistability of the two one-plant equilibriums (see Figure B1 in
 245 Supplementary Material Appendix B).

246 The coexistence of the two plants and the insect (equilibrium 3) leads to the following
 247 populations:

$$\left\{ \begin{array}{l} P_{1(3)}^* = \frac{d_A b_2 (1-m)^h v_2 A_{(3)}^{*2} - a_2 k_2 (1-s)^g J_{(3)}^* (d_A A_{(3)}^* + d_J J_{(3)}^*)}{A_{(3)}^* J_{(3)}^* (a_1 k_1 s^g b_2 v_2 (1-m)^h - a_2 k_2 (1-s)^g b_1 v_1 m^h)} \\ P_{2(3)}^* = \frac{a_1 k_1 s^g J_{(3)}^* (d_A A_{(3)}^* + d_J J_{(3)}^*) - d_A b_1 v_1 m^h A_{(3)}^{*2}}{A_{(3)}^* J_{(3)}^* (a_1 k_1 s^g b_2 v_2 (1-m)^h - a_2 k_2 (1-s)^g b_1 v_1 m^h)} \\ A_{(3)}^* = \frac{a_1 s^g r_2 - a_2 (1-s)^g r_1}{a_2 (1-s)^g b_1 w_1 m^h - a_1 s^g b_2 w_2 (1-m)^h} = \frac{\frac{r_2}{a_2 (1-s)^g} - \frac{r_1}{a_1 s^g}}{\frac{b_1 w_1 m^h}{a_1 s^g} - \frac{b_2 w_2 (1-m)^h}{a_2 (1-s)^g}} \quad (7) \\ J_{(3)}^* = \frac{b_1 w_1 m^h r_2 - b_2 w_2 (1-m)^h r_1}{a_2 (1-s)^g b_1 w_1 m^h - a_1 s^g b_2 w_2 (1-m)^h} = \frac{\frac{r_2}{b_2 w_2 (1-m)^h} - \frac{r_1}{b_1 w_1 m^h}}{\frac{b_1 w_1 m^h}{a_1 s^g} - \frac{b_2 w_2 (1-m)^h}{a_2 (1-s)^g}} \end{array} \right.$$

248 In order to have coexistence the mainly pollinated plant must also be the mainly predated
 249 plant. This is shown considering the positivity of adult density. The numerator and
 250 denominator of $A^*_{(3)}(7)$ must have the same sign, *i.e.* if the growth/predation ratio of P_2 ,

251 $\frac{r_2}{a_2(1-s)^g}$, is higher than the one of P_1 , the mutualism/predation ratio of P_1 , $\frac{b_1 w_1 m^h}{a_1 s^g}$

252 must be higher than the one of P_2 . For a given level of consumption, one plant must have a
 253 strong intrinsic growth, while the other must strongly interact with the mutualistic stage.

254 In addition, at the stable equilibrium, the sign of the long-term effect (*sensu* Vázquez et al.
 255 2015) of P_i on P_j is the opposite sign of r_j (see Supplementary Material Appendix B).

256 In summary, coexistence is favored in a system where the two stages preferentially interact
 257 with the same plant, let us say P_1 . The effect of this interaction on P_2 is either positive (if P_2
 258 has a sink population, $r_2 < 0$) or negative (if P_2 has a source population, $r_2 > 0$). We illustrate
 259 how diet specialization and overlap affect ecological coexistence on figure 2 (with the trade-
 260 off scenarios used in the evolution analysis). When $m \gg s$, P_1 is more pollinated and less
 261 predated than P_2 (above the diagonal) and only P_1 stably subsists in the system.
 262 Symmetrically, only P_2 subsists below the diagonal. Coexistence is favored along the
 263 diagonal, when pollination on one plant is balanced by predation. This result therefore stresses
 264 the importance of juvenile and adult diets overlap for the maintenance of the system.

265 [Insert Figure 2]

266 We do not detail other (cyclic, complex) dynamics, as our adaptive dynamics approach
 267 explicitly assumes stable and feasible equilibria. We illustrate such dynamics in
 268 Supplementary Material Appendix B, figure B1 (see as well Revilla and Encinas–Viso 2015).

269 **Evolutionary dynamics: evolution and co-evolution of diet specialization for both**
 270 **stages.**

271 We assume for analytical tractability that r_1 and r_2 are positive, which corresponds to a case of
 272 facultative mutualism with the adult stage for the plants (e.g., because they interact with other
 273 pollinators that we do not model here or because they may reproduce asexually or self-
 274 reproduce).

275 *Evolution of the juvenile preference at a fixed adult preference*

276 We determine the fitness $W(s_{mut}, s_{res})$ and fitness gradient $G(s_{mut}, s_{res})$ of a mutant s_{mut} given a
 277 resident s_{res} :

$$\begin{aligned} W(s_{mut}, s_{res}) &= d_J \frac{J_{res}^*}{A_{res}^*} V_{J_{mut}}(s_{mut}, s_{res}) - d_A d_J \\ G(s_{mut}, s_{res}) &= d_J \frac{J_{res}^*}{A_{res}^*} g \left(a_1 k_1 s_{mut}^{g-1} P_1^*(s_{res}) - a_2 k_2 (1-s_{mut})^{g-1} P_2^*(s_{res}) \right) \end{aligned} \quad (8)$$

278 If a given plant is almost extinct, the gradient tends to be either always positive or always
 279 negative: evolution leads to complete specialization on the other plant (the preference trait
 280 either increases to 1 or decreases to 0).

281 We now consider that the two plants coexist at the resident equilibrium. A singular strategy s^*
 282 is defined by the relation (9), with plants densities being at equilibrium 3 cf. (7); and cannot
 283 be expressed analytically:

$$a_1 k_1 (s^*)^{g-1} P_1^*_{(3)}(s^*) - a_2 k_2 (1-s^*)^{g-1} P_2^*_{(3)}(s^*) = 0 \quad (9)$$

284 Given that:

$$\left. \frac{\partial G(s_{mut}, s_{res})}{\partial s_{mut}} \right|_{s_{mut} \rightarrow s_{res} \rightarrow s^*} < 0 \Leftrightarrow$$

$$d_J \frac{J_{res}^*}{A_{res}^*} (g-1) g \left(a_1 k_1(s^*)^{g-2} P_1(s^*) + a_2 k_2(1-s^*)^{g-2} P_2(s^*) \right) < 0 \quad (10)$$

the singular strategy is non-invasible if and only if $g < 1$, *i.e.* the trade-off is concave.

It is convergent if (11):

$$C(s^*) = g-1 + (1-s^*) s^* \left(\frac{1}{P_1^*} \frac{\partial P_1}{\partial s_{res}} \right)_{s_{res} \rightarrow s^*} - \frac{1}{P_2^*} \frac{\partial P_2}{\partial s_{res}} \bigg|_{s_{res} \rightarrow s^*} < 0 \quad (11)$$

We demonstrate that, at the singular strategy, $\frac{\partial P_2}{\partial s_{res}} \bigg|_{s_{res} \rightarrow s^*} > 0$ and $\frac{\partial P_1}{\partial s_{res}} \bigg|_{s_{res} \rightarrow s^*} < 0$

(see Supplementary Material Appendix C for proof).

Then, if $g < 1$, the singular strategy is both evolutionary and convergent-stable (Continuously Stable Strategy, or CSS), *i.e.* it is the endpoint of evolution (figure 3 A and 3 B). If $g > 1$ and $C(s^*) < 0$, the singular strategy is an evolutionary branching point (EBP): evolution converges to it, then phenotypic diversification occurs due to disruptive selection (figure 3 C and 3 D). If $g > 1$ and $C(s^*) > 0$, the singular strategy is a repellor. In such instances, evolution pushes toward the specialization on either plant, depending on the initial trait value.

Consequences for community structure may be far-reaching. For instance, in the CSS scenario on figure 3 A, the singular strategy lies in the coexistence area (in black). If the two plants coexist in the initial community, evolution reinforces the maintenance of the community by pushing it away from extinction boundaries. Also, evolution starting from a one plant community (light and dark gray areas) brings the specialization trait in the coexistence area,

300 facilitating the invasion of the other plant. On figure 3 B, we present two possible
 301 evolutionary dynamics converging to the CSS, from an initial state of coexistence ($s = 0.9$) or
 302 non-coexistence ($s = 0.3$). Evolution may not only maintain or facilitate the coexistence of the
 303 community, but also increase its functional diversity. For instance, on figure 3 C, an
 304 evolutionary branching point leads to a stable dimorphism in the juvenile class (figure 3 D).

305 *Evolution of the adult preference at a fixed juvenile preference*

306 Similarly, the fitness and fitness gradient of a mutant m_{mut} given a resident m_{res} are:

$$\begin{aligned} W(m_{mut}, m_{res}) &= -d_A (V_{J_{res}}(m_{res}) + d_J) + V_{A_{mut}}(m_{mut}, m_{res}) V_{J_{res}} \\ G(m_{mut}, m_{res}) &= h V_{J_{res}}(m_{res}) (b_1 m_{mut}^{h-1} v_1 P_1(m_{res}) - b_2 (1-m_{mut})^{h-1} v_2 P_2(m_{res})) \end{aligned} \quad (12)$$

307 A singular strategy is defined by:

$$b_1(m^*)^{h-1} v_1 P_1(m^*) - b_2(1-m^*)^{h-1} v_2 P_2(m^*) = 0 \quad (13)$$

308 If only one plant persists at the resident equilibrium, evolution again leads to specialization of
 309 the adult stage on this plant. We focus on the coexistence equilibrium (eq (7)). Using the
 310 evolutionary stability condition (14), we show that the singular strategy for the adult
 311 preference is non invasible if the trade-off on adult specialization is concave ($h < 1$).

$$\begin{aligned} \frac{\partial G(m_{mut}, m_{res})}{\partial m_{mut}} \bigg|_{m_{mut} \rightarrow m_{res} \rightarrow m^*} &< 0 \Leftrightarrow \\ h(h-1) V_{J_{res}}(m_{res}) (m^{*h-2} b_1 v_1 P_1(m^*) + (1-m^*)^{h-2} b_2 v_2 P_2(m^*)) &< 0 \end{aligned} \quad (14)$$

312

313 The convergence criterion of the singular strategy is:

$$C(m^*) = h-1 + (1-m^*) m^* \left(\frac{1}{P_1^*} \frac{\partial P_1}{\partial m_{res}} \bigg|_{m_{res} \rightarrow m^*} - \frac{1}{P_2^*} \frac{\partial P_2}{\partial m_{res}} \bigg|_{m_{res} \rightarrow m^*} \right) \quad (15)$$

314 We show that $\left. \frac{\partial P_1}{\partial m_{res}} \right|_{m_{res} \rightarrow m^*} > 0$ and $\left. \frac{\partial P_2}{\partial m_{res}} \right|_{m_{res} \rightarrow m^*} < 0$. Therefore, if $h > 1$, the

315 singularity is both divergent and evolutionarily unstable: it is a repellor (figure 3 *E* and 3 *F*).

316 If $h < 1$, the singularity is a CSS (if $C(m^*) < 0$) or a Garden of Eden ($C(m^*) > 0$), which

317 means that the singular point is locally evolutionary stable (non invasible by nearby mutant

318 strategies) but can never be reached starting from a different trait value. Biologically, this

319 situation is equivalent to a repellor. If m^* is a repellor or a Garden of Eden, evolution leads to

320 full specialization, on one plant or the other depending on the initial value of adult preference.

321 CSS were not observed by simulations. Again, evolution has important implications for

322 coexistence. During the specialization that occurs in Garden of Eden or repellor scenarios, the

323 system moves away from the coexistence area: evolution eventually leads to the extinction of

324 one of the two plant species (figure 3 *E* and 3 *F*).

325 [Insert Figure 3]

326 We summarize the possible evolutionary dynamics of the adult and juvenile preference in

327 Table 1.

328 [Insert Table 1]

329 *Effect of the non-evolving stage preference value on the evolution of the other stage* 330 *preference*

331 Based on indirect effects, we predicted that the evolution of juvenile preference leads to diet

332 overlap while the evolution of adult preference leads to niche separation. We numerically test

333 this hypothesis (figure 4). For increasing (fixed) adult preferences, evolution leads to higher

334 juvenile preferences (figure 4 *A*): the selective pressures on the juvenile stage lead to a diet

overlap. While we also show a positive correlation between the juvenile preference and the adult singular strategy (figure 4 *B*), the latter is divergent (see analysis above): the adult strategy evolves away from the juvenile preference. Evolution then leads to niche separation.

[Insert Figure 4]

Co-evolution of the two stage preferences

We now let the two traits evolve simultaneously. For the juvenile phenotype, we consider trade-off scenarios leading previously to CSS (figure 3 *A* and 3 *B*) or EBP (figure 3 *C* and 3 *D*), while for the adult phenotype, we consider a convex trade-off leading to a repellor (figure 3 *E* and *F*). If run until evolutionary equilibrium, the simulations lead to the same qualitative result: the adult stage fully specializes on one plant and its evolution stops. The juvenile trait follows the adult trait and either stabilizes at a CSS or diversifies into two branches (EBP point). This leads to a high diet overlap allowing the coexistence of the two plants. We however expect the transient dynamics and stability of the evolutionary dynamics to depend on the relative speed of the juvenile and adult evolution (see figure 5). This speed not only depends on the selection process (the gradient of fitness), but also on the two phenotypes variability (here manipulated through variations in the mutation rates). The system is far from complete niche separation. Maximum niche separation is observed for cases of rapid evolution of the adult and slow evolution of the juvenile (figure 5 *A* and 5 *B*). The evolution of the insect then kills one of the two plants, by favoring mutualistic specialization on the other (evolutionary murder *sensu* Dercole et al. 2006). Fast evolution of both stages favors coexistence (figure 5 *C* and 5 *D*) and even leads to diversification in the juvenile preference (stable polymorphism) in EBP scenarios (figure 5 *D*, hatched area).

[Insert Figure 5]

Discussion

The motivation for our study was to investigate the positive correlation between adult and juvenile diet specializations observed in empirical data (Altermatt and Pearse 2011), and its consequences for ecological communities. We show that the ecological coexistence of the two plants requires a balance between predation and pollination, therefore some diet overlap between adult and juvenile specializations. As predicted from the indirect effects occurring between the two stages, juveniles evolve toward generalism and to maximize diet overlap, thereby favoring plant coexistence. For convex trade-offs, it leads to the coexistence of specialist and generalist strategies due to disruptive selection. The evolution of adult preference results in full specialization, thus minimizing diet overlap, and leading to evolutionary murder of one plant. The outcome of coevolution strongly depends on how the two traits are constrained. If juvenile preference is allowed to evolve faster, a high degree of diet overlap is attained, leading to the coexistence of the two plants or even diversification of strategies. Otherwise, evolution leads to niche separation and to the evolutionary murder of one plant. We discuss our results in the light of the three questions addressed in the introduction.

Effect of the structure of the insect population on the ecological dynamics

Without evolution, the interplay of antagonistic and mutualistic interactions due to the insect population structure creates non-intuitive indirect effects between the two plants. By studying the one plant system, we show that such effects are stabilizing for the maintenance of diversity. Indeed, considering a community assembly approach where a propagule invades a one-plant -insect system, if this incoming species is locally favored (*i.e.*, its intrinsic growth rate is positive), then it receives a negative indirect effect from the resident plant. On the

contrary, when the incoming species would be counterselected (*i.e.*, its intrinsic growth rate is negative), then it receives a positive effect from the resident plant. Therefore, our stage-structured insect species creates negative feedbacks that can help to build diversity and to regulate invasions. The presence of the native plant can facilitate the invasion of a colonizer that would not have subsisted alone, by maintaining a high enough mutualistic effect, and reduced antagonistic effects. The indirect effect of the colonizer on the resident is negative, while the indirect effect of the resident on the colonizer is positive: rather than facilitation (Bruno et al. 2003), the interaction is an apparent antagonism (+,-) (Sauve et al. 2015).

As predicted, a strong overlap of diet specializations ensures plant coexistence by creating a balance of positive and negative effects, modulating intrinsic growth rates. Such coexistence conditions recall vulnerability-competitive ability trade-off involved in the maintenance of competing species sharing predators (Paine 1966; Holt et al. 1994; Leibold 1996). While in these works, coexistence is based on the fact that the best competitor for resources is more vulnerable to predation, in our case, coexistence is made possible if the species that exploit best the mutualistic interaction is more affected by the antagonistic stage. Indeed, coexistence is stable if P_I benefits more from mutualism (compared to predation), so that the insect has a higher pollination/predation ratio on P_I . This result is also in agreement with former results showing that pollinator preference should not be too biased for plants to coexist (Revilla and Krivan 2016).

Evolution of specialization and diet overlap

Evolution towards specialist or generalist strategies strongly depends on how preferences for the two plants are traded-off. Consistent with many previous works on the evolution of specialization (reviewed in Ravigné, Dieckmann, and Olivieri 2009), we find that concave trade-offs usually lead to generalist juveniles, while convex trade-offs favor more specialist

405 juveniles (branching points). Regarding adult strategies, evolution most often lead to
406 specialization, regardless of the trade-off shape. Hence, we note that the sole shape of the
407 trade-off is not sufficient to explain the difference between adult evolution and juvenile
408 evolution. This difference may be explained by the nature of the feedback generated by the
409 plant-adult or plant-juvenile interaction. In the juvenile evolution case, the antagonistic
410 interaction generates a negative feedback between plant abundance and the juvenile
411 preference. In the adult evolution case, a positive feedback between preference and abundance
412 is generated due to the direct mutualist interaction. While the first negative feedback (juvenile
413 herbivory) regulates and stabilizes the system, the adult mutualistic interaction may
414 destabilize the system and favor infinite growth. A possible way to avoid this would be to
415 consider resource limitation more explicitly (e.g., Revilla and Krivan (2016)), for instance by
416 modeling nectar availability. We predict that if adults were to compete for plant resources (e.g.
417 nectar competition), we would more often select for generalism in our model. Our results are
418 therefore more likely to apply to situations in which resource competition is much more
419 important at the larval stage than the adult stage, for instance because the juvenile stage is
420 much more numerous and/or because juveniles invest mostly in resource consumption to
421 sustain large individual growth.

422 In the vast majority of cases, for a fixed adult preference, the evolution of juvenile preference
423 leads to a positive correlation between adult and juvenile diet traits, maximizing diet overlap,
424 in agreement with both our prediction and the observation of Altermatt & Pearse (2011).
425 Conversely, for a fixed juvenile preference, adult preference evolution minimizes diet overlap
426 and leads to diet separation in agreement with our predictions, but contrary to Altermatt &
427 Pearse (2011) observation. Hence, we characterize a interstage evolutionary conflict, creating
428 divergent selective pressures on the diet overlap.

429 The coevolution simulations illustrate this selective conflict between the evolution of juvenile
430 preference and adult preference. The juvenile preference follows the evolution of the adult
431 preference, while the latter escapes the juvenile's niche until it is fully specialized on one plant
432 and cannot go further. This brings new insights into the results of Altermatt & Pearse (2011):
433 once the juvenile mutation rate is high enough, the coevolution of both preferences always
434 leads to diet overlap. The coevolutionary outcome depends of the traits evolution speed,
435 previous results showing how relative speeds affect transient dynamics and stability (Loeuille
436 et al. 2002; Georgelin et al. 2015). The diet correlation found in the meta-analysis of
437 Altermatt & Pearse (2011) is significant but shows variability: 54% of the studied species
438 include the juvenile host plant in the adult diet. According to our result, a possible explanation
439 for this variability stems from different evolutionary constraints on the juvenile and adult
440 preferences.

441 *Effect of evolution of the ecological dynamics*

442 The juvenile preference evolution has a positive effect on the community diversity, facilitating
443 plant coexistence and diversifying insect strategies. Given a concave trade-off on juvenile
444 preference, the initial community of one plant only can be changed to coexistence of two
445 plants. Evolution allows for invasion of a second plant which was not possible in the initial
446 equilibrium: it is a case of “evolutionary facilitation”, as defined by Georgelin et al. (2015)
447 and results from ecological negative feedbacks. More juvenile specialization on a given plant
448 favors the invasion of the second one because it suffers less predation. This selects for less
449 specialization on the first plant, evolution ending in generalism and coexistence. If the initial
450 equilibrium is coexistent, then evolution attracts selected phenotypes away from extinction
451 boundaries. When the juvenile preference exhibits a convex trade-off, evolution diversifies
452 the community. We observe two subpopulations that are more specialized than the original

one and a coalition between a specialist and a generalist for the parameters chosen in coevolution simulations. This coalition allows for coexistence: the mean predation pressure on one plant balances mean predation pressure on the other one, relative to their pollination rates. If the juvenile mutation rate is not high enough compared to the adult one, the faster evolution of adult preference can lead to evolutionary murder of one plant (Dieckmann and Ferrière 2004, Dercole et al. 2006), following the adult full specialization on the other plant. As the adult specialization on one plant increases, because of the positive effect of pollination, more specialization on this plant is selected for: the increase of specialization results from a positive feedback between ecological and evolutionary effects.

Our study brings an eco-evolutionary perspective to the diet specialization convergence of a population manifesting an ontogenetic change of role between its stages. We used a simple linear model that displayed complex ecological and evolutionary dynamics. We adapted the non-structured population fitness approach to a two-stage insect population, from which we obtained analytical insight on the selective conflict occurring between the two stages. We hereby keep the model simple to investigate indirect effects and evolutionary dynamics more thoroughly, but present the results of an extended analysis including direct competition for the plants in the Supplementary Material Appendix D. Some of our results may be compared to empirical data. For instance, data on the overlap of juvenile and adult diet were used to set our model and discuss our results. But our model also allows us to link such evolutionary dynamics to the community structure and maintenance. While the observed effects are consistent with the predictions made from indirect effects identification, it remains difficult to link these with natural results dealing with species invasions or biodiversity maintenance. It may thus be interesting to investigate how our results depend on the network context. We however hope that this work will open new doors to test the mechanisms we propose and to

477 understand better the interplay of antagonistic and mutualistic effects in ecological networks.

Declarations

Acknowledgements: We thank François Massol for his advice on using a matrix-based approach to obtain the fitness criteria in a stage-structured population.

Conflict of interest: The authors declare no conflict of interest.

Author contribution: A.P., E.G. and N.L. designed the model, A.P conducted the analysis and wrote the first draft, all authors contributed to discussions and substantial corrections of the manuscript.

References

- Altermatt, F. and Pearse, I. S. 2011. Similarity and specialization of the larval versus adult diet of European butterflies and moths. - *Am. Nat.* 178: 372–82.
- Begon, M. et al. 2006. *Ecology: Individuals, Populations and Communities*. - In: Blackwell science. pp. 738.
- Bronstein, J. L. et al. 2009. Reproductive biology of *Datura wrightii*: the benefits of a herbivorous pollinator. - *Ann. Bot.* 103: 1435–43.
- Bruno, J. F. et al. 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. - *Trends Ecol. Evol.* 18: 119–125.
- Dercole, F. et al. 2006. Coevolution of slow-fast populations: evolutionary sliding, evolutionary pseudo-equilibria and complex Red Queen dynamics. - *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 273: 983–990.
- Dieckmann, U. and Law, R. 1996. The dynamical theory of coevolution: a derivation from stochastic ecological processes. - *J. Math. Biol.* 34: 579–612.
- Dieckmann, U. and Ferrière, R. 2004. Adaptive dynamics and evolving biodiversity. - In: *Evolutionary conservation biology*. pp. 188–224.
- Eshel, I. 1983. Evolutionary and Continuous Stability. - *Journal Theor. Biol.* 99: 99–111.
- Fontaine, C. et al. 2011. The ecological and evolutionary implications of merging different types of networks. - *Ecol. Lett.* 14: 1170–1181.
- Georgelin, E. and Loeuille, N. 2014. Dynamics of coupled mutualistic and antagonistic interactions, and their implications for ecosystem management. - *J. Theor. Biol.* 346: 67–74.
- Georgelin, E. et al. 2015. Eco-evolutionary dynamics of plant-insect communities facing disturbances: implications for community maintenance and agricultural management. - *Adv. Ecol. Res.* 52: 91–114.
- Geritz, S. et al. 1998. Evolutionarily singular strategies and the adaptive growth and branching of the evolutionary tree. - *Evol. Ecol.* 12: 35–57.
- Holland, J. N. et al. 2013. Consumer-resource dynamics of indirect interactions in a mutualism-parasitism food web module. - *Theor. Ecol.* 6: 475–493.
- Holling, C. S. 1959. Some Characteristics of Simple Types of Predation and Parasitism. - *Can. Entomol.* 91: 385–398.
- Holt, R. D. 1977. Predation, apparent competition, and the structure of prey communities. - *Theor. Popul. Biol.* 12: 197–229.
- Holt, R. D. et al. 1994. Simple rules for interspecific dominance in systems with exploitative

519 and apparent competition. - *Am. Nat.* 144: 741–771.

520 Irwin, R. E. 2010. Evolutionary Ecology: When Pollinators Are Also Herbivores. - *Curr. Biol.*
521 20: R100–R101.

522 Ke, P.-J. and Nakazawa, T. 2017. Ontogenetic antagonism–mutualism coupling: perspectives
523 on resilience of stage-structured communities. - *Oikos*: 1–10.

524 Kéfi, S. et al. 2012. More than a meal... integrating non-feeding interactions into food webs. -
525 *Ecol. Lett.* 15: 291–300.

526 Kessler, D. et al. 2010. Changing Pollinators as a Means of Escaping Herbivores. - *Curr. Biol.*
527 20: 237–242.

528 Leibold, M. 1996. A graphical model of keystone predators in food webs: trophic regulation
529 of abundance, incidence, and diversity patterns in communities. - *Am. Nat.* 147: 784–
530 812.

531 Loeuille, N. et al. 2002. Consequences of plant-herbivore coevolution on the dynamics and
532 functioning of ecosystems. - *J. Theor. Biol.* 217: 369–381.

533 Massol, F. et al. 2009. The metapopulation fitness criterion: proof and perspectives. - *Theor.*
534 *Popul. Biol.* 75: 183–200.

535 Maynard Smith, J. 1982. *Evolution and the Theory of Games*.

536 Metz, J. A. J. and Gyllenberg, M. 2001. How should we define fitness in structured
537 metapopulation models? Including an application to the calculation of evolutionarily
538 stable dispersal strategies. - *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 268: 499–508.

539 Miller, T. E. X. and Rudolf, V. H. W. 2011. Thinking inside the box: community-level
540 consequences of stage-structured populations. - *Trends Ecol. Evol.* 26: 457–66.

541 Mougi, A and Kondoh, M. 2012. Diversity of interaction types and ecological community
542 stability. - *Science* 337: 349–51.

543 Paine, R. 1966. Food web complexity and species diversity. - *Am. Nat.* 100: 65–75.

544 Pulliam, H. 1988. Sources, sinks, and population regulation. - *Am. Nat.* 132: 652–661.

545 Pyke, G. et al. 1977. Optimal foraging: a selective review of theory and tests. - *Q. Rev. Biol.*
546 52: 138–154.

547 Ravigné, V. et al. 2009. Live where you thrive: joint evolution of habitat choice and local
548 adaptation facilitates specialization and promotes diversity. - *Am. Nat.* 174: E141–E69.

549 Revilla, T. A. and Encinas-Viso, F. 2015. Dynamical Transitions in a Pollination–Herbivory
550 Interaction: A Conflict between Mutualism and Antagonism. - *PLoS One* 10: e0117964.

551 Revilla, T. A. and Krivan, V. 2016. Pollinator foraging adaptation and coexistence of
552 competing plants. - *PLoS One* 11: 1–24.

- 553 Rudolf, V. H. W. and Lafferty, K. D. 2011. Stage structure alters how complexity affects
554 stability of ecological networks. - *Ecol. Lett.* 14: 75–79.
- 555 Sauve, A. M. C. et al. 2015. Stability of a diamond-shaped module with multiple interaction
556 types. - *Theor. Ecol.* 9: 27–37.
- 557 Schreiber, S. and Rudolf, V. H. W. 2008. Crossing habitat boundaries: coupling dynamics of
558 ecosystems through complex life cycles. - *Ecol. Lett.* 11: 576–587.
- 559 Strauss, S. 1991. Indirect effects in community ecology: their definition, study and
560 importance. - *Trends Ecol. Evol.* 6: 206–210.
- 561 Tilman, D. 1980. Resources: a graphical-mechanistic approach to competition and predation. -
562 *Am. Nat.* 116: 362–393.
- 563 Tur, C. et al. 2016. Evaluating the effects of pollinator-mediated interactions using pollen
564 transfer networks: evidence of widespread facilitation in south Andean plant
565 communities. - *Ecol. Lett.*: 576–586.
- 566 Vázquez, D. P. et al. 2015. A conceptual framework for studying the strength of plant - animal
567 mutualistic interactions. - *Ecol. Lett.*: 385–400.
- 568 Werner, E. E. and Gilliam, J. F. 1984. The ontogenetic niche and species interactions in size-
569 structured populations. - *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 15: 393–425.
- 570 Wootton, J. T. 1994. The Nature and Consequences of Indirect Effects in Ecological
571 Communities. - *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 25: 443–466.

Figure captions

Figure 1 | Community structure and trade-off shapes. A: Community structure. A and J are the adult and juvenile stages of the insect. P_1 and P_2 are the two plant species. Species interactions are represented in black lines (predation: dashed and single-arrowed lines, mutualism: solid and double-arrowed lines), while life history events are represented in gray lines: dashed for maturation, and solid for reproduction). B: Trade-off intensity for juvenile specialization on plants P_1 and P_2 . The trade-off is concave for smaller values of the exponent ($g < 1$) and convex for higher values of the exponent ($g > 1$). The trade-off is linear when $g = 1$.

Figure 2 | Changes in community structure in the (s,m) space, for three trade-off structures. The stability and feasibility areas of equilibrium 1 (P_1 only), 2 (P_2 only) and 3 (coexistence of P_1 and P_2) are represented respectively in light gray, gray and black. White areas correspond to unstable dynamics which can lead to extinction. The diet overlap is maximal ($s \sim m$) around the diagonal (solid line). Upper-right and lower-left corners correspond to extreme specializations. **A:** $h = g = 1$. **B:** $h = 1.5$, $g = 0.5$. **C:** $h = 2.5$, $g = 1.3$.

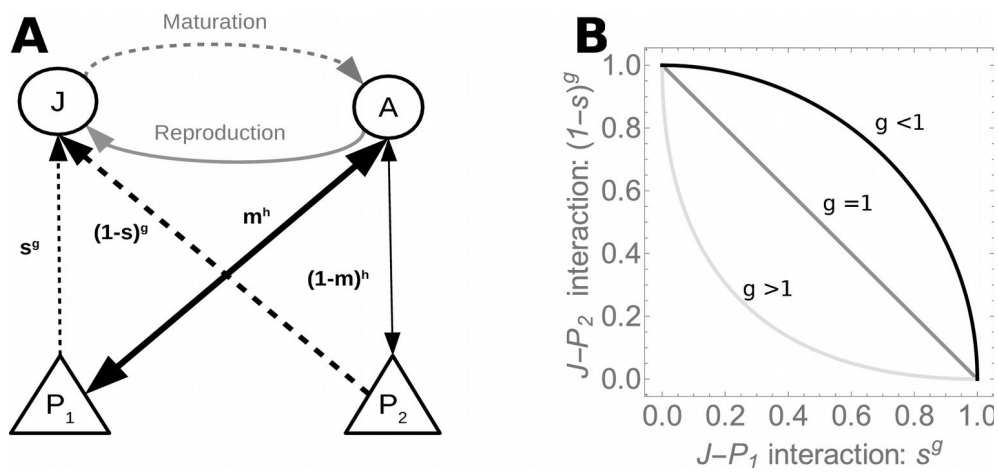
Figure 3 | Evolutionary dynamics of one stage preference. In each PIP (A, C, E), in white (resp. black, light and dark gray) areas, the mutant fitness is negative (resp. positive). Light gray, dark gray and black, correspond to ecological equilibriums 1, 2 and 3 respectively. Hatching indicates unstable states. The black points indicate the phenotypic composition of the population in the corresponding simulations (B, D and F). **A:** Continuously Stable Strategy (CSS) ($h = 1.5$, $g = 0.5$, $m = 0.8$) for the juvenile preference, illustrated by two evolutionary dynamics that converge to the CSS (B). **C:** Evolutionary Branching Point (EBP) ($h = 2.5$, $g = 1.3$, $m = 0.85$), leading to stable dimorphism of juvenile preference (D). **E:** Repellor for the

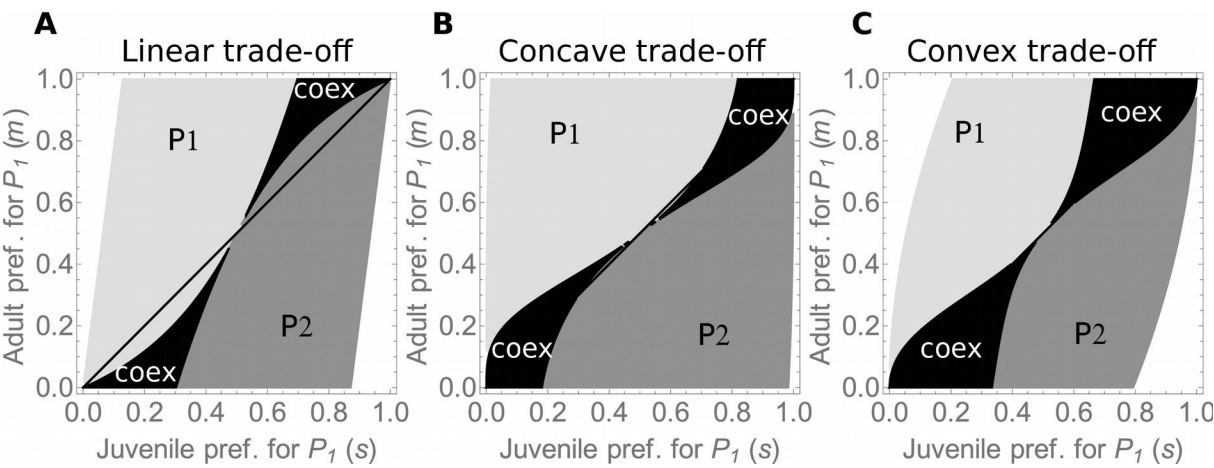
adult preference ($h = 1.5, g = 0.5, s = 0.8$), leading to full specialization on P_2 or P_1 according to the initial preference (F).

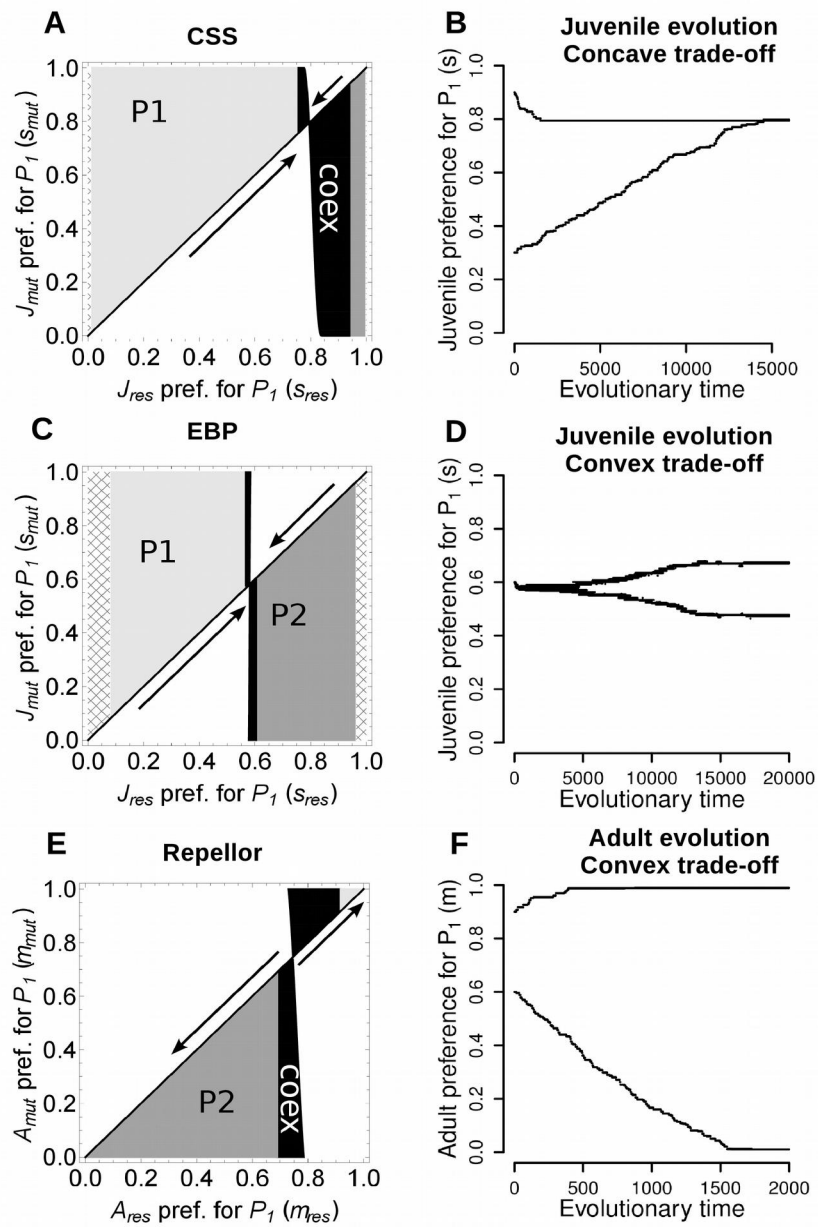
Figure 4 | Correlation between the singular strategy for the evolution of the preference of one stage and depending on the fixed preference of the other, non-evolving, stage. In A, we observe a positive correlation between the selected juvenile preference and the fixed adult preference, because the singular strategy is convergent. In B, we observe a negative correlation between the evolution of adult preference and the fixed juvenile preference, because the strategy is divergent. Evolutionary directions are indicated by dashed arrows.

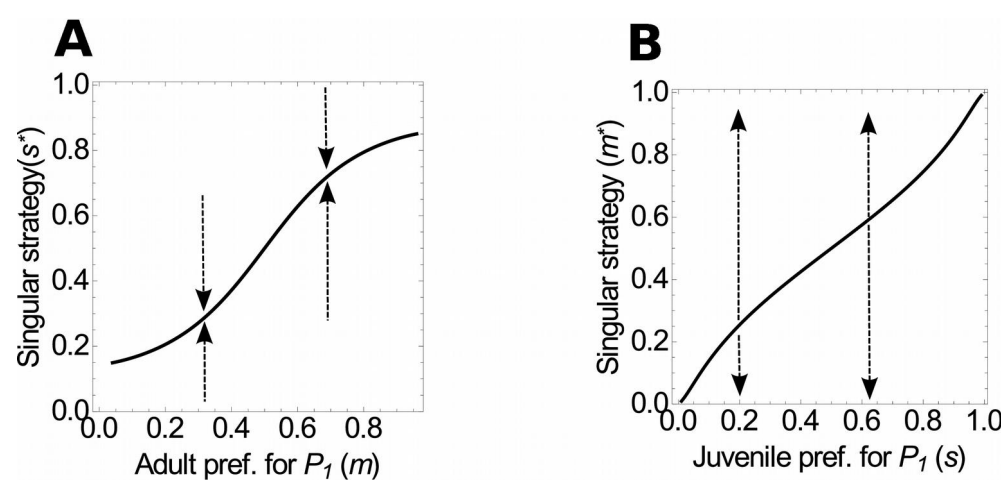
Figure 5 | Co-evolution of adult and juvenile preferences. Panels A and B correspond to a concave trade-off for juvenile specialization ($g = 0.5, h = 1.5, s_i = 0.65; m_i = 0.6, \sigma_m = \sigma_s = 0.01$), while panels C and D correspond to a convex trade-off for juvenile specialization ($g = 1.3, h = 2.5, s_i = 0.6; m_i = 0.6, \sigma_m = \sigma_s = 0.01$). Each point of the grid represents the average result of 50 replicates. In A and C, we represent the mean diet overlap D_f at the end of the simulation. In B and D, we represent the final ecological state of the community, indicated by the percentage of simulations that end with the coexistence of the plants. In D, the hatched area corresponds to the occurrence of polymorphism of the juvenile trait in more than 50% of the replicates.

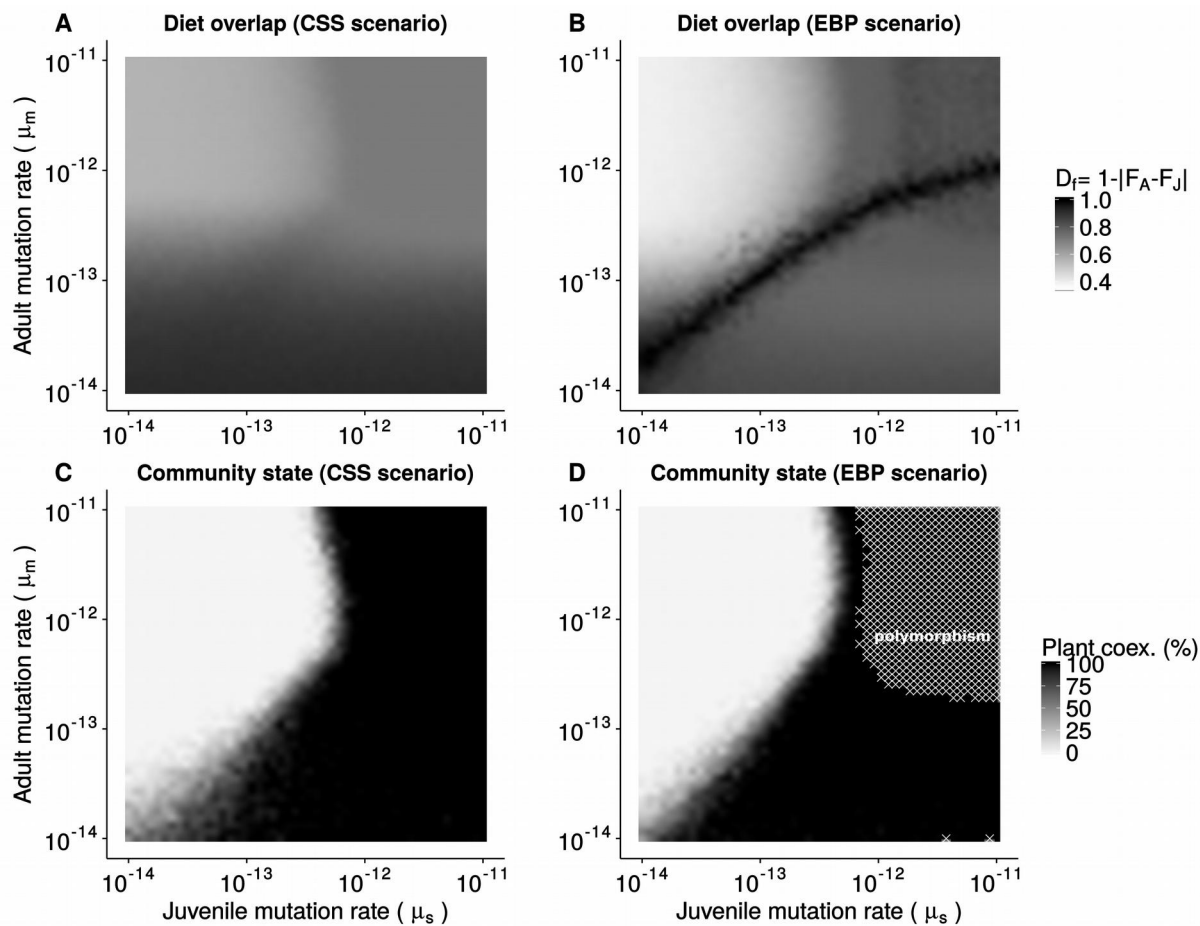
Table 1 | Evolutionary dynamics of the adult and the juvenile preference, depending on the trade-off constraining specialization for each stage.











619 **Table 1**

	Concave trade-off ($g < 1$ or $h < 1$)	Convex trade-off ($g > 1$ or $h > 1$)
Evolution of the juvenile preference at a fixed adult preference	CSS Promotes the coexistence of the plants (generalist juvenile)	EBP or repellor (not observed numerically) Promotes community diversity (coexistence and diversification in the juvenile trait)
Evolution of the adult preference at a fixed juvenile preference	Garden of eden or CSS (not observed numerically) Decreases coexistence of the plants, evolutionary murder of one plant (specialist adult)	Repellor Decreases coexistence of the plants: evolutionary murder of one plant (specialist adult)

620

621

1 Supplementary Material

2 Appendix A: Tables of parameters and variables

Variable	Biological signification	Unit
A	Density of the adult	Ind.m ⁻²
J	Density of the juvenile	Ind.m ⁻²
P_i	Density of plant i	Ind.m ⁻²
$V_A(P_1, P_2)$	Reproduction rate of the adult	Time ⁻¹
$V_J(P_1, P_2)$	Maturation rate of the juvenile	Time ⁻¹
s^g	Juvenile preference for P_1	dimensionless
m^k	Adult preference for P_1	dimensionless

3 **Table A1** | Name, biological signification and unit of the different variables used in the
4 analysis.

Parameter	Biological signification	Unit	Default value
d_J	Mortality rate of the juvenile	Time ⁻¹	$d_J = 1.0$
d_A	Mortality rate of the adult	Time ⁻¹	$d_A = 0.6$
r_i	Intrinsic growth rate of plant i	Time ⁻¹	$r_1 = r_2 = 1.0$
a_i	Predation rate of the juvenile on plant i	Ind ⁻¹ .m ² .time ⁻¹	$a_1 = a_2 = 2.0$
b_i	Pollination rate of the adult on plant i	Ind ⁻¹ .m ² .time ⁻¹	$b_1 = b_2 = 0.7$
k_i	Conversion efficiency of plant i by the juvenile	dimensionless	$k_1 = k_2 = 0.8$
v_i	Conversion efficiency of plant i by the adult	dimensionless	$v_1 = v_2 = 0.9$
w_i	Conversion efficiency of mutualism by plant i	dimensionless	$w_1 = w_2 = 0.4$

5 **Table A2** | Name, biological signification, unit and default value of the different parameters
6 used in the analysis.

7 Appendix B: Ecological dynamics

8 (I) One-plant community

9 Equilibriums 1 and 2 are symmetrical, so we focus on the analysis of equilibrium 1. The
 10 simplified expressions of densities at equilibrium 1 are:

$$\left\{ \begin{array}{l} P_{1*}^{(1)} = \frac{d_A + \sqrt{d_A^2 + \frac{4d_J d_A b_1 m^h v_1}{a_1 k_1 s^g}}}{2 b_1 m^h v_1} \\ P_{2*}^{(1)} = 0 \\ A_{(1)}^* = \frac{k_1 r_1 P_{1*}^{(1)}}{d_A - b_1 k_1 m^h w_1 P_{1*}^{(1)}} \\ J_{(1)}^* = A_{(1)}^* \frac{b_1 m^h v_1 P_{1*}^{(1)}}{d_J + a_1 k_1 s^g P_{1*}^{(1)}} \end{array} \right. \quad (S1)$$

11

12 We give the feasibility (F) (*i.e.*, the conditions required for the positivity of all densities in
 13 equation (S1)) and (local) stability (S) conditions of equilibrium 1 in equation (S2):

$$\left\{ \begin{array}{l} d_J < d_A \frac{a_1 s^g}{b_1 m^h w_1} \left(\frac{v_1}{k_1 w_1} - 1 \right) \quad (F) \\ r_1 > 0; \quad d_J > d_A \quad (S) \end{array} \right. \quad (S2)$$

14 The insect cannot support in a stable way a plant with a negative intrinsic growth rate. If adult
 15 mortality is higher than juvenile mortality, the system exhibits unstable oscillations of
 16 increasing amplitude which eventually lead to extinction of the two species. A strong

17 predation/mutualism ratio for P_1 ($\frac{a_1 s^g}{b_1 m^h w_1}$) favors the existence of a stable equilibrium.

18 The condition for stability against the invasion of a second plant are presented in the main
19 text.

20 The direct effects of population j on population i is here defined as the element J_{ji} of the
21 Jacobian matrix of the system, and represent the effect of a change in population j density on
22 the growth rate of the population i . The Jacobian matrix evaluated at the equilibrium is given
23 in (\$3):

$$\text{Jac}_{(1)} = \begin{matrix} & \begin{matrix} P_1 & A & J \end{matrix} \\ \begin{matrix} P_1 \\ A \\ J \end{matrix} & \begin{bmatrix} 0 & b_1 w_1 m^h P_1 & -a_1 s^g P_1 \\ a_1 k_1 s^g J & -d_A & a_1 k_1 s^g P_1 \\ m^h v_1 b_1 A - s^g k_1 a_1 J & e_1 m^h P_1 v_1 & -d_J - a_1 k_1 s^g P_1 \end{bmatrix} \end{matrix} \quad (\$3)$$

24

25 The adult (resp. juvenile) stage has a positive direct effect on the juvenile (resp. adult) growth
26 rate due to maturation and reproduction.

27 To obtain the sign of the indirect effect that a species A has on species B , transmitted by a
28 third species C , we multiply the sign of the direct effect of A on C by the sign of the direct
29 effect of C on B . Intuitively, the adult pollinator has a positive effect on the plant's growth rate
30 while the herbivorous juvenile has a negative effect of the plant's growth rate. Maturation and
31 reproduction rates positively depend on the consumption of the plant. An increase in plant
32 density increases the maturation of juveniles into adults: this translates in a positive direct
33 effect of the plant on the adult growth rate ($a_1 k_1 s^g J$ in the Jacobian matrix). An increase in
34 plant density also increases the reproduction term through adult consumption. The direct
35 effect of the plant on the juvenile growth rate is $m^g v_1 b_1 A - s^g a_1 k_1 J$ and depends on the

36 balance between maturation and reproduction. However, since we study these indirect effects
 37 at the equilibrium, $dJ/dt = 0$, $m^g v_1 b_1 A - s^g a_1 k_1 J = d_J J/P_1$. Thus, the direct effect of plant
 38 density on the juvenile growth rate is also positive. To conclude, the indirect effect of the
 39 juvenile on the adult growth rate, transmitted by the plant, is negative and the indirect effect
 40 of the adult on the juvenile growth rate, transmitted by the plant, is positive, as we had
 41 predicted initially.

42 We now consider the total effects or “long-term effects” of a species change in density on the
 43 equilibrium population density of a recipient species, rather than on its growth rate.
 44 Mathematically, the long-term effect of population j on equilibrium density of population i is
 45 determined by the element (i,j) of the negative inverse Jacobian matrix (Vázquez et al. 2015).

46 We define $U_1 = a_1 s^g P_1 (v_1 - k_1 w_1) - d_J w_1$ and $U_2 = d_A - b_1 k_1 m^h P_1 w_1$. U_1 and U_2 are
 47 positive because of the feasibility constraints of the equilibrium.

48 The inverse Jacobian matrix $NIJ1$ is then expressed as a function of U_1 and U_2 and is given in
 49 system (\$4)

50

$$NIJ1 = \begin{bmatrix} x_{P_1, P_1} & x_{P_1, A} & x_{P_1, J} \\ x_{A, P_1} & x_{A, A} & x_{A, J} \\ x_{J, P_1} & x_{J, A} & x_{J, J} \end{bmatrix}$$

$$\left\{ \begin{array}{l} x_{P_1, P_1} = 0 \\ x_{P_1, A} = \frac{-b_1 m^h P_1 U_1}{J s^g a_1 (b_1 k_1 m^h P_1 U_1 + d_J U_2)} \\ x_{P_1, J} = \frac{-P_1 U_2}{U_1 J (b_1 k_1 m^h P_1 + d_J)} \\ x_{A, P_1} = \frac{k_1 (2d_J + a_1 k_1 P_1 s^g)}{b_1 k_1 m^h P_1 U_1 + d_J U_2} \\ x_{A, A} = \frac{d_J}{b_1 k_1 m^h P_1 U_1 + d_J U_2} \\ x_{A, J} = \frac{-a_1 k_1 P_1 s^g}{b_1 k_1 m^h P_1 U_1 + d_J U_2} \\ x_{J, P_1} = \frac{d_A d_J + a_1 b_1 k_1 m^h P_1^2 s^g v_1}{a_1 s^g P_1 (b_1 k_1 m^h P_1 U_1 + d_J U_2)} \\ x_{J, A} = \frac{d_J b_1 m^h w_1}{a_1 s^g (b_1 k_1 m^h P_1 U_1 + d_J U_2)} \\ x_{J, J} = \frac{-b_1 k_1 m^h P_1 w_1}{b_1 k_1 m^h P_1 U_1 + d_J U_2} \end{array} \right. \quad (\$4)$$

51

52 The sign structure of the matrix is the following:

	P1	A	J
P1	0	-	-
A	+	+	-
J	+	+	-

53

54 The juvenile stage has a total negative effect on all population densities, especially on the

adult density. The adult stage has a total negative effect on the plant but a total positive effect on the juvenile stage. The plant has a positive effect on each stage of the insect. Interestingly, we show that at equilibrium, an increase in either stage density of the insect will decrease the plant density. The total effect of the juvenile on the plant is negative as well as the effect of the adult on the plant. The positive effect of pollination is overcompensated by the negative effect of predation.

In the main text, feasibility and stability conditions (F and S) are expressed as inequalities regarding adult and juvenile mortalities. In order to understand those conditions, we investigate the effect of each stage mortality on the different densities at equilibrium and relate them to the long-term effects previously established. Both adult and juvenile mortality have a positive effect on the equilibrium plant density (system (9) in the main text). Using the complete expressions of adult and juvenile densities, we show increasing juvenile mortality results in increasing both stages densities. This effect, known as “hydra effect”, has been shown to occur in both stage-structured populations (Abrams 2009) and antagonistic-mutualistic networks (Georgelin & Loeuille 2014). This effect can be explained by the long-term negative effect of the juvenile on all compartment densities: an increase in juvenile mortality lessens this negative effect and will increase all densities when the system returns to equilibrium, including its own density (negative feedback). Similarly, we show that increasing adult mortality results in a decrease in both stage densities, which can be explained by the long-term positive effect of the adult on both stages densities.

(I) Two-plants community

The analytical resolution of the ecological dynamics show very complex expressions. Consequently, we were able to analyze only the simplest analytical expressions, which lead to

78 necessary but not sufficient conditions for coexistence: we only analyzed the positivity of
 79 density of insect for the feasibility of equilibrium 3, because it provided simple and
 80 biologically related expressions.

81 The stability of the system was studied through the use of Routh-Hurwitz criteria for a 4
 82 dimensions system: this lead to extremely complex expressions, and again, only some
 83 necessary conditions could be interpreted. We focus on one particular necessary condition
 84 (\$5).

$$\left(\frac{b_1 v_1 m^h}{a_1 k_1 s^g} - \frac{b_2 v_2 (1-m)^h}{a_2 k_2 (1-s)^g} \right) \left(\frac{b_1 w_1 m^h}{a_1 s^g} - \frac{b_2 w_2 (1-m)^h}{a_2 (1-s)^g} \right) > 0 \quad (\$5)$$

85 This implies that the plant benefitting more from mutualism, compared to predation, must also
 86 be the plant bringing more to the insect through mutualism than through predation.

87 Let C_0 be the left member of this condition.

$$C_0 = \left(\frac{b_1 v_1 m^h}{a_1 k_1 s^g} - \frac{b_2 v_2 (1-m)^h}{a_2 k_2 (1-s)^g} \right) \left(\frac{b_1 w_1 m^h}{a_1 s^g} - \frac{b_2 w_2 (1-m)^h}{a_2 (1-s)^g} \right) \quad (\$6)$$

88

89 The indirect effects at equilibrium 3 can be obtained through the inverse Jacobian matrix
 90 NIJ_2 , which can be expressed using C_0 . The negative inverse Jacobian matrix is given in (\$7),
 91 with $x_{i,j}$ being the long-term effect of population j on equilibrium density of population i . We
 92 put in bold the terms of interest. The effect of plant P_j on plant P_i depends on the sign of r_i : is
 93 $r_i > 0$, the plant P_j has a negative effect on P_i . If $r_i < 0$, P_j has a positive effect on P_i . Hence, if
 94 the two plants have source populations, they have an negative effect on each other: it is
 95 apparent competition. If one plant has an negative intrinsic growth rate (sink population), it
 96 will benefit from its indirect interaction with the other plant, transmitted by the insect, but it

97 will harm the other plant: it is apparent antagonism (or parasitism).

$$\text{NIJ2} = \begin{bmatrix} x_{P_1, P_1} & x_{P_1, P_2} & x_{P_1, A} & x_{P_1, J} \\ x_{P_2, P_1} & x_{P_2, P_2} & x_{P_2, A} & x_{P_2, J} \\ x_{A, P_1} & x_{A, P_2} & 0 & 0 \\ x_{J, P_1} & x_{J, P_2} & 0 & 0 \end{bmatrix}$$

$$\begin{aligned} x_{P_1, P_1} &= \frac{r_2(a_2 d_J k_2 (1-s)^g J^2 + d_A b_2 (1-m)^h v_2 A^2)}{A^2 J^2 P_1 C_0} \\ x_{P_1, P_2} &= \frac{-r_1(a_2 d_J k_2 (1-s)^g J^2 + d_A b_2 (1-m)^h v_2 A^2)}{A^2 J^2 P_2 C_0} \\ x_{P_1, A} &= \frac{a_2 J k_2 (1-s)^g - A b_2 (1-m)^h v_2}{A J (a_1 e_2 k_1 (1-m)^h s v_2 - a_2 e_1 k_2 m (1-s)^g v_1)} \\ x_{P_1, J} &= \frac{a_2 k_2 (1-s)^g}{A (a_1 e_2 k_1 (1-m)^h s v_2 - a_2 e_1 k_2 m (1-s)^g v_1)} \\ x_{P_2, P_1} &= \frac{-r_2(a_1 d_J k_1 s^g J^2 + d_A e_1 m^h v_1 A^2)}{A^2 J^2 P_1 C_0} \\ x_{P_2, P_2} &= \frac{r_1(a_1 d_J k_1 s^g J^2 + d_A e_1 m^h v_1 A^2)}{A^2 J^2 P_2 C_0} \\ x_{P_2, A} &= \frac{A b_1 m^h v_1 - a_1 J k_1 s^g}{A J (a_1 b_2 k_1 (1-m)^h s^g v_2 - a_2 b_1 k_2 m^h (1-s)^g v_1)} \\ x_{P_2, J} &= \frac{-a_1 k_1 s^g}{A (a_1 b_2 k_1 (1-m)^h s^g v_2 - a_2 b_1 k_2 m^h (1-s)^g v_1)} \\ x_{A, P_1} &= \frac{a_2 (1-s)^g}{P_1 (a_1 b_2 (1-m)^h s^g w_2 - a_2 b_1 m^h (1-s)^g w_1)} \\ x_{A, P_2} &= \frac{-a_1 s^g}{P_2 (a_1 b_2 (1-m)^h s^g w_2 - a_2 b_1 m^h (1-s)^g w_1)} \\ x_{J, P_1} &= \frac{b_2 (1-m)^h w_2}{a_1 b_2 (1-m)^h P_2 s^g w_2 - a_2 b_1 m^h P_1 (1-s)^g w_1} \\ x_{J, P_2} &= \frac{-b_1 m^h w_1}{a_1 b_2 (1-m)^h P_2 s^g w_2 - a_2 b_1 m^h P_2 (1-s)^g w_1} \end{aligned} \tag{S7}$$

98 We summarize the sign structure of the matrix:

99

	P_1	P_2	A	J
P_1	r_2	$-r_1$	+/-	+/-
P_2	$-r_2$	r_1	+/-	+/-
A	+/-	+/-	0	0
J	+/-	+/-	0	0

100

101 We describe some complex ecological dynamics in figure B1. We illustrate how the
 102 equilibrium or steady-state densities of the juvenile stage, P_1 and P_2 vary with r_2 (bifurcation
 103 diagram). We show how P_1 can facilitate the invasion of a population of P_2 with a negative
 104 growth rate in panel A. We illustrate alternative stable states between the two one-plant
 105 equilibrium with a unstable coexisting equilibrium determining each basin of attraction in
 106 panel B. On panels C and D, we illustrate limit cycles at the steady state, with doubling
 107 periods as r_2 increases.

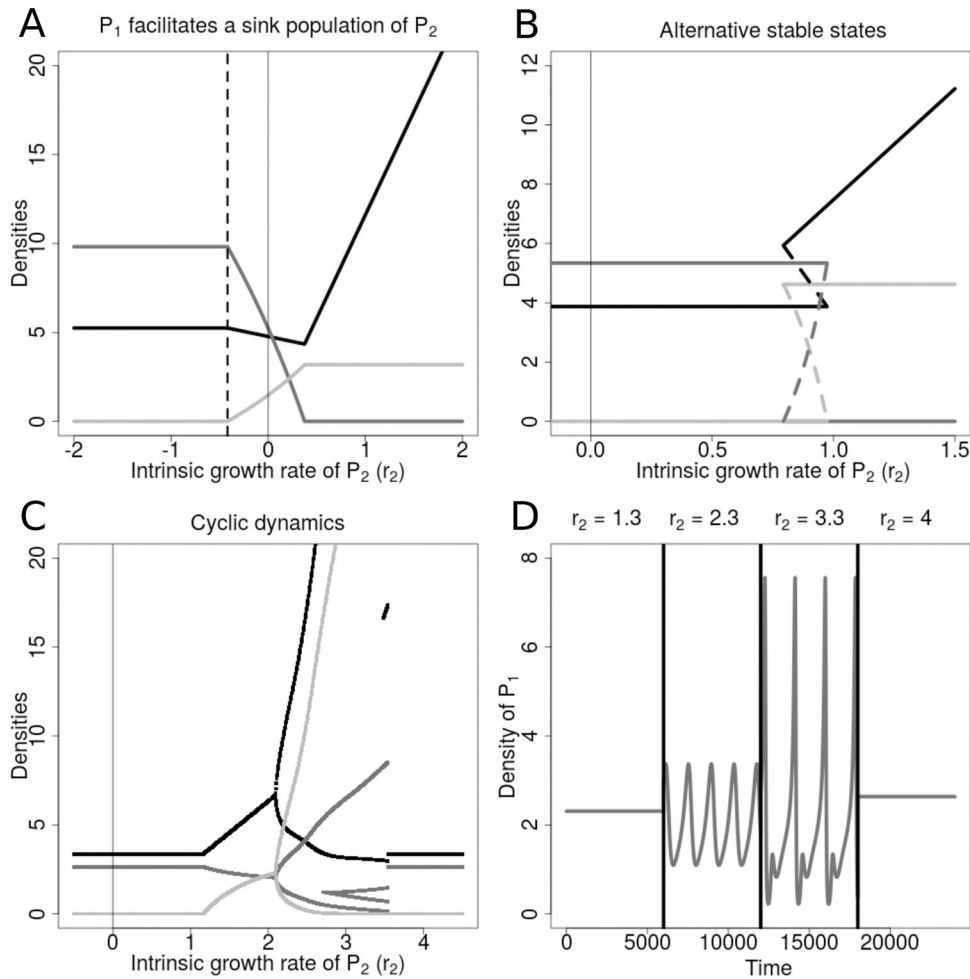


Figure B1 | Illustration of complex ecological dynamics as bifurcation diagram on the intrinsic growth rate of the invader P_2 (r_2). The different dynamics are obtained by varying s and m values. The color code for densities is: P_1 in light gray, P_2 in dark gray and the juvenile in black. Stable equilibria are in solid lines, and unstable equilibria are in dashed lines. In panel A, the vertical dashed line indicates invasibility threshold of P_2 in equilibrium 1. Panel D represents the temporal steady state dynamics of P_1 for different r_2 values, separated by the vertical lines, corresponding to the cyclic dynamics displayed in panel C.

In two different models, Nakazawa (2011) and Ke and Nakazawa (2017) investigate the basic prediction that alternative stable states can be generated in stage-structured antagonistic systems due to a total ontogenetic diet shift between the consumer stages (Schreiber and

128 Rudolf 2008). In such systems, a positive feedback caused by apparent competition between
129 stage-specific resources emerges. First, they show that interstage resource sharing decreases
130 this positive feedback on the resource in the case of antagonistic interactions, then diet
131 overlap is overall stabilizing (Nakazawa 2011). In their most recent article in which they
132 consider (as we do here) not only a change in diet but also in interaction type (antagonistic to
133 mutualistic), they show that the prediction is reversed if there is no interstage resource sharing
134 since a negative feedback emerges (Ke and Nakazawa 2017). In our model where we combine
135 both interstage resource sharing and ontogenetic change of interaction type (antagonistic
136 juvenile to mutualistic adult) we find that population structure can be stabilizing or
137 destabilizing if there is resource sharing: we demonstrate that the plants engage in apparent
138 competition (if they are both facultative mutualists i.e. r_1 and r_2 are positive), and alternative
139 stable states can emerge from the now positive indirect effect that a plant has on itself (see the
140 sign structure of the indirect effects matrix above).

141 **Appendix C: Evolutionary dynamics**

142 *Expression of the mutant invasion fitness in our stage-structured system*

143 We mathematically determine the relative fitness $W(x_{mut}, x_{res})$ of a mutant of trait x_{mut} in a
 144 monomorphic population of trait x_{res} ($x = s$ or m) from the stability of its extinction point (J_{mut} ,
 145 A_{mut}) = (0,0) in the resident system. If it is stable, the mutant will face deterministic extinction.
 146 If it is locally unstable, the mutant can invade. Let us first introduce the equations describing
 147 the dynamics of a rare mutant population in a resident population at equilibrium:

$$\begin{cases} \frac{dJ_{mut}}{dt} = V_{A_{mut}}(P_{1\ res}^*, P_{2\ res}^*)A_{mut} - V_{J_{mut}}(P_{1\ res}^*, P_{2\ res}^*)J_{mut} - d_J J_{mut} \\ \frac{dA_{mut}}{dt} = V_{J_{mut}}(P_{1\ res}^*, P_{2\ res}^*)J_{mut} - d_A A_{mut} \end{cases} \quad (\$8)$$

148 with

$$\begin{cases} V_{A_{mut}}(P_{1\ res}^*, P_{2\ res}^*) = m_{mut}^h v_1 b_1 P_{1\ res}^* + (1 - m_{mut})^h v_2 b_2 P_{2\ res}^* \\ V_{J_{mut}}(P_{1\ res}^*, P_{2\ res}^*) = s_{mut}^g k_1 a_1 P_{1\ res}^* + (1 - s_{mut})^g k_2 a_2 P_{2\ res}^* \end{cases} \quad (\$9)$$

149

150 where $(P_{1\ res}^*, P_{2\ res}^*)$ are the densities of the two plants at the equilibrium set by the
 151 resident.

152 From equation system (§8), we determine the Jacobian matrix, evaluated at (0,0):

153 The equilibrium (0,0) is stable if the Jacobian trace is negative and its determinant is positive.

154 Here the trace is always negative as $-V_{J_{mut}}(P_{1\ res}^*, P_{2\ res}^*) - d_J < 0$. Therefore, the point is

155 unstable (*i.e.*, the mutant can invade) provided the determinant is negative. We thus use the

156 opposite of the Jacobian determinant as a proxy for relative fitness.

157 *Effects of variations in juvenile and adult preferences on plant densities at the evolutionary*
 158 *singularity.*

159 In order to study the type of singularities in the evolutionary mathematical analysis, we need
 160 to determine how plant equilibrium densities vary with the value of the singularity (conditions
 161 (\$20) and (\$23) of the main text). The demonstration are very similar for juvenile and adult
 162 evolution so we only present the juvenile case. We assume that the coexistent equilibrium is
 163 stable at the singularity. At ecological equilibrium, according to system (\$25) of main text, by
 164 summing (c) and (d) and dividing by the adult density we obtain:

$$\begin{cases} V_A(P_1, P_2)(s) = d_A + d_J \frac{J(s)}{A(s)} \\ V_J(P_1, P_2)(s) = d_A \frac{A(s)}{J(s)} \end{cases} \quad (\$11)$$

165

166 Let $z(s) = A(s) / J(s)$, we obtain:

$$\begin{cases} V_A(P_1, P_2)(s) = d_A + \frac{d_J}{z(s)} \\ V_J(P_1, P_2)(s) = d_A z(s) \end{cases} \quad (\$12)$$

167

168 Deriving the left member of the system (\$12), we obtain:

$$\begin{cases} V_A(P_1, P_2)'(s) = m^h v_1 b_1 P_1'(s) + (1-m)^h v_2 b_2 P_2'(s) \\ V_J(P_1, P_2)'(s) = k_1 a_1 (g s^{g-1} P_1(s) + s^g P_1'(s)) + k_2 a_2 (-g(1-s)^{g-1} P_2(s) + (1-s)^g P_2'(s)) \end{cases} \quad (\$13)$$

169

170 Using the condition (\$18) of the main text for the evolutionary singularity s^* , $V_J(P_1, P_2)'(s^*)$ is
 171 simplified into:

15

$$V_J(P_1, P_2)'(s^*) = k_1 a_1 s^{*g} P_1'(s^*) + k_2 a_2 (1-s^*)^g P_2'(s^*) \quad (\$14)$$

172

173 Hence, by deriving the right member of the system (\$12), we obtain a simple linear system for

174 $P_1'(s^*)$ and $P_2'(s^*)$ (\$15)

$$\begin{cases} P_1'(s^*) = - \frac{(1-m)^h v_2 b_2 d_A + (1-s^*)^g k_2 a_2 \frac{d_J}{z^2(s^*)}}{k_2 a_2 (1-s)^g v_1 b_1 m^h - k_1 a_1 s^g v_2 b_2 (1-m)^h} z'(s^*) \\ P_2'(s^*) = \frac{m^h v_1 b_1 d_A + s^{*g} k_1 a_1 \frac{d_J}{z^2(s^*)}}{k_2 a_2 (1-s)^g v_1 b_1 m^h - k_1 a_1 s^g v_2 b_2 (1-m)^h} z'(s^*) \end{cases} \quad (\$15)$$

175

176 Solving (\$15) for $P_1'(s^*)$ and $P_2'(s^*)$ gives:

177

$$\begin{cases} P_1'(s^*) = - \frac{(1-m)^h v_2 b_2 d_A + (1-s^*)^g k_2 a_2 \frac{d_J}{z^2(s^*)}}{k_2 a_2 (1-s)^g v_1 b_1 m^h - k_1 a_1 s^g v_2 b_2 (1-m)^h} z'(s^*) \\ P_2'(s^*) = \frac{m^h v_1 b_1 d_A + s^{*g} k_1 a_1 \frac{d_J}{z^2(s^*)}}{k_2 a_2 (1-s)^g v_1 b_1 m^h - k_1 a_1 s^g v_2 b_2 (1-m)^h} z'(s^*) \end{cases} \quad (\$16)$$

178

179 Using the expression of adult and juvenile densities at the coexistent equilibrium (\$15) in the

180 main text, we obtain a simple expression for $z(s)$ and $z'(s)$:

$$b_1(m^*)^{h-1} v_1 P_1(m^*) - b_2(1-m^*)^{h-1} v_2 P_2(m^*) = 0 \quad (\$17)$$

181

182 Using $\langle y \rangle$ as a notation for the sign of y , we have

$$\begin{cases} m^h v_1 b_1 P_1'(s^*) + (1-m)^h v_2 b_2 P_2'(s^*) = d_A z'(s^*) \\ k_1 a_1 s^{*g} P_1'(s^*) + k_2 a_2 (1-s^*)^g P_2'(s^*) = -d_J \frac{z'(s^*)}{z^2(s^*)} \end{cases} \quad (\$18)$$

183

184 Using the positivity of the juvenile equilibrium density (\$15), we obtain that

$$\begin{cases} P_1'(s^*) = - \frac{(1-m)^h v_2 b_2 d_A + (1-s^*)^g k_2 a_2 \frac{d_J}{z^2(s^*)}}{k_2 a_2 (1-s)^g v_1 b_1 m^h - k_1 a_1 s^g v_2 b_2 (1-m)^h} z'(s^*) \\ P_2'(s^*) = \frac{m^h v_1 b_1 d_A + s^{*g} k_1 a_1 \frac{d_J}{z^2(s^*)}}{k_2 a_2 (1-s)^g v_1 b_1 m^h - k_1 a_1 s^g v_2 b_2 (1-m)^h} z'(s^*) \end{cases} \quad (\$19)$$

185

186 Using the condition of stability of the ecological equilibrium (\$5), we obtain that

$$\langle a_2 (1-s)^g b_1 w_1 m^h - a_1 s^g b_2 w_2 (1-m)^h \rangle = \langle k_2 a_2 (1-s)^g v_1 b_1 m^h - k_1 a_1 s^g v_2 b_2 (1-m)^h \rangle \quad (\$20)$$

187

188 Combining (\$19) and (\$20), we can express the sign of $z'(s)$:

189

$$\langle z'(s) \rangle = \langle k_2 a_2 (1-s)^g v_1 b_1 m^h - k_1 a_1 s^g v_2 b_2 (1-m)^h \rangle \quad (\$21)$$

190

191 Using the sign of $z'(s^*)$ in the expression (\$16), we obtain that:

$$\begin{cases} P_1'(s^*) < 0 \\ P_2'(s^*) > 0 \end{cases} \quad (\$22)$$

192

193 With the same steps and logic for the adult preference, we can demonstrate that:

$$\begin{cases} P_1'(m^*) > 0 \\ P_2'(m^*) < 0 \end{cases} \quad (\$23)$$

17

Appendix D: Extension of the model considering a Lotka-Volterra

competition model for the plants

For analytical tractability, our main study considers linear (hence exponential) growth for the plants when the insect is absent. This assumption may appear unrealistic as it implies that plants rely on the presence of the insect to subsist in a stable way. In this section, we modify our initial model by including direct competition among plants. Because we lose some analytical tractability due to the complexity of the equations, we cannot provide a complete analysis of this model, but rather test whether the general results we discussed using the simple model (main text) hold in this extended model.

Modified equations

$$\begin{aligned}
 \left(\begin{aligned}
 \frac{dP_1}{dt} &= r_1 P_1 \left(1 - \frac{P_1 + u_{21} P_2}{K_1}\right) - s^g a_1 P_1 J + m^h w_1 b_1 P_1 A & (a) \\
 \frac{dP_2}{dt} &= r_2 P_2 \left(1 - \frac{P_2 + u_{12} P_1}{K_2}\right) - (1-s)^g a_2 P_2 J + (1-m)^h w_2 b_2 P_2 A & (b) \\
 \frac{dJ}{dt} &= V_A(P_1, P_2) A - V_J(P_1, P_2) J - d_J J & (c) \\
 \frac{dA}{dt} &= V_J(P_1, P_2) J - d_A A & (d)
 \end{aligned} \right. \quad (24)
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 \begin{cases}
 V_A(P_1, P_2) = m^h v_1 b_1 P_1 + (1-m)^h v_2 b_2 P_2 \\
 V_J(P_1, P_2) = s^g k_1 a_1 P_1 + (1-s)^g k_2 a_2 P_2
 \end{cases}
 \end{aligned}$$

We now assume that the plants P_1 and P_2 follow a classic Lotka-Volterra competition model in the absence of the insect with K_i the carrying capacity, and u_{ij} the competition coefficient representing the effect of plant P_i on plant P_j (see system of equations (24)). This leads to

three supplementary possible ecological equilibria where the insect is extinct: two one-plant equilibrium and one equilibrium where the two plants coexist in the absence of the insect, each at their carrying capacity K_i . We cannot get a tractable analytical expression of the equilibrium densities for the cases where the insect coexists with one or two plants.

Effect of diet specialization and diet overlap on the coexistence of plants.

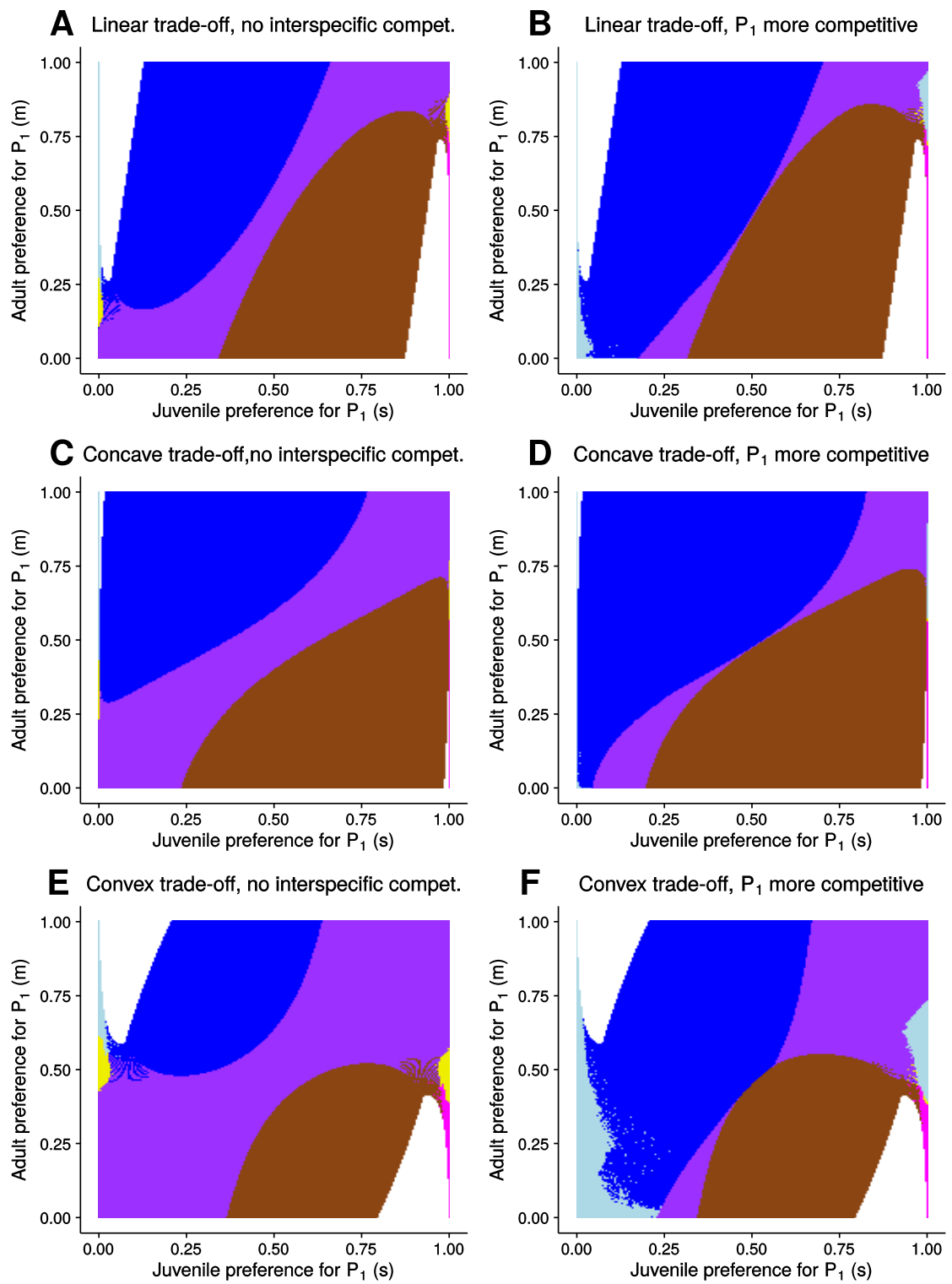
We study how diet specialization and niche overlap affect the ecological state of the community using bifurcation diagrams in the (s, m) plan, similarly to figure 2 of the main text. In figure D2, we consider two competition scenarios:

-Scenario A: no interspecific competition for the plants ($u_{12} = u_{21} = 0$; $K_1 = K_2 = 10$).

-Scenario B: asymmetrical competition ($u_{12} = 1.3$ and $u_{21} = 0.8$; $K_1 = K_2 = 10$) in which the effect of plant P_1 on plant P_2 is stronger than the opposite – plant P_1 is advantaged (and would exclude P_2 in the absence of the other species).

We plot the bifurcation diagrams for the three trade-off cases (convex, concave, linear) that were considered in the main study, giving a total of 6 bifurcation diagrams. First, we note that results of scenario A are very similar to those obtained in the main text. Coexistence is favored along the diagonal, meaning that a high diet overlap between the adult and the juvenile is required for coexistence of the plants. Depending on the trade-off shape, this requirement is more or less stringent: for example, for a concave trade-off, less diet overlap is needed to have coexistence.

On the contrary, when we consider plant interspecific competition (scenario B), we no longer obtain a symmetric bifurcation diagram. The coexistence area is shifted to the right and to the bottom, meaning a higher predation rate on P_1 is needed to compensate its competitive advantage on P_2 . Overall, this result is however consistent with our predictions and with the qualitative rule we propose, stating that a competitiveness-vulnerability balance is necessary for



237 **Figure D1 | Changes in community structure in the (s, m) space, for three trade-off**

structures and two plant-competition scenarios. The areas in light blue, yellow, and pink correspond to plant community without the insect (respectively P_1 alone, P_1 coexisting with P_2 , and P_2 alone). The areas in dark blue, purple, and brown correspond to plant communities with the insect (respectively P_1 with the insect, the coexistence of P_1 , P_2 and the insect, and P_2 with the insect). White areas correspond to unstable dynamics which can lead to extinction. The diet overlap is maximal ($s \sim m$) around the diagonal (solid line). Upper-right and lower-left corners correspond to extreme specializations. Panels **A**, **C**, **E** correspond to logistic growth for the plant with no interspecific competition ($u_{12} = u_{21} = 0$). Panels **B**, **D**, **F** correspond to intra- and asymmetrical inter-specific competition for the plants with P_1 being advantaged in this competition ($u_{1,2}=1.3$, $u_{2,1}=0.8$). **A** and **B**: $h = g = 1$; **C** and **D**: $h = 1.5$, $g = 0.5$; **E** and **F**: $h = 2.5$, $g = 1.3$.

Evolution of adult and juvenile diet specialization

Because the juvenile and adult equations are not affected by the extension of the model, we obtain the exact same expression of the invasion fitness as in the simple model, although the expressions of equilibrium plant densities are of course modified.

Juvenile preference evolution

We obtain that the fitness $W(s_{mut}, s_{res})$ and fitness gradient $G(s_{mut}, s_{res})$ of a mutant s_{mut} given a resident s_{res} are:

$$W(s_{mut}, s_{res}) = d_J \frac{J_{res}^*}{A_{res}^*} V_{J_{mut}}(s_{mut}, s_{res}) - d_A d_J \quad (S25)$$

$$G(s_{mut}, s_{res}) = d_J \frac{J_{res}^*}{A_{res}^*} g \left(a_1 k_1 s_{mut}^{g-1} P_1^*(s_{res}) - a_2 k_2 (1 - s_{mut})^{g-1} P_2^*(s_{res}) \right)$$

258 Because the invasibility criterion does not depend on the plant equilibrium densities, we
 259 obtain the same conditions on the trade-off shape, that is the singular strategy is non-invasible
 260 if and only if $g < 1$, *i.e.* when the trade-off is concave.

$$\left. \frac{\partial G(s_{mut}, s_{res})}{\partial s_{mut}} \right|_{s_{mut} \rightarrow s_{res} \rightarrow s^*} < 0 \Leftrightarrow \quad (S26)$$

$$d_J \frac{J_{res}^*}{A_{res}^*} (g-1) g \left(a_1 k_1(s^*)^{g-2} P_1(s^*) + a_2 k_2(1-s^*)^{g-2} P_2(s^*) \right) < 0$$

261 It is convergent if (S27):

$$C(s^*) = g-1 + (1-s^*) s^* \left(\frac{1}{P_1^*} \frac{\partial P_1}{\partial s_{res}} \right)_{s_{res} \rightarrow s^*} - \frac{1}{P_2^*} \frac{\partial P_2}{\partial s_{res}} \bigg|_{s_{res} \rightarrow s^*} < 0 \quad (S27)$$

262

263 The model does not allow to analytically obtain the sign of $\frac{\partial P_2}{\partial s_{res}} \bigg|_{s_{res} \rightarrow s^*} > 0$ and

264 $\frac{\partial P_1}{\partial s_{res}} \bigg|_{s_{res} \rightarrow s^*} < 0$. However, numerically, for a given set of parameters, we can still

265 determine the value of the singular strategy as well as its invasibility and convergence

266 properties (see pairwise invasibility plots below, figure D2)

267

268 **Adult preference evolution**

269 We obtain that the fitness $W(m_{mut}, m_{res})$ and fitness gradient $G(m_{mut}, m_{res})$ of a mutant s_{mut} given
 270 a resident s_{res} are:

$$W(m_{mut}, m_{res}) = -d_A (V_{J_{res}}(m_{res}) + d_J) + V_{A_{mut}}(m_{mut}, m_{res}) V_{J_{res}}(m_{res})$$

$$G(m_{mut}, m_{res}) = h V_{J_{res}}(m_{res}) (b_1 m_{mut}^{h-1} v_1 P_1(m_{res}) - b_2 (1-m_{mut})^{h-1} v_2 P_2(m_{res})) \quad (\$28)$$

271

272 As well as in the juvenile evolution, we keep the same fitness gradient expressions depending
 273 on non-explicit plant equilibrium densities. We obtain that the singular strategy is the solution
 274 of the following equation (\$29)

$$b_1(m^*)^{h-1} v_1 P_1(m^*) - b_2(1-m^*)^{h-1} v_2 P_2(m^*) = 0 \quad (\$29)$$

275 The non-invasibility criterion (\$30) is the same as in the simple model:

$$\left. \frac{\partial G(m_{mut}, m_{res})}{\partial m_{mut}} \right|_{m_{mut} \rightarrow m_{res} \rightarrow m^*} < 0 \Leftrightarrow$$

$$h(h-1) V_{J_{res}}(m_{res}) (m^*^{h-2} b_1 v_1 P_1(m^*) + (1-m^*)^{h-2} b_2 v_2 P_2(m^*)) < 0 \quad (\$30)$$

276

277 Hence we obtain that the singular strategy is non-invasible if $h < 1$, *i.e.* if the trade-off on
 278 adult preference is concave. The convergence criterion is expressed in (\$31).

$$C(m^*) = h-1 + (1-m^*) m^* \left(\frac{1}{P_1^*} \frac{\partial P_1}{\partial m_{res}} \bigg|_{m_{res} \rightarrow m^*} - \frac{1}{P_2^*} \frac{\partial P_2}{\partial m_{res}} \bigg|_{m_{res} \rightarrow m^*} \right) \quad (\$31)$$

279

280 Because we do not obtain the analytical expression of P_1 and P_2 we cannot derive a general
 281 criterion for convergence and invasibility such as in the simple model. We numerically
 282 determine such conditions from pairwise invasibility plots (figure D2), or based on a direct
 283 numerical assessment.

284 We illustrate the different types of singular strategies that can be obtained for the juvenile and
 285 adult preference evolution with Pairwise Invasibility Plots (figure D2). We consider the same
 286 trade-off scenarios that were used in the simple model (concave, convex, linear), and two

24

cases of competition (scenario A and B, detailed above).

We get very similar PIPs for the two competition scenarios: the value of the singular strategy is moved to the right in the case of asymmetrical competition, reflecting that it is more advantageous to specialize on the more competitive plant. CSS and EBP are obtained for the juvenile preference, while we get only repellers for the adult preference. Those results are qualitatively very similar to the ones observed in the simple model.

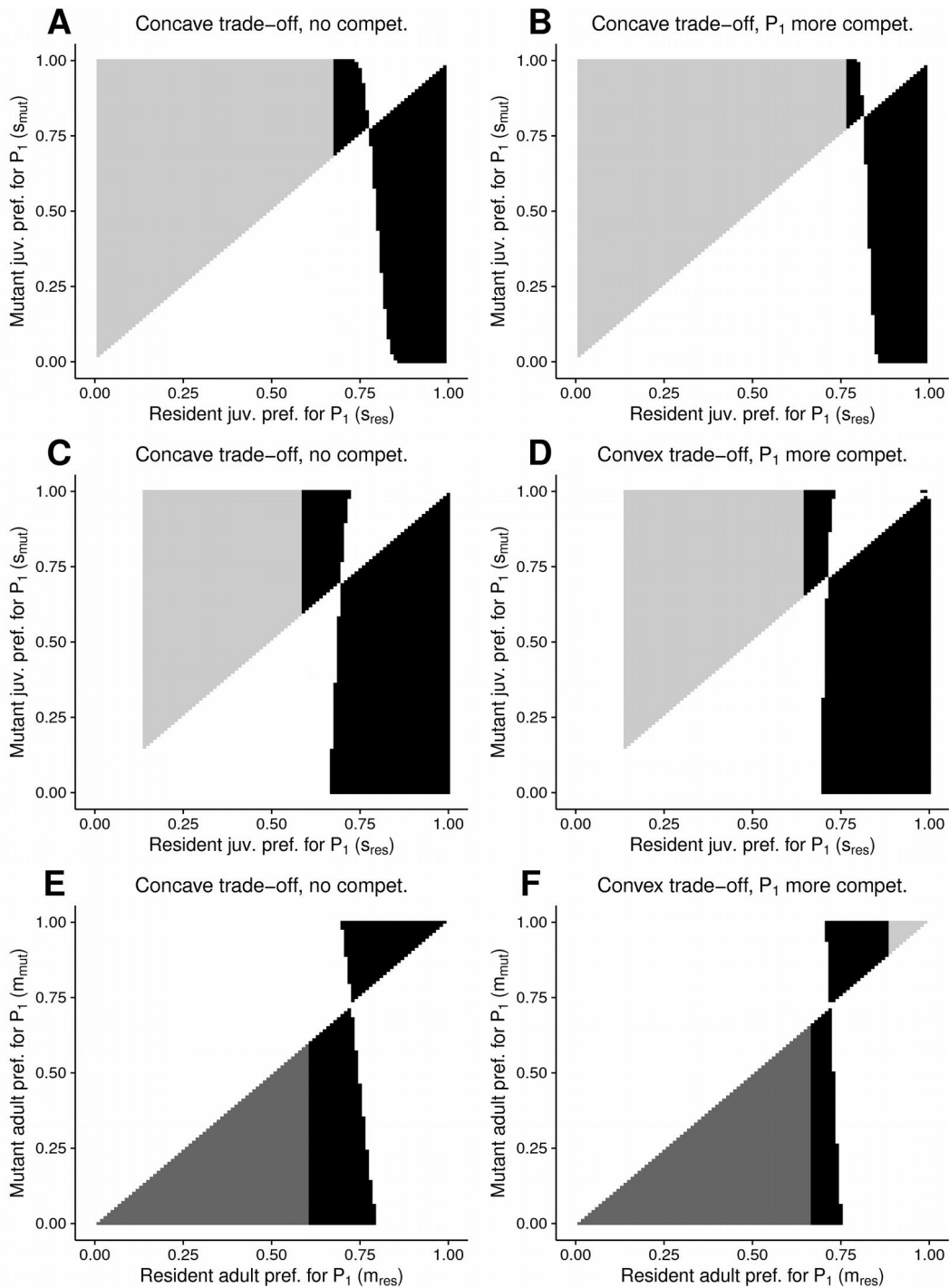


Figure D2 | Evolutionary dynamics of one stage preference, for two competition

scenarios. In each PIP, the mutant fitness is negative in the white areas and positive in the black, light and dark grey areas. Light grey, dark grey and black, correspond to coexistence of the resident insect with plant P_1 , P_2 , and both plants respectively. **A** and **B**: Continuously Stable Strategy (CSS) for the juvenile preference ($h = 1.5$, $g = 0.5$, $m = 0.8$), with no interspecific competition in **A** ($u_{1,2} = u_{2,1} = 0$) or asymmetrical competition in which P_1 is advantaged in **B** ($u_{1,2} = 1.3$, $u_{2,1} = 0.8$). **C** and **D**: Evolutionary Branching Point (EBP) ($h = 2.5$, $g = 1.3$, $m = 0.8$) for the juvenile preference, with no interspecific competition in **C** and asymmetrical competition in **D**. **E** and **F**: Repellor for the adult preference ($h = 1.5$, $g = 0.5$, $s = 0.8$), with no interspecific competition in **E** and asymmetrical competition in **F**.

Effect of the adult preference value on the juvenile evolution.

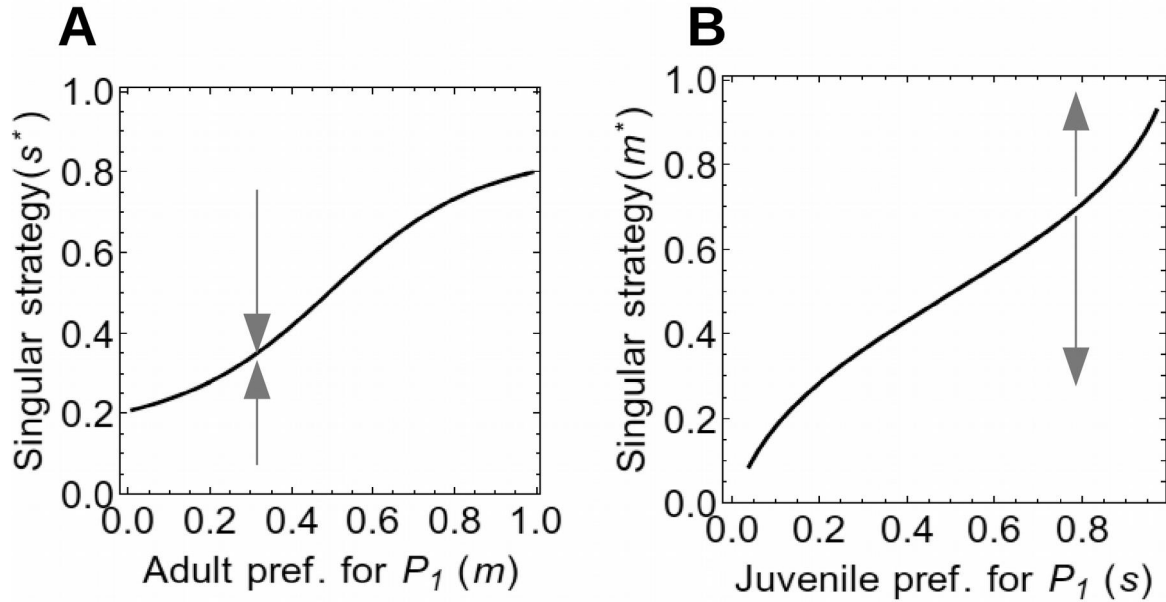
As in the simple model, we numerically compute the singular strategy value for the juvenile preference associated with a range of (fixed) adult preference level, *i.e.* we vary m between 0 and 1 and compute the corresponding s^* in a scenario where the singular strategy is convergent (CSS). As in the original model, we observe a positive correlation between the evolved juvenile strategy and the fixed adult preference: evolution of the juvenile preference leads to a high diet overlap (figure D3 A).

Effect of the juvenile preference value on the adult evolution

Similarly, we numerically compute the singular strategy value for the adult preference associated with a range of (fixed) juvenile preference level, *i.e.* we vary s between 0 and 1 and compute the corresponding m^* and check that the computed singular strategy is a repellor.

The result is again consistent with those reported in the main text, *i.e.* a positive correlation between the evolution of the adult strategy and the juvenile preference in terms of values

329 which translates in a negative correlation for the evolutionary outcome: the evolution of the
 330 adult preference leads to a low diet overlap (figure D3 B).

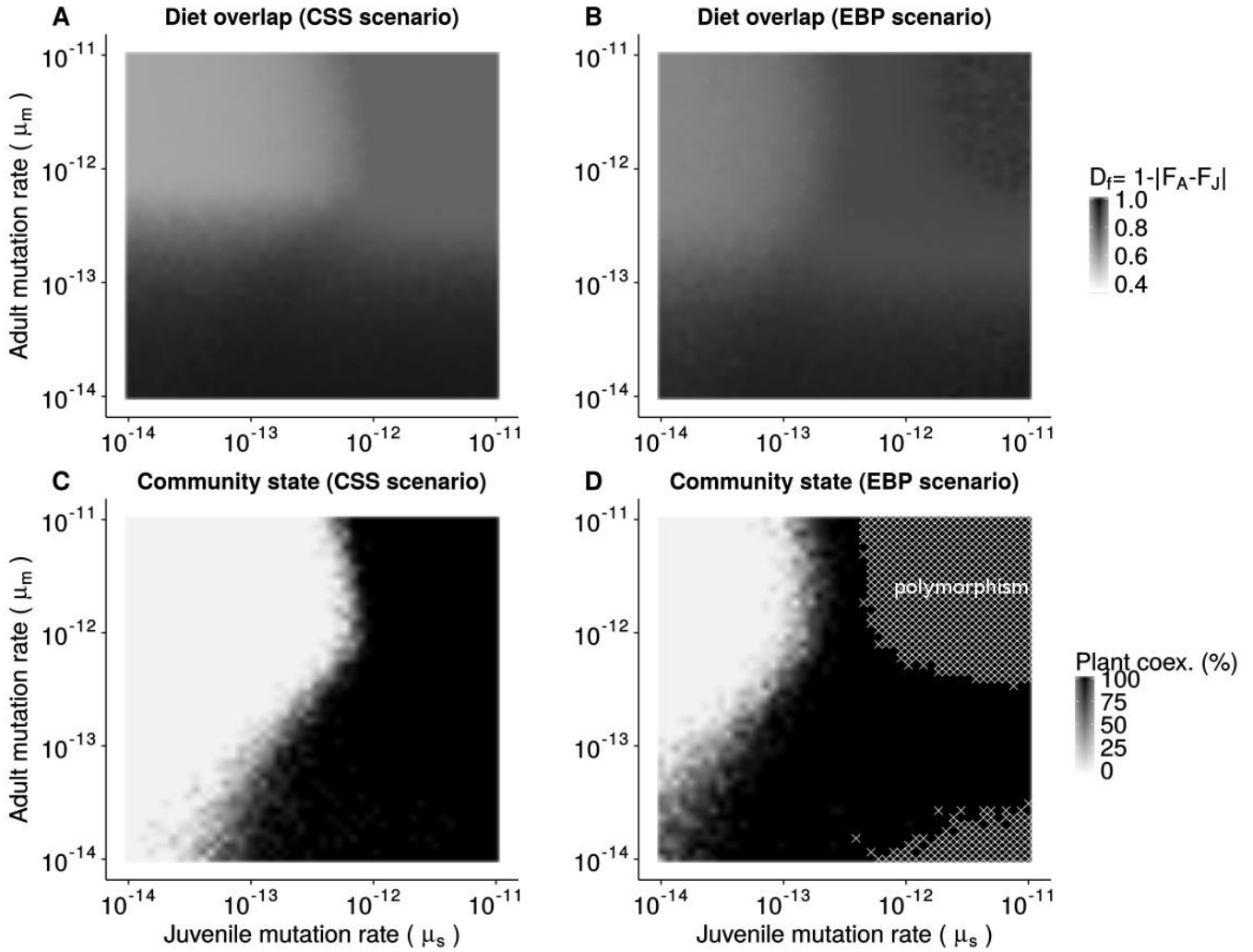


331 **Figure D3 | Correlation between the singular strategy for the evolution of the preference**
 332 **of one stage and depending on the fixed preference of the other, non-evolving, stage.** In
 333 **A**, we observe a positive correlation between the selected juvenile preference and the fixed
 334 adult preference, because the singular strategy is convergent ($g = 0.5$). In **B**, we observe a
 335 negative correlation between the evolution of adult preference and the fixed juvenile
 336 preference, because the strategy is divergent ($h = 1.5$). Evolutionary directions are indicated
 337 by dashed arrows. We consider asymmetrical competition between the plants ($u_{1,2} = 1.3$, $u_{2,1} =$
 338 0.8).

339 **Coevolution of adult and juvenile preferences.**

340 We obtain very similar patterns as in the simple model case for the coevolution of adult and
 341 juvenile preferences (see figure D4). As for the simple model case, the community state
 342 (whether the plant coexist or not with the insect) mainly depends on the juvenile mutation

343 rate: we obtain coexistence if it high enough for the juvenile preference to follow the adult
 344 specialization, hence if we have a high enough diet overlap.

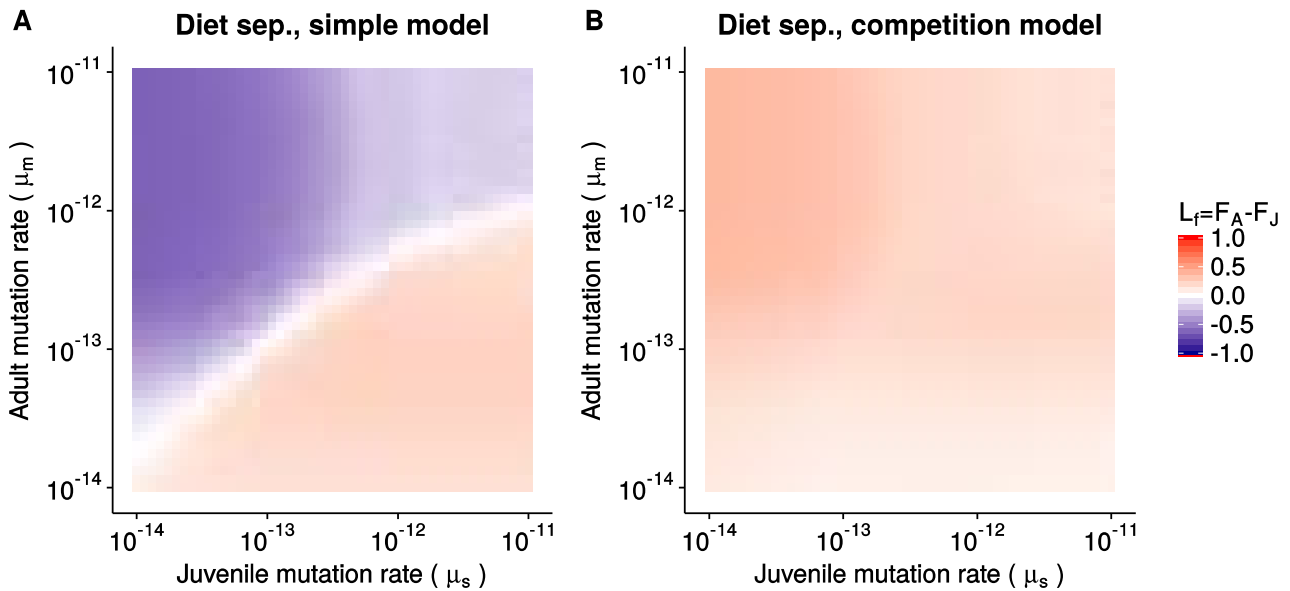


345 **Figure D4 | Co-evolution of adult and juvenile preferences for the competition model.**

346 Panels **A** and **B** correspond to a concave trade-off for juvenile specialization ($g = 0.5$, $h = 1.5$,
 347 $s_i = 0.65$; $m_i = 0.6$, $\sigma_m = \sigma_s = 0.01$), while panels **C** and **D** correspond to a convex trade-off for
 348 juvenile specialization ($g = 1.3$, $h = 2.5$, $s_i = 0.6$; $m_i = 0.6$, $\sigma_m = \sigma_s = 0.01$). Each point of the
 349 grid represents the average result of 30 replicates. In **A** and **C**, we represent the mean diet
 350 overlap D_f at the end of the simulation. In **B** and **D**, we represent the final ecological state of
 351 the community, indicated by the percentage of simulations that end with the coexistence of the
 352 plants. In **D**, the hatched areas corresponds to the occurrence of polymorphism of the juvenile

353 trait in more than 50% of the replicates. Here, competition is asymmetrical ($u_{1,2} = 1.3$, $u_{2,1} =$
 354 0.8).

355 The main difference is in the specialization observed in the EBP scenario. In the CSS
 356 scenario, as with the simple model, the specialization always goes to plant P_1 . We make this
 357 difference clearer considering diet separation rather than absolute diet overlap $L_f = F_A - F_J$
 358 (figure D5). Positive values of diet separation mean that the adult is more specialized on P_1
 359 than the juvenile, and negative values means that the adult is more specialized on P_2 than the
 360 juvenile. In the simple model (figure D5 A), for the EBP scenario, the plants were equivalent
 361 and had the same intrinsic growth rate. Some coevolution scenarios led to the specialization
 362 on P_2 , explaining why we had a change in the diet overlap value and a white region along the
 363 diagonal of the plot. In the extended model (figure D5 B), the juvenile and adult preferences
 364 always evolve towards P_1 as it is more competitive than P_2



365 **Figure D5 | Comparison of mean diet separation after coevolution of adult and juvenile**
 366 **preferences in the EBP scenario for the simple and competition model.** Panels A and B
 367 correspond to a convex trade-off for juvenile specialization ($g = 0.5$, $h = 1.5$, $s_i = 0.65$; $m_i =$

368 0.6, $\sigma_m = \sigma_s = 0.01$). **A** corresponds to the simple original model, **B** to the extended
369 competition model with asymmetrical competition ($u_{1,2} = 1.3$, $u_{2,1} = 0.8$). In purple (resp.
370 pink), the two stages prefer plant P_2 (resp. P_1) and darker levels mean more diet separation.

371

372 **Appendix E: Structure of the co-evolutionary algorithm**

373 We present here the structure of the co-evolutionary algorithm. The C++ script we used can be
374 found in the supplementary files associated with the article.

375 For each trade-off case and for each combination of μ_s and μ_m in a logarithmic interval from
376 10^{-14} to 10^{-11} , we run 50 independent replicates of co-evolution simulation, proceeding as
377 follows:

378 Initialization: for each trade-off case, we start with a monomorphic population of insect,
379 whose preference traits s and m are chosen such that both the adult and juvenile stage are
380 generalists and the community state is the coexistence of the two plants. The co-evolution
381 could lead to the loss of one plant. The two following items are then iterated for 10000 steps.:

382 (1) Establishment of the ecological equilibrium (competition between the different
383 phenotypes of insect): the community consists of n (initially $n = 1$) insect phenotypes defined
384 by their adult and juvenile preferences, and i plant species according to the precedent state
385 (initially $i = 2$). A system of $2n+i$ ODE (2 equations for each phenotype) is solved and the
386 extinct phenotypes (those whose population is inferior to 10^{-10}) are removed from the
387 community. We record the resulting state of the community, *i.e.* the density of the plants, the
388 number of non-extinct phenotypes (k), their stages density and associated preference trait
389 value (s_i and m_i), the mean adult and juvenile preferences as well as their variance in the
390 whole population. We use a similarity threshold to determine possible branches in case of
391 dimorphism for which we also compute the mean value and variance.

392 (2) Mutational process: for each of the k phenotypes of insect, the number of mutants for each
393 preference trait is computed according to the mutation probability and the density of the adult

394 (reproductive) class: mutations are then randomly drawn from a uniform distribution centered
395 around the parent trait with a maximum mutation amplitude 0.01. Mutations occur
396 independently on both traits, and simultaneous mutations on both the juvenile and adult
397 preference can occur, although they are extremely rare (probability of $\mu_s * \mu_m$). The new
398 phenotypes are added to the population with an extremely small density (10^{-10}), in accordance
399 with the adaptive dynamics hypothesis. The new population vector is then submitted to the
400 establishment of ecological equilibrium, as in process (1).

401 Abrams, P. A. 2009. When does greater mortality increase population size? The long history
402 and diverse mechanisms underlying the hydra effect. - *Ecol. Lett.* 12: 462–474.

403 Georgelin, E. and Loeuille, N. 2014. Dynamics of coupled mutualistic and antagonistic
404 interactions, and their implications for ecosystem management. - *J. Theor. Biol.* 346: 67–
405 74.

406 Ke, P.-J. and Nakazawa, T. 2017. Ontogenetic antagonism–mutualism coupling: perspectives
407 on resilience of stage-structured communities. - *Oikos*: 1–10.

408 Nakazawa, T. 2011. Alternative stable states generated by ontogenetic niche shift in the
409 presence of multiple resource use. - *PLoS One* in press.

410 Schreiber, S. and Rudolf, V. H. W. 2008. Crossing habitat boundaries: coupling dynamics of
411 ecosystems through complex life cycles. - *Ecol. Lett.* 11: 576–587.

412 Vázquez, D. P. et al. 2015. A conceptual framework for studying the strength of plant - animal
413 mutualistic interactions. - *Ecol. Lett.*: 385–400.

VII Discussion

Dans ce chapitre final, nous discutons les principaux résultats obtenus dans cette thèse.

1 Conséquences éco-évolutives de la dynamique de la construction de niche.

1.1 Comment la construction de niche affecte-t-elle la coexistence via la modulation des effets indirects ?

Une question centrale en écologie est celle de l'étude de la coexistence d'espèces, en particulier expliciter les mécanismes de coexistence d'espèces engagées dans des relations antagonistes (de compétition ou de prédation). Plusieurs théories ont permis d'aborder cette question, telles que la compétition par exploitation, la *resource-ratio theory* de Tilman, ainsi que la compétition apparente (Holt 1977; Tilman 1985). Cette question a été également étudiée d'un point de vue évolutif : quels sont les mécanismes évolutifs permettant ou non le maintien de cette coexistence ? Par exemple, la sélection disruptive peut être générée par de la compétition et conduire à limiter le recouvrement de niche (donc l'intensité de la compétition) : la compétition peut être source de sélection diversifiante (Rosenzweig 1978; Schluter 1994; Pfennig et Pfennig 2012). Notons cependant que la compétition n'est pas la seule source de sélection diversifiante : de nombreux modèles de diversification sont trophiques (Loeuille et Loreau 2005; Brännström et Johansson 2012) ou mutualistes (Ferriere et al. 2002).

Un résultat classique pour la coexistence d'espèces en compétition est celui selon lequel la compétitivité supérieure relative d'une espèce par rapport à une autre doit être contrebalancée par une vulnérabilité dans une autre dimension : l'espèce la plus compétitive doit également être l'espèce la plus vulnérable (Paine 1966; Armstrong 1979; Holt, Grover, et Tilman 1994; Leibold 1996). Cela peut être par exemple la vulnérabilité à la prédation (règle P^*-R^*) ou à des pathogènes. On retrouve des résultats analogues à ces résultats classiques dans les différents chapitres de cette thèse. En effet, dans le modèle que l'on développe durant les trois premiers chapitres, la coexistence entre les ressources est modulée par l'interaction avec le consommateur (compétition ou antagonisme apparent). Lorsque les deux ressources

coexistent en l'absence de construction de niche, considérer la construction de niche peut limiter la coexistence en augmentant la compétition apparente : la ressource aidée est favorisée au détriment de la ressource alternative, puisque la pression de prédation sur la ressource aidée est diminuée par rapport à la ressource alternative. Ces résultats intuitifs ne sont valables que si la construction de niche ne comporte pas de coût important pour le constructeur de niche. Dans le cas d'un coût pour le constructeur de niche (coût sur la consommation des ressources), augmenter la construction de niche peut alors avoir un effet négatif sur le consommateur ce qui diminue la compétition apparente. Les deux ressources peuvent alors être favorisées, (ce qui se rapproche d'interactions de type facilitation (Kéfi et al. 2012; Bruno, Stachowicz, et Bertness 2003)), ou bien uniquement la ressource alternative si le coût est très fort. Dans le modèle spatialisé, on observe également de la compétition apparente à l'échelle globale de la méta-communauté : l'augmentation de la construction de niche a un effet positif sur l'occupation de la ressource aidée, et un effet indirect négatif sur l'occupation de la ressource alternative. Dans une perspective de méta-communautés, il serait important d'approfondir ces résultats en ce qui concerne la coexistence locale : en effet, de façon classique, les critères pour la coexistence – ou la diversité – locale ne sont pas les mêmes que pour la coexistence (diversité) globale (Mouquet et Loreau 2002). Enfin, dans le modèle avec changement d'interaction au cours du cycle de vie, la coexistence des plantes est possible si la plante la plus vulnérable à l'herbivorie par la chenille est aussi la plante la plus pollinisée par le papillon c'est-à-dire lorsqu'on a un recouvrement de niche suffisant entre les deux stades. Cette configuration est obtenue lorsqu'on considère l'évolution du stade juvénile, pour un stade adulte fixé. Globalement, la plupart de nos résultats sur la coexistence peuvent donc s'interpréter en termes de ratio entre vulnérabilité à la prédation et compétitivité, que cette compétitivité soit intrinsèque, ou bien liée à des interactions positives comme la pollinisation ou la construction de niche.

La construction de niche modifie les interactions indirectes entre les différents partenaires : ainsi, si le niveau de construction de niche est suffisamment élevé, et si elle n'est pas trop coûteuse, la relation entre consommateur et ressource aidée peut devenir mutualiste. On a alors une modification de la compétition apparente entre les ressources qui peut devenir un antagonisme apparent, qui a été décrit dans des modules comportant à la fois des interactions

antagonistes et mutualistes (Sauve, Fontaine, et Thébault 2015). En effet, lorsqu'on considère leurs interactions transmises par le consommateur, la ressource aidée a un effet indirect négatif sur la ressource alternative, puisqu'elle est dans une interaction mutualiste avec le consommateur et que celui-ci est dans une interaction antagoniste avec la ressource alternative. La ressource alternative a elle un effet indirect positif sur la ressource aidée. Cet antagonisme apparent se retrouve également entre les deux stades du modèle chenille-papillon, si le recouvrement de niche est suffisamment important et génère des pressions de sélections opposées quand on considère l'évolution de leurs spécialisations alimentaires respectives.

1.2 Évolution de la construction de niche : le rôle des compromis allocatifs

Dans cette thèse, nous discutons non seulement de l'évolution de la construction de niche, mais également de la façon dont elle est liée à l'évolution de la spécialisation (dans les chapitres III et VI), ainsi qu'à l'évolution de la coopération (en particulier dans les chapitres IV et V). Que ce soit pour l'évolution de la coopération ou de la spécialisation, la notion de compromis allocatif ou trade-offs est très souvent invoquée pour établir des prédictions sur la direction de l'évolution. Ceci est valable pour tous nos modèles d'évolution de la construction de niche, pour lesquels on fixe des coûts et des bénéfices.

Nous avons choisi de ne pas spécifier la forme du trade-off dans la plupart de nos modèles, et de considérer des situations générales simples : convexe, linéaire, et concave dans les chapitres III et VI et linéaire uniquement dans les chapitre IV et V. La question du réalisme biologique liés à ces choix est fréquente puisqu'il peut être difficile de tester expérimentalement les différents compromis allocatifs (voir cependant Maharjan et al. (2013); Kasada, Yamamichi, et Yoshida (2014)), et difficile d'estimer la forme du compromis de façon empirique. En particulier, il a été montré que les différents types de singularités adaptatives pouvaient être obtenus en manipulant arbitrairement la forme de ces compromis (Kisdi 2014).

Le choix du compromis est également intrinséquement lié à des notions de rétro-actions positives ou négatives : un compromis allocatif concave présente une saturation (que l'on peut également relier à la notion « diminishing returns »), donc une rétro-action négative. Cette

forme de compromis allocatif conduit dans nos modèles à de l'évolution vers du généralisme, et donc vers de la coexistence (puisque la compétition apparente entre ressources sera limitée), ce qui est un résultat classique en évolution de la spécialisation (Egas, Dieckmann, et Sabelis 2004; Georgelin et Loeuille 2016). Au contraire, un compromis convexe est « accélérant » (« increasing returns ») : cela correspond à une rétro-action positive, et peut conduire à des branchements évolutifs (sélection disruptive) voire à des bistabilités évolutives de type « repeller » avec évolution vers une spécialisation totale (que celle-ci soit fonctionnelle ou alimentaire). L'importance de la forme des compromis allocatifs a été largement démontrée en évolution de la spécialisation et au delà (Egas, Dieckmann, et Sabelis 2004; de Mazancourt et Dieckmann 2004; Kisdi 2006; Kylafis et Loreau 2008).

Les trade-offs que nous avons explicités dans le paragraphe précédent sont utilisés pour déterminer les coûts relatifs liés à l'allocation dans différents traits de l'organisme. Cependant, pour étudier l'évolution de la construction de niche dans la plupart des chapitres, nous avons également dû expliciter les bénéfices liés à cette construction. La construction de niche étudiée dans les premiers chapitres est pratiquée par un consommateur et agit sur l'abondance d'une de ses ressources. On suppose que cet effet positif a un coût sur le consommateur en termes d'implication énergétique/temporelle passée sur cette ressource, comme cela a pu être évoqué par exemple pour les fourmis qui élèvent des pucerons (Stadler et Dixon 2005). Si cette ressource est accessible de façon homogène par tous les individus de la population, elle pourra être qualifiée de bien commun. Dans ce cas, un individu qui ne paie pas le coût de construction de niche profite autant de la ressource que les individus qui paient le coût de la construction de niche, ce qui entraîne une contre-sélection du trait de construction de niche dans une perspective classique de tragédie des communs. Pour étudier l'évolution de la construction de niche dans notre premier modèle homogène, nous avons donc dû considérer un bénéfice direct lié à la construction de niche, que nous avons attribué à l'efficacité de consommation de la ressource (Chisholm et al. 2018; Thutupalli et al. 2017): ceci permet une sorte de monopole de la ressource par le phénotype qui construit la niche, et l'intensité de ce bénéfice est corrélée à l'intensité de construction de niche. Cette condition nécessaire pour éviter une tragédie des communs a été évoquée dans la littérature dans des modèles généraux d'évolution de coopération, ainsi que dans des modèles plus spécifiques à la construction de

niche (Chisholm et al. 2018; Krakauer, Page, et Erwin 2009; Niehus et al. 2017). Cependant, implémenter un bénéfice direct à la construction de niche n'est pas nécessaire si on considère une structure spatiale (Silver et Di Paolo 2006; Kümmerli, Griffin, et al. 2009; Sébastien Lion, Jansen, et Day 2011; S. Lion et Gandon 2009) qui est, dans notre modèle, générée par une dispersion limitée. Les interactions entre individus ne sont plus aléatoires sur la grille et des auto-corrélations émergent. Ainsi, la dispersion limitée permet d'augmenter les interactions entre stratégies mutantes et en particulier entre coopérateurs en favorisant l'agrégation de ces coopérateurs (Lion et van Baalen 2008; Garcia et De Monte 2013). Dans l'extension spatiale de notre modèle de construction de niche (chapitre IV), on observe bien une auto-corrélation spatiale avec des clusters de constructeurs de niche. Enfin dans le chapitre sur l'évolution de la production de sidérophores, nous considérons ces deux mécanismes en interaction : nous avons d'une part une structuration spatiale implicite connue pour faciliter le maintien de la coopération (paradoxe de Simpson (Simpson 1951; Chuang, Rivoire, et Leibler 2009) et « haystack model » (Maynard Smith 1964)) et par ailleurs, nous considérons un paramètre de privatisation qui contrôle le degré de partage de ces sidérophores (selon la spécificité des récepteurs, ou bien la structuration spatiale locale) (Kümmerli, Griffin, et al. 2009).

Si un bénéfice direct est une condition nécessaire pour maintenir le trait construction de niche (qu'il soit implémenté explicitement ou qu'il émerge de la structure spatiale), le contexte écologique reste déterminant pour son évolution : c'est donc une condition nécessaire mais non suffisante. Ces ratios coûts-bénéfices sont la résultante du bénéfice direct cité précédemment, des compromis allocatifs décrits plus haut mais aussi du contexte écologique qui est connu pour être déterminant dans l'évolution de la coopération ou du mutualisme (Chamberlain, Bronstein, et Rudgers 2014). Pour le dire plus simplement, il n'y a de compromis allocatif que s'il y a bien une contrainte ou une limitation en énergie : par exemple, l'abondance des ressources module les coûts et bénéfices liés à la coopération (Brockhurst et al. 2010, 2008; Connelly et al. 2017). Le rôle de la forme des compromis allocatifs, et des possibles non-linéarités (Chao et Elena 2017; Zhang et al. 2013), puisqu'ils participent à déterminer ces coûts et bénéfices, est donc fondamental pour l'évolution de la coopération et de la construction de niche (Foster 2004; Cooper et West 2018; Connelly et al. 2017; Chisholm et al. 2018).

1.3 Rétro-actions entre écologie et évolution : importance des boucles éco-évolutives

Dans nos modèles, la dynamique évolutive de la spécialisation et de la construction de niche dérive donc à la fois de la dynamique écologique sous-jacente (rétro-actions avec la profitabilité des ressources décrite plus haut) et du choix des compromis sus-mentionnés. Nous soulignons ici l'importance de considérer de façon conjointe les dynamiques écologiques et évolutives, ce qui est rendu possible par les outils de dynamique adaptative. En particulier, nous montrons dans nos analyses que l'évolution de la construction de niche n'optimise pas nécessairement les populations de constructeur de niche ou de sa ressource, ce qui est un point important apporté par les outils de dynamique adaptative (Dieckmann et Ferrière 2004; Metz, Mylius, et Dieckmann 2008; Boudsocq, Barot, et Loeuille 2011). Nous pouvons également observer une détérioration des populations pouvant aller jusqu'au meurtre d'une des ressources ou des plantes, ce qui est une notion classiquement discutée en dynamique adaptative (Dieckmann et Ferrière 2004). Dans d'autres scénarios cependant, l'évolution de la construction de niche a un effet positif sur la coexistence, c'est notamment le cas pour l'évolution de la préférence de la chenille qui amène le trait vers du généralisme favorisant la coexistence entre les plantes. Afin de souligner l'importance des aspects éco-évolutives dans nos modèles, nous discutons plus spécifiquement les mécanismes de rétro-actions entre construction de niche et spécialisation dans le modèle d'évolution de la construction de niche, illustrés en figure 3.

Les prédictions que nous établissons et testons sur l'évolution de la construction de niche découlent directement de la spécialisation dans le chapitre III : nous supposons que le degré de spécialisation sur l'une ou l'autre ressource favorise ou bien au contraire défavorise l'évolution de la construction de niche en modifiant la profitabilité et l'abondance des ressources. Dans le modèle principal de cette thèse (« consommateur-ressource ») le lien entre construction de niche et spécialisation est fort : la construction de niche peut être vue comme une forme de spécialisation fonctionnelle (Rueffler, Hermisson, et Wagner 2012) (d'interaction non strictement alimentaire avec une ressource, dans le cas de notre modèle). L'existence de symbioses et de relations de construction de niche ou de mutualisme extrêmement spécialisées, telles que celles entre fourmis champignonnistes et leur

champignon (Chapela et al. 1994), a motivé cette étude conjointe de l'évolution de la construction de niche et de la spécialisation. On peut interpréter ce lien par la nature des rétro-actions entre évolution et écologie. Lorsqu'on a une interaction positive résultant de la construction de niche, une rétro-action positive émerge entre la profitabilité de la ressource (sur le plan écologique) et le trait construction de niche (sur le plan évolutif) (figure 3 a). Ainsi dans le modèle « agriculture » du chapitre III, la construction de niche augmente la profitabilité de la ressource aidée ce qui sélectionne pour plus construction de niche. Nous établissons des prédictions du même ordre dans le chapitre sur la modification de niche au cours de cycle de vie : l'évolution de la préférence d'un stade (la modification de niche par un stade) dépend du niveau de spécialisation de l'autre stade. De façon analogue, dans le modèle chenille-papillon, l'évolution de la préférence du stade adulte mutualiste tend systématiquement vers la spécialisation plutôt que vers du généralisme, ce qui est aussi le résultat d'une boucle de rétro-action positive : plus la spécialisation sur une plante augmente, plus la plante pollinisée est favorisée (puisque'on parle d'une interaction mutualiste), et plus la spécialisation sur cette plante est sélectionnée (figure 3 b). Au contraire, lorsqu'on considère uniquement les interactions antagonistes dans notre modèle (prédation), c'est une rétro-action négative qui est générée et qui limite la spécialisation (fonctionnelle ou alimentaire) et favorise le généralisme. Les rétro-actions locales générées par la constructions de niche sont également très importantes dans notre modèle spatial puisque c'est la construction de niche augmente la structuration spatiale permise par la dispersion limitée (augmentation de l'auto-corrélation avec le trait de construction de niche) lorsqu'on considère uniquement les effets écologiques (figure 3 c). Lorsqu'on prend en compte l'évolution, c'est donc cette structuration spatiale qui permet le maintien de la construction de niche et évite sa contre-sélection et une tragédie des biens communs.

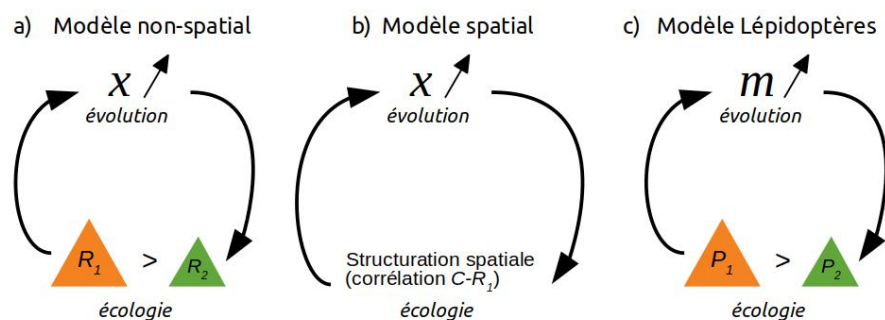


Figure 3 : Boucles de rétro-action positive entre écologie et évolution. **a)** dans le modèle consommateur-ressources, seule la ressource R_1 est aidée par la construction de niche (trait x). L'asymétrie de profitabilité entre R_1 et R_2 (R_1 étant plus abondante que R_2) conduit à sélectionner plus de construction de niche, ce qui renforce l'asymétrie entre les ressources. Symétriquement, si R_1 est moins abondante que R_2 , alors la construction de niche est contre-sélectionnée ce qui diminue encore l'abondance de R_1 . **b)** dans le modèle spatial, la structuration spatiale (dispersion limitée) permet de sélectionner la construction de niche qui en retour augmente la structuration spatiale et les auto-corrélations. **c)** dans le modèle Lépidoptères, l'évolution augmente la préférence (m) de l'adulte pollinisateur pour la plante P_1 si celle-ci est plus profitable que P_2 , et cette augmentation de la préférence augmente l'interaction mutualiste avec P_1 ce qui renforce l'asymétrie de profitabilité : on a donc une rétro-action positive qui augmente la spécialisation.

2 Perspectives

2.1 Quels modèles pour quelles questions ?

Les modèles étudiés dans cette thèse sont tous des modèles simples mais se veulent plus ou moins généraux. Le modèle « consommateur-ressource » en particulier, reste très général : on suppose un effet positif du consommateur sur l'une de ses ressources, via la construction de niche, mais qui est uniquement modélisé par un paramètre : le mécanisme par lequel la ressource est aidée n'est pas spécifié, c'est une « boîte-noire ». Les seules hypothèses sont que la construction de niche augmente le taux de croissance de la ressource, qui en l'absence du consommateur suit un modèle logistique (donc une ressource de type biotique, avec densité-dépendance ou compétition intra-spécifique). Le modèle « chenille-papillon » est également un modèle très simplifié avec des hypothèses non-réalistes, cependant, on s'inspire d'un cas biologique plus précis avec une modélisation de la structure de la population de Lépidoptères en deux stades. Enfin le modèle « sidérophores » est le plus « mécanistique » des trois types de modèles étudiés au cours de cette thèse. Pour en ce qui concerne l'évolution et la modélisation écologique des interactions locales, nous avons tenté de représenter (toujours de façon simplifiée) les principales étapes d'acquisition du fer par les bactéries, depuis la

sécrétion de sidérophores à la fixation des complexes fer-sidérophore. Ceci a introduit de la complexité dans le modèle que nous n'avons pu analyser que par simulations (ce qui rejoint la question classique en modélisation du compromis entre généralisme, réalisme, et précision (Levins 1966)).

Une première perspective pour cette thèse serait donc de rajouter de la biologie dans le modèle « consommateur-ressource », c'est-à-dire de l'adapter à un cas biologique précis, par exemple celui de l'interaction fourmis-pucerons. Cette adaptation pourrait se faire aux dépens de l'analyse mathématique mais en complément des résultats généraux que nous avons obtenus dans cette thèse. La structure sociale des fourmis pourrait être prise en compte, ainsi que le cycle de vie des pucerons, et que la structuration spatiale (puisque les pucerons se trouvent sur des plantes hôtes). Il serait judicieux de préciser cette « boîte-noire » concernant l'effet positif de la construction de niche et son coût, en introduisant différents paramètres d'allocation énergétiques (production de miellat par les pucerons, défense face à des prédateurs, production d'ailés). Ces questions étaient en fait prévues dans le projet de thèse, qui comportait un volet expérimental. Nous souhaitions tester l'effet de la profitabilité d'une ressource alternative pour les fourmis sur leur interaction avec les pucerons, ainsi que l'effet de la monopolisation de la colonie. Les tests préliminaires que nous avons réalisés visaient à quantifier l'effet des fourmis sur une colonie de pucerons, en l'absence de prédateurs. Pour ce faire, nous avons mis en place un système expérimental avec dix plantes hôtes sur lesquelles se développaient une colonie de pucerons, dont cinq étaient connectées par un pont en bois à une colonie de fourmis (en isolant la terre dans le pot des plantes pour éviter le déménagement de la colonie de fourmis) (voir figure 4). Le protocole comportait également cinq colonies de fourmis contrôles sans interaction avec les pucerons. Afin de quantifier l'effet des fourmis sur les pucerons, et vice-versa, nous avons effectué des comptages des colonies de puceron sur chaque plante (comptage à vue avec utilisation d'une loupe), et des colonies de fourmi (comptage des ouvrières et des cocons). Le premier test a été effectué avec le séneçon du Cap (*Senecio jacobaeae*) comme plante hôte, le puceron *Aphis jacobaeae* et les fourmis *Myrmica rubra* et *Myrmica ruginodis*. Nous avons obtenu des colonies de pucerons développées (plusieurs centaines d'individus sur certains plants) mais les séneçons mourraient rapidement (surpopulation de pucerons et problème au niveau de la climatisation de la pièce

d'élevage qui asséchait l'air). Les fourmis étaient relativement peu intéressées par les pucerons, il est possible que ce soit également dû aux conditions de température (toujours à cause de la climatisation, avec une pièce trop froide). Nous avons effectué un second test avec la fève (*Vicia faba*) comme plante hôte, le puceron de la fève (*Aphis fabae*) et la petite fourmi noire des jardins (*Lasius niger*). De nouveau les pucerons se développaient bien, les fèves tenaient plus longtemps que les sénéçons, mais les colonies de fourmis étaient trop peu populeuses pour beaucoup interagir avec les pucerons et la température probablement trop basse pour un bon développement des colonies de fourmis. Nous avons donc choisi d'arrêter les expériences pour cette thèse et je me suis concentrée sur le développement de modèles théoriques généraux (dans un cadre spatial) plutôt que d'appliquer le modèle initial à l'interaction fourmi-puceron. Si ces expériences avaient été concluantes, plusieurs développements étaient envisagés. En lien avec notre modèle à trois espèces, nous avons envisagé de proposer une ressource alternative aux fourmis pour évaluer l'effet sur leur interaction avec les pucerons (ce qui a déjà été montré en leur proposant d'autres sources de glucides;). Étant donné que l'effet positif des fourmis sur les pucerons est contexte-dépendant, nous avons également envisagé d'introduire des prédateurs comme les coccinelles ; puisqu'on s'attend à ce que les bénéfices de l'interaction avec les fourmis soient modulés par la présence de prédateurs (Stadler et Dixon 2005). Nous avons également envisagé de permettre l'accès à la colonie de pucerons à deux colonies différentes de fourmis, afin de comprendre les effets liés à la monopolisation de la niche.

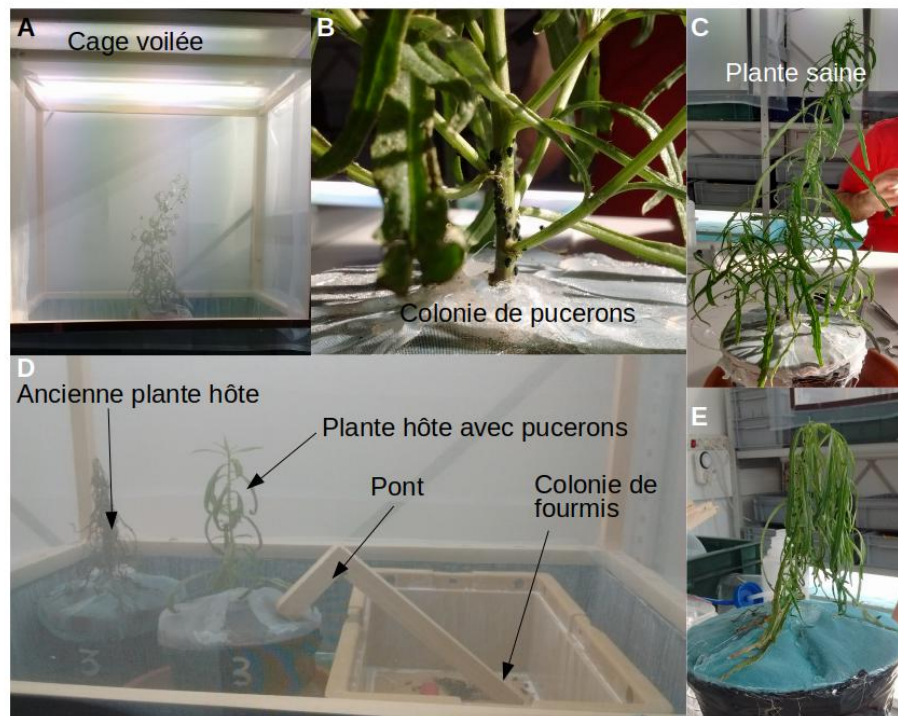


Figure 4 : dispositif expérimental. Les plantes hôtes (sénéçon) des colonies de pucerons ont été placées dans des cages voilées afin de limiter la dispersion des stades ailés des pucerons. A. cage avec plante hôte (sénéçon) B. une colonie de puceron à la base de la tige. C plante saine. D interaction entre la colonie de pucerons (qui a été transférée sur une nouvelle plante hôte suite à la mort de l'ancienne) et la colonie de fourmis. E plante malade. Le voile sur le pot de plantes était destiné à empêcher le déménagement de la colonie de fourmi.

Pour compléter notre analyse sur le modèle « sidérophores », uniquement étudié par simulation, il me semblerait utile de tenter une approche analytique notamment par la dynamique adaptative, comme cela a déjà été fait sur la production de sidérophores (Lee, van Baalen, et Jansen 2016). Un autre aspect qui me semblerait important serait de considérer une modélisation spatiale explicite. Dans le modèle actuel, l'espace n'est modélisé que de façon implicite lors du calcul de la fitness des différentes stratégies d'investissement dans la production de sidérophores. Cette façon de calculer la fitness est adaptée au cycle de vie des bactéries (notamment le cycle de vie d'un biofilm), mais pourrait être interprétée comme un critère de fitness basé sur la sélection de groupe qui rappelle le « haystack model » de Maynard-Smith (Maynard Smith 1964; Lee, van Baalen, et Jansen 2016) puisque l'on détermine quelle stratégie gagne la compétition en fonction de sa contribution moyenne de descendants dans la génération suivante, à partir du proxy de la densité finale de bactéries à

l'issue de la compétition. Une limitation importante de notre modèle dans le cadre conceptuel de la construction de niche est que nous n'avons pas à proprement parler de rétro-action entre l'environnement et l'évolution, en particulier avec la disponibilité en fer : l'évolution se fait de façon graduelle et dépend des stratégies présentes, mais à chaque début de cycle, la colonisation se fait de façon identique : un même nombre de souches en compétition est présent sur tous les patchs (on peut faire varier ce nombre mais il est fixe au cours d'une simulation) et l'environnement initial local est « remis à zéro » pour ce qui est de la concentration en fer, les densités de bactéries, etc. Il me semblerait important de confirmer nos résultats en utilisant un modèle de méta-communautés semblable à celui qui nous avons utilisé pour étendre spatialement le modèle « consommateur-ressource », ou combinant dynamique écologique locale explicite (modèle de type Lotka-Volterra) et dynamique évolutive dans l'espace.

2.2 Applications : vers une gestion éco-évolutive de la construction de niche humaine ?

Les thématiques développées dans cette thèse sont principalement théoriques et conceptuelles. On peut donc s'interroger sur les liens possibles avec des questions plus appliquées, et en particulier pour reprendre les notions introduites dans la Box 1 : comment utiliser les modèles de construction de niche dans une perspective de changement global et d'activité anthropiques ? Le concept de construction de niche me paraît adéquat puisqu'il permet de formaliser explicitement l'effet d'un organisme sur son environnement (ici l'humain) et de considérer les implications écologiques et évolutifs sur les autres espèces ainsi que sur la sienne (Boivin et al. 2016). Plusieurs concepts sont liés à la construction de niche, comme l'ingénierie des écosystèmes, et l'évolution de la coopération (on peut remarquer que l'exemple originel de la tragédie des communs de Hardin est fondé sur la construction de niche puisqu'il présente les impacts en termes de surexploitation d'un pâturage (Hardin 1968)). Le lien entre écologie évolutive et fonctionnement des écosystèmes a été étudié (Loeuille et al. 2013) notamment pour ce qui est de l'évolution de l'acquisition et du recyclage des nutriments (Boudsocq, Barot, et Loeuille 2011; Koffel et al. 2018) qui est une forme de construction de niche. Également, une autre forme d'effet anthropique majeur est celui de la surexploitation des pêcheries (qui peut également être vue comme une forme de construction

de niche, ou plutôt de détérioration de niche) qui peut avoir des conséquences évolutives drastiques comme dans le cas de l'évolution vers une diminution de la taille à la maturité lié à une surexploitation de la population de morues, qui conduit à une diminution des densités de population (Olsen et al. 2004). Tromeur et Loeuille (2017) étudient comment prendre en compte un indice de maximisation de la résilience (dans une optique de conservation), conjointement avec un indice de maximisation classique du rendement en adaptant les stratégies de pêche. Notre modèle d'agriculture est moins appliqué mais peut malgré tout apporter des résultats en termes notamment des conditions de coexistence entre ressource cultivée et non-cultivée permise ou non par la construction de niche en fonction notamment de son coût, et de son évolution (puisque nous avons vu que l'évolution de la construction de niche peut dans certains cas favoriser la coexistence des ressources). Il serait donc intéressant de considérer un modèle plus spécifique à l'agriculture humaine et également multi-objectif pour comprendre ces questions de la même façon que pour la surexploitation des pêcheries en prenant en compte les conséquences écologiques et évolutives de la construction de niche qu'est l'agriculture (Loeuille et al. 2013). Nous pourrions introduire des scénarios de changements globaux dans nos modèles de construction de niche : par exemple, la fragmentation des habitats pourrait être introduite dans le modèle spatial de construction de niche, ainsi que des perturbations sur les ressources.

VIII Bibliographie

La bibliographie ci-dessous constitue la liste des articles et ouvrages référencés dans les chapitres introductifs et conclusifs. Les autres références citées sont listées à la fin des chapitres intermédiaires.

- Albrecht, Jörg, Dana Gertrud Berens, Bogdan Jaroszewicz, Nuria Selva, Roland Brandl, et Nina Farwig. 2014. « Correlated Loss of Ecosystem Services in Coupled Mutualistic Networks. » *Nature Communications* 5 (May): 3810-3810. <https://doi.org/10.1038/ncomms4810>.
- Altermatt, Florian, et Ian S Pearse. 2011. « Similarity and specialization of the larval versus adult diet of European butterflies and moths. » *The American naturalist* 178 (3): 372-82. <https://doi.org/10.1086/661248>.
- Amarasekare, Priyanga. 2003. « Competitive coexistence in spatially structured environments: A synthesis ». *Ecology Letters* 6 (12): 1109-22. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00530.x>.
- Amarasekare, Priyanga, Martha F Hoopes, Nicolas Mouquet, et Marcel Holyoak. 2004. « Mechanisms of coexistence in competitive metacommunities. » *The American naturalist* 164 (3): 310-26. <https://doi.org/10.1086/422858>.
- Arditi, Roger, Jerzy Michalski, et Alexandre H. Hirzel. 2005. « Rheagogies: Modelling non-trophic effects in food webs ». *Ecological Complexity* 2 (3): 249-58. <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2005.04.003>.
- Armstrong, RA. 1979. « Prey species replacement along a gradient of nutrient enrichment: a graphical approach ». *Ecology* 60 (1): 76-84.
- Barker, Gillian, et F. John Odling-Smee. 2014. « Integrating ecology and evolution: niche construction and ecological engineering ». Édité par Gillian Barker, Eric Desjardins, et Trevor Pearce. *Entangled Life, History, Philosophy and Theory of the Life Sciences*, 4: 187-211. <https://doi.org/10.1007/978-94-007-7067-6>.
- Bascompte, Jordi, et Carlos J. Melián. 2005. « Simple trophic modules for complex food webs ». *Ecology* 86 (11): 2868-73. <https://doi.org/10.1890/05-0101>.
- Bastolla, Ugo, Miguel a Fortuna, Alberto Pascual-García, Antonio Ferrera, Bartolo Luque, et Jordi Bascompte. 2009. « The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity. » *Nature* 458 (7241): 1018-20. <https://doi.org/10.1038/nature07950>.
- Begon, M, J L Harper, et C R Townsend. 2006. « Ecology: Individuals, Populations and Communities ». In *Blackwell science*, 3rd Editio:738-738. <http://books.google.com/books?hl=es&lr=&id=3xklog5kVGMC&pgis=1>.

- Boivin, Nicole L., Melinda A. Zeder, Dorian Q. Fuller, Alison Crowther, Greger Larson, Jon M. Erlandson, Tim Denham, et Michael D. Petraglia. 2016. « Ecological Consequences of Human Niche Construction: Examining Long-Term Anthropogenic Shaping of Global Species Distributions ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113 (23): 6388-96. <https://doi.org/10.1073/pnas.1525200113>.
- Bonachela, Juan A., Robert M. Pringle, Sheffer, Efrat, Tyler C. Coverdale, Jennifer A. Guyton, Kelly K. Caylor, Simon A. Levin, et Corina E. Tarnita. 2014. « Termite mounds can increase the robustness of dryland ecosystems to climatic change ». *Science* 12246 (2011): 17658-59.
- Boudsocq, S, S Barot, et N Loeuille. 2011. « Evolution of nutrient acquisition: when adaptation fills the gap between contrasting ecological theories ». *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 278 (1704): 449-57. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.1167>.
- Brännström, Å, et Jacob Johansson. 2012. « Modelling the ecology and evolution of communities: a review of past achievements, current efforts, and future promises ». *Evolutionary ...*, 601-25.
- Brockhurst, Michael A., Angus Buckling, Dan Racey, et Andy Gardner. 2008. « Resource supply and the evolution of public-goods cooperation in bacteria. » *BMC biology* 6: 20-20. <https://doi.org/10.1186/1741-7007-6-20>.
- Brockhurst, Michael A., Michelle G Habets, Ben Libberton, Angus Buckling, et Andy Gardner. 2010. « Ecological drivers of the evolution of public-goods cooperation in bacteria ». *Ecology* 91 (2): 334-40. <https://doi.org/10.1890/09-0293.1>.
- Bronstein, JL. 2001. « The exploitation of mutualisms ». *Ecology Letters* 4: 277-87.
- Brooker, Rob W., Fernando T. Maestre, Ragan M. Callaway, Christopher L. Lortie, Lohengrin A. Cavieres, Georges Kunstler, Pierre Liancourt, Katja Tielbörger, Justin MJ Travis, et Fabien Anthelme. 2008. « Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future ». *Journal of Ecology* 96 (1): 18-34.
- Bruno, John F., John J. Stachowicz, et Mark D. Bertness. 2003. « Inclusion of facilitation into ecological theory ». *Trends in Ecology & Evolution* 18 (3): 119-25. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)00045-9](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)00045-9).
- Burger, J., M. Kirchner, B. Bramanti, W. Haak, et M. G. Thomas. 2007. « Absence of the Lactase-Persistence-Associated Allele in Early Neolithic Europeans ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104 (10): 3736-41. <https://doi.org/10.1073/pnas.0607187104>.
- Buser, Claudia C, Richard D Newcomb, Anne C Gaskett, et Matthew R Goddard. 2014. « Niche construction initiates the evolution of mutualistic interactions. » *Ecology letters* 17 (juillet): 1257-64. <https://doi.org/10.1111/ele.12331>.

- Callahan, Benjamin J, Tadashi Fukami, et Daniel S Fisher. 2014. « Rapid evolution of adaptive niche construction in experimental microbial populations. » *Evolution*, août, 1-10. <https://doi.org/10.1111/evo.12512>.
- Callaway, Ragan M. 2002. « Positive interactions among alpine plantes increase with stress ». *Nature* 417 (June): 844-48. <https://doi.org/10.1038/nature00805.1>.
- Callaway, RM, et LR Walker. 1997. « Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities ». *Ecology* 78 (7): 1958-65.
- Chamberlain, Scott a, Judith L Bronstein, et Jennifer a Rudgers. 2014. « How context dependent are species interactions? » *Ecology letters* 17 (7): 881-90. <https://doi.org/10.1111/ele.12279>.
- Chao, Lin, et Santiago F. Elena. 2017. « Nonlinear trade-offs allow the cooperation game to evolve from Prisoner's Dilemma to Snowdrift ». *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 284 (1854): 20170228-20170228. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.0228>.
- Chapela, I. H., S. A. Rehner, T. R. Schultz, et U. G. Mueller. 1994. « Evolutionary History of the Symbiosis Between Fungus-Growing Ants and Their Fungi ». *Science* 266 (5191): 1691-94. <https://doi.org/10.1126/science.266.5191.1691>.
- Charnov, EL. 1976. « Optimal foraging, the marginal value theorem ». *Theoretical population biology* 9 (2): 129-36.
- Chisholm, Rebecca H, Brian D Connolly, Benjamin Kerr, et Mark M Tanaka. 2018. « The Role of Pleiotropy in the Evolutionary Maintenance of Positive Niche Construction ». *The American Naturalist* 192 (1). <https://doi.org/10.1086/697471>.
- Christiansen, FB. 1991. « On conditions for evolutionary stability for a continuously varying character ». *American Naturalist* 138 (1): 37-50.
- Chu, Byron C., Alicia Garcia-Herrero, Ted H. Johanson, Karla D. Krewulak, Cheryl K. Lau, R. Sean Peacock, Zoya Slavinskaya, et Hans J. Vogel. 2010. « Siderophore uptake in bacteria and the battle for iron with the host; a bird's eye view ». *BioMetals* 23: 601-11. <https://doi.org/10.1007/s10534-010-9361-x>.
- Chuang, John S, Olivier Rivoire, et Stanislas Leibler. 2009. « Simpson's paradox in a synthetic microbial system. » *Science (New York, N.Y.)* 323 (5911): 272-75. <https://doi.org/10.1126/science.1166739>.
- Connolly, B. D., E. L. Bruger, P. K. McKinley, et C. M. Waters. 2017. « Resource abundance and the critical transition to cooperation ». *Journal of Evolutionary Biology* 30 (4): 750-61. <https://doi.org/10.1111/jeb.13039>.
- Connolly, Brian D., et Katherine J. Dickinson. 2017. « Digest: Cooperators get competitive in mixed company ». *Evolution* 71 (6): 1735-36. <https://doi.org/10.1111/evo.13263>.

- Connelly, Brian D., Katherine J. Dickinson, Sarah P. Hammarlund, et Benjamin Kerr. 2016. « Negative niche construction favors the evolution of cooperation ». *Evolutionary Ecology* 30 (2): 267-83. <https://doi.org/10.1007/s10682-015-9803-6>.
- Cooper, Guy A, et Stuart A West. 2018. « Division of labour and the evolution of extreme specialization ». *Nature Ecology & Evolution*, mai. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0564-9>.
- Cordero, Otto X, Laure-Anne Ventouras, Edward F DeLong, et Martin F Polz. 2012. « Public good dynamics drive evolution of iron acquisition strategies in natural bacterioplankton populations. » *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 109 (49): 20059-64. <https://doi.org/10.1073/pnas.1213344109>.
- Cornelis, Pierre. 2010. « Iron uptake and metabolism in pseudomonads ». *Applied Microbiology and Biotechnology* 86: 1637-45. <https://doi.org/10.1007/s00253-010-2550-2>.
- Cornforth, Daniel M, et Kevin R Foster. 2013. « Competition sensing: the social side of bacterial stress responses. » *Nature reviews. Microbiology* 11 (4): 285-93. <https://doi.org/10.1038/nrmicro2977>.
- Corrêa, Michele M., Paulo S.D. Silva, Rainer Wirth, Marcelo Tabarelli, et Inara Roberta Leal. 2010. « How leaf-cutting ants impact forests: Drastic nest effects on light environment and plant assemblages ». *Oecologia* 162 (1): 103-15. <https://doi.org/10.1007/s00442-009-1436-4>.
- Cremer, Jonas, Anna Melbinger, et Erwin Frey. 2012. « Growth dynamics and the evolution of cooperation in microbial populations ». *Scientific Reports* 2: 1-6. <https://doi.org/10.1038/srep00281>.
- Croll, D. A. 2005. « Introduced Predators Transform Subarctic Islands from Grassland to Tundra ». *Science* 307 (5717): 1959-61. <https://doi.org/10.1126/science.1108485>.
- Dawkins, R. 1983. *The extended phenotype: The gene as the unit of selection*. 1982 edition. Freeman.
- Dawkins, Richard. 2004. « Extended Phenotype – But Not Too Extended. A Reply to Laland, Turner and Jablonka ». *Biology & Philosophy* 19 (3): 377-96. <https://doi.org/10.1023/B:BIPH.0000036180.14904.96>.
- Day, RL, Kevin N. Laland, et F. John Odling-Smee. 2003. « Rethinking adaptation: the niche-construction perspective ». *Perspectives in biology and medicine* 46 (1): 80-95.
- Denison, R. Ford. 2011. « Past Evolutionary Tradeoffs Represent Opportunities for Crop Genetic Improvement and Increased Human Lifespan: Tradeoffs in Agriculture and Health ». *Evolutionary Applications* 4 (2): 216-24. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2010.00158.x>.

- Denison, R. Ford, E. Toby Kiers, et Stuart A. West. 2003. « Darwinian Agriculture: When Can Humans Find Solutions Beyond the Reach of Natural Selection? » *The Quarterly Review of Biology* 78 (2): 145-68. <https://doi.org/10.1086/374951>.
- Dieckmann, Ulf, et Régis Ferrière. 2004. « Adaptive dynamics and evolving biodiversity ». In *Evolutionary conservation biology*, 188-224. <http://math.uib.no/People/nfiof/NMA/Reading list/DieckmannFerriere2004.pdf>.
- Dieckmann, Ulf, et Richard Law. 1996. « The dynamical theory of coevolution: a derivation from stochastic ecological processes ». *Journal of mathematical biology* 34: 579-612.
- Dumas, Z., et R. Kümmerli. 2012. « Cost of cooperation rules selection for cheats in bacterial metapopulations ». *Journal of Evolutionary Biology* 25: 473-84. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2011.02437.x>.
- Egas, Martijn, Ulf Dieckmann, et Maurice W Sabelis. 2004. « Evolution restricts the coexistence of specialists and generalists: the role of trade-off structure. » *The American naturalist* 163 (4): 518-31. <https://doi.org/10.1086/382599>.
- Emmerson, M., M. B. Morales, J. J. Oñate, P. Batáry, F. Berendse, J. Liira, T. Aavik, et al. 2016. « How Agricultural Intensification Affects Biodiversity and Ecosystem Services ». *Advances in Ecological Research* 55: 43-97. <https://doi.org/10.1016/bs.aecr.2016.08.005>.
- Erwin, Douglas H. 2008. « Macroevolution of ecosystem engineering, niche construction and diversity ». *Trends in Ecology and Evolution* 23 (6): 304-10. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.01.013>.
- Eshel, Ilan. 1983. « Evolutionary and Continuous Stability ». *Journal of Theoretical Biology*, 99-111. [http://dx.doi.org/10.1016/0022-5193\(83\)90201-1](http://dx.doi.org/10.1016/0022-5193(83)90201-1).
- Farkas, Timothy E., Andrew P. Hendry, Patrik Nosil, et Andrew P. Beckerman. 2015. « How maladaptation can structure biodiversity: eco-evolutionary island biogeography ». *Trends in Ecology & Evolution* 30 (3): 154-60. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.01.002>.
- Ferriere, Régis, Judith L Bronstein, Sergio Rinaldi, Richard Law, et Mathias Gauduchon. 2002. « Cheating and the evolutionary stability of mutualisms. » *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society* 269 (1493): 773-80. <https://doi.org/10.1098/rspb.2001.1900>.
- Fontaine, Colin, Paulo R. Guimarães, Sonia Kéfi, Nicolas Loeuille, Jane Memmott, Wim H. van der Putten, Frank J F van Veen, et Elisa Thébault. 2011. « The ecological and evolutionary implications of merging different types of networks ». *Ecology Letters* 14 (11): 1170-81. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01688.x>.
- Foster, K. R. 2004. « Diminishing returns in social evolution: the not-so-tragic commons ». *Journal of Evolutionary Biology* 17 (5): 1058-72. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2004.00747.x>.

- Foster, KR. 2010. « Social behaviour in microorganisms ». *Social behaviour: genes, ecology and evolution*, 331-56.
- Frederickson, Megan E, Michael J Greene, et Deborah M Gordon. 2005. « Ecology: “Devil’s gardens” bedevilled by ants. » *Nature* 437 (7058): 495-96. <https://doi.org/10.1038/437495a>.
- Futuyma, DJ, et Gabriel Moreno. 1988. « The evolution of ecological specialization ». *Annual Review of Ecology and ...* 19 (1): 207-33. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.19.110188.001231>.
- Garcia, Thomas, et Silvia De Monte. 2013. « Group formation and the evolution of sociality. » *Evolution; international journal of organic evolution* 67 (1): 131-41. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2012.01739.x>.
- Georgelin, Ewen, et Nicolas Loeuille. 2016. « Evolutionary response of plant interaction traits to nutrient enrichment modifies the assembly and structure of antagonistic-mutualistic communities ». Édité par Akiko Satake. *Journal of Ecology* 104 (1): 193-205. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12485>.
- Gerbault, P., A. Liebert, Y. Itan, A. Powell, M. Currat, J. Burger, D. M. Swallow, et M. G. Thomas. 2011. « Evolution of Lactase Persistence: An Example of Human Niche Construction ». *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 366 (1566): 863-77. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0268>.
- Geritz, SAH, Eva Kisdi, G Meszena, et JAJ Metz. 1998. « Evolutionarily singular strategies and the adaptive growth and branching of the evolutionary tree ». *Evolutionary ecology* 12 (1): 35-57.
- Goudard, Alexandra, et Michel Loreau. 2008. « Nontrophic Interactions, Biodiversity, and Ecosystem Functioning: An Interaction Web Model ». *The American Naturalist* 171 (1): 91-106. <https://doi.org/10.1086/523945>.
- Griffin, Ashleigh S, Stuart a West, et Angus Buckling. 2004. « Cooperation and competition in pathogenic bacteria ». *Nature* 430 (August): 1024-27. <https://doi.org/10.1038/nature02802.1>.
- Hamblin, Steven R., Peter a. White, et Mark M. Tanaka. 2014. « Viral niche construction alters hosts and ecosystems at multiple scales ». *Trends in Ecology & Evolution* 29 (11): 594-99. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.08.005>.
- Hamilton, William D. 1964. « The genetical evolution of social behaviour. II ». *Journal of theoretical biology* 7 (1): 17-52.
- Hammarlund, Sarah P., Brian D. Connelly, Katherine J. Dickinson, et Benjamin Kerr. 2016. « The evolution of cooperation by the Hankshaw effect ». *Evolution* 70 (6): 1376-85. <https://doi.org/10.1111/evo.12928>.
- Hansell, Michael Henry. 1984. « Animal architecture and building behaviour. » *Animal architecture and building behaviour*.

- Hardin, G. 1968. « The Tragedy of the Commons ». *Science* 162 (3859): 1243-48.
- Harrison, Freya, Jon Paul, Ruth C Massey, et Angus Buckling. 2008. « Interspecific competition and siderophore-mediated cooperation in *Pseudomonas aeruginosa*. » *The ISME journal* 2: 49-55. <https://doi.org/10.1038/ismej.2007.96>.
- Hastings, Alan, James E. Byers, Jeffrey A. Crooks, Kim Cuddington, Clive G. Jones, John G. Lambrinos, Theresa S. Talley, et William G. Wilson. 2007. « Ecosystem engineering in space and time ». *Ecology letters* 10 (2): 153-64.
- Hauert, C., Silvia De Monte, Josef Hofbauer, et Karl Sigmund. 2002. « Volunteering as Red Queen Mechanism for Cooperation in Public Goods Games ». *Science* 296 (5570): 1129-32. <https://doi.org/10.1126/science.1070582>.
- Hayes, M. B. 1983. « Darwin's 'vegetable mould' and some modern concepts of humus structure and soil aggregation ». In *Earthworm Ecology*, 19-33. Springer.
- Hersch-Green, E. I., N. E. Turley, et M. T. J. Johnson. 2011. « Community Genetics: What Have We Accomplished and Where Should We Be Going? » *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 366 (1569): 1453-60. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0331>.
- Hider, Robert C, et Xiaole Kong. 2010. « Chemistry and biology of siderophores. » *Natural product reports* 27: 637-57. <https://doi.org/10.1039/b906679a>.
- Holden, Clare, et Ruth Mace. 1997. « Phylogenetic Analysis of the Evolution of Lactose Digestion in Adults ». *Human Biology* 81 (5-6): 597-619. <https://doi.org/10.3378/027.081.0609>.
- Hölldobler, B, et EO Wilson. 1990. *The Ants*. Cambridge (Mass.): Belknap of Harvard UP. http://scholar.google.fr/scholar?hl=fr&as_sdt=0,5&cluster=7064619589234715148&lookup=0#0.
- Holt, Robert D. 1977. « Predation, apparent competition, and the structure of prey communities ». *Theoretical Population Biology* 12 (2): 197-229. [https://doi.org/10.1016/0040-5809\(77\)90042-9](https://doi.org/10.1016/0040-5809(77)90042-9).
- Holt, Robert D., James Grover, et David Tilman. 1994. « Simple rules for interspecific dominance in systems with exploitative and apparent competition ». *American Naturalist* 144 (5): 741-71.
- Hui, Cang, Zizhen Li, et Dong-xia Yue. 2004. « Metapopulation dynamics and distribution, and environmental heterogeneity induced by niche construction ». *Ecological Modelling* 177 (1-2): 107-18. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2003.11.016>.
- Ihara, Yasuo, et Marcus W. Feldman. 2004. « Cultural niche construction and the evolution of small family size ». *Theoretical Population Biology* 65 (1): 105-11. <https://doi.org/10.1016/j.tpb.2003.07.003>.

- Ivens, a B F, D J C Kronauer, I Pen, F J Weissing, et J J Boomsma. 2012. « Reproduction and dispersal in an ant-associated root aphid community. » *Molecular ecology* 21 (17): 4257-69. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2012.05701.x>.
- Jeffries, MJ, et JH Lawton. 1984. « Enemy free space and the structure of ecological communities ». *Biological Journal of the Linnean Society* 23 (4): 269-86.
- Jones, Clive G., JH Lawton, et M Shachak. 1994. « Organisms as ecosystem engineers ». *Oikos* 69: 373-86.
- . 1997. « Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers ». *Ecology* 78 (7): 1946-57.
- Jouquet, Pascal, Jens Dauber, Jan Lagerlöf, Patrick Lavelle, et Michel Lepage. 2006. « Soil invertebrates as ecosystem engineers: Intended and accidental effects on soil and feedback loops ». *Applied Soil Ecology* 32 (2): 153-64. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2005.07.004>.
- Juergens, Norbert. 2011. « The Biological Underpinnings of Namib Desert Fairy Circles ». *Science* 338 (June): 1541-45. <https://doi.org/10.1109/TMAG.2004.832490>.
- Kasada, Minoru, Masato Yamamichi, et Takehito Yoshida. 2014. « Form of an evolutionary tradeoff affects eco-evolutionary dynamics in a predator-prey system ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111 (45): 16035-40. <https://doi.org/10.1073/pnas.1406357111>.
- Kéfi, Sonia, Eric L. Berlow, Evie A. Wieters, Sergio A. Navarrete, Owen L. Petchey, Spencer A. Wood, Alice Boit, et al. 2012. « More than a meal... integrating non-feeding interactions into food webs. » *Ecology letters* 15 (4): 291-300. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01732.x>.
- Kéfi, Sonia, Max Rietkerk, Concepción L Alados, Yolanda Pueyo, Vasilios P Papanastasis, Ahmed Elaich, et Peter C de Ruiter. 2007. « Spatial vegetation patterns and imminent desertification in Mediterranean arid ecosystems. » *Nature* 449 (7159): 213-17. <https://doi.org/10.1038/nature06111>.
- Kendal, J., J. J. Tehrani, et F. John Odling-Smee. 2011. « Human niche construction in interdisciplinary focus ». *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 366 (1566): 785-92. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0306>.
- Kendal, Jeremy R. 2011. « Cultural Niche Construction and Human Learning Environments: Investigating Sociocultural Perspectives ». *Biological Theory* 6 (3): 241-50. <https://doi.org/10.1007/s13752-012-0038-2>.
- Kiers, E. T., et R. F. Denison. 2014. « Inclusive Fitness in Agriculture ». *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 369 (1642): 20130367-20130367. <https://doi.org/10.1098/rstb.2013.0367>.
- Kisdi, Éva. 2006. « Trade-off geometries and the adaptive dynamics of two co-evolving species ». *Evolutionary Ecology Research*, 959-73.

- Kisdi, Eva. 2014. « Construction of multiple trade-offs to obtain arbitrary singularities of adaptive dynamics. » *Journal of mathematical biology*, mai, 1-26. <https://doi.org/10.1007/s00285-014-0788-5>.
- Koffel, Thomas, Simon Boudsocq, Nicolas Loeuille, et Tanguy Daufresne. 2018. « Facilitation- vs. competition-driven succession: the key role of resource-ratio ». *Ecology Letters*. <https://doi.org/10.1111/ele.12966>.
- Krakauer, David C, Karen M Page, et Douglas H Erwin. 2009. « Diversity, dilemmas, and monopolies of niche construction. » *The American naturalist* 173 (1): 26-40. <https://doi.org/10.1086/593707>.
- Kümmerli, Rolf, P. van den Berg, a. S. Griffin, S. a. West, et a. Gardner. 2010. « Repression of competition favours cooperation: Experimental evidence from bacteria ». *Journal of Evolutionary Biology* 23: 699-706. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2010.01936.x>.
- Kümmerli, Rolf, Ashleigh S Griffin, Stuart a West, Angus Buckling, et Freya Harrison. 2009. « Viscous medium promotes cooperation in the pathogenic bacterium *Pseudomonas aeruginosa*. » *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society* 276 (1672): 3531-38. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.0861>.
- Kümmerli, Rolf, N. Jiricny, L. S. Clarke, S. a. West, et a. S. Griffin. 2009. « Phenotypic plasticity of a cooperative behaviour in bacteria ». *Journal of Evolutionary Biology* 22: 589-98. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2008.01666.x>.
- Kümmerli, Rolf, et Adin Ross-Gillespie. 2013. « Explaining the sociobiology of pyoverdinin producing *pseudomonas*: A comment on Zhang and Rainey (2013) ». *Evolution*, 3337-43. <https://doi.org/10.1111/evo.12311>.
- Kylafis, Grigoris, et Michel Loreau. 2008. « Ecological and evolutionary consequences of niche construction for its agent. » *Ecology letters* 11 (10): 1072-81. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01220.x>.
- . 2011. « Niche construction in the light of niche theory. » *Ecology letters* 14 (2): 82-90. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01551.x>.
- Laland, K. N., F. J. Odling-Smee, et M. W. Feldman. 1999. « Evolutionary consequences of niche construction and their implications for ecology ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 96 (18): 10242-47. <https://doi.org/10.1073/pnas.96.18.10242>.
- Laland, Kevin N., et Michael J. O'Brien. 2010. « Niche Construction Theory and Archaeology ». *Journal of Archaeological Method and Theory* 17 (4): 303-22. <https://doi.org/10.1007/s10816-010-9096-6>.
- Laland, Kevin N, et Kim Sterelny. 2006. « Perspective: seven reasons (not) to neglect niche construction. » *Evolution* 60 (9): 1751-62.
- Laland, Kevin N., Tobias Uller, Marcus W. Feldman, Kim Sterelny, Gerd B. Müller, Armin Moczek, Eva Jablonka, et F. John Odling-Smee. 2015. « The extended evolutionary synthesis: its structure, assumptions and predictions ». *Proceedings of the Royal*

- Society B: Biological Sciences* 282 (1813): 20151019-20151019.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2015.1019>.
- Lee, Kenneth Ernest. 1985. *Earthworms: their ecology and relationships with soils and land use*. Academic Press Inc.
- Lee, William, Minus van Baalen, et Vincent A.A. Jansen. 2016. « Siderophore production and the evolution of investment in a public good: An adaptive dynamics approach to kin selection ». *Journal of Theoretical Biology* 388 (September 2015): 61-71.
<https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2015.09.038>.
- Lehmann, Laurent. 2008. « The adaptive dynamics of niche constructing traits in spatially subdivided populations: evolving posthumous extended phenotypes. » *Evolution; international journal of organic evolution* 62 (3): 549-66.
<https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2007.00291.x>.
- Lehmann, Laurent, Laurent Keller, Stuart West, et Denis Roze. 2007. « Group selection and kin selection: two concepts but one process. » *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104 (16): 6736-39. <https://doi.org/10.1073/pnas.0700662104>.
- Leibold, M. a., M. Holyoak, N. Mouquet, P. Amarasekare, J. M. Chase, M. F. Hoopes, Robert D. Holt, et al. 2004. « The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology ». *Ecology Letters* 7 (7): 601-13. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00608.x>.
- Leibold, MA. 1996. « A graphical model of keystone predators in food webs: trophic regulation of abundance, incidence, and diversity patterns in communities ». *The American Naturalist* 147 (5): 784-812.
- Leroy, Céline, Jean François Carrias, Bruno Corbara, Laurent Pélozuelo, Olivier Dézerald, Olivier Brouard, Alain Dejean, et Régis Céréghino. 2013. « Mutualistic ants contribute to tank-bromeliad nutrition ». *Annals of Botany* 112 (5): 919-26.
<https://doi.org/10.1093/aob/mct147>.
- Lever, J Jelle, Egbert H van Nes, Marten Scheffer, Jordi Bascompte, J Jelle Lever, Egbert H van Nes, Marten Scheffer, et al. 2014. « The sudden collapse of pollinator communities. » *Ecology letters* 17 (3): 350-59. <https://doi.org/10.1111/ele.12236>.
- Levins, Richard. 1966. « The strategy of model building in population biology ». *American scientist* 54 (4): 421-31.
- Lewontin, Richard C. 1982. « Organism and environment ». *Learning, development, and culture*, 151-70.
- . 2001. *The triple helix: Gene, organism, and environment*. Harvard University Press.
- Lion, S., et S. Gandon. 2009. « Habitat saturation and the spatial evolutionary ecology of altruism ». *Journal of Evolutionary Biology* 22 (7): 1487-1502.
<https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2009.01769.x>.

- Lion, Sébastien, et Minus Van Baalen. 2008. « Self-structuring in spatial evolutionary ecology. » *Ecology letters* 11 (3): 277-95. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01132.x>.
- Lion, Sébastien, Vincent a.a. Jansen, et Troy Day. 2011. « Evolution in structured populations: beyond the kin versus group debate ». *Trends in Ecology & Evolution* 26 (4): 193-201. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.01.006>.
- Loeuille, N., et M. Loreau. 2005. « Evolutionary Emergence of Size-Structured Food Webs ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 102 (16): 5761-66. <https://doi.org/10.1073/pnas.0408424102>.
- Loeuille, Nicolas. 2010. « Consequences of adaptive foraging in diverse communities ». *Functional Ecology* 24 (1): 18-27. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2009.01617.x>.
- Loeuille, Nicolas, Sébastien Barot, Ewen Georgelin, Grigoris Kylafis, et Claire Lavigne. 2013. « Eco-Evolutionary Dynamics of Agricultural Networks ». In *Advances in Ecological Research*, 49:339-435. Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-420002-9.00006-8>.
- Loeuille, Nicolas, et Mathew a Leibold. 2008. « Evolution in metacommunities: on the relative importance of species sorting and monopolization in structuring communities. » *The American naturalist* 171 (6): 788-99. <https://doi.org/10.1086/587745>.
- Loeuille, Nicolas, et Mathew a Leibold. 2014. « Effects of local negative feedbacks on the evolution of species within metacommunities. » *Ecology letters* 17 (5): 563-73. <https://doi.org/10.1111/ele.12258>.
- Loreau, Michel, Tanguy Daufresne, Andrew Gonzalez, Dominique Gravel, Frédéric Guichard, Shawn J Leroux, Nicolas Loeuille, François Massol, et Nicolas Mouquet. 2013. « Unifying sources and sinks in ecology and Earth sciences. » *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society* 88 (2): 365-79. <https://doi.org/10.1111/brv.12003>.
- Loreau, Michel, Nicolas Mouquet, et Robert D. Holt. 2003. « Meta-Ecosystems: A Theoretical Framework for a Spatial Ecosystem Ecology ». *Ecology Letters* 6 (8): 673-79. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00483.x>.
- Lujan, Adela, Pedro Gomez, et Angus Buckling. 2015. « Siderophore cooperation of the bacterium *Pseudomonas fluorescens* in soil ». *Biology letters* 11.
- Maharjan, Ram, Susanna Nilsson, Judy Sung, Ken Haynes, Robert E. Beardmore, Laurence D. Hurst, Tom Ferenci, et Ivana Gudelj. 2013. « The form of a trade-off determines the response to competition ». *Ecology Letters* 16 (10): 1267-76. <https://doi.org/10.1111/ele.12159>.

- Massol, François, Vincent Calcagno, et Julien Massol. 2009. « The metapopulation fitness criterion: proof and perspectives. » *Theoretical population biology* 75 (2-3): 183-200. <https://doi.org/10.1016/j.tpb.2009.02.005>.
- Matthews, B, Luc De Meester, Clive G Jones, Bas W Ibelings, Tjeerd J Bouma, Visa Nuutinen, Johan van de Koppel, et F. John Odling-Smee. 2014. « Under niche construction: an operational bridge between ecology, evolution, and ecosystem science ». *Ecological Monographs* 84 (2): 245-63.
- Maynard Smith, J. 1964. « Group Selection and Kin Selection ». *Nature* 201 (4924): 1145-47. <https://doi.org/10.1038/2011145a0>.
- Maynard Smith, John. 1982. *Evolution and the Theory of Games*. Darwin. Vol. 13. <https://doi.org/10.2277/0521288843>.
- Mazancourt, Claire de, et Ulf Dieckmann. 2004. « Trade off geometries and frequency dependent selection ». *The American Naturalist* 164 (6): 765-78.
- Mazancourt, Claire de, Michel Loreau, et Luc Abbadie. 1998. « GRAZING OPTIMIZATION AND NUTRIENT CYCLING: WHEN DO HERBIVORES ENHANCE PLANT PRODUCTION ? » *Ecology* 79 (7): 2242-52.
- Mazancourt, Claire de, et Mark W Schwartz. 2010. « A resource ratio theory of cooperation. » *Ecology letters* 13 (3): 349-59. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01431.x>.
- McNaughton, S. J. 1985. « Ecology of a Grazing Ecosystem : The Serengeti ». *Ecological Monographs* 55 (3): 259-94.
- Metz, J. A. J., et M. Gyllenberg. 2001. « How should we define fitness in structured metapopulation models? Including an application to the calculation of evolutionarily stable dispersal strategies. » *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 268 (1466): 499-508. <https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1373>.
- Metz, J. a J, S. D. Mylius, et O. Diekmann. 2008. « When does evolution optimize? » *Evolutionary Ecology Research* 10 (5): 629-54.
- Metz, J.A.J., R.M Nisbet, et S.A.H. Geritz. 1992. « How should we define “fitness” for general ecological scenarios? » *Trends in Ecology & Evolution* 7 (6): 198-202.
- Meyer, Sebastian T., Meike Neubauer, Emma J. Sayer, Inara R. Leal, Marcelo Tabarelli, et Rainer Wirth. 2013. « Leaf-cutting ants as ecosystem engineers: Topsoil and??litter perturbations around *Atta cephalotes* nests reduce nutrient availability ». *Ecological Entomology* 38 (5): 497-504. <https://doi.org/10.1111/een.12043>.
- Mitri, Sara, João B Xavier, et Kevin R Foster. 2011. « Social evolution in multispecies biofilms. » *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 108 Suppl (juin): 10839-46. <https://doi.org/10.1073/pnas.1100292108>.
- Mouquet, Nicolas, et Michel Loreau. 2002. « Coexistence in Metacommunities: The Regional Similarity Hypothesis ». *The American Naturalist* 159 (4): 420-26. <https://doi.org/10.1086/338996>.

- Mueller, Ulrich G., Nicole M. Gerardo, Duur K. Aanen, Diana L. Six, et Ted R. Schultz. 2005. « The Evolution of Agriculture in Insects ». *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36 (1): 563-95. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.36.102003.152626>.
- Niehus, R., A. Picot, N.M. Oliveira, S. Mitri, et K.R. Foster. 2017. « The evolution of siderophore production as a competitive trait ». *Evolution* 71 (6). <https://doi.org/10.1111/evo.13230>.
- Nurmi, Tuomas, Stefan Geritz, Kalle Parvinen, et Mats Gyllenberg. 2008. « Evolution of specialization in resource utilization in structured metapopulations. » *Journal of biological dynamics* 2 (3): 297-322. <https://doi.org/10.1080/17513750701769907>.
- Odling-Smee, F. John, Kevin N. Laland, et Marcus W. Feldman. 1996. « Niche Construction ». *American Naturalist* 147 (4): 641-48.
- . 2013. *Niche Construction: The Neglected Process in Evolution (MPB-37)*. Princeton University Press.
- Offenberg, J. 2001. « Balancing between mutualism and exploitation: The symbiotic interaction between *Lasius* ants and aphids ». *Behavioral Ecology and Sociobiology* 49 (4): 304-10. <https://doi.org/10.1007/s002650000303>.
- Oglesby, Amanda G., John M. Farrow, Joon Hee Lee, Andrew P. Tomaras, E. P. Greenberg, Everett C. Pesci, et Michael L. Vasil. 2008. « The influence of iron on *Pseudomonas aeruginosa* physiology: A regulatory link between iron and quorum sensing ». *Journal of Biological Chemistry* 283 (23): 15558-67. <https://doi.org/10.1074/jbc.M707840200>.
- Okasha, S., et J. Martens. 2016. « Hamilton's rule, inclusive fitness maximization, and the goal of individual behaviour in symmetric two-player games ». *Journal of Evolutionary Biology* 29 (3): 473-82. <https://doi.org/10.1111/jeb.12808>.
- Oliveira, Nuno M., Rene Niehus, et Kevin R. Foster. 2014. « Evolutionary limits to cooperation in microbial communities ». *Proceedings of the National Academy of Sciences*, décembre, 201412673-201412673. <https://doi.org/10.1073/pnas.1412673111>.
- Olsen, Esben M., Mikko Heino, George R. Lilly, M. Joanne Morgan, John Bratney, Bruno Ernande, et Ulf Dieckmann. 2004. « Maturation trends indicative of rapid evolution preceded the collapse of northern cod ». *Nature* 428 (April): 4-7. <https://doi.org/10.1038/nature02453.1>.
- Paine, RT. 1966. « Food web complexity and species diversity ». *American Naturalist* 100 (910): 65-75.
- Parvinen, Kalle, et Martijn Egas. 2004. « Dispersal and the evolution of specialisation in a two-habitat type metapopulation. » *Theoretical population biology* 66 (3): 233-48. <https://doi.org/10.1016/j.tpb.2004.06.002>.

- Pfennig, David W., et Karin S. Pfennig. 2012. « Development and Evolution of Character Displacement: Evo-Devo of Character Displacement ». *Annals of the New York Academy of Sciences* 1256 (1): 89-107. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2011.06381.x>.
- Pocock, Michael J O, Darren M Evans, et Jane Memmott. 2012. « The robustness and restoration of a network of ecological networks. » *Science* 335 (6071): 973-77. <https://doi.org/10.1126/science.1214915>.
- Poisot, Timothée, Elsa Canard, Nicolas Mouquet, et Michael E. Hochberg. 2012. « A comparative study of ecological specialization estimators ». *Methods in Ecology and Evolution* 3 (3): 537-44. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2011.00174.x>.
- Poole, Keith, et Geoffrey a. McKay. 2003. « Iron acquisition and its control in *Pseudomonas aeruginosa*: many roads lead to Rome ». *Front. Biosci.*, 661-86.
- Pringle, Robert M., Daniel F. Doak, Alison K. Brody, Rudy Jocqué, Todd M. Palmer, et Pringle. 2010. « Spatial Pattern Enhances Ecosystem Functioning in an African Savanna ». *PLoS biology* 8 (5): e1000377-e1000377. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1000377>.
- Pyke, GH, HR Pulliam, et E Charnov. 1977. « Optimal foraging: a selective review of theory and tests ». *Quarterly Review of Biology* 52 (2): 138-54.
- Rainey, Paul B., Nicolas Desprat, William W. Driscoll, et Xue-Xian Zhang. 2014. « Microbes are not bound by sociobiology: Response to Kümmerli and Ross-Gillespie (2013) ». *Evolution* 68: 3344-55. <https://doi.org/10.1111/evo.12508>.
- Rankin, Daniel J., Katja Bargum, et Hanna Kokko. 2007. « The tragedy of the commons in evolutionary biology ». *Trends in Ecology and Evolution* 22 (12): 643-51. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.07.009>.
- Ravigné, Virginie, Ulf Dieckmann, et Isabelle Olivieri. 2009. « Live where you thrive: joint evolution of habitat choice and local adaptation facilitates specialization and promotes diversity. » *The American naturalist* 174 (4): E141-69. <https://doi.org/10.1086/605369>.
- Reader, RJ. 1992. « Herbivory as a confounding factor in an experiment measuring competition among plants ». *Ecology* 73 (1): 373-76.
- Rosenzweig, Michael L. 1978. « Competitive Speciation ». *Biological Journal of the Linnean Society* 10 (3): 275-89. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1978.tb00016.x>.
- Ross-Gillespie, Adin, Andy Gardner, Stuart A. a West, Ashleigh S. S Griffin, Adin Ross Gillespie, Andy Gardner, Stuart A. a West, et Ashleigh S. S Griffin. 2007. « Frequency dependence and cooperation: theory and a test with bacteria. » *The American Naturalist* 170 (3): 331-42. <https://doi.org/10.1086/519860>.
- Rueffler, Claus, Joachim Hermisson, et Günter P Wagner. 2012. « Evolution of functional specialization and division of labor. » *Proceedings of the National Academy of*

- Sciences of the United States of America* 109 (6): E326-35.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1110521109>.
- Ryan, P. A., S. T. Powers, et R. A. Watson. 2016. « Social niche construction and evolutionary transitions in individuality ». *Biology and Philosophy* 31 (1): 59-79.
<https://doi.org/10.1007/s10539-015-9505-z>.
- Sanders, Dirk, Clive G. Jones, Elisa Thébault, Tjeerd J Bouma, Tjisse van der Heide, Jim van Belzen, et Sébastien Barot. 2014. « Integrating ecosystem engineering and food webs ». *Oikos*.
- Sauve, Alix M. C., Colin Fontaine, et Elisa Thébault. 2015. « Stability of a diamond-shaped module with multiple interaction types ». *Theoretical Ecology* 9 (1): 27-37.
<https://doi.org/10.1007/s12080-015-0260-1>.
- Schluter, D. 1994. « Experimental Evidence That Competition Promotes Divergence in Adaptive Radiation ». *Science* 266 (5186): 798-801.
<https://doi.org/10.1126/science.266.5186.798>.
- Scott-Phillips, Thomas C, Kevin N Laland, David M Shuker, Thomas E Dickins, et Stuart a West. 2014. « The niche construction perspective: a critical appraisal. » *Evolution; international journal of organic evolution* 68 (5): 1231-43.
<https://doi.org/10.1111/evo.12332>.
- Shukla, Jagadish, Carlos Nobre, et Piers Sellers. 1990. « Amazon deforestation and climate change ». *Science* 247 (4948): 1322-25.
- Silver, Matt, et Ezequiel Di Paolo. 2006. « Spatial effects favour the evolution of niche construction. » *Theoretical population biology* 70 (4): 387-400.
<https://doi.org/10.1016/j.tpb.2006.08.003>.
- Simpson, E. H. 1951. « The Interpretation of Interaction in Contingency Tables ». *Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Methodological)* 13.
<http://www.jstor.org/stable/2984065>.
- Smil, Vaclav. 2011. « Harvesting the Biosphere: The Human Impact ». *Population and Development Review* 37 (4): 613-36. <https://doi.org/10.1111/j.1728-4457.2011.00450.x>.
- Stadler, B, et A F G Dixon. 1999. « Ant attendance in aphids: why different degrees of myrmecophily? » *Ecological Entomology* 24 (3): 363-69.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.1999.00195.x>.
- Stadler, Bernhard, et Anthony F.G. Dixon. 2005. « Ecology and Evolution of Aphid-Ant Interactions ». *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36 (1): 345-72.
<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.36.091704.175531>.
- Strauss, Sharon Y., et Rebecca E. Irwin. 2004. « Ecological and Evolutionary Consequences of Multispecies Plant-Animal Interactions ». *Annual Review of Ecology, Evolution,*

- and *Systematics* 35 (1): 435-66.
<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.35.112202.130215>.
- Strauss, SY. 1991. « Indirect effects in community ecology: their definition, study and importance ». *Trends in Ecology & Evolution* 6 (7): 206-10.
- Svensson, Erik I. 2018. « On Reciprocal Causation in the Evolutionary Process ». *Evolutionary Biology* 45 (1): 0-39. <https://doi.org/10.1007/s11692-017-9431-x>.
- Tanentzap, Andrew J, Anthony Lamb, Susan Walker, et Andrew Farmer. 2015. « Resolving Conflicts between Agriculture and the Natural Environment ». *PLOS Biology* 13 (9): e1002242-e1002242. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1002242>.
- Tarnita, Corina E., Juan A. Bonachela, Efrat Sheffer, Jennifer A. Guyton, Tyler C. Coverdale, Ryan A. Long, et Robert M. Pringle. 2017. « A theoretical foundation for multi-scale regular vegetation patterns ». *Nature* 541 (7637): 398-401. <https://doi.org/10.1038/nature20801>.
- Terry, J. Christopher D., Rebecca J. Morris, et Michael B. Bonsall. 2017. « Trophic interaction modifications: an empirical and theoretical framework ». *Ecology Letters* 20 (10): 1219-30. <https://doi.org/10.1111/ele.12824>.
- Thompson, John N, et Bradley M Cunningham. 2002. « Geographic structure and dynamics of coevolutionary selection. » *Nature* 417 (6890): 735-38. <https://doi.org/10.1038/nature00810>.
- Thrall, Peter H., Michael E. Hochberg, Jeremy J. Burdon, et James D. Bever. 2007. « Coevolution of symbiotic mutualists and parasites in a community context ». *Trends in Ecology & Evolution* 22 (3): 120-26.
- Thrall, Peter H., John G. Oakeshott, Gary Fitt, Simon Southerton, Jeremy J. Burdon, Andy Sheppard, Robyn J. Russell, Myron Zalucki, Mikko Heino, et R. Ford Denison. 2011. « Evolution in agriculture: The application of evolutionary approaches to the management of biotic interactions in agro-ecosystems ». *Evolutionary Applications* 4 (2): 200-215. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2010.00179.x>.
- Thutupalli, Shashi, Sravanti Uppaluri, George W. A. Constable, Simon A. Levin, Howard A. Stone, Corina E. Tarnita, et Clifford P. Brangwynne. 2017. « Farming and public goods production in *Caenorhabditis elegans* populations ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 114 (9): 2289-94. <https://doi.org/10.1073/pnas.1608961114>.
- Tilman, D. 1980. « Resources: a graphical-mechanistic approach to competition and predation ». *The American Naturalist* 116 (3): 362-93.
- . 1985. « The resource-ratio hypothesis of plant succession ». *The American Naturalist* 125 (6): 827-827.
- Traxler, Matthew F, Jeramie D Watrous, Theodore Alexandrov, Pieter C Dorrestein, et Roberto Kolter. 2013. « Interspecies interactions stimulate diversification of the

- Streptomyces coelicolor secreted metabolome. » *mBio* 4 (4).
<https://doi.org/10.1128/mBio.00459-13>.
- Tromeur, Eric, et Nicolas Loeuille. 2017. « Balancing Yield with Resilience and Conservation Objectives in Harvested Predator-Prey Communities ». *Oikos* 126 (12): 1780-89.
<https://doi.org/10.1111/oik.03985>.
- Urban, Mark C, Mathew a Leibold, Priyanga Amarasekare, Luc De Meester, Richard Gomulkiewicz, Michael E Hochberg, Christopher a Klausmeier, et al. 2008. « The evolutionary ecology of metacommunities. » *Trends in ecology & evolution* 23 (6): 311-17. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.02.007>.
- Urban, Mark C. 2006. « Maladaptation and Mass Effects in a Metacommunity: Consequences for Species Coexistence ». *The American Naturalist* 168 (1): 28-40.
<https://doi.org/10.1086/505159>.
- West, Stuart a, et Angus Buckling. 2003. « Cooperation, virulence and siderophore production in bacterial parasites. » *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society* 270 (1510): 37-44. <https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2209>.
- Whitham, Thomas G., Joseph K. Bailey, Jennifer A. Schweitzer, Stephen M. Shuster, Randy K. Bangert, Carri J. LeRoy, Eric V. Lonsdorf, et al. 2006. « A Framework for Community and Ecosystem Genetics: From Genes to Ecosystems ». *Nature Reviews Genetics* 7 (7): 510-23. <https://doi.org/10.1038/nrg1877>.
- Whitham, Thomas G., William P. Young, Gregory D. Martinsen, Catherine A. Gehring, Jennifer A. Schweitzer, Stephen M. Shuster, Gina M. Wimp, et al. 2003. « COMMUNITY AND ECOSYSTEM GENETICS: A CONSEQUENCE OF THE EXTENDED PHENOTYPE ». *Ecology* 84 (3): 559-73. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2003\)084\[0559:CAEGAC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2003)084[0559:CAEGAC]2.0.CO;2).
- Wootton, J T. 1994. « The Nature and Consequences of Indirect Effects in Ecological Communities ». *Annual Review of Ecology and Systematics* 25 (1): 443-66.
<https://doi.org/10.1146/annurev.es.25.110194.002303>.
- Yoo, Ho Jung S, et David A. Holway. 2011. « Context-dependence in an ant-aphid mutualism: Direct effects of tending intensity on aphid performance ». *Ecological Entomology* 36 (4): 450-58. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2011.01288.x>.
- Zhang, Xue Xian, et Paul B. Rainey. 2013. « Exploring the sociobiology of pyoverdinin-producing pseudomonas ». *Evolution* 67: 3161-74. <https://doi.org/10.1111/evo.12183>.
- Zhang, Yanling, Feng Fu, Te Wu, Guangming Xie, et Long Wang. 2013. « A tale of two contribution mechanisms for nonlinear public goods. » *Scientific reports* 3: 2021-2021. <https://doi.org/10.1038/srep02021>.

Résumé

La niche écologique d'un organisme correspond à l'environnement biotique et abiotique dans lequel il évolue et auquel il est adapté. Les organismes modifient cet environnement et donc les pressions de sélection qu'ils subissent en construisant leur niche. Les exemples de construction de niche sont nombreux : construction de structures physiques, agriculture et élevage, recyclage des nutriments, modification de l'environnement abiotique... On s'intéresse dans cette thèse aux conséquences écologiques et évolutives de la construction de niche à la fois pour l'espèce qui la pratique mais aussi à l'échelle de la communauté, voire de l'écosystème. Par exemple, la pratique de l'agriculture chez les humains a des effets majeurs sur la biodiversité et est un moteur d'évolution (sélection artificielle, adaptation à l'environnement modifié). Dans cette thèse, on développe plusieurs modèles simples de construction de niche. Le modèle principal étudié est un modèle trophique dans lequel un consommateur interagit avec deux ressources, l'une d'elles étant aidée par la construction de niche du consommateur (ce qui peut s'apparenter à de l'agriculture humaine, ou bien à la relation entre fourmis et pucerons). On étudie les conséquences des rétro-actions entre la dynamique écologique et évolutive de la construction de niche pour la coexistence des espèces et la structure des communautés, dans un contexte spatial, et non-spatial. Deux autres modèles sont consacrés à d'une part, l'étude de la construction de niche chez les micro-organismes, et d'autre part la modification de la niche par un changement d'interaction au cours du cycle de vie du papillon.

Mots-clés : écologie théorique, construction de niche, agriculture, évolution de la coopération, évolution de la spécialisation, méta-communautés, effets indirects, dynamique adaptative

Abstract

The ecological niche of an organism corresponds to the biotic and abiotic environment in which it evolves, and to which it is adapted. Organisms modify their environments, and consequently the selective pressures acting upon them, through niche construction. Niche construction examples are numerous : construction of physical structures, agriculture and pastoralism, nutrient recycling, abiotic environment alterations... In this thesis we investigate the ecological and evolutionary consequences of niche construction both for the species performing it, and for the community and ecosystem levels. For instance, agriculture in humans has major effects on biodiversity and is causing evolution in humans and other species (through artificial selection and adaptation to the agricultural modified environment). In this thesis, we develop several niche construction models. The main model consists of a trophic module in which a consumer interacts with two resources, one of them being helped through consumer niche construction (as in agriculture in humans or in the ant-aphids interaction). We study the consequences of feedbacks between ecological and evolutionary dynamics of niche construction for the species coexistence and community structure, in spatial and non-spatial contexts. Two other models are investigated : the first one is focusing on microbial niche construction, and the second one is focusing on niche modification caused by an ontogenetic change of interaction type in Lepidopteran lifecycle.

Keywords : theoretical ecology, niche construction, agriculture, social evolution, evolution of specialization, meta-community, indirect effects, adaptive dynamics