

Préférences sexuelles et évolution - une approche de modélisation

Manon Costa

Institut de Mathématiques de Toulouse



Université
de Toulouse



INSTITUT
de MATHÉMATIQUES
de TOULOUSE



Évolution des mécanismes de préférence sexuelle et leur conséquence sur la structure des communautés

Evolution : Processus qui découle de trois phénomènes : l'hérédité, la mutation et la sélection naturelle.

Sélection sexuelle est une force importante dans l'évolution intervenant dans le maintien de la diversité, la spéciation, et la sélection de phénotype.

Préférence sexuelle : mécanismes qui induisent un investissement différencié envers les individus porteurs de certains phénotypes. (choix, incompatibilités mécaniques, chimiques, temporelles ...)

Choix du partenaire \leftrightarrow Caractères sous sélection

Évolution des mécanismes de préférence sexuelle et leur conséquence sur la structure des communautés

Evolution : Processus qui découle de trois phénomènes : l'hérédité, la mutation et la sélection naturelle.

Sélection sexuelle est une force importante dans l'évolution intervenant dans le maintien de la diversité, la spéciation, et la sélection de phénotype.

Préférence sexuelle : mécanismes qui induisent un investissement différencié envers les individus porteurs de certains phénotypes. (choix, incompatibilités mécaniques, chimiques, temporelles ...)

Assortative mating

Disassortative mating

Évolution des mécanismes de préférence sexuelle et leur conséquence sur la structure des communautés

- Sous quelles conditions une préférence assortative pour un trait neutre peut-elle émerger dans une population se reproduisant au hasard ?
- À quelles conditions l'assortative mating peut-il favoriser la spéciation dans des populations structurées spatialement ?
- Comment le disassortative mating peut-il influencer l'émergence d'une diversité au locus cible ?

- 1 Introduction
- 2 Emergence d'une préférence assortative
- 3 Dissassortative mating et diversité
- 4 Conclusions et perspectives

Emergence d'une préférence assortative

- Sous quelles conditions une préférence assortative pour un trait neutre peut-elle émerger dans une population se reproduisant au hasard ?

Emergence of homogamy in a two-loci stochastic population model , C. Coron, M.C., F. Laroche, H. Leman and C. Smadi, ALEA, (2021).

Emergence d'une préférence assortative

- Sous quelles conditions une préférence assortative pour un trait neutre peut-elle émerger dans une population se reproduisant au hasard ?

Emergence of homogamy in a two-loci stochastic population model , C. Coron, M.C., F. Laroche, H. Leman and C. Smadi, ALEA, (2021).

Modèle : processus de naissance et mort multi-type

Deux loci bi-alléliques

- A/a phenotype
- P/p pour la préférence

$$(N_{Ap}, N_{ap}, N_{AP}, N_{aP})(t), t \geq 0$$

Paramètres écologiques

- b et d taux de naissance et mort
- c compétition logistique
- $K \in \mathbb{N}$ paramètre d'échelle \approx Capacité de charge du milieu. $K \rightarrow \infty$

Population résidente - reproduction uniforme

- Initialement, tous les individus portent l'allèle p et se reproduisent uniformément
- A taux b , chaque individu choisit un partenaire pour se reproduire
- hérédité Mendelienne $A \times a \rightarrow 1/2\delta_A + 1/2\delta_a$

$(N_{Ap}^{(K)}(t), N_{ap}^{(K)}(t))_{t \geq 0}$ processus de naissance et mort à valeurs dans \mathbb{N}^2

Taux de naissance

$$b_\alpha(N) = b \left(N_\alpha \frac{N_\alpha + N_{\bar{\alpha}}/2}{N_\alpha + N_{\bar{\alpha}}} + N_{\bar{\alpha}} \frac{0 \cdot N_{\bar{\alpha}} + N_\alpha/2}{N_\alpha + N_{\bar{\alpha}}} \right) = bN_\alpha,$$

Taux de mort

$$d_\alpha(N) = \left(d + \frac{c}{K}(N_A + N_a) \right) N_\alpha, \quad \alpha \in \{A, a\}.$$

Population résidente - limite en grande population

Si $\left(\frac{N_{Ap}^{(K)}(0)}{K}, \frac{N_{ap}^{(K)}(0)}{K} \right) \rightarrow_{K \rightarrow \infty} (z_A^0, z_a^0)$ alors le processus $\left(\frac{N_{Ap}^{(K)}(t)}{K}, \frac{N_{ap}^{(K)}(t)}{K} \right)$ converge en loi vers la solution d'un système dynamique Lotka Volterra compétitif

$$\begin{cases} z'_A(t) = z_A(t)(b - d - c(z_A(t) + z_a(t))) \\ z'_a(t) = z_a(t)(b - d - c(z_A(t) + z_a(t))). \end{cases}$$

[Ethier and Kurtz 1986]

Équilibre positif dès que $b > d$

$$b - d - c(z_A + z_a) = 0 \iff z_A + z_a = \bar{z} = \frac{b - d}{c}$$

Une infinité d'équilibres possibles $(\rho \frac{b-d}{c}, (1-\rho) \frac{b-d}{c})$ pour $\rho \in [0, 1]$.

Population mutante P

- **Avantage** : taux de reproduction plus élevé avec les individus du même type (a/A) :

$$b(1 + \beta_1), \quad (\beta_1 \geq 0)$$

- **Coût** : taux de reproduction plus faible avec les individus d'un autre type (a/A) :

$$b(1 - \beta_2) \quad (0 \leq \beta_2 < 1)$$

Naissance de Ap

Choosing parent

	Ap	ap	AP	aP
Ap	1	$1/2$	$1/2$	$1/4$
ap	$1/2$	0	$1/4$	0
AP	$1/2$	$1/4$	0	0
aP	$1/4$	0	0	0

█ $b(1+\beta_1)$
█ $b(1-\beta_2)$
█ b

Chosen parent

Population mutante P

- **Avantage** : taux de reproduction plus élevé avec les individus du même type (a/A) :

$$b(1 + \beta_1), \quad (\beta_1 \geq 0)$$

- **Coût** : taux de reproduction plus faible avec les individus d'un autre type (a/A) :

$$b(1 - \beta_2) \quad (0 \leq \beta_2 < 1)$$

$$\begin{aligned} b_{Ap}(N) = & bN_{Ap} + \frac{b}{N} \left[\frac{\beta_1}{2} N_{AP} N_{Ap} - \beta_2 \left(\frac{1}{4} N_{AP} N_{ap} + \frac{1}{4} N_{aP} N_{Ap} \right) \right] \\ & - \frac{b}{2N} [N_{aP} N_{Ap} - N_{AP} N_{ap}] . \end{aligned}$$

Comment quantifier l'invasion ?

- Sous quelle condition, l'allèle P envahit ? Avec quelle probabilité ?
- Après invasion, comment l'état de la population est modifié ? Dans quelle échelle de temps ?

Comment quantifier l'invasion ?

- Sous quelle condition, l'allèle P envahit ? Avec quelle probabilité ?
- Après invasion, comment l'état de la population est modifié ? Dans quelle échelle de temps ?

[N. Champagnat (2006)]

1. Invasion

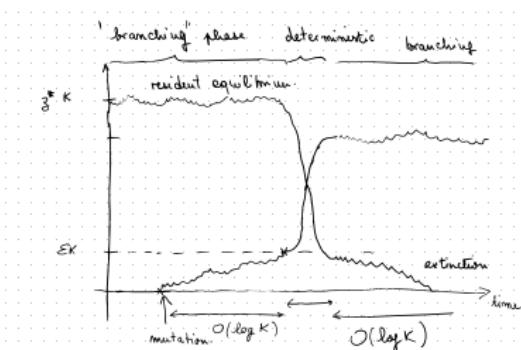
- Population résident proche de l'équilibre
- Population mutante petite - *branchement sur-critique*

2. Phase déterministe

Est-ce que les solutions convergent ? Vers quel équilibre ?

3. Extinction

Comparaison avec un branchement sous-critique



Difficultés dues au modèle

- Comme le trait a/A est neutre pour l'écologie, **l'équilibre résident n'est pas hyperbolique** (i.e. la matrice jacobienne a une valeur propre nulle).
→ Les résultats standard de grandes déviations ne sont pas adaptés [Champagnat06, Freidlin-Wentzell 84]
- Les proportions des individus A et a dans les populations mutantes et résidentes sont très liées.
→ **Les populations de p et P doivent être étudiées simultanément.**
- Le système déterministe complet est de dimension 4.

Invasion de la population P

On fait les approximations suivantes $(N_{Ap}, N_{ap}) \simeq (\rho_A, 1 - \rho_A) \frac{b-d}{c} K$ et $N_P \simeq \varepsilon K$

- On obtient un processus de branchement bi-type proche de la population P

$$\frac{b}{2} \begin{pmatrix} \rho_A(1 + \beta_1) - \frac{\beta_2}{2}(1 - \rho_A) - 1 & (1 - \rho_A)\left(1 - \frac{\beta_2}{2}\right) \\ \rho_A\left(1 - \frac{\beta_2}{2}\right) & (1 - \rho_A)(1 + \beta_1) - \frac{\beta_2}{2}\rho_A - 1 \end{pmatrix},$$

S'il est sur-critique

- ▶ l'invasion se produit avec probabilité positive
- ▶ on obtient une estimée du temps d'invasion ($\log K / \lambda$,)
- ▶ la proportion de A et a après invasion est fixée
(Kersten-Siegmund Theorem)

Invasion de la population P

On fait les approximations suivantes $(N_{Ap}, N_{ap}) \simeq (\rho_A, 1 - \rho_A) \frac{b-d}{c} K$ et $N_P \simeq \varepsilon K$

- On obtient un processus de branchement bi-type proche de la population P
- Il est sur-critique si et seulement si

$$\beta_1 > \beta_2 \quad \text{ou} \quad \rho_A(1 - \rho_A) < \frac{\beta_1(\beta_2 + 2)}{2(\beta_1 + \beta_2)(\beta_1 + 2)}.$$

Deux conditions peuvent entraîner l'invasion

- l'avantage à une reproduction homogame est supérieur à son coût.
- la diversité allélique est suffisamment faible.

Résultat obtenu

Condition initiale $(N_{\alpha P}(0), N_{\bar{\alpha}P}(0)) = (1, 0)$, $\alpha \in \mathfrak{A}$

$$\left(\frac{N_{Ap}^K(0)}{K}, \frac{N_{ap}^K(0)}{K} \right) \xrightarrow[K \rightarrow \infty]{\mathbb{P}} \left(\rho_A \frac{b-d}{c}, (1-\rho_A) \frac{b-d}{c} \right), \quad \rho_A > 1/2$$

Si

$$\beta_1 > \beta_2 \quad \text{ou} \quad \frac{N_{ap}(0)}{N_p(0)} \frac{N_{Ap}(0)}{N_p(0)} < \frac{\beta_1(\beta_2 + 2)}{2(\beta_1 + \beta_2)(\beta_1 + 2)}.$$

Avec probabilité positive, la population AP se fixe en temps $\left(\frac{1}{\lambda} + \frac{2}{b\beta_1}\right) \log K$. Sinon, la population P s'éteint.

L'invasion entraîne la disparition de la diversité sur le locus A/a, seul l'allèle majoritaire initialement survit.

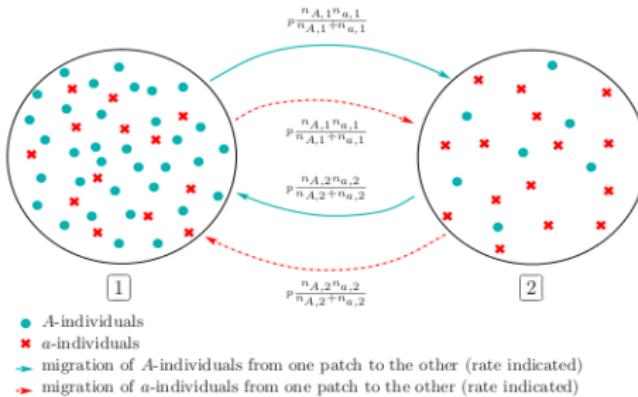
Autres questions abordées

- À quelles conditions l'assortative mating peut-il favoriser la spéciation sympatrique ?
- Comment la diploïdie et la co-dominance influencent ce phénomène ?

A stochastic model for speciation by mating preference, C. Coron, M.C., H. Leman and C. Smadi. J. of Math. Biol. (2018)

A stochastic model for reproductive isolation under asymmetrical mating preferences. H. Leman. Bulletin of mathematical biology, 80(9) :2502-2525, 2018.

Looking for the right mate in diploid species : How does genetic dominance affect the spatial differentiation of a sexual trait ?, C. Smadi, H. Leman, V. Llaurens, J. of Theo. Biol. (2018).



- 1 Introduction
- 2 Emergence d'une préférence assortative
- 3 Dissassortative mating et diversité
- 4 Conclusions et perspectives

Dissassortative mating et diversité

- Comment le disassortative mating peut-il influencer l'émergence d'une diversité au locus cible ?

Origin and persistence of polymorphism in loci targeted by dissassortative preference : a general model, C. Coron,
M.C., H. Leman, V. Llaurens and C. Smadi.J. of Math. Biol. (2023)

Dissassortative mating et diversité

- Comment le disassortative mating peut-il influencer l'émergence d'une diversité au locus cible ?

Origin and persistence of polymorphism in loci targeted by dissassortative preference : a general model, C. Coron, M.C., H. Leman, V. Llaurens and C. Smadi.J. of Math. Biol. (2023)

Un locus ciblé par la préférence

- A_1, \dots, A_k allèles
- $N_i(t)$ nombre d'individus portant l'allèle i au temps t
- Mortalité** : chaque individu meurt à taux $d + \frac{c}{K} \sum_{j=1}^k N_j$
- Reproduction** : taux de naissance des individus A_i

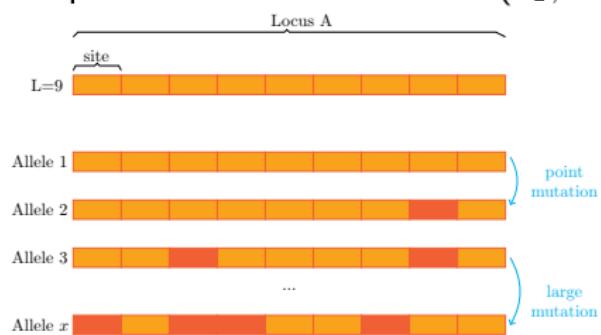
$$N_i(t) \left(b \sum_{j=1}^k (1 + s_{ij}) \frac{N_j(t)}{N(t)} \right)$$

s_{ij} avantage sélectif de la paire $A_i A_j$.

Exemple - distance génétique et avantage sélectif

Les individus sont caractérisés par leur génome à L loci.

Chaque allèle est de la forme $(x_1, \dots, x_L) \in \{0, 1\}^L$



$$s_{ij} = d(A_i, A_j)^\alpha,$$

- d distance entre allèles
- $\alpha > 0$ joue sur la sous-additivité

Approximation en grande population

Dans ce travail, on considère une échelle macroscopique $K \rightarrow \infty$.

Proposition

La population renormalisée $\left(\frac{N_{A_1}(t)}{K}, \frac{N_{A_2}(t)}{K}, \dots, \frac{N_{A_k}(t)}{K} \right)_{t \in [0, T]}$ est alors proche de la solution $(z_1(t), z_2(t), \dots, z_k(t))_{t \in [0, T]}$ du système déterministe

$$\begin{cases} \dot{z}_i(t) = z_i(t) \left(b \sum_{j=1}^k (1 + s_{ij}) \frac{z_j(t)}{z(t)} - d - cz(t) \right), & 1 \leq i \leq k \end{cases}$$

avec $z(t) = \sum_{j=1}^k z_j(t)$.

Existence d'équilibres positifs

On note $M = (s_{ij})$ matrice des avantages sélectifs.

Théorème

- Si $\det(M) \neq 0$, le système admet un équilibre positif si et seulement si

$$M^{-1}1 > 0.$$

Dans ce cas, l'équilibre est unique et s'écrit

$$Z^* = \frac{1}{c1^T M^{-1}1} \left(b + \frac{b}{1^T M^{-1}1} - d \right) M^{-1}1$$

- Z^* est localement (et globalement) stable si et seulement si M admet 1 valeur propre positive et $k - 1$ négatives.

Si $\det(M) = 0$, alors il peut y avoir aucun ou une infinité d'équilibre positifs.

Emergence d'une diversité ?

A partir du système dynamique,

- 1) **Partant d'un ensemble d'allèle**, on calcule l'équilibre stable du système différentiel.
- 2) **Si un allèle *mutant*** apparaît dans cette population résidente, on détermine s'il peut envahir.
 - Oui : on repasse à l'étape 1) avec un ensemble d'allèle augmenté.
 - Non : on recommence l'étape 2) pour une mutation future.

Emergence d'une diversité ?

A partir du système dynamique,

- 1) **Partant d'un ensemble d'allèle**, on calcule l'équilibre stable du système différentiel.
- 2) **Si un allèle mutant** apparaît dans cette population résidente, on détermine s'il peut envahir.
 - Oui : on repasse à l'étape 1) avec un ensemble d'allèle augmenté.
 - Non : on recommence l'étape 2) pour une mutation future.

L'évolution peut être vue comme une chaîne de markov sur l'ensemble des équilibres stables des systèmes dynamiques associés à différents ensembles d'allèles

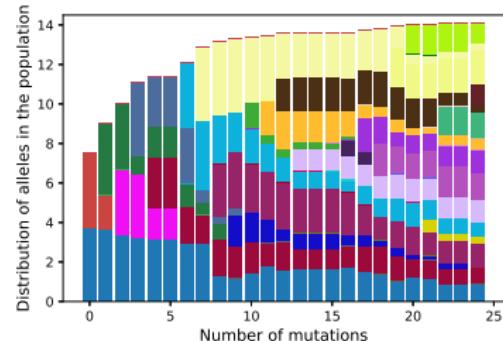
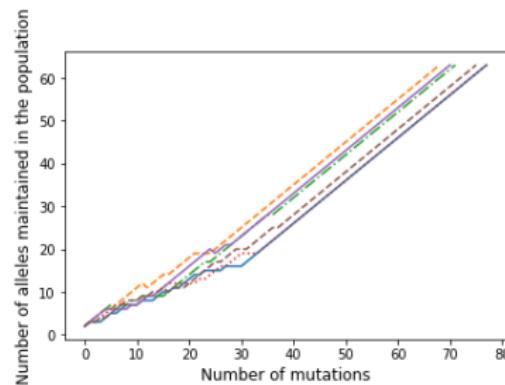
Structure limite

$$s_{ij} = d(A_i, A_j)^\alpha,$$

Mutations : On suppose qu'une mutation modifie un unique allèle.

Nos résultats démontrent que le paramètre α est déterminant pour la structure de la communauté.

- si $\alpha < 1$, la communauté comportant tous les allèles est stable.



Structure limite

$$s_{ij} = d(A_i, A_j)^\alpha,$$

Mutations : On suppose qu'une mutation modifie un unique allèle.

Nos résultats démontrent que **le paramètre α est déterminant pour la structure de la communauté.**

- si $\alpha \geq 1$, on peut montrer théoriquement que
 - la communauté comportera toujours **deux allèles uniquement**,
 - **la distance entre les deux types augmente** jusqu'à atteindre les deux génotypes extrêmes $(0, \dots, 0)$ et $(1, \dots, 1)$

Structure limite

$$s_{ij} = d(A_i, A_j)^\alpha,$$

Mutations : On suppose qu'une mutation modifie un unique allèle.

Nos résultats démontrent que le paramètre α est déterminant pour la structure de la communauté.

- Ces résultats sont extrêmement sensibles au noyau de mutation choisi, des communautés intermédiaires existent et peuvent émerger de mutations successives.

Conclusions et perspectives

- Les modèles développés ici permettent de montrer comment certains **paramètres à l'échelle des individus** ont un rôle clé dans l'émergence de certains phénotypes, ou le maintien de la diversité **à l'échelle de la population**.

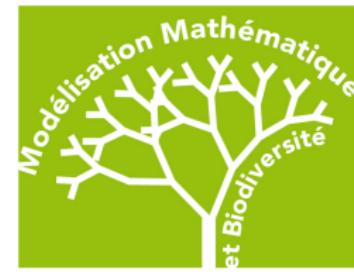
Questions pour la suite :

- Comment les choix de partenaires peuvent influer sur la transmission du matériel génétique dans les populations biparentales ?

Conclusions et perspectives

L'objectif dans ces différents travaux :

- est d'avoir un modèle simple avec des paramètres ayant un sens biologique,
- d'obtenir des résultats mathématiques sur le comportement du modèle en fonction des échelles considérées,
- de compléter si nécessaire par une étude numérique,
- donner le sens biologique des résultats obtenus.



Merci de votre attention !