

Université de Montréal

Sex-ratio optimal dans des populations structurées

par

Josiane Courteau

Département de mathématiques et de statistique

Faculté des arts et des sciences

Thèse présentée à la faculté des études supérieures

en vue de l'obtention du grade de

Philosophiæ Doctor (Ph.D.)

en mathématiques

Orientation mathématiques appliquées

Octobre, 1996

© Josiane Courteau, 1996





National Library
of Canada

Bibliothèque nationale
du Canada

Acquisitions and
Bibliographic Services

Acquisitions et
services bibliographiques

395 Wellington Street
Ottawa ON K1A 0N4
Canada

395, rue Wellington
Ottawa ON K1A 0N4
Canada

Your file *Votre référence*

Our file *Notre référence*

The author has granted a non-exclusive licence allowing the National Library of Canada to reproduce, loan, distribute or sell copies of this thesis in microform, paper or electronic formats.

L'auteur a accordé une licence non exclusive permettant à la Bibliothèque nationale du Canada de reproduire, prêter, distribuer ou vendre des copies de cette thèse sous la forme de microfiche/film, de reproduction sur papier ou sur format électronique.

The author retains ownership of the copyright in this thesis. Neither the thesis nor substantial extracts from it may be printed or otherwise reproduced without the author's permission.

L'auteur conserve la propriété du droit d'auteur qui protège cette thèse. Ni la thèse ni des extraits substantiels de celle-ci ne doivent être imprimés ou autrement reproduits sans son autorisation.

0-612-26661-3

Canada

Université de Montréal

Faculté des études supérieures

Cette thèse de doctorat intitulée:

“Sex-ratio optimal dans des populations structurées”

présentée par

Josiane Courteau

a été évaluée par un jury composé des personnes suivantes:

(président-rapporteur)

(directeur de recherche)

(membre du jury)

(examineur externe)

Thèse acceptée le:



Université de Montréal

Bibliothèque



Sommaire

Un biais en faveur des femelles a été observé chez certaines espèces d'insectes et de mites. W.D. Hamilton, en 1967, a été le premier à montrer que ceci devrait se produire lorsque les accouplements se font à l'intérieur de groupes et que les femelles inséminées se dispersent ensuite pour reformer d'autres groupes. Des conditions pour déterminer les sex-ratios critiques ainsi que des conditions d'optimalité de ces sex-ratios sont développées. À l'aide de ces méthodes, nous obtenons le sex-ratio optimal dans une population haplo-diploïde avec contrôle du sex-ratio par les mâles et par les femelles, lorsqu'une proportion fixe des femelles s'accouplent avec les mâles du groupe, les autres s'accouplant au hasard dans la population. Ceci correspond à une migration partielle des mâles avant accouplement. Nous déterminons également de façon exacte, certains des sex-ratios optimaux (obtenus seulement numériquement jusqu'ici) dans le cas d'immigration uniforme et proportionnelle, avant et après accouplement.

D'autre part, nous considérons une population hermaphrodite soumise à un faible taux de migration après accouplement. Supposons que deux gènes déterminant le sex-ratio sont présents dans la population à n'importe quelle fréquence et que ces gènes peuvent muter de l'un vers l'autre. Nous avons, à l'aide d'équations de diffusion, déterminé la distribution de la fréquence des deux gènes à l'équilibre, et en avons déduit un certain sex-ratio "optimal".

Enfin, nous nous sommes intéressés à la stochasticité des paramètres tels que la taille des groupes ainsi que le nombre de rejetons par femelle. Seule une approximation du sex-ratio optimal lorsqu'il y a peu de variation des paramètres avait été obtenue jusqu'à maintenant. Nous présentons un calcul exact permettant de déterminer le sex-ratio optimal dans le cas où le nombre de rejetons par femelle est de loi de Poisson et la taille des groupes est de loi quelconque.

Remerciements

Je voudrais tout d'abord remercier mon directeur de recherche, monsieur Sabin Lessard, pour l'aide constante qu'il m'a prodiguée tout au long de mes études au doctorat.

J'aimerais également remercier le conseil de la recherche en sciences naturelles et en génie (CRSNG), la Faculté des études supérieures de l'Université de Montréal (FES), l'Institut des sciences mathématiques (ISM) de même que mon directeur de recherche pour leur soutien financier m'ayant permis de mener à bien ce travail, ainsi que le Département de mathématiques et de statistique pour avoir mis à ma disposition tout l'équipement informatique nécessaire à sa réalisation.

Enfin, mille mercis à toute ma famille et à tous mes amis pour leur support moral.

Table des matières

Sommaire	i
Remerciements	ii
Liste des Tableaux	v
Introduction	1
1 Sex-ratio critique dans des populations structurées	8
1.1 Méthode générale	10
1.2 Modèle I	14
1.2.1 Population haplo-diploïde	14
1.2.2 Populations haploïde et diploïde	27
1.2.3 Tableau récapitulatif et interprétation des résultats	32
1.3 Modèle II	33
1.3.1 Immigration proportionnelle	34
1.3.2 Immigration uniforme	38
1.3.3 Remarques	40
1.4 Modèle III	40
1.4.1 Cas $N=1$	41
1.4.2 Cas $N=2$ (Population haploïde)	58
1.4.3 Tableau des résultats et remarques	61
2 Optimalité du sex-ratio critique dans des populations structurées	63
2.1 Méthode générale	63
2.1.1 Condition d'optimalité ESS	66
2.1.2 Condition d'optimalité CSS	68

2.1.3	Remarque	71
2.2	Modèle I	72
2.2.1	Population haplo-diploïde	72
2.2.2	Populations haploïde et diploïde	77
2.3	Modèle II	79
2.3.1	Immigration proportionnelle	79
2.3.2	Immigration uniforme	80
2.4	Modèle III	81
2.4.1	Population haploïde - cas $N=1$	81
2.4.2	Population diploïde - cas $N=1$	82
2.4.3	Population haplo-diploïde - cas $N=1$	83
2.5	Remarques	86
3	Étude du sex-ratio optimal par des équations de diffusion	88
3.1	Équation "forward" de Kolmogorov	91
3.2	Équation de diffusion associée au modèle	94
3.3	Distribution à l'équilibre	98
3.4	Sex-ratio "optimal"	102
4	Effets de la stochasticité des paramètres sur le sex-ratio optimal	105
4.1	Étude du sex-ratio optimal à la manière de Nishimura	106
4.2	Ajout des termes du troisième degré dans le développement de la fonction $E[W]$	109
4.3	Quelques cas particuliers	114
4.4	Calcul exact de $E[W]$ lorsque T est une variable aléatoire de Poisson	116
4.4.1	Cas où N est une variable aléatoire quelconque	116
4.4.2	Cas où N est fixe	123
4.4.3	Cas où N est de loi de Poisson de moyenne ν	124
4.4.4	Cas où N est de loi binomiale de paramètres n et p	125
4.4.5	Cas où $N + 1$ est de loi géométrique de paramètre p	125
4.4.6	Cas où $N + 2$ est de loi binomiale négative de paramètres 2 et p	126
4.4.7	Résultats et analyse	127

Conclusion	129
A Matrice $M(r, r)$ dans le cas du Modèle II	132
B Matrice $\frac{\partial}{\partial s}M(r, s) _{s=r}$ dans le cas du Modèle II (Immigration proportionnelle)	133
C Matrice $\frac{\partial}{\partial s}M(r, s) _{s=r}$ dans le cas du Modèle II (Immigration uniforme)	135
Références	137

Liste des tableaux

0.1	<i>R</i> : reproduction, <i>A</i> : accouplement, <i>Reg</i> : régulation, <i>D_f</i> : dispersion complète des femelles, <i>D_m</i> : dispersion complète des mâles, <i>M_f</i> : migration partielle des femelles (proportion d'émigration des femelles), <i>M_m</i> : migration partielle des mâles (proportion d'émigration des mâles), <i>T</i> : nombre de rejetons par femelle et <i>n</i> : taille des groupes.	7
1.1	Liste des sex-ratios critiques obtenus pour le modèle I avec régulation et sans régulation, répartis selon la ploïdie des individus ainsi que le sexe contrôlant le sex-ratio. Les valeurs de <i>r</i> ont été déterminées quelle que soit la stratégie adoptée par les hétérozygotes <i>RS</i> (cas diploïde et haplo-diploïde avec contrôle par les femelles). Rappelons que <i>β</i> représente la proportion de femelles qui s'accouplent avec les mâles du même groupe.	33
1.2	Liste des sex-ratios critiques obtenus pour le modèle III répartis selon la ploïdie des individus ainsi que le mode de dispersion des immigrants. Les paramètres <i>d₁</i> et <i>d₂</i> représentent respectivement les proportions de rejetons femelles et de rejetons mâles qui émigrent avant de s'accoupler.	62
4.1	Liste des sex-ratios optimaux au sens ESS obtenus lorsque <i>T</i> est de loi de Poisson de moyenne <i>λ</i> . La colonne de droite représente le sex-ratio obtenu dans le cas où <i>λ</i> est excessivement grand.	128

Introduction

Le rapport numérique des sexes (ou sex-ratio) a suscité beaucoup d'intérêt chez de nombreux biologistes depuis les quatre dernières décennies. En 1958, Fisher [11] a été le premier à expliquer comment la sélection naturelle nous amène à une parité numérique des sexes. Son raisonnement se présente comme suit:

- 1) Supposons qu'à la naissance il y ait plus de femelles que de mâles.
- 2) Un nouveau-né mâle aura alors plus d'opportunités qu'un nouveau-né femelle pour se reproduire.
- 3) Donc, les parents génétiquement prédisposés à produire plus de mâles que de femelles auront plus de petits-enfants que la moyenne.
- 4) Ainsi, les gènes favorisant la production de mâles augmenteront en fréquence, de même que le nombre de nouveaux-nés mâles.
- 5) Au fur et à mesure que l'on s'approche de la parité numérique des sexes, l'avantage associé à de tels gènes s'estompe.
- 6) Ce raisonnement s'applique également si l'on remplace les mâles par les femelles. Donc, la parité numérique des sexes est une situation optimale.

L'argument de Fisher suppose implicitement que la compétition se fait entre tous les membres de même sexe de la population entière. Cette condition n'est évidemment pas satisfaite lorsque les accouplements se font localement. Dans ce dernier cas, la compétition se fait entre voisins qui, souvent, s'avèrent être apparentés. Hamilton [13] en 1967 s'est intéressé à l'effet de cette compétition locale sur le sex-ratio. Il montre en effet que dans de telles situations, un biais en faveur des femelles devrait s'observer

et que ce biais devrait s'atténuer à mesure que le champ d'accouplement s'élargi. Une quantité d'observations faites sur des arthropodes, tels les insectes et les mites, confirment les prédictions de Hamilton [13]. Dans la plupart des cas, les accouplements se faisaient à l'intérieur d'un cadre très restreint, et on a noté un fort biais en faveur des femelles.

Dans le but de mieux présenter les hypothèses ainsi que les résultats obtenus sur le sujet, définissons quelques notions de base en génétique des populations.

Chaque être vivant est constitué de chromosomes, porteurs du bagage génétique. La localisation d'un gène particulier sur un chromosome est appelé *locus*. Lors de l'accouplement de deux individus de sexe opposé, il y a formation de *gamètes*. Ces gamètes sont des cellules reproductives sexuées possédant la moitié des chromosomes des autres cellules de l'organisme. En unissant les gamètes des deux sexes, il y a formation de l'oeuf, ou *zygote*, d'où sortira un nouvel être vivant. On dira qu'un individu est *haploïde* au locus considéré si un seul exemplaire du chromosome correspondant est présent. Un tel individu aura alors un seul gène à ce locus. De façon analogue, on dira qu'un individu est *diploïde* au locus considéré si deux exemplaires sont présents. Un tel individu aura alors deux gènes à ce locus. L'ensemble des gènes à ce locus (un ou deux selon la ploïdie de l'individu), est appelé *génotype* et la réalisation du génotype est appelé *phénotype*. Un individu sera dit *haplo-diploïde* si les mâles sont haploïdes et les femelles diploïdes au locus considéré. On retrouve ce phénomène chez certaines espèces d'insectes comme les guêpes, les mâles provenant d'oeufs non-fertilisés et les femelles d'oeufs fertilisés.

À partir de maintenant et tout au long de cette thèse, on appellera *sex-ratio* la proportion de mâles dans la progéniture. On supposera que le *sex-ratio* est complètement déterminé par le ou les gènes à un locus. De plus, on dira que les femelles contrôlent le *sex-ratio* si seul le génotype de la mère détermine le *sex-ratio* dans sa progéniture, de même que l'on dira que les mâles contrôlent le *sex-ratio* si seul le génotype du père détermine le *sex-ratio* dans sa progéniture.

Le modèle LMC (de l'anglais Local Mate Competition) a fait l'objet de nombreuses études depuis Hamilton [13] et il se présente de la manière suivante: considérons une population divisée en une infinité de groupes colonisés par n femelles inséminées.

Suite à la reproduction, les rejetons mâles et femelles s'accouplent à l'intérieur de leur groupe. Les rejetons femelles, maintenant inséminés, se dispersent ensuite dans la population entière et reforment au hasard d'autres groupes de taille n . On suppose que toutes les femelles sont inséminées, qu'elles ont toutes un très grand nombre de rejetons et que les générations sont séparées.

Sous de telles conditions et en supposant que les individus des deux sexes ont la même ploïdie (cas haploïde et diploïde), Hamilton [13] montre que le sex-ratio $(n-1)/2n$ devrait être observé. Il a été montré par la suite (voir Bulmer et Taylor [4]) qu'en fait le sex-ratio $(n-1)/2n$ est une stratégie qui, lorsqu'elle est adoptée par toute la population, est protégée contre l'invasion éventuelle de toute autre stratégie. Un sex-ratio ayant une telle propriété est dit optimal au sens ESS (de l'anglais Evolutionary Stable Strategy).

Nous avons rassemblé dans le tableau 0.1 la plupart des résultats obtenus jusqu'à présent, incluant ceux obtenus dans la présente thèse, en ce qui concerne le modèle LMC et ses variantes. Ce tableau contient les sex-ratios optimaux au sens ESS ainsi que les références correspondantes pour les divers modèles étudiés. Le paramètre n représente la taille des groupes, T représente le nombre de rejetons par femelle et, à moins d'avis contraire, T est supposé infini et le sex-ratio est contrôlé par les femelles. On dira qu'il y a régulation si les femelles inséminées d'un même groupe compétitionnent entre elles pour occuper les n sites disponibles.

Dans le premier chapitre, nous développons une méthode introduite à l'origine par Taylor [26] sous certaines hypothèses restrictives sur les individus mutants et permettant de déterminer les sex-ratios critiques (c'est-à-dire ceux qui sont potentiellement ESS). Nous étendons l'application de cette méthode à la situation générale où l'introduction d'un gène mutant, S , dans une population diploïde dont le gène commun est R , détermine deux sex-ratios mutants distincts (celui provenant de l'homozygote SS et celui provenant de l'hétérozygote RS). Aucune hypothèse de récessivité ou de dominance des gènes R et S n'est alors nécessaire à la détermination des sex-ratios critiques. Nous avons, de cette façon, évalué les sex-ratios critiques pour les modèles 6 et 7. Nous avons également déterminé analytiquement ce que Bulmer [3] avait trouvé numériquement dans la situation où la migration des mâles et des femelles se

fait avant l'accouplement. Nous distinguons deux types d'immigration: l'immigration uniforme, c'est-à-dire que chaque groupe reçoit la même proportion d'immigrants; et l'immigration proportionnelle, où chaque émigrant est remplacé par un immigrant de même sexe. Les résultats, pour la plupart originaux, sont présentés aux tableaux 1.1 et 1.2.

Si une grande majorité des individus de la population adoptent une stratégie suffisamment proche de la stratégie ESS et qu'un mutant est avantageé lorsqu'il adopte une stratégie encore plus près du ESS, alors on dira que la stratégie ESS est également CSS (de l'anglais Continuously Stable Strategy). Au chapitre 2, de nouvelles conditions d'optimalités ESS et CSS sont développées. Suivront les vérifications de ces conditions pour tous les modèles traités au chapitre 1.

Dans le chapitre 3, nous supposons que deux gènes déterminant le sex-ratio sont présents dans la population à n'importe quelle fréquence. Une équation différentielle est proposée pour décrire l'évolution de la fréquence d'un des deux gènes dans une population soumise à la mutation réciproque ainsi qu'à la migration. Pour des fins mathématiques, nous considérons une population haploïde et hermaphrodite, c'est-à-dire que chaque individu produit les gamètes des deux sexes. Le sex-ratio représente dans ce cas la proportion de gamètes mâles produits. La présence de mutations nous assure de l'existence d'un équilibre polymorphique (c'est-à-dire un équilibre où les deux gènes sont représentés), et l'optimalité est mesurée par la proportion des deux gènes que l'on retrouve à l'équilibre. Cette méthode consistant à approcher un modèle discret par un modèle continu, a été utilisée par Kimura [16] pour étudier l'évolution d'un caractère altruiste. À notre connaissance, aucune étude du sex-ratio par les équations de diffusion n'a été faite jusqu'à ce jour.

Rappelons que le modèle LMC suppose que chaque femelle produit un très grand nombre de rejetons. Qu'advient-il lorsque cette hypothèse contraignante est relâchée? Nagelkerke [23] s'est intéressé à la question et obtient de nombreux résultats numériques. Nishimura [24] s'est en plus intéressé à l'effet de la stochasticité du nombre de rejetons par femelle (T) ainsi que du nombre de femelles co-fondatrices d'une femelle tirée au hasard dans la population (N). Il obtient une approximation lorsque ces variables n'ont pas de trop fortes variances. Dans le chapitre 4, nous présentons le résultat de

Nishimura et déterminons de façon exacte le sex-ratio optimal au sens ESS dans la situation raisonnable où le nombre de rejetons est de loi de Poisson et N est de loi quelconque. De plus, nous éclaircissons certaines ambiguïtés quant au lien entre la définition de N par Nishimura et la taille d'un groupe n .

Modèle	Particularités	Sex-ratio ESS	Références
1- RAD_f	haploïde, diploïde	$\frac{n-1}{2n}$	Hamilton [13] Bulmer et Taylor [4]
	haplo-diploïde contrôle femelle	$\frac{(n-1)(2n-1)}{n(4n-1)}$	Bulmer et Taylor [4]
	haplo-diploïde contrôle mâle	$\frac{(n-1)}{n(4n-1)}$	Bulmer et Taylor [4]
	n aléatoire $\mu_n = E[n n \geq 1]^\dagger$	$\frac{\mu_n - 1}{2\mu_n}$	Karlin et Lessard [14] (haploïde, hermaphrodite) Nunney et Luck [25] (haploïde, diploïde)
	haploïde, diploïde $T < \infty$	résultats numériques	Nagelkerke [23]
	haploïde, diploïde T, n aléatoires	résultat approximatif donné par (4.6)	Nishimura [24] (voir chapitre 4, page 109)

$^\dagger \mu_n$ est l'espérance de la taille des groupes non-vides

Modèle	Particularités	Sex-ratio ESS	Références
1- RAD_f (suite)	haploïde, diploïde T de loi $P(\lambda)$, n aléatoire	résultat exact donné par (4.24)	Chapitre 4 page 121
2- $RAM_f Reg$	diploïde ($n=2$) haploïde ($n = 2, 3, 4$)	calculs numériques	Bulmer [3]
	diploïde (modèle additif) [†]	$\frac{n-1}{2n}$	Taylor [27], Frank [12]
	haploïde ($n = 2$) [§]	résultats exacts donnés par (1.19) et (1.20)	Chapitre 1 pages 38 et 40
3- $RD_f AD_f$	haploïde	$\frac{n-1}{2n-1}$	Werren [31]
4- $RD_f AReg$	haploïde	$\frac{n-1}{2n-1}$	Bulmer [3]
5- $RD_m AReg$	haploïde	$\frac{n}{2n-1}$	Charnov [6]
6- $RM_m AD_f$	haploïde, diploïde (modèle avec dominance) [‡]	$\frac{n-1+M_m}{2n}$	Karlin et Lessard [14]

[†]Dans le modèle additif, le sex-ratio associé à l'hétérozygote est la moyenne des sex-ratios associés aux deux homozygotes.

[§]Deux types d'immigration sont considérés.

[‡]Dans le modèle avec dominance, on suppose que le gène mutant est dominant, c'est-à-dire que le sex-ratio associé à l'hétérozygote est le même que le sex-ratio associé à l'homozygote pour le gène mutant.

Modèle	Particularités	Sex-ratio ESS	Références
6- $RM_m AD_f$ (suite)	haploïde, diploïde haplo-diploïde	Tableau 1.1 $\beta = 1 - M_m$	Chapitre 1 page 33
7- $RM_m AReg$	haploïde, diploïde	$\frac{n - 1 + M_m}{2n - 2 + M_m}$	Karlin et Lessard [14]
	haploïde, diploïde haplo-diploïde	Tableau 1.1 $\beta = 1 - M_m$	Chapitre 1 page 33
8- $RM_m M_f AReg$	haploïde, diploïde haplo-diploïde ($n = 1, 2$)	calculs numériques	Bulmer [3]
	haploïde, diploïde haplo-diploïde ($n = 1, 2$)	Tableau 1.2	Chapitre 1 page 62

Tableau 0.1: R : reproduction, A : accouplement, Reg : régulation, D_f : dispersion complète des femelles, D_m : dispersion complète des mâles, M_f : migration partielle des femelles (proportion d'émigration des femelles), M_m : migration partielle des mâles (proportion d'émigration des mâles), T : nombre de rejetons par femelle et n : taille des groupes.

Chapitre 1

Sex-ratio critique dans des populations structurées

Considérons une population constituée d'une infinité de groupes colonisés par N femelles inséminées. Chaque femelle a ses rejetons à l'intérieur du groupe auquel elle appartient et, suivant un schéma bien précis qui peut varier selon le modèle étudié, il y a accouplement des rejetons. Les femelles de la nouvelle génération, une fois inséminées, se dispersent partiellement ou complètement pour finalement reformer des groupes de taille N . On suppose que les générations sont séparées sans chevauchement et que toutes les femelles sont inséminées, chacune d'elles ayant un très grand nombre de rejetons.

Nous entendrons ici par stratégie adoptée par un individu, la proportion de mâles (ou sex-ratio) dans la progéniture de cet individu. On suppose que toute stratégie est déterminée génétiquement.

Le but de ce chapitre est de déterminer, pour les différents modèles, un sex-ratio qui, lorsqu'il est adopté par toute la population, est protégé contre l'invasion de n'importe quel autre sex-ratio. Un tel sex-ratio sera dit stable au cours de l'évolution ou de façon plus abrégée ESS (de l'anglais, Evolutionary Stable Strategy).

Les hypothèses génétiques sont les suivantes: A un locus donné, on suppose qu'il y a deux allèles possibles R (représentant le gène résident) et S (représentant le gène mutant) et que les deux génotypes des parents, formés à partir de R et S , déterminent un phénotype qui est le sex-ratio (la proportion de mâles) parmi les rejetons. On dira que les femelles ont le contrôle du sex-ratio si seul le génotype de la femelle détermine

le sex-ratio et, inversement, on dira que les mâles ont le contrôle du sex-ratio si seul le génotype du partenaire mâle détermine le sex-ratio.

Nous traiterons successivement de populations haploïdes, diploïdes et haplo-diploïdes. Les individus de populations haploïdes ne transportent qu'un seul gène au locus qui nous intéresse, alors que les individus de populations diploïdes, dont les chromosomes viennent par paires, en ont deux. Pour ce qui est de populations haplo-diploïdes, les mâles sont haploïdes tandis que les femelles sont diploïdes. On retrouve ce phénomène chez certaines espèces d'insectes. Dans ce cas, les oeufs non fertilisés deviennent des mâles alors que les oeufs fertilisés deviennent des femelles. Les mâles ne transportent alors qu'un des deux gènes de leurs mères au locus considéré, tandis que les femelles, provenant d'oeufs fertilisés, héritent d'un gène de chacun des parents. On peut également parler de populations haplo-diploïdes lorsque le locus qui nous intéresse est situé sur le chromosome sexuel X d'une population diploïde. Les mâles étant XY et les femelles XX.

Supposons tout d'abord que les femelles soient haploïdes et aient le contrôle du sex-ratio (la situation étant analogue lorsque les mâles ont le contrôle du sex-ratio). Dans ce cas, les femelles portant le gène R adopteront la stratégie r (c'est-à-dire auront une proportion r de mâles dans leur progéniture), tandis que les femelles portant le gène S adopteront la stratégie s . Si les femelles sont diploïdes alors les femelles portant les génotypes RR , RS ou SS adopteront respectivement les stratégies r , t ou s avec $t = r$, $t = s$ ou $t = (s + r)/2$ selon que S est récessif, dominant ou additif. Lorsque nous le pourrons, nous traiterons le cas plus général où nous ne faisons aucune hypothèse sur le type d'action des gènes constituant le génotype, la stratégie résidente r est alors confrontée à deux stratégies mutantes s et t .

Dans la première section du chapitre, on établit une procédure pour déterminer les stratégies critiques, c'est-à-dire celles qui seront potentiellement ESS. On remarquera que la méthode est valide non seulement pour la détermination du sex-ratio, mais pour tout autre type de stratégie déterminée par les gènes à un locus. Cette méthode sera ensuite appliquée aux trois modèles suivants: dans le modèle I, on suppose que seule une fraction β des rejets femelles de chaque groupe s'accouplent avec les rejets mâles de leur groupe d'origine, les autres s'accouplant au hasard dans la population;

dans les modèles II et III, on suppose qu'il y a migration partielle des individus après l'accouplement (migration partielle des femelles une fois inséminées, modèle II) et avant l'accouplement (migration partielle des rejetons mâles et femelles, modèle III).

1.1 Méthode générale

Supposons qu'il y ait n types de groupes dans la population dont $n - 1$ contenant au moins un gène mutant S . Ceux-ci sont appelés groupes mutants. Soient

$$\mathbf{x} = (x_1, x_2, \dots, x_{n-1})^t$$

le vecteur des fréquences des groupes mutants dans la population et $x_n = 1 - x_1 - x_2 - \dots - x_{n-1}$. Supposons que, d'une génération à la suivante, on ait

$$\begin{aligned} \mathbf{x}' &= \mathcal{T}(\mathbf{x}) \\ &= \mathcal{M}\mathbf{x} + \text{termes d'ordres supérieurs en } \mathbf{x}, \end{aligned}$$

où

$$\mathcal{M} = \left(\left. \frac{\partial x'_i}{\partial x_j} \right|_{\mathbf{x}=\mathbf{0}} \right)_{i,j=1}^{n-1}$$

est la matrice de linéarisation autour de $\mathbf{0}$, le vecteur ayant des 0 partout, de la transformation $\mathcal{T} : [0, 1]^{n-1} \rightarrow [0, 1]^{n-1}$.

Définition On dira que le gène mutant S s'éteint lorsque rare si

$$\lim_{k \rightarrow \infty} \mathcal{T}^k \mathbf{x} = \mathbf{0} \quad \text{pour tout } \mathbf{x} \geq \mathbf{0} \text{ suffisamment près de } \mathbf{0},$$

où \mathcal{T}^k désigne la k^{e} itérée de \mathcal{T} .

On recherche une stratégie r (déterminée par le gène R) qui sera protégée contre l'invasion de n'importe quel gène mutant S . Autrement dit, peu importe la stratégie s (avec $s \neq r$) adoptée par les individus portant au moins un gène mutant S , le gène S s'éteindra lorsque rare.

Notons $\lambda(r, s)$ le rayon spectral (c'est-à-dire le module de la plus grande valeur propre en module) de la matrice $\mathcal{M} = \mathcal{M}(r, s)$, et supposons que, pour tout (r, s) ,

$\mathcal{M} \geq 0$ avec $\mathcal{M}^k > 0$ (c'est-à-dire que toutes les entrées de la matrice \mathcal{M} sont non négatives et toutes celles de \mathcal{M}^k sont strictement positives) pour un certain $k \geq 1$. Alors la théorie de Perron-Frobenius (voir Karlin & Taylor [15]) nous assure que $\lambda(r, s) > 0$ et qu'il existe deux vecteurs positifs $\boldsymbol{\eta}(r, s)$ et $\boldsymbol{\xi}(r, s)$ satisfaisant à $\boldsymbol{\eta}(r, s)^t \boldsymbol{\xi}(r, s) = 1$ et

$$\boldsymbol{\eta}(r, s)^t \mathcal{M}(r, s) = \lambda(r, s) \boldsymbol{\eta}(r, s)^t, \quad (1.1)$$

$$\mathcal{M}(r, s) \boldsymbol{\xi}(r, s) = \lambda(r, s) \boldsymbol{\xi}(r, s). \quad (1.2)$$

De plus, on a

$$\frac{\mathcal{M}^k}{\lambda(r, s)^k} \rightarrow \boldsymbol{\eta}(r, s) \boldsymbol{\xi}(r, s)^t.$$

À l'aide de cette théorie, on peut montrer que $\lambda(r, s) < 1$ entraîne que S s'éteint lorsque rare. En effet, considérons la norme définie sur \mathbb{R}^{n-1} donnée par

$$\|\boldsymbol{x}\| = \boldsymbol{\eta}(r, s)^t |\boldsymbol{x}|,$$

où $|\boldsymbol{x}| = (|x_1|, \dots, |x_{n-1}|)$. Il est facile de vérifier que $\|\cdot\|$ est bien une norme. D'autre part, on a

$$\begin{aligned} \|\mathcal{T}(\boldsymbol{x})\| &= \boldsymbol{\eta}(r, s)^t |\mathcal{T}(\boldsymbol{x})| \\ &= \boldsymbol{\eta}(r, s)^t \mathcal{T}(\boldsymbol{x}) \\ &= \boldsymbol{\eta}(r, s)^t \mathcal{M} \boldsymbol{x} + o(\|\boldsymbol{x}\|) \\ &= \lambda(r, s) \boldsymbol{\eta}(r, s)^t \boldsymbol{x} + o(\|\boldsymbol{x}\|) \\ &= \lambda(r, s) \|\boldsymbol{x}\| + o(\|\boldsymbol{x}\|), \end{aligned}$$

où $o(\|\boldsymbol{x}\|)$ désigne une fonction petit ordre de $\|\boldsymbol{x}\|$.

Puisque $\lambda(r, s) < 1$, on peut choisir δ et $\|\boldsymbol{x}\|$ suffisamment petits de telle sorte que $o(\|\boldsymbol{x}\|)/\|\boldsymbol{x}\| < \delta$ et $\lambda(r, s) + \delta < 1$. Pour un tel \boldsymbol{x} , on a

$$\begin{aligned} \|\mathcal{T}(\boldsymbol{x})\| &< \lambda(r, s) \|\boldsymbol{x}\| + \delta \|\boldsymbol{x}\| \\ &= (\lambda(r, s) + \delta) \|\boldsymbol{x}\| \\ &< \|\boldsymbol{x}\|, \end{aligned}$$

et donc $\mathcal{T}^k(\mathbf{x}) \rightarrow \mathbf{0}$ lorsque $k \rightarrow \infty$ pour tout \mathbf{x} suffisamment petit, c'est-à-dire que S s'éteint lorsque rare.

On cherche alors une stratégie r satisfaisant à

$$\lambda(r, s) < 1 \quad \text{pour tout } s \neq r.$$

Puisque $\lambda(r, r) = 1$, une condition nécessaire, en supposant suffisamment de régularité, est

$$\left. \frac{\partial}{\partial s} \lambda(r, s) \right|_{s=r} = 0 \quad (1.3)$$

et

$$\left. \frac{\partial^2}{\partial s^2} \lambda(r, s) \right|_{s=r} < 0. \quad (1.4)$$

En résolvant (1.3), nous obtenons les stratégies critiques. Le développement qui suit permet de trouver une autre condition pour obtenir les stratégies critiques. Nous nous concentrerons au prochain chapitre sur les stratégies critiques qui satisfont à la condition (1.4).

En dérivant d'abord l'équation (1.1) par rapport à s puis en multipliant à droite de chaque terme par $\xi(r, s)$, on obtient successivement

$$\left[\frac{\partial}{\partial s} \eta(r, s)^t \right] \mathcal{M}(r, s) + \eta(r, s)^t \left[\frac{\partial}{\partial s} \mathcal{M}(r, s) \right] = \left[\frac{\partial}{\partial s} \lambda(r, s) \right] \eta(r, s)^t + \lambda(r, s) \left[\frac{\partial}{\partial s} \eta(r, s)^t \right]$$

et

$$\begin{aligned} & \left[\frac{\partial}{\partial s} \eta(r, s)^t \right] \mathcal{M}(r, s) \xi(r, s) + \eta(r, s)^t \left[\frac{\partial}{\partial s} \mathcal{M}(r, s) \right] \xi(r, s) \\ &= \left[\frac{\partial}{\partial s} \lambda(r, s) \right] \eta(r, s)^t \xi(r, s) + \lambda(r, s) \left[\frac{\partial}{\partial s} \eta(r, s)^t \right] \xi(r, s). \end{aligned}$$

En utilisant (1.2) et le fait que $\eta(r, s)^t \xi(r, s) = 1$, on obtient

$$\frac{\partial}{\partial s} \lambda(r, s) = \eta(r, s)^t \left[\frac{\partial}{\partial s} \mathcal{M}(r, s) \right] \xi(r, s).$$

Donc, par continuité, on a

$$\frac{\partial}{\partial s} \lambda(r, s) \Big|_{s=r} = \boldsymbol{\eta}^t \left[\frac{\partial}{\partial s} \mathcal{M}(r, s) \Big|_{s=r} \right] \boldsymbol{\xi}$$

où

$$\boldsymbol{\eta} = \boldsymbol{\eta}(r, r) \quad \text{et} \quad \boldsymbol{\xi} = \boldsymbol{\xi}(r, r)$$

sont des vecteurs propres positifs à gauche et à droite de $\mathcal{M}(r, r)$ associés à la valeur propre $\lambda(r, r) = 1$ et satisfaisant à $\boldsymbol{\eta}^t \boldsymbol{\xi} = 1$. La condition

$$\boldsymbol{\eta}^t \left[\frac{\partial}{\partial s} \mathcal{M}(r, s) \Big|_{s=r} \right] \boldsymbol{\xi} = 0, \quad (1.5)$$

qui a déjà été proposée par Taylor [26] et qui permet d'obtenir les stratégies critiques, a l'avantage que les mêmes vecteurs propres $\boldsymbol{\eta}$ et $\boldsymbol{\xi}$ peuvent servir pour résoudre (1.5) dans les cas de récessivité ou de dominance, ainsi que pour certaines variantes des modèles étudiés.

Cas où une stratégie r est confrontée à deux stratégies s et t

Supposons que les individus adoptent les stratégies r , s et t selon le nombre de gènes mutants S portés par ceux-ci. C'est le cas par exemple dans une population diploïde où les individus hétérozygotes SR adoptent la stratégie t , tandis que les individus homozygotes RR et SS adoptent respectivement les stratégies r et s . On dira alors que les gènes R et S sont co-dominants.

La matrice de linéarisation associée à la récurrence $\boldsymbol{x}' = \mathcal{T}(\boldsymbol{x})$, dépendra alors des stratégies r , s et t . Si $\lambda(r, s, t)$ représente le rayon spectral de la matrice $\mathcal{M}(r, s, t)$, alors les stratégies critiques seront celles qui satisfont aux deux conditions suivantes:

$$\frac{\partial}{\partial s} \lambda(r, s, t) \Big|_{s=t=r} = 0$$

et

$$\frac{\partial}{\partial t} \lambda(r, s, t) \Big|_{s=t=r} = 0.$$

En reprenant les arguments précédents, on obtient les stratégies critiques tout simplement en résolvant les équations

$$\boldsymbol{\eta}^t \left[\frac{\partial}{\partial s} \mathcal{M}(r, s, t) \Big|_{s=t=r} \right] \boldsymbol{\xi} = 0 \quad (1.6)$$

et

$$\boldsymbol{\eta}^t \left[\frac{\partial}{\partial t} \mathcal{M}(r, s, t) \Big|_{s=t=r} \right] \boldsymbol{\xi} = 0, \quad (1.7)$$

où $\boldsymbol{\eta}$ et $\boldsymbol{\xi}$ sont les vecteurs propres à gauche et à droite de la matrice de linéarisation $\mathcal{M}(r, r, r)$ associés à la valeur propre $\lambda(r, r, r) = 1$.

1.2 Modèle I

On considère un très grand nombre de groupes formés de N femelles inséminées. Suite à la reproduction, les rejetons femelles choisissent un partenaire mâle à l'intérieur de leur groupe avec probabilité β et choisissent un partenaire mâle au hasard dans la population avec probabilité $1 - \beta$. Les femelles inséminées se dispersent ensuite dans la population et reforment au hasard des groupes de taille N .

Plusieurs hypothèses supplémentaires sont à considérer. En effet, la population peut être haploïde, diploïde ou encore haplo-diploïde, le gène mutant S peut être récessif ou non, et enfin, le sex-ratio peut être contrôlé par les femelles ou par les mâles.

On trouvera une liste des résultats obtenus dans cette section au tableau 1.1.

Dénotons par (i, j) une femelle inséminée avec i gènes S dans son génotype et j gènes S dans le génotype de son partenaire mâle.

1.2.1 Population haplo-diploïde

Considérons le cas d'une population haplo-diploïde, où les oeufs non fertilisés deviennent des mâles et les oeufs fertilisés des femelles. Ceci correspond également au cas où le gène qui nous intéresse est lié au chromosome sexuel X dans une population diploïde dont les femelles sont XX et les mâles XY .

Contrôle par les femelles - cas S récessif

Supposons que les femelles aient le contrôle du sex-ratio dans la progéniture et que le gène mutant S soit récessif. Donc les femelles inséminées de types $(2, 1)$, $(2, 0)$, $(1, 1)$ et $(1, 0)$ auront une proportion s de mâles, tandis que celles de types $(0, 1)$ et $(0, 0)$ auront une proportion r de mâles. Nous traiterons plus loin le cas où les gènes R et S sont co-dominants et le cas où le contrôle du sex-ratio dans la progéniture se fait par les mâles.

Étant donné la rareté du gène mutant S , on peut supposer que chaque groupe a au plus une femelle inséminée mutante, c'est-à-dire contenant au moins un gène S chez la femelle ou chez son partenaire (les groupes en contenant plus d'une étant en proportion négligeable). Il y a alors six types de groupes:

$$(2, 1), (2, 0), (1, 1), (1, 0), (0, 1), (0, 0),$$

où (i, j) est un groupe colonisé par $N - 1$ femelles inséminées non mutantes $(0, 0)$ et une femelle inséminée mutante (i, j) avec $i + j \geq 1$. Définissons $x(i, j)$ la proportion de groupes de type (i, j) et

$$\mathbf{x} = (x(2, 1), x(2, 0), x(1, 1), x(1, 0), x(0, 1))$$

le vecteur des fréquences des groupes mutants. On a

$$x(0, 0) = 1 - x(2, 1) - x(2, 0) - x(1, 1) - x(1, 0) - x(0, 1).$$

Soit

$$\mathbf{x}' = (x'(2, 1), x'(2, 0), x'(1, 1), x'(1, 0), x'(0, 1))$$

le vecteur des fréquences des groupes mutants à la génération suivante. On a alors

$$x'(i, j) = N \left[P_{(2,1)}^{(i,j)} C(2, 1) + \dots + P_{(0,0)}^{(i,j)} C(0, 0) \right]$$

+ termes d'ordres supérieurs en \mathbf{x} ,

où

$$P_{(k,l)}^{(i,j)} = \text{proportion de femelles inséminées } (i, j) \\ \text{provenant d'un groupe } (k, l) \text{ avant dispersion}$$

et

$$C(k, l) = \text{proportion des femelles inséminées} \\ \text{provenant de tous les groupes } (k, l).$$

À titre d'exemple, calculons $P_{(2,0)}^{(1,0)}$.

Rappelons qu'un groupe de type $(2, 0)$ est constitué d'une femelle inséminée de type $(2, 0)$ (c'est-à-dire que la femelle est de génotype SS au locus considéré et son partenaire mâle porte le gène R) et de $N - 1$ femelles inséminées de type $(0, 0)$ (c'est-à-dire que les femelles sont de génotype RR au locus considéré et leurs partenaires mâles portent le gène R). Les rejetons femelles de la mutante $(2, 0)$ seront toutes de génotype SR , le gène S provenant de la mère et le gène R provenant du père. Les rejetons mâles, provenant d'oeufs non fertilisés, porteront tous le gène de leur mère S . Évidemment, les rejetons femelles et les rejetons mâles des $N - 1$ mères non mutantes $(0, 0)$ auront tous le génotype RR chez la femelle et le génotype R chez le mâle.

Puisque le sex-ratio est contrôlé par les femelles, alors la femelle inséminée mutante $(2, 0)$ produira une proportion s de rejetons mâles et une proportion $1 - s$ de rejetons femelles, tandis que les $N - 1$ autres femelles produiront chacune une proportion r de rejetons mâles et une proportion $1 - r$ de rejetons femelles.

Donc, suite à l'accouplement, la proportion de femelles inséminées de type $(1, 0)$ dans un groupe de type $(2, 0)$ sera donnée par

$$P_{(2,0)}^{(1,0)} = \text{proportion de rejetons femelles de génotype } SR \\ \text{dans un groupe de type } (2, 0) \\ \times [\beta \times \text{proportion de rejetons mâles de génotype } R \\ \text{à l'intérieur d'un groupe de type } (2, 0) \\ + (1 - \beta) \times \text{proportion de rejetons mâles de génotype } R \\ \text{dans la population }] \\ = \frac{(1 - s)}{(1 - s) + (N - 1)(1 - r)} \left[\frac{\beta(N - 1)r}{s + (N - 1)r} + (1 - \beta)(1 - P_s) \right],$$

où P_S représente la proportion de mâles S dans la population, c'est-à-dire

$$P_S = \frac{s[x(2,1) + x(2,0)] + (r/2)[x(1,1) + x(1,0)]}{[s + (N-1)r][x(2,1) + x(2,0)] + Nr[x(1,1) + x(1,0) + x(0,1) + x(0,0)]}$$

De manière similaire, on trouve

$$P_{(2,1)}^{(2,1)} = \frac{(1-s)}{(1-s) + (N-1)(1-r)} \left[\frac{\beta s}{s + (N-1)r} + (1-\beta)P_S \right],$$

$$P_{(2,1)}^{(2,0)} = \frac{(1-s)}{(1-s) + (N-1)(1-r)} \left[\frac{\beta(N-1)r}{s + (N-1)r} + (1-\beta)(1-P_S) \right],$$

$$P_{(2,1)}^{(0,1)} = \frac{(N-1)(1-r)}{(1-s) + (N-1)(1-r)} \left[\frac{\beta s}{s + (N-1)r} + (1-\beta)P_S \right],$$

$$P_{(2,0)}^{(1,1)} = \frac{(1-s)}{(1-s) + (N-1)(1-r)} \left[\frac{\beta s}{s + (N-1)r} + (1-\beta)P_S \right],$$

$$P_{(2,0)}^{(0,1)} = \frac{(N-1)(1-r)}{(1-s) + (N-1)(1-r)} \left[\frac{\beta s}{s + (N-1)r} + (1-\beta)P_S \right],$$

$$P_{(1,1)}^{(2,1)} = \frac{1}{2N} \left[\frac{\beta}{2N} + (1-\beta)P_S \right],$$

$$P_{(1,1)}^{(2,0)} = \frac{1}{2N} \left[\frac{\beta(2N-1)}{2N} + (1-\beta)(1-P_S) \right],$$

$$P_{(1,1)}^{(1,1)} = \frac{1}{2N} \left[\frac{\beta}{2N} + (1-\beta)P_S \right],$$

$$P_{(1,1)}^{(1,0)} = \frac{1}{2N} \left[\frac{\beta(2N-1)}{2N} + (1-\beta)(1-P_S) \right],$$

$$P_{(1,1)}^{(0,1)} = \frac{(N-1)}{N} \left[\frac{\beta}{2N} + (1-\beta)P_S \right],$$

$$P_{(1,0)}^{(1,1)} = \frac{1}{2N} \left[\frac{\beta}{2N} + (1-\beta)P_S \right],$$

$$P_{(1,0)}^{(1,0)} = \frac{1}{2N} \left[\frac{\beta(2N-1)}{2N} + (1-\beta)(1-P_S) \right],$$

$$P_{(1,0)}^{(0,1)} = \frac{(2N-1)}{2N} \left[\frac{\beta}{2N} + (1-\beta)P_S \right],$$

$$P_{(0,1)}^{(1,1)} = \frac{1}{N}(1 - \beta)P_S,$$

$$P_{(0,1)}^{(1,0)} = \frac{1}{N}[\beta + (1 - \beta)(1 - P_S)],$$

$$P_{(0,1)}^{(0,1)} = \frac{(N - 1)}{N}(1 - \beta)P_S,$$

$$P_{(0,0)}^{(0,1)} = (1 - \beta)P_S.$$

Les contributions des groupes sont données par

$$C(i, j) = \begin{cases} \frac{[(1 - s) + (N - 1)(1 - r)]x(i, j)}{K(\mathbf{x})} & \text{si } (i, j) = (2, 1), (2, 0) \\ \frac{N(1 - r)x(i, j)}{K(\mathbf{x})} & \text{sinon,} \end{cases}$$

où

$$K(\mathbf{x}) = [(1 - s) + (N - 1)(1 - r)][x(2, 1) + x(2, 0)] \\ + N(1 - r)[x(1, 1) + x(1, 0) + x(0, 1) + x(0, 0)].$$

On peut maintenant calculer la matrice de linéarisation autour de $\mathbf{0}$ de la transformation

$$\mathbf{x}' = \mathcal{T}\mathbf{x} = \mathcal{M}\mathbf{x} + \text{termes d'ordres supérieurs en } \mathbf{x}.$$

On trouve

$$\mathcal{M}(r, s) = \begin{bmatrix} pu & 0 & \frac{\beta}{4N} & 0 & 0 \\ (1 - p)u & 0 & \frac{2N - \beta}{4N} & 0 & 0 \\ 0 & pu & \frac{\beta}{4N} & \frac{\beta}{4N} & 0 \\ 0 & (1 - p)u & \frac{2N - \beta}{4N} & \frac{2N - \beta}{4N} & 1 \\ (N - 1)p & (N - 1)p & \frac{N - \beta}{2N} & \frac{2N - \beta}{4N} & 0 \\ +(1 - \beta)v & +(1 - \beta)v & & & \end{bmatrix}$$

où

$$p = \frac{\beta s}{s + (N-1)r}, \quad u = \frac{(1-s)}{(1-r)} \text{ et } v = \frac{s}{r}.$$

Pour déterminer les sex-ratios critiques, il suffit de résoudre l'équation (1.5). Les vecteurs propres positifs à gauche et à droite, η et ξ , de la matrice $\mathcal{M}(r, r)$ associés à la valeur propre $\lambda(r, r) = 1$ et dont le produit scalaire est 1 sont

$$\eta = c(3, 2, 2, 1, 1)^t \quad (1.8)$$

et

$$\xi = (\beta^2, 2\beta(N-\beta), 4\beta(N-\beta), 4(N-\beta)(4N-3\beta), 2(N-\beta)(4N-3\beta))^t, \quad (1.9)$$

où c est une constante positive.

D'autre part, on a que la matrice $\left. \frac{\partial}{\partial s} \mathcal{M}(r, s) \right|_{s=r}$ dans l'équation (1.5) est donnée par la matrice suivante:

$$\begin{bmatrix} \frac{\beta(1-2r)}{(1-r)Nr} - \frac{\beta}{N^2r} & 0 & 0 & 0 & 0 \\ \frac{\beta}{N^2r} - \frac{1}{(1-r)} - \frac{\beta(1-2r)}{(1-r)Nr} & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \frac{\beta(1-2r)}{(1-r)Nr} - \frac{\beta}{N^2r} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \frac{\beta}{N^2r} - \frac{1}{(1-r)} - \frac{\beta(1-2r)}{(1-r)Nr} & 0 & 0 & 0 \\ \frac{\beta(N-1)^2}{N^2r} + \frac{(1-\beta)}{r} & \frac{\beta(N-1)^2}{N^2r} + \frac{(1-\beta)}{r} & 0 & 0 & 0 \end{bmatrix}$$

Donc l'équation (1.5) devient

$$\eta^t \left[\left. \frac{\partial}{\partial s} \mathcal{M}(r, s) \right|_{s=r} \right] \xi = \frac{\beta c}{Nr(1-r)} [(N-\beta)(2N-\beta) - Nr(4N-\beta)] = 0.$$

Pour $\beta > 0$, on trouve le sex-ratio critique

$$r = \frac{(2N-\beta)(N-\beta)}{N(4N-\beta)} = \frac{1}{2} - \frac{\beta(5N-2\beta)}{2N(4N-\beta)}.$$

En posant $\beta = 1$, on retrouve le modèle LMC (de l'anglais, Local Mate Competition) proposé par Hamilton [13] et $r = (2N - 1)(N - 1)/N(4N - 1)$ (Bulmer & Taylor [4]). Lorsque $\beta = 0$, les femelles choisissent leur partenaire mâle au hasard dans la population et on trouve $r = 1/2$. En fait ce résultat pouvait s'obtenir simplement en remarquant que dans cette situation il n'y a aucune interaction entre les membres d'un même groupe et on se trouve avec une population infinie avec des accouplements aléatoires. Or on sait déjà que pour ce modèle $r = 1/2$ (Hartl & Brown 1970).

Contrôle par les femelles - cas R et S co-dominants

Évidemment on a supposé ici que le gène mutant S était récessif. Que se passe-t-il lorsque R et S sont co-dominants? Il est relativement facile d'obtenir le même résultat, car seules quelques modifications sont nécessaires, les vecteurs propres η et ξ restant identiques peu importe le mode d'action de S sur le génotype. Nous allons montrer que le sex-ratio critique

$$r = \frac{(2N - \beta)(N - \beta)}{N(4N - \beta)} \quad (1.10)$$

est obtenu quelle que soit la valeur du phénotype associé à l'hétérozygote SR .

En effet, si on suppose que les femelles inséminées de types $(2, j)$, $(1, j)$ et $(0, j)$ produisent une proportion s , t et r de mâles respectivement, alors la condition pour un sex-ratio critique devient (voir la fin de la section 1.1),

$$\eta^t \left[\frac{\partial}{\partial s} \mathcal{M}(r, s, t) \Big|_{s=t=r} \right] \xi = 0 \quad (1.11)$$

et

$$\eta^t \left[\frac{\partial}{\partial t} \mathcal{M}(r, s, t) \Big|_{s=t=r} \right] \xi = 0, \quad (1.12)$$

avec η et ξ donnés par (1.8) et (1.9). On trouve la matrice

$$\mathcal{M}(r, s, t) = \begin{bmatrix} pu & 0 & \frac{\tilde{p}\tilde{u}}{4} & 0 & 0 \\ (1-p)u & 0 & \left(1 - \frac{\tilde{p}}{2}\right) \frac{\tilde{u}}{2} & 0 & 0 \\ 0 & pu & \frac{\tilde{p}\tilde{u}}{4} & \frac{\tilde{p}\tilde{u}}{4} & 0 \\ 0 & (1-p)u & \left(1 - \frac{\tilde{p}}{2}\right) \frac{\tilde{u}}{2} & \left(1 - \frac{\tilde{p}}{2}\right) \frac{\tilde{u}}{2} & 1 \\ (N-1)p & (N-1)p & (N-1) \frac{\tilde{p}}{2} & (N-1 + \frac{\tilde{u}}{2}) \frac{\tilde{p}}{2} & 0 \\ +(1-\beta)v & +(1-\beta)v & +(1-\beta) \frac{\tilde{v}}{2} & +(1-\beta) \frac{\tilde{v}}{2} & 0 \end{bmatrix}$$

où

$$p = \frac{\beta s}{s + (N-1)r}, \quad \tilde{p} = \frac{\beta t}{t + (N-1)r}, \quad u = \frac{(1-s)}{(1-r)}, \quad \tilde{u} = \frac{(1-t)}{(1-r)}, \quad v = \frac{s}{r} \text{ et } \tilde{v} = \frac{t}{r}.$$

Les matrices $\left. \frac{\partial}{\partial s} \mathcal{M}(r, s, t) \right|_{s=t=r}$ et $\left. \frac{\partial}{\partial t} \mathcal{M}(r, s, t) \right|_{s=t=r}$ des équations (1.11) et (1.12) sont respectivement

$$\begin{bmatrix} \frac{\beta(1-2r)}{(1-r)Nr} - \frac{\beta}{N^2r} & 0 & 0 & 0 & 0 \\ \frac{\beta}{N^2r} - \frac{1}{(1-r)} - \frac{\beta(1-2r)}{(1-r)Nr} & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \frac{\beta(1-2r)}{(1-r)Nr} - \frac{\beta}{N^2r} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \frac{\beta}{N^2r} - \frac{1}{(1-r)} - \frac{\beta(1-2r)}{(1-r)Nr} & 0 & 0 & 0 \\ \frac{\beta(N-1)^2}{N^2r} + \frac{(1-\beta)}{r} & \frac{\beta(N-1)^2}{N^2r} + \frac{(1-\beta)}{r} & 0 & 0 & 0 \end{bmatrix}$$

et

$$\begin{bmatrix} 0 & 0 & \frac{\beta(1-2r)}{4(1-r)Nr} - \frac{\beta}{4N^2r} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \frac{\beta}{4N^2r} - \frac{1}{2(1-r)} - \frac{\beta(1-2r)}{4(1-r)Nr} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \frac{\beta(1-2r)}{4(1-r)Nr} - \frac{\beta}{4N^2r} & \frac{\beta(1-2r)}{4(1-r)Nr} - \frac{\beta}{4N^2r} & 0 \\ 0 & 0 & \frac{\beta}{4N^2r} - \frac{1}{2(1-r)} - \frac{\beta(1-2r)}{4(1-r)Nr} & \frac{\beta}{4N^2r} - \frac{1}{2(1-r)} - \frac{\beta(1-2r)}{4(1-r)Nr} & 0 \\ 0 & 0 & \frac{\beta(N-1)^2}{2N^2r} + \frac{(1-\beta)}{2r} & \frac{N(N-2\beta) + \beta}{2N^2r} + \frac{\beta[(N-1) - r(2N-1)]}{4(1-r)N^2r} & 0 \end{bmatrix}$$

Avec les vecteurs propres η et ξ donnés par (1.8) et (1.9), les équations (1.11) et (1.12) deviennent

$$\eta^t \left[\frac{\partial}{\partial s} \mathcal{M}(r, s, t) \Big|_{s=t=r} \right] \xi = \frac{\beta c}{Nr(1-r)} [(N-\beta)(2N-\beta) - Nr(4N-\beta)] = 0$$

et

$$\eta^t \left[\frac{\partial}{\partial t} \mathcal{M}(r, s, t) \Big|_{s=t=r} \right] \xi = \frac{c}{Nr(1-r)} [(2N^2 - 3N\beta + \beta^2) - r(4N^2 - N\beta)] = 0.$$

On voit immédiatement que ces deux égalités sont vraies lorsque r est donné par (1.10).

Contrôle par les femelles - avec régulation

Une variante du modèle I est intéressante. On suppose que les femelles inséminées de chaque groupe entrent en compétition pour l'occupation des N sites disponibles (par contrainte d'espace ou de nourriture) pour ensuite se disperser. Dans cette situation, tous les groupes ont la même contribution et on dira qu'il y a régulation. En répétant

les calculs précédents en remplaçant $C(k, l)$ par $x(k, l)$, la matrice $\mathcal{M}(r, s, t)$ devient

$$\mathcal{M}(r, s, t) = \begin{bmatrix} pw & 0 & \frac{\tilde{p}\tilde{w}}{4} & 0 & 0 \\ (1-p)w & 0 & \left(1-\frac{\tilde{p}}{2}\right)\frac{\tilde{w}}{2} & 0 & 0 \\ 0 & pw & \frac{\tilde{p}\tilde{w}}{4} & \frac{\tilde{p}\tilde{w}}{4} & 0 \\ 0 & (1-p)w & \left(1-\frac{\tilde{p}}{2}\right)\frac{\tilde{w}}{2} & \left(1-\frac{\tilde{p}}{2}\right)\frac{\tilde{w}}{2} & 1 \\ (N-w)p & (N-w)p & (N-\tilde{w})\frac{\tilde{p}}{2} & (N-\frac{\tilde{w}}{2})\frac{\tilde{p}}{2} & 0 \\ +(1-\beta)v & +(1-\beta)v & +(1-\beta)\frac{\tilde{v}}{2} & +(1-\beta)\frac{\tilde{v}}{2} & \end{bmatrix}$$

avec

$$p = \frac{\beta s}{s + (N-1)r}, \quad \tilde{p} = \frac{\beta t}{t + (N-1)r}, \quad (1.13)$$

$$v = \frac{s}{r}, \quad \tilde{v} = \frac{t}{r},$$

$$w = \frac{N(1-s)}{(1-s) + (N-1)(1-r)} \quad \text{et} \quad \tilde{w} = \frac{N(1-t)}{(1-t) + (N-1)(1-r)}.$$

Par ailleurs, les matrices $\left. \frac{\partial}{\partial s} \mathcal{M}(r, s, t) \right|_{s=t=r}$ et $\left. \frac{\partial}{\partial t} \mathcal{M}(r, s, t) \right|_{s=t=r}$ sont données par

$$\begin{bmatrix} \frac{\beta(N-1)(1-2r)}{N^2r(1-r)} & 0 & 0 & 0 & 0 \\ \frac{(N-1)(Nr + \beta(1-2r))}{N^2r(1-r)} & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \frac{\beta(N-1)(1-2r)}{N^2r(1-r)} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \frac{(N-1)(Nr + \beta(1-2r))}{N^2r(1-r)} & 0 & 0 & 0 \\ \frac{1}{r} + \frac{\beta(1-2r-2N+3Nr)}{N^2r(1-r)} & \frac{1}{r} + \frac{\beta(1-2r-2N+3Nr)}{N^2r(1-r)} & 0 & 0 & 0 \end{bmatrix}$$

et

$$\begin{bmatrix} 0 & 0 & \frac{\beta(N-1)(1-2r)}{4N^2r(1-r)} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \frac{(N-1)(2Nr+\beta(1-2r))}{4N^2r(1-r)} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \frac{\beta(N-1)(1-2r)}{4N^2r(1-r)} & \frac{\beta(N-1)(1-2r)}{4N^2r(1-r)} & 0 \\ 0 & 0 & \frac{(N-1)(2Nr+\beta(1-2r))}{4N^2r(1-r)} & \frac{(N-1)(2Nr+\beta(1-2r))}{4N^2r(1-r)} & 0 \\ 0 & 0 & \frac{1}{2r} + \frac{\beta(1-2r-2N+3Nr)}{2N^2r(1-r)} & \frac{1}{2r} + \frac{\beta(1-2r-3N+4Nr)}{4N^2r(1-r)} & 0 \end{bmatrix}$$

En résolvant les équations (1.11) et (1.12) avec η et ξ donnés encore une fois par (1.8) et (1.9), on trouve dans les deux cas un sex-ratio critique donné par

$$r = \frac{(2N - \beta)(N - \beta)}{(2N - \beta)(N - \beta) + 2N(N - 1)}$$

Contrôle par les mâles

Supposons maintenant que les mâles aient le contrôle du sex-ratio. Alors les femelles inséminées de types (2, 1), (1, 1) et (0, 1) auront une proportion s de mâles, les autres ayant une proportion r de mâles. Les matrices obtenues dans les cas sans régulation

et avec régulation, respectivement, sont données par

$$\mathcal{M}(r, s) = \begin{bmatrix} pu & 0 & \frac{pu}{4} & 0 & 0 \\ (1-p)u & 0 & \left(1 - \frac{p}{2}\right) \frac{u}{2} & 0 & 0 \\ 0 & \frac{\beta}{N} & \frac{pu}{4} & \frac{\beta}{4N} & 0 \\ 0 & \frac{N-\beta}{N} & \left(1 - \frac{p}{2}\right) \frac{u}{2} & \frac{2N-\beta}{4N} & u \\ (N-1)p & \frac{N-\beta}{N} & (N-1) \frac{p}{2} & \frac{2N-\beta}{4N} & 0 \\ +(1-\beta)v & & +(1-\beta) \frac{v}{2} & & \end{bmatrix}$$

et

$$\mathcal{M}(r, s) = \begin{bmatrix} pw & 0 & \frac{pw}{4} & 0 & 0 \\ (1-p)w & 0 & \left(1 - \frac{p}{2}\right) \frac{w}{2} & 0 & 0 \\ 0 & \frac{\beta}{N} & \frac{pw}{4} & \frac{\beta}{4N} & 0 \\ 0 & \frac{N-\beta}{N} & \left(1 - \frac{p}{2}\right) \frac{w}{2} & \frac{2N-\beta}{4N} & w \\ (N-w)p & \frac{N-\beta}{N} & (N-w) \frac{p}{2} & \frac{2N-\beta}{4N} & 0 \\ +(1-\beta)v & & +(1-\beta) \frac{v}{2} & & \end{bmatrix}$$

où p , u , v et w sont donnés par (1.13).

Les matrices des dérivées $\frac{\partial}{\partial s} \mathcal{M}(r, s) \Big|_{s=r}$ sont, pour ces cas respectifs, données par

$$\begin{bmatrix} \frac{\beta(1-2r)}{(1-r)Nr} - \frac{\beta}{N^2r} & 0 & \frac{\beta(1-2r)}{4(1-r)Nr} - \frac{\beta}{4N^2r} & 0 & 0 \\ \frac{\beta}{N^2r} - \frac{1}{(1-r)} - \frac{\beta(1-2r)}{(1-r)Nr} & 0 & \frac{\beta}{4N^2r} - \frac{1}{2(1-r)} - \frac{\beta(1-2r)}{4(1-r)Nr} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \frac{\beta(1-2r)}{4(1-r)Nr} - \frac{\beta}{4N^2r} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \frac{\beta}{4N^2r} - \frac{1}{2(1-r)} - \frac{\beta(1-2r)}{4(1-r)Nr} & 0 & \frac{-1}{(1-r)} \\ \frac{\beta(N-1)^2}{N^2r} + \frac{(1-\beta)}{r} & 0 & \frac{\beta(N-1)^2}{2N^2r} + \frac{(1-\beta)}{2r} & 0 & 0 \end{bmatrix}$$

et

$$\begin{bmatrix} \frac{\beta(N-1)(1-2r)}{N^2r(1-r)} & 0 & \frac{\beta(N-1)(1-2r)}{4N^2r(1-r)} & 0 & 0 \\ \frac{(N-1)(Nr + \beta(1-2r))}{N^2r(1-r)} & 0 & \frac{(N-1)(2Nr + \beta(1-2r))}{4N^2r(1-r)} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \frac{\beta(N-1)(1-2r)}{4N^2r(1-r)} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \frac{(N-1)(2Nr + \beta(1-2r))}{4N^2r(1-r)} & 0 & \frac{-(N-1)}{N(1-r)} \\ \frac{1}{r} + \frac{\beta(1-2r-2N+3Nr)}{N^2r(1-r)} & 0 & \frac{1}{2r} + \frac{\beta(1-2r-2N+3Nr)}{2N^2r(1-r)} & 0 & 0 \end{bmatrix}$$

Contrairement aux populations haploïde et diploïde, où la ploïdie est la même chez les mâles et les femelles, le sex-ratio critique ne sera pas le même que celui obtenu lorsque la femelle a le contrôle du sex-ratio. En effet, en résolvant l'équation (1.5) avec η et ξ donnés par les équations (1.8) et (1.9), on obtient comme sex-ratio critique

$$r = \frac{\beta(N-\beta)}{N(4N-\beta)}$$

et

$$r = \frac{\beta(N - \beta)}{\beta(N - \beta) + 2(N - 1)(2N - \beta)}$$

pour les cas sans régulation et avec régulation respectivement.

1.2.2 Populations haploïde et diploïde

Étant donné que les mâles et les femelles ont le même nombre de gènes au locus considéré, le mode de transmission des gènes aux rejetons des deux sexes est identique. Pour cette raison, un argument plus direct que le précédent nous permet d'identifier les sex-ratios critiques.

Population haploïde - sans régulation

En un premier temps, considérons le cas haploïde sans régulation. Notons $f(i, j)$ la fréquence des femelles (i, j) dans la population. Comme précédemment, on suppose que le gène mutant S est rare de telle sorte qu'il y a au plus une femelle inséminée mutante (c'est-à-dire $i + j \geq 1$) par colonie.

Suivant la démarche proposée par Karlin & Lessard [14] et Bulmer & Taylor [4], posons $\psi(i, j)$ la fréquence du gène S transmis à la génération suivante par toutes les femelles inséminées de type (i, j) . La fréquence de S chez les femelles (i, j) étant $[(i + j)/2]f(i, j)$, on cherche à déterminer la stratégie r telle que

$$\psi(i, j) \leq \left(\frac{i + j}{2}\right) f(i, j), \quad \text{pour tout } s \neq r,$$

avec inégalité stricte pour au moins un couple (i, j) . La fréquence du gène mutant S diminuera alors d'une génération à la suivante, provoquant ainsi son extinction éventuelle.

Si on suppose que les femelles ont le contrôle du sex-ratio (le cas inverse étant obtenu simplement en remplaçant i par j et vice-versa), alors les femelles $(1, j)$ et $(0, j)$ auront une proportion s et r de mâles respectivement.

Puisque chaque rejeton reçoit un gène de la mère et un gène du père, on a

$$\psi(1, j) = \frac{1}{2}\phi_1(1, j) + \frac{1}{2}\phi_2(1, j),$$

où $\phi_1(1, j)$ est la fréquence de S transmis à la génération suivante par les rejets femelles de mères $(1, j)$ et $\phi_2(1, j)$ est la fréquence de S transmis à la génération suivante par les rejets mâles de mères $(1, j)$.

En ne conservant que les termes linéaires, on obtient

$$\begin{aligned} \phi_1(1, j) &= \text{fréquence attendue de } S \text{ chez un rejeton femelle de mère } (1, j) \\ &\quad \times \text{ proportion de rejets femelles provenant de mères } (1, j) \\ &= \left(\frac{1+j}{2}\right) \frac{f(1, j)(1-s)}{(1-r)} \end{aligned}$$

et

$$\begin{aligned} \phi_2(1, j) &= \text{fréquence attendue de } S \text{ chez un rejeton mâle de mère } (1, j) \\ &\quad \times \text{ proportion de femelles fertilisées par les rejets mâles de mères } (1, j) \\ &= \left(\frac{1+j}{2}\right) f(1, j) \left[\beta \frac{s}{s+(N-1)r} \frac{(1-s)+(N-1)(1-r)}{(1-r)} + (1-\beta) \frac{s}{r} \right]. \end{aligned}$$

D'où on trouve

$$\psi(1, j) = \left(\frac{1+j}{4}\right) f(1, j) g(r, s),$$

avec

$$g(r, s) = \left[\frac{(1-s)}{(1-r)} + \beta \frac{s}{s+(N-1)r} \frac{(1-s)+(N-1)(1-r)}{(1-r)} + (1-\beta) \frac{s}{r} \right].$$

Par ailleurs en remplaçant s par r , on obtient

$$\psi(0, j) = \left(\frac{j}{2}\right) f(0, j).$$

On a donc

$$\psi(1, j) < \left(\frac{1+j}{2}\right) f(1, j) \quad \text{pour tout } s \neq r$$

si et seulement si

$$g(r, s) < 2 \quad \text{pour tout } s \neq r. \quad (1.14)$$

Or, on a

$$\begin{aligned} \left. \frac{\partial}{\partial s} g(r, s) \right|_{s=r} &= -\frac{1}{(1-r)} + \beta \left[\frac{N-1}{Nr} - \frac{1}{N(1-r)} \right] + \frac{(1-\beta)}{r} \\ &= \frac{(N-\beta) - 2Nr}{Nr(1-r)} = 0 \end{aligned} \quad (1.15)$$

si et seulement si

$$r = \frac{(N-\beta)}{2N},$$

et on retrouve le résultat qu'ont obtenu Karlin & Lessard [14] pour le cas diploïde avec S dominant.

Population diploïde - sans régulation - cas R et S co-dominants

Comme pour le cas haplo-diploïde, on s'attend à ce que le sex-ratio critique soit le même peu importe le degré de dominance du gène mutant S . C'est ce que nous allons tenter de montrer ici.

Supposons que les femelles inséminées $(2, j)$, $(1, j)$ et $(0, j)$ aient un sex-ratio s , t et r . Considérons $\psi(i, j)$ et $f(i, j)$ tels que définis précédemment et remarquons que, contrairement au cas haploïde, la fréquence de S chez les femelles (i, j) est $[(i+j)/4]f(i, j)$.

On cherche r satisfaisant

$$\psi(i, j) \leq \left(\frac{i+j}{4} \right) f(i, j), \quad \text{pour tous } s, t \text{ tels que } s \neq r \text{ ou } t \neq r, \quad (1.16)$$

avec inégalité stricte pour au moins un (i, j) . On a

$$\psi(i, j) = \frac{1}{2}\phi_1(i, j) + \frac{1}{2}\phi_2(i, j),$$

avec

$$\begin{aligned} \phi_1(i, j) &= \text{fréquence attendue de } S \text{ transmis à la génération suivante} \\ &\quad \text{par les rejetons femelles de mères } (i, j) \\ &= \left(\frac{i+j}{4}\right) f(i, j) k_1(r, s, t, i) \end{aligned}$$

et

$$\begin{aligned} \phi_2(i, j) &= \text{fréquence attendue de } S \text{ transmis à la génération suivante} \\ &\quad \text{par les rejetons mâles de mères } (i, j) \\ &= \left(\frac{i+j}{4}\right) f(i, j) k_2(r, s, t, i), \end{aligned}$$

où

$$k_1(r, s, t, i) = \begin{cases} (1-s)/(1-r) & \text{si } i = 2 \\ (1-t)/(1-r) & \text{si } i = 1 \\ 1 & \text{si } i = 0 \end{cases}$$

et

$$k_2(r, s, t, i) = \begin{cases} \beta \frac{s}{s+(N-1)r} \frac{(1-s)+(N-1)(1-r)}{(1-r)} + (1-\beta) \frac{s}{r} & \text{si } i = 2 \\ \beta \frac{t}{t+(N-1)r} \frac{(1-t)+(N-1)(1-r)}{(1-r)} + (1-\beta) \frac{t}{r} & \text{si } i = 1 \\ 1 & \text{si } i = 0 \end{cases}$$

Donc

$$\psi(i, j) = \left(\frac{i+j}{8}\right) f(i, j) g(r, s, t, i),$$

où

$$g(r, s, t, i) = k_1(r, s, t, i) + k_2(r, s, t, i).$$

L'équation (1.16) est satisfaite si et seulement si $g(r, s, t, i) < 2$ pour tous s, t non tous deux égaux à r , pour au moins un (i, j) . Or

$$\left. \frac{\partial}{\partial s} g(r, s, t, 2) \right|_{s=t=r} = \left. \frac{\partial}{\partial t} g(r, s, t, 1) \right|_{s=t=r}$$

et est donné par l'équation (1.15), qui est satisfaite si et seulement si

$$r = \frac{(N - \beta)}{2N} ..$$

Population haploïde - avec régulation

Si on suppose maintenant qu'il y a régulation, alors chaque groupe contribue également à la population au moment de la dispersion des femelles inséminées. Pour le cas haploïde, on a

$$\psi(i, j) = \frac{1}{2}\phi_1(i, j) + \frac{1}{2}\phi_2(i, j)$$

où

$$\phi_1(i, j) = \begin{cases} \left(\frac{i+j}{2}\right) \left[\frac{Nf(i, j)(1-s)}{(1-s) + (N-1)(1-r)} \right] & \text{si } i = 1 \\ \left(\frac{i+j}{2}\right) f(i, j) & \text{si } i = 0 \end{cases}$$

et

$$\phi_2(i, j) = \begin{cases} \left(\frac{i+j}{2}\right) f(i, j) \left[\beta \frac{Ns}{s + (N-1)r} + (1-\beta) \frac{s}{r} \right] & \text{si } i = 1 \\ \left(\frac{i+j}{2}\right) f(i, j) & \text{si } i = 0. \end{cases}$$

Dans ce cas, l'inégalité

$$\psi(i, j) < \left(\frac{i+j}{2}\right) f(i, j), \quad \text{pour tout } s \neq r$$

est satisfaite pour au moins un couple (i, j) si et seulement si

$$g(r, s) = \frac{N(1-s)}{(1-s) + (N-1)(1-r)} + \beta \frac{Ns}{s + (N-1)r} + (1-\beta) \frac{s}{r} < 2.$$

On a

$$\left. \frac{\partial}{\partial s} g(r, s) \right|_{s=r} = \frac{(N-\beta) - r(2N-\beta-1)}{Nr(1-r)} = 0$$

si et seulement si

$$r = \frac{(N - \beta)}{2N - \beta - 1}.$$

Donc $r = (N - \beta)/(2N - \beta - 1)$ est le sex-ratio critique. De manière similaire au cas sans régulation, on trouve le même sex-ratio critique dans le cas de populations diploïdes avec R et S co-dominants.

1.2.3 Tableau récapitulatif et interprétation des résultats

Examinons tout d'abord le modèle LMC tel que proposé par Hamilton [13] (correspondant au modèle I sans régulation avec $\beta = 1$). Les sex-ratios critiques obtenus sont $(N - 1)/2N$ pour le cas de populations haploïdes ou diploïdes (Hamilton [13]), $(2N - 1)(N - 1)/N(4N - 1)$ et $(N - 1)/N(4N - 1)$ pour le cas de populations haplo-diploïdes avec contrôle du sex-ratio par les femelles et par les mâles respectivement (Bulmer & Taylor [4]). On remarque immédiatement que le sex-ratio est biaisé en faveur des femelles, et de nombreux biologistes ont tenté de trouver les causes de ce biais.

Maynard Smith (1978) a attribué ce biais au fait qu'il y a une certaine proportion d'accouplements entre frères et soeurs. Il a été montré par la suite que cette explication ne pouvait à elle seule justifier le biais observé en faveur des femelles. Pour ce faire, Charnov [6] considère le modèle LMC en excluant la possibilité d'accouplements entre apparentés et découvre un sex-ratio critique qui est encore une fois biaisé en faveur des femelles.

Suivant Hamilton [13], Charnov [6] montre que le biais peut être dû à une forme de sélection de groupe, le sex-ratio étant un équilibre entre la sélection à l'intérieur des groupes (favorisant un sex-ratio 1/2 pour le cas de populations haploïdes ou diploïdes) et la sélection entre les groupes (favorisant les groupes ayant plus de femelles).

Un autre principe a été suggéré par Bulmer & Taylor [4] et s'énonce comme suit: le sex-ratio sera biaisé en faveur du sexe ayant le moins de compétition entre apparentés. Ils attribuent alors le biais observé en faveur des femelles, pour le modèle LMC, à la compétition entre les mâles apparentés pour s'accoupler. Selon ce principe, lorsque β croît, une plus grande proportion de femelles s'accouplent à l'intérieur de

haplo-diploïde	contrôle femelle	sans régulation	$r = \frac{(2N-\beta)(N-\beta)}{N(4N-\beta)}$
		avec régulation	$r = \frac{(2N-\beta)(N-\beta)}{(2N-\beta)(N-\beta)+2N(N-1)}$
	contrôle mâle	sans régulation	$r = \frac{\beta(N-\beta)}{N(4N-\beta)}$
		avec régulation	$r = \frac{\beta(N-\beta)}{\beta(N-\beta)+2(N-1)(2N-\beta)}$
haploïde et diploïde	contrôle mâle ou femelle	sans régulation	$r = \frac{N-\beta}{2N}$
		avec régulation	$r = \frac{N-\beta}{2N-\beta-1}$

Tableau 1.1: Liste des sex-ratios critiques obtenus pour le modèle I avec régulation et sans régulation, répartis selon la ploïdie des individus ainsi que le sexe contrôlant le sex-ratio. Les valeurs de r ont été déterminées quelle que soit la stratégie adoptée par les hétérozygotes RS (cas diploïde et haplo-diploïde avec contrôle par les femelles). Rappelons que β représente la proportion de femelles qui s'accouplent avec les mâles du même groupe.

leur groupe, provoquant ainsi une plus forte compétition entre les mâles apparentés. On s'attend donc à ce que r , comme fonction de β , décroît avec β . C'est en effet ce que l'on observe dans le tableau sauf dans le cas d'une population haplo-diploïde avec contrôle du sex-ratio par les mâles, où l'inverse se produit (r croît avec β).

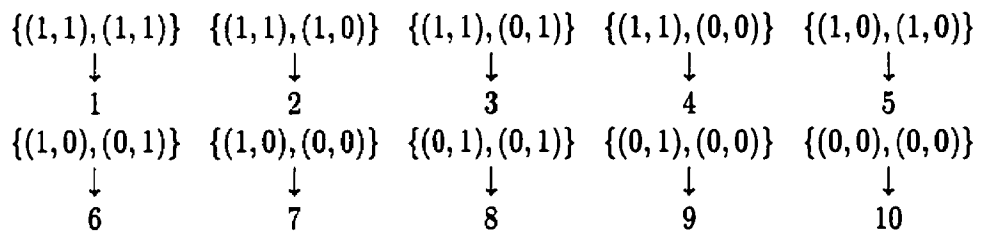
1.3 Modèle II

On suppose que la population est constituée de groupes à l'intérieur desquels N femelles inséminées se reproduisent. Suite à l'accouplement des rejetons à l'intérieur des groupes, une proportion d ($d > 0$) des femelles inséminées se dispersent au hasard dans la population, tandis que les autres demeurent dans leur groupe d'origine. Les femelles entrent alors en compétition pour l'occupation des N sites disponibles.

Jusqu'à maintenant dans ce chapitre, la dispersion des femelles était totale, de telle sorte qu'il était raisonnable de supposer que chaque groupe soit colonisé par au plus une femelle inséminée mutante et au moins $N - 1$ femelles inséminées non mutantes (c'est-à-dire ne contenant aucun gène mutant dans son génotype ni dans celui de son partenaire mâle). Sauf peut-être pour des valeurs de d très proches de 1, cette hypothèse devient invraisemblable et nous sommes dans l'obligation de considérer séparément tous les types de groupes possibles: les groupes ne contenant aucune femelle mutante, ceux en contenant exactement une, ceux en contenant exactement deux et ainsi de suite. Par exemple, pour $N = 2$, il y a 10 types de groupes dans le cas de populations haploïdes, 21 dans le cas de populations haplo-diploïdes et 36 dans le cas de populations diploïdes, ce qui engendre des matrices de dimensions 9, 20 et 35 respectivement.

Pour les cas de populations haplo-diploïdes et diploïdes, les calculs sont faramineux et nous avons été dans l'incapacité de résoudre le problème analytiquement. C'est pourquoi nous nous sommes concentrés aux populations haploïdes avec $N = 2$.

Comme auparavant, on dira qu'une femelle inséminée est de type (i, j) si elle possède i gènes mutants S dans son génotype et j gènes S dans celui de son partenaire mâle. Dans le cas où les individus sont haploïdes avec 2 femelles fondatrices par groupe, il y a 10 types de groupes que l'on numérotera de la manière suivante:



où $\{(i_1, i_2), (i_3, i_4)\}$ est un groupe formé d'une femelle inséminée de type (i_1, i_2) et d'une femelle inséminée de type (i_3, i_4) .

1.3.1 Immigration proportionnelle

Supposons que toutes les femelles inséminées qui quittent leur groupe sont remplacées par des immigrantes, de telle sorte que tous les groupes aient la même proportion d'immigrantes après migration.

Si on suppose que les femelles ont le contrôle du sex-ratio alors les femelles inséminées de type $(1, j)$ auront une proportion s de mâles tandis que celles de type $(0, j)$ en auront une proportion r , avec $j = 0$ ou 1 .

Suivant la méthode décrite à la section 1.1, posons $\mathbf{x} = (x_1, x_2, \dots, x_9)^t$ le vecteur des fréquences des groupes mutants et soit $x_{10} = 1 - x_1 - \dots - x_9$ la fréquence du groupe non mutant. Déterminons tout d'abord la matrice de linéarisation $\mathcal{M}(r, s)$. On a, pour i représentant un groupe $\{(i_1, i_2), (i_3, i_4)\}$,

$$\begin{aligned} x'_i &= \text{proportion des groupes de type } i \text{ à la génération suivante} \\ &= \sum_{j=1}^{10} P_j^i x_j, \end{aligned}$$

où P_j^i représente la probabilité qu'un groupe de type j devienne un groupe de type i à la génération suivante. Or,

$$P_j^i = (1 + I((i_1, i_2) \neq (i_3, i_4))) [dP_j^{(i_1, i_2)} + (1 - d)P_j^{(i_3, i_4)}]$$

où $P_j^{(i_k, i_{k+1})}$ est la proportion de femelles inséminées de la nouvelle génération de type (i_k, i_{k+1}) produites par un groupe j , $P^{(i_k, i_{k+1})}$ est la proportion de femelles inséminées de la nouvelle génération de type (i_k, i_{k+1}) chez toutes les émigrantes, et

$$I(E) = \begin{cases} 1 & \text{si } E \text{ est réalisé} \\ 0 & \text{sinon.} \end{cases}$$

Par ailleurs, si C_n représente la taille relative des groupes de type n avant migration, alors

$$C_n = \begin{cases} \frac{2(1-s)x_n}{K[\mathbf{x}]} & n = 1, 2, 5 \\ \frac{[(1-s) + (1-r)]x_n}{K[\mathbf{x}]} & n = 3, 4, 6, 7 \\ \frac{2(1-r)x_n}{K[\mathbf{x}]} & n = 8, 9, 10 \end{cases}$$

avec

$$K[\mathbf{x}] = 2(1-s)[x_1 + x_2 + x_5] + [(1-s) + (1-r)][x_3 + x_4 + x_6 + x_7] \\ + 2(1-r)[x_8 + x_9 + x_{10}]$$

et

$$P^{(i_k, i_{k+1})} = \sum_{n=1}^{10} P_n^{(i_k, i_{k+1})} C_n.$$

Donc, pour i représentant un groupe $\{(i_1, i_2), (i_3, i_4)\}$, on a

$$x'_i = (1 + I((i_1, i_2) \neq (i_3, i_4))) \sum_{j=1}^{10} x_j \left[\left(d \sum_{n=1}^{10} P_n^{(i_1, i_2)} C_n + (1-d)P_j^{(i_1, i_2)} \right) \right. \\ \left. \times \left(d \sum_{n=1}^{10} P_n^{(i_3, i_4)} C_n + (1-d)P_j^{(i_3, i_4)} \right) \right]$$

et en utilisant le fait que $P_{10}^{(i_1, i_2)} = 0$ pour tout $(i_1, i_2) \neq (0, 0)$, on obtient

$$\frac{\partial x'_i}{\partial x_m} \Big|_{\mathbf{x}=0} = \\ (1 + I((i_1, i_2) \neq (i_3, i_4))) \left[\left(dP_{10}^{(i_1, i_2)} + (1-d)P_m^{(i_1, i_2)} \right) \left(dP_{10}^{(i_3, i_4)} + (1-d)P_m^{(i_3, i_4)} \right) \right. \\ \left. + \left(\frac{(1-s)}{(1-r)} I(m \in \{1, 2, 5\}) + \frac{(1-s) + (1-r)}{2(1-r)} I(m \in \{3, 4, 6, 7\}) + I(m \in \{8, 9\}) \right) \right. \\ \left. \times d \left(P_{10}^{(i_1, i_2)} P_m^{(i_3, i_4)} + P_{10}^{(i_3, i_4)} P_m^{(i_1, i_2)} \right) \right].$$

Il nous suffit maintenant de calculer les proportions de femelles inséminées de type (i, j) provenant d'un groupe k . On obtient:

$$\begin{array}{cccc} P_1^{(1,1)} = 1, & P_1^{(1,0)} = 0, & P_1^{(0,1)} = 0, & P_1^{(0,0)} = 0, \\ P_2^{(1,1)} = \frac{9}{16}, & P_2^{(1,0)} = \frac{3}{16}, & P_2^{(0,1)} = \frac{3}{16}, & P_2^{(0,0)} = \frac{1}{16}, \\ P_5^{(1,1)} = \frac{1}{4}, & P_5^{(1,0)} = \frac{1}{4}, & P_5^{(0,1)} = \frac{1}{4}, & P_5^{(0,0)} = \frac{1}{4}, \\ P_6^{(1,1)} = \frac{1}{4}, & P_6^{(1,0)} = \frac{1}{4}, & P_6^{(0,1)} = \frac{1}{4}, & P_6^{(0,0)} = \frac{1}{4}, \end{array}$$

$$\begin{aligned}
P_8^{(1,1)} &= \frac{1}{4}, & P_8^{(1,0)} &= \frac{1}{4}, & P_8^{(0,1)} &= \frac{1}{4}, & P_8^{(0,0)} &= \frac{1}{4}, \\
P_9^{(1,1)} &= \frac{1}{16}, & P_9^{(1,0)} &= \frac{3}{16}, & P_9^{(0,1)} &= \frac{3}{16}, & P_9^{(0,0)} &= \frac{9}{16}, \\
P_{10}^{(1,1)} &= 0, & P_{10}^{(1,0)} &= 0, & P_{10}^{(0,1)} &= 0, & P_{10}^{(0,0)} &= 1,
\end{aligned}$$

$$P_3^{(1,1)} = \left[\frac{(1-s) + (1/2)(1-r)}{(1-s) + (1-r)} \right] \left[\frac{s + (1/2)r}{s+r} \right] \left(= \frac{9}{16} \text{ lorsque } s = r \right),$$

$$P_3^{(1,0)} = \left[\frac{(1-s) + (1/2)(1-r)}{(1-s) + (1-r)} \right] \left[\frac{(1/2)r}{s+r} \right] \left(= \frac{3}{16} \text{ lorsque } s = r \right),$$

$$P_3^{(0,1)} = \left[\frac{(1/2)(1-r)}{(1-s) + (1-r)} \right] \left[\frac{s + (1/2)r}{s+r} \right] \left(= \frac{3}{16} \text{ lorsque } s = r \right),$$

$$P_3^{(0,0)} = \left[\frac{(1/2)(1-r)}{(1-s) + (1-r)} \right] \left[\frac{(1/2)r}{s+r} \right] \left(= \frac{1}{16} \text{ lorsque } s = r \right),$$

$$P_4^{(1,1)} = \left[\frac{(1-s)}{(1-s) + (1-r)} \right] \left[\frac{s}{s+r} \right] \left(= \frac{1}{4} \text{ lorsque } s = r \right),$$

$$P_4^{(1,0)} = \left[\frac{(1-s)}{(1-s) + (1-r)} \right] \left[\frac{r}{s+r} \right] \left(= \frac{1}{4} \text{ lorsque } s = r \right),$$

$$P_4^{(0,1)} = \left[\frac{(1-r)}{(1-s) + (1-r)} \right] \left[\frac{s}{s+r} \right] \left(= \frac{1}{4} \text{ lorsque } s = r \right),$$

$$P_4^{(0,0)} = \left[\frac{(1-r)}{(1-s) + (1-r)} \right] \left[\frac{r}{s+r} \right] \left(= \frac{1}{4} \text{ lorsque } s = r \right),$$

$$P_7^{(1,1)} = \left[\frac{(1/2)(1-s)}{(1-s) + (1-r)} \right] \left[\frac{(1/2)s}{s+r} \right] \left(= \frac{1}{16} \text{ lorsque } s = r \right),$$

$$P_7^{(1,0)} = \left[\frac{(1/2)(1-s)}{(1-s) + (1-r)} \right] \left[\frac{r + (1/2)s}{s+r} \right] \left(= \frac{3}{16} \text{ lorsque } s = r \right),$$

$$P_7^{(0,1)} = \left[\frac{(1/2)(1-s) + (1-r)}{(1-s) + (1-r)} \right] \left[\frac{(1/2)s}{s+r} \right] \left(= \frac{3}{16} \text{ lorsque } s = r \right),$$

$$P_7^{(0,0)} = \left[\frac{(1/2)(1-s) + (1-r)}{(1-s) + (1-r)} \right] \left[\frac{(1/2)s + r}{s+r} \right] \left(= \frac{9}{16} \text{ lorsque } s = r \right).$$

On trouve les matrices $\mathcal{M}(r, r)$ et $\left. \frac{\partial}{\partial s} \mathcal{M}(r, s) \right|_{s=r}$ aux annexes A et B.

À l'aide du progiciel de calcul symbolique MATHEMATICA, on a déterminé les vecteurs propres à gauche et à droite de la matrice $\mathcal{M}(r, r)$. Ceux-ci sont donnés par

$$\boldsymbol{\eta} = c(4, 3, 3, 2, 2, 2, 1, 2, 1)^t \quad (1.17)$$

pour un certain $c > 0$ et

$$\boldsymbol{\xi} = (\xi_1, \xi_2, \xi_2, \xi_4, \xi_5, 2\xi_5, \xi_7, \xi_5, \xi_7)^t \quad (1.18)$$

avec

$$\xi_1 = \frac{(1-d)^2(-145 + 246d - 195d^2 + 72d^3 - 18d^4)}{16d(-20 - 170d + 108d^2 + 63d^3 - 54d^4 + 9d^5)} \xi_7,$$

$$\xi_2 = \frac{(1-d)^2(10 - 6d + 3d^2)}{(10 + 90d - 9d^2 - 36d^3 + 9d^4)} \xi_7,$$

$$\xi_4 = \frac{(105 + 76d - 98d^2 + 60d^3 - 15d^4)}{4(10 + 90d - 9d^2 - 36d^3 + 9d^4)} \xi_7,$$

$$\xi_5 = \frac{13(1-d)^2(5 + 6d - 3d^2)}{16(10 + 90d - 9d^2 - 36d^3 + 9d^4)} \xi_7.$$

L'équation (1.5) devient

$$\boldsymbol{\eta}^t \left[\left. \frac{\partial}{\partial s} \mathcal{M}(r, s) \right|_{s=r} \right] \boldsymbol{\xi} = K \frac{(145 + 204d - 66d^2 - 36d^3 + 9d^4)(2 - d - 6r + 2dr)}{8r(1-r)(2-d)(10 + 90d - 9d^2 - 36d^3 + 9d^4)} = 0,$$

où K est une constante non nulle. Mais cette expression est vraie si et seulement si

$$r = \frac{2-d}{2(3-d)}. \quad (1.19)$$

Lorsque $d = 1$, toutes les femelles se dispersent et on sait déjà que dans cette situation le sex-ratio critique est $r = (N-1)/2N$ (Hamilton [13], Bulmer & Taylor [4]), c'est-à-dire $1/4$ pour le cas qui nous intéresse ($N = 2$).

1.3.2 Immigration uniforme

On suppose ici que les émigrantes se répartissent uniformément dans les groupes et que les femelles ont le contrôle du sex-ratio. Dans ce cas, la proportion d'émigrantes

(c'est-à-dire les femelles qui quittent leur groupe) n'est pas la même que la proportion d'immigrantes (c'est-à-dire les femelles qui proviennent de l'extérieur du groupe). En effet, après répartition des immigrantes, un groupe de type j aura une proportion d'immigrantes donnée par

$$f_j(d) = \frac{d\bar{M}}{d\bar{M} + (1-d)M_j},$$

où

$$M_j = \begin{cases} 2(1-s) & \text{si } j = 1, 2, 5 \\ (1-s) + (1-r) & \text{si } j = 3, 4, 6, 7 \\ 2(1-r) & \text{si } j = 8, 9, 10 \end{cases}$$

et

$$\bar{M} = \sum_{k=1}^{10} M_k x_k.$$

Donc, en reprenant le cheminement décrit à la section précédente, avec

$$P_j^i = (1 + I((i_1, i_2) \neq (i_3, i_4))) [f_j(d)P^{(i_1, i_2)} + (1 - f_j(d))P_j^{(i_1, i_2)}] \\ \times [f_j(d)P^{(i_3, i_4)} + (1 - f_j(d))P_j^{(i_3, i_4)}],$$

on obtient, pour i représentant un groupe $\{(i_1, i_2), (i_3, i_4)\}$,

$$x_i' = (1 + I((i_1, i_2) \neq (i_3, i_4))) \sum_{j=1}^{10} \left[\left(f_j(d) \sum_{n=1}^{10} P_n^{(i_1, i_2)} C_n + (1 - f_j(d)) P_j^{(i_1, i_2)} \right) \right. \\ \left. \times \left(f_j(d) \sum_{n=1}^{10} P_n^{(i_3, i_4)} C_n + (1 - f_j(d)) P_j^{(i_3, i_4)} \right) \right] x_j.$$

Lorsque $(i_1, i_2) \neq (0, 0) \neq (i_3, i_4)$, on a

$$\left. \frac{\partial x_i'}{\partial x_m} \right|_{\mathbf{x}=0} = (1 + I((i_1, i_2) \neq (i_3, i_4))) \left(\frac{(1-d)M_m}{(1-d)M_m + 2d(1-r)} \right)^2 P_m^{(i_1, i_2)} P_m^{(i_3, i_4)}$$

et lorsque $(i_3, i_4) = (0, 0)$, on a

$$\left. \frac{\partial x'_i}{\partial x_m} \right|_{\mathbf{x}=0} = 2P_m^{(i_1, i_2)} \left[\frac{dM_m}{2(1-r)} + \frac{(1-d)M_m}{(1-d)M_m + 2d(1-r)} \left(\frac{2d(1-r)}{(1-d)M_m + 2d(1-r)} + \frac{(1-d)M_m}{(1-d)M_m + 2d(1-r)} P_m^{(0,0)} \right) \right]$$

Si $s = r$, tous les groupes ont la même taille après reproduction et on se ramène au cas où $f_j(d) = d$. La matrice $\mathcal{M}(r, r)$ (donnée dans l'annexe A) ainsi que les vecteurs propres à gauche et à droite de $\mathcal{M}(r, r)$ sont les mêmes que ceux obtenus dans le cas de dispersion proportionnelle. Par contre, la matrice des dérivées, que l'on trouvera à l'annexe C, est grandement modifiée et l'équation (1.5) devient

$$\boldsymbol{\eta}^t \left[\frac{\partial}{\partial s} \mathcal{M}(r, s) \right]_{s=r} \boldsymbol{\xi} = K \frac{(145 + 204d - 66d^2 - 36d^3 + 9d^4)(4r - 1)}{8r(1-r)(10 + 90d - 9d^2 - 36d^3 + 9d^4)} = 0$$

où K est une constante non nulle et $\boldsymbol{\eta}$ et $\boldsymbol{\xi}$ sont donnés par (1.17) et (1.18).

Cette égalité est satisfaite si et seulement si

$$r = \frac{1}{4}. \quad (1.20)$$

1.3.3 Remarques

Si on suppose une immigration uniforme, le sex-ratio critique est 1/4 et ne dépend pas de d , la proportion de femelles inséminées qui se dispersent. Bulmer (1986) a montré ce fait numériquement. Il montre également qu'il y a peu (cas diploïde ou haplo-diploïde) ou pas (cas haploïde) de changement du sex-ratio critique lorsqu'on fait varier la valeur de d .

1.4 Modèle III

Dans le modèle II, la migration se produisait après l'accouplement des rejetons. Nous traiterons maintenant le cas où les individus, mâles et femelles, se dispersent avant qu'il y ait accouplement. Plus précisément, suite à la reproduction des N femelles inséminées à l'intérieur des groupes, une proportion d_1 des rejetons femelles et d_2 des

rejetons mâles de chaque groupe se dispersent au hasard dans la population. Par la suite, les rejetons s'accouplent à l'intérieur de leur groupe et les femelles, maintenant inséminées, entrent en compétition pour l'occupation des N sites disponibles.

Comme pour le modèle II, l'absence de dispersion complète nous contraint à de petites valeurs de N . On étudiera ici deux types d'immigration: l'immigration proportionnelle, où chaque individu qui émigre est remplacé par un individu du même sexe provenant de la population entière, et l'immigration uniforme, où tous les groupes reçoivent la même proportion d'immigrants.

Un résumé de tous les résultats obtenus dans cette section se trouve au tableau 1.2.

On supposera que les femelles ont le contrôle du sex-ratio et on dira qu'une femelle inséminée est de type (i, j) si elle possède i gènes mutants S dans son génotype et j gènes mutants S dans le génotype de son partenaire mâle.

1.4.1 Cas $N=1$

Considérons tout d'abord le cas où $N = 1$. Alors chaque groupe est constitué d'une seule femelle inséminée. Supposons qu'il y ait n types de groupes numérotés de 1 à n , le n^e étant colonisé par une femelle inséminée non mutante $(0, 0)$. Soient $\mathbf{x} = (x_1, \dots, x_{n-1})^t$ et $\mathbf{x}' = (x'_1, \dots, x'_{n-1})^t$ les vecteurs des fréquences des groupes mutants (c'est-à-dire les groupes colonisés par une femelle mutante (i, j) avec $i+j \geq 1$) de deux générations successives. Pour $i = (i_1, i_2)$, on a

$$x'_i = \sum_{k=1}^n \left(f_k(d_1)P_k^{i_1} + (1 - f_k(d_1))P_k^{i_1} \right) \left(g_k(d_2)Q_k^{i_2} + (1 - g_k(d_2))Q_k^{i_2} \right) x_k,$$

où $P_k^{i_1}$ et P^{i_1} représentent la proportion de rejetons femelles i_1 parmi les femelles produites par un groupe k et celle parmi toutes les immigrantes. $Q_k^{i_2}$ et Q^{i_2} représentent la proportion de rejetons mâles i_2 parmi les mâles produits par un groupe k et celle parmi tous les immigrants. $f_k(d_1)$ et $g_k(d_2)$ correspondent aux proportions d'immigrants femelles et mâles respectivement dans un groupe k après dispersion.

Pour déterminer la matrice de linéarisation $\mathcal{M}(r, s)$ associée à la transformation

$\mathbf{x}' = \mathcal{T}\mathbf{x}$, il suffit de calculer les dérivés $\left. \frac{\partial x'_i}{\partial x_j} \right|_{\mathbf{x}=\mathbf{0}}$.

On trouve

$$\begin{aligned} \left. \frac{\partial x'_i}{\partial x_j} \right|_{\mathbf{x}=\mathbf{0}} &= \\ & \sum_{k=1}^n \left[\left(\frac{\partial x_k}{\partial x_j} \right) \left(f_k(d_1)P^{i_1} + (1 - f_k(d_1))P_k^{i_1} \right) \left(g_k(d_2)Q^{i_2} + (1 - g_k(d_2))Q_k^{i_2} \right) \right. \\ & \quad \left. + x_k \frac{\partial}{\partial x_j} \left[\left(f_k(d_1)P^{i_1} + (1 - f_k(d_1))P_k^{i_1} \right) \left(g_k(d_2)Q^{i_2} + (1 - g_k(d_2))Q_k^{i_2} \right) \right] \right] \Big|_{\mathbf{x}=\mathbf{0}} \\ &= \left(f_j(d_1)P^{i_1} + (1 - f_j(d_1))P_j^{i_1} \right) \left(g_j(d_2)Q^{i_2} + (1 - g_j(d_2))Q_j^{i_2} \right) \Big|_{\mathbf{x}=\mathbf{0}} \quad (1.21) \\ & \quad + \frac{\partial}{\partial x_j} \left[\left(f_n(d_1)P^{i_1} + (1 - f_n(d_1))P_n^{i_1} \right) \left(g_n(d_2)Q^{i_2} + (1 - g_n(d_2))Q_n^{i_2} \right) \right] \Big|_{\mathbf{x}=\mathbf{0}}. \end{aligned}$$

Population haploïde

Si les individus sont haploïdes, alors il y a 4 types de groupes:

$$\begin{array}{cccc} (1, 1) & (1, 0) & (0, 1) & (0, 0) \\ \downarrow & \downarrow & \downarrow & \downarrow \\ 1 & 2 & 3 & 4 \end{array}$$

Les groupes 1 et 2 produisent une proportion s de mâles tandis que les groupes 3 et 4 en produisent une proportion r . On a

$$P^1 = \frac{(1-s)[x_1 + (1/2)x_2] + (1-r)[(1/2)x_3]}{(1-s)[x_1 + x_2] + (1-r)[x_3 + x_4]},$$

$$P^0 = \frac{(1-s)[(1/2)x_2] + (1-r)[(1/2)x_3 + x_4]}{(1-s)[x_1 + x_2] + (1-r)[x_3 + x_4]},$$

$$Q^1 = \frac{s[x_1 + (1/2)x_2] + r[(1/2)x_3]}{s[x_1 + x_2] + r[x_3 + x_4]},$$

$$Q^0 = \frac{s[(1/2)x_2] + r[(1/2)x_3 + x_4]}{s[x_1 + x_2] + r[x_3 + x_4]},$$

$$\begin{aligned}
P_1^1 = Q_1^1 = 1, & & P_1^0 = Q_1^0 = 0, \\
P_2^1 = Q_2^1 = 1/2, & & P_2^0 = Q_2^0 = 1/2, \\
P_3^1 = Q_3^1 = 1/2, & & P_3^0 = Q_3^0 = 1/2, \\
P_4^1 = Q_4^1 = 0, & & P_4^0 = Q_4^0 = 1.
\end{aligned}$$

Si l'immigration est proportionnelle, alors pour $j = 1, 2, 3, 4$, on a

$$f_j(d_1) = d_1 \quad \text{et} \quad g_j(d_2) = d_2.$$

Si l'immigration est uniforme, alors

$$f_j(d_1) = \frac{d_1 \bar{N}}{d_1 \bar{N} + (1 - d_1) N_j} \quad \text{et} \quad g_j(d_2) = \frac{d_2 \bar{M}}{d_2 \bar{M} + (1 - d_2) M_j},$$

où

$$N_j = \begin{cases} (1 - s) & \text{si } j = 1, 2 \\ (1 - r) & \text{si } j = 3, 4 \end{cases}, \quad M_j = \begin{cases} s & \text{si } j = 1, 2 \\ r & \text{si } j = 3, 4 \end{cases},$$

$$\bar{N} = \sum_{k=1}^4 N_k x_k \quad \text{et} \quad \bar{M} = \sum_{k=1}^4 M_k x_k.$$

Donc la matrice

$$\mathcal{M}(r, s) = \left(\frac{\partial x'_i}{\partial x_j} \Big|_{\mathbf{x}=\mathbf{0}} \right)_{i,j=1}^3$$

est donnée dans le cas d'immigration proportionnelle par

$$\begin{bmatrix}
(1 - d_1)(1 - d_2) & \frac{(1 - d_1)(1 - d_2)}{4} & \frac{(1 - d_1)(1 - d_2)}{4} \\
d_2(1 - d_1) + d_1 u & \frac{(1 - d_1)(1 + d_2)}{4} + d_1 \frac{u}{2} & \frac{(1 - d_1)(1 + d_2)}{4} + \frac{d_1}{2} \\
d_1(1 - d_2) + d_2 v & \frac{(1 - d_2)(1 + d_1)}{4} + d_2 \frac{v}{2} & \frac{(1 - d_2)(1 + d_1)}{4} + \frac{d_2}{2}
\end{bmatrix}$$

et dans le cas d'immigration uniforme par

$$\begin{bmatrix} (1 - \tilde{d}_1)(1 - \tilde{d}_2) & \frac{(1 - \tilde{d}_1)(1 - \tilde{d}_2)}{4} & \frac{(1 - d_1)(1 - d_2)}{4} \\ \tilde{d}_2(1 - \tilde{d}_1) + d_1 u & \frac{(1 - \tilde{d}_1)(1 + \tilde{d}_2)}{4} + d_1 \frac{u}{2} & \frac{(1 - d_1)(1 + d_2)}{4} + \frac{d_1}{2} \\ \tilde{d}_1(1 - \tilde{d}_2) + d_2 v & \frac{(1 - \tilde{d}_2)(1 + \tilde{d}_1)}{4} + d_2 \frac{v}{2} & \frac{(1 - d_2)(1 + d_1)}{4} + \frac{d_2}{2} \end{bmatrix}$$

où

$$u = \frac{(1 - s)}{(1 - r)}, \quad v = \frac{s}{r}, \quad \tilde{d}_1 = \frac{d_1}{d_1 + (1 - d_1)u} \quad \text{et} \quad \tilde{d}_2 = \frac{d_2}{d_2 + (1 - d_2)v}.$$

On remarque que lorsque $s = r$, ces deux matrices coïncident, de telle sorte que les vecteurs propres à gauche et à droite, η et ξ , de la matrice $\mathcal{M}(r, r)$ seront les mêmes peu importe le mode d'immigration considéré (proportionnelle ou uniforme).

On vérifie directement que

$$\eta = c(2, 1, 1)^t$$

pour un certain $c > 0$ et

$$\xi = \left(\frac{1}{2} \left(\frac{1}{d_1 + d_2 - d_1 d_2} - 1 \right), 1, 1 \right)^t,$$

sont des vecteurs propres à gauche et à droite de la matrice $\mathcal{M}(r, r)$ associés à la valeur propre 1.

Donc, selon la méthode décrite au début du chapitre, le sex-ratio critique devra satisfaire la condition (1.5), c'est-à-dire

$$\eta^t \left[\frac{\partial}{\partial s} \mathcal{M}(r, s) \Big|_{s=r} \right] \xi = 0.$$

Or, si l'immigration est proportionnelle, alors

$$\frac{\partial}{\partial s} \mathcal{M}(r, s) \Big|_{s=r} = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 \\ \frac{-d_1}{(1-r)} & \frac{-d_1}{2(1-r)} & 0 \\ \frac{d_2}{r} & \frac{d_2}{2r} & 0 \end{bmatrix}$$

et

$$\eta' \left[\frac{\partial}{\partial s} \mathcal{M}(r, s) \Big|_{s=r} \right] \xi = \frac{c}{r(1-r)} \left[\frac{1}{2}(d_1 - r(d_1 + d_2)) \left(\frac{1}{d_1 + d_2 - d_1 d_2} - 1 \right) \right] = 0$$

si et seulement si

$$r = \frac{d_2}{d_1 + d_2}.$$

D'autre part, si l'immigration est uniforme, alors

$$\frac{\partial}{\partial s} \mathcal{M}(r, s) \Big|_{s=r} = \begin{bmatrix} \frac{(1-a)(d_2 - (d_1 + d_2)r)}{r(1-r)} & \frac{(1-a)(d_2 - (d_1 + d_2)r)}{4r(1-r)} & 0 \\ \frac{d_1(1 + d_2(1 - d_1))}{(r-1)} + \frac{-(1-a)d_2}{r} & \frac{d_1(2 + (1 + d_2)(1 - d_1))}{4(r-1)} + \frac{-(1-a)d_2}{4r} & 0 \\ \frac{d_2(1 + d_1(1 - d_2))}{r} + \frac{(1-a)d_1}{(1-r)} & \frac{d_2(2 + (1 + d_1)(1 - d_2))}{4r} + \frac{(1-a)d_1}{4(1-r)} & 0 \end{bmatrix}$$

avec $a = d_1 + d_2 - d_1 d_2$, et

$$\eta' \left[\frac{\partial}{\partial s} \mathcal{M}(r, s) \Big|_{s=r} \right] \xi = \frac{c(d_2(2 - d_2) - r(d_1(2 - d_1) + d_2(2 - d_2)))}{2r(1-r)(d_1 + d_2 - d_1 d_2)} = 0$$

si et seulement si

$$r = \frac{d_2(2 - d_2)}{d_1(2 - d_1) + d_2(2 - d_2)}.$$

Remarquons que $r = 1/2$ lorsque $d_1 = d_2$ et que le sex-ratio critique est en faveur du sexe le plus mobile.

Population diploïde

Dans une population diploïde avec une seule femelle inséminée par groupe, il y a 9 types de groupes correspondant aux 9 types de femelles inséminées:

$$\begin{array}{ccccccccc} (2, 2) & (2, 1) & (1, 2) & (2, 0) & (0, 2) & (1, 1) & (1, 0) & (0, 1) & (0, 0) \\ \downarrow & \downarrow & \downarrow & \downarrow & \downarrow & \downarrow & \downarrow & \downarrow & \downarrow \\ 1 & 2 & 3 & 4 & 5 & 6 & 7 & 8 & 9 \end{array}$$

En supposant que les femelles ont le contrôle du sex-ratio et que le gène mutant S et le gène résident R sont co-dominants, les groupes de types 1, 2 et 4 auront une proportion s de mâles, les groupes de types 3, 6 et 7 auront une proportion t de mâles tandis que les autres en auront une proportion r . Par l'équation (1.21), on a pour $i = (i_1, i_2)$

$$\begin{aligned} \frac{\partial x'_i}{\partial x_j} \Big|_{x=0} &= (f_j(d_1)P^{i_1} + (1 - f_j(d_1))P_j^{i_1}) (g_j(d_2)Q^{i_2} + (1 - g_j(d_2))Q_j^{i_2}) \Big|_{x=0} \\ &+ \frac{\partial}{\partial x_j} [(f_9(d_1)P^{i_1} + (1 - f_9(d_1))P_9^{i_1}) (g_9(d_2)Q^{i_2} + (1 - g_9(d_2))Q_9^{i_2})] \Big|_{x=0} \end{aligned}$$

avec

$$f_j(d_1) = \begin{cases} d_1 & \text{si immigration proportionnelle} \\ \frac{d_1 \bar{N}}{d_1 \bar{N} + (1 - d_1)N_j} & \text{si immigration uniforme} \end{cases}$$

et

$$g_j(d_2) = \begin{cases} d_2 & \text{si immigration proportionnelle} \\ \frac{d_2 \bar{M}}{d_2 \bar{M} + (1 - d_2)M_j} & \text{si immigration uniforme} \end{cases}$$

où

$$N_j = \begin{cases} (1 - s) & \text{si } j = 1, 2, 4 \\ (1 - t) & \text{si } j = 3, 6, 7 \\ (1 - r) & \text{sinon} \end{cases}, \quad M_j = \begin{cases} s & \text{si } j = 1, 2, 4 \\ t & \text{si } j = 3, 6, 7 \\ r & \text{sinon} \end{cases},$$

$$\bar{N} = \sum_{k=1}^9 N_k x_k \quad \text{et} \quad \bar{M} = \sum_{k=1}^9 M_k x_k.$$

Par ailleurs,

$$P^2 = \frac{(1 - s)[x_1 + (1/2)x_2] + (1 - t)[(1/2)x_3 + (1/4)x_6]}{(1 - s)[x_1 + x_2 + x_4] + (1 - t)[x_3 + x_6 + x_7] + (1 - r)[x_5 + x_8 + x_9]},$$

$$P^1 = \frac{(1 - s)[(1/2)x_2 + x_4] + (1 - t)[(1/2)x_3 + (1/4)x_6 + (1/2)x_7] + (1 - r)[x_5 + (1/2)x_8]}{(1 - s)[x_1 + x_2 + x_4] + (1 - r)[x_3 + x_6 + x_7] + (1 - r)[x_5 + x_8 + x_9]}$$

$$P^0 = 1 - P^1 - P^2,$$

$$Q^2 = \frac{s[x_1 + (1/2)x_2] + t[(1/2)x_3 + (1/4)x_6]}{s[x_1 + x_2 + x_4] + t[x_3 + x_6 + x_7] + r[x_5 + x_8 + x_9]},$$

$$P^1 = \frac{s[(1/2)x_2 + x_4] + t[(1/2)x_3 + (1/4)x_6 + (1/2)x_7] + r[x_5 + (1/2)x_8]}{s[x_1 + x_2 + x_4] + t[x_3 + x_6 + x_7] + r[x_5 + x_8 + x_9]},$$

$$Q^0 = 1 - Q^1 - Q^2,$$

$$P_1^2 = Q_1^2 = 1, \quad P_1^1 = Q_1^1 = 0, \quad P_1^0 = Q_1^0 = 0,$$

$$P_2^2 = Q_2^2 = 1/2, \quad P_2^1 = Q_2^1 = 1/2, \quad P_2^0 = Q_2^0 = 0,$$

$$P_3^2 = Q_3^2 = 1/2, \quad P_3^1 = Q_3^1 = 1/2, \quad P_3^0 = Q_3^0 = 0,$$

$$P_4^2 = Q_4^2 = 0, \quad P_4^1 = Q_4^1 = 1, \quad P_4^0 = Q_4^0 = 0,$$

$$P_5^2 = Q_5^2 = 0, \quad P_5^1 = Q_5^1 = 1, \quad P_5^0 = Q_5^0 = 0,$$

$$P_6^2 = Q_6^2 = 1/4, \quad P_6^1 = Q_6^1 = 1/2, \quad P_6^0 = Q_6^0 = 1/4,$$

$$P_7^2 = Q_7^2 = 0, \quad P_7^1 = Q_7^1 = 1/2, \quad P_7^0 = Q_7^0 = 1/2,$$

$$P_8^2 = Q_8^2 = 0, \quad P_8^1 = Q_8^1 = 1/2, \quad P_8^0 = Q_8^0 = 1/2,$$

$$P_9^2 = Q_9^2 = 0, \quad P_9^1 = Q_9^1 = 0, \quad P_9^0 = Q_9^0 = 1,$$

et les matrices de linéarisation $\mathcal{M}(r, s, t)$ dans les cas d'immigration proportionnelle et d'immigration uniforme sont données successivement par

$$\begin{bmatrix} 1-a & \frac{1-a}{4} & \frac{1-a}{4} & 0 & 0 & \frac{1-a}{16} & 0 & 0 \\ 0 & \frac{1-a}{4} & \frac{1-a}{4} & 0 & 0 & \frac{1-a}{8} & 0 & 0 \\ 0 & \frac{1-a}{4} & \frac{1-a}{4} & 0 & 0 & \frac{1-a}{8} & 0 & 0 \\ 2b(s) & b(s) & b(t) & 0 & 0 & d(t) & 0 & 0 \\ 2c(s) & c(s) & c(t) & 0 & 0 & e(t) & 0 & 0 \\ 0 & \frac{1-a}{4} & \frac{1-a}{4} & 1-a & 1-a & \frac{1-a}{4} & \frac{1-a}{4} & \frac{1-a}{4} \\ 0 & b(s) & b(t) & 2b(s) & a & 2d(t) & f(t) & \frac{1+a}{4} \\ 0 & c(s) & c(t) & 2c(s) & a & 2e(t) & g(t) & \frac{1+a}{4} \end{bmatrix}$$

et

$$\begin{bmatrix} 1-\tilde{a}(s) & \frac{1-\tilde{a}(s)}{4} & \frac{1-\tilde{a}(t)}{4} & 0 & 0 & \frac{1-\tilde{a}(t)}{16} & 0 & 0 \\ 0 & \frac{1-\tilde{a}(s)}{4} & \frac{1-\tilde{a}(t)}{4} & 0 & 0 & \frac{1-\tilde{a}(t)}{8} & 0 & 0 \\ 0 & \frac{1-\tilde{a}(s)}{4} & \frac{1-\tilde{a}(t)}{4} & 0 & 0 & \frac{1-\tilde{a}(t)}{8} & 0 & 0 \\ 2\tilde{b}(s) & \tilde{b}(s) & \tilde{b}(t) & 0 & 0 & \tilde{d}(t) & 0 & 0 \\ 2\tilde{c}(s) & \tilde{c}(s) & \tilde{c}(t) & 0 & 0 & \tilde{e}(t) & 0 & 0 \\ 0 & \frac{1-\tilde{a}(s)}{4} & \frac{1-\tilde{a}(t)}{4} & 1-\tilde{a}(s) & 1-a & \frac{1-\tilde{a}(t)}{4} & \frac{1-\tilde{a}(t)}{4} & \frac{1-a}{4} \\ 0 & \tilde{b}(s) & \tilde{b}(t) & 2\tilde{b}(s) & a & 2\tilde{d}(t) & \tilde{f}(t) & \frac{1+a}{4} \\ 0 & \tilde{c}(s) & \tilde{c}(t) & 2\tilde{c}(s) & a & 2\tilde{e}(t) & \tilde{g}(t) & \frac{1+a}{4} \end{bmatrix}$$

où

$$\bar{d}_1(s) = \frac{d_1}{d_1 + (1-d_1)\frac{(1-s)}{(1-r)}}, \quad \bar{d}_2(s) = \frac{d_2}{d_2 + (1-d_2)\frac{s}{r}}, \quad (1.22)$$

$$a = d_1 + d_2 - d_1 d_2, \quad \bar{a}(s) = \bar{d}_1(s) + \bar{d}_2(s) - \bar{d}_1(s)\bar{d}_2(s),$$

$$b(s) = \frac{a - d_1(1 - \frac{(1-s)}{(1-r)})}{2}, \quad \bar{b}(s) = \frac{\bar{a}(s) - (\bar{d}_1(s) - d_1\frac{(1-s)}{(1-r)})}{2},$$

$$c(s) = \frac{a - d_2(1 - \frac{s}{r})}{2}, \quad \bar{c}(s) = \frac{\bar{a}(s) - (\bar{d}_2(s) - d_2\frac{s}{r})}{2},$$

$$d(s) = \frac{(1-d_1)(1+3d_2) + 4d_1\frac{(1-s)}{(1-r)}}{16}, \quad \bar{d}(s) = \frac{(1-\bar{d}_1(s))(1+3\bar{d}_2(s)) + 4d_1\frac{(1-s)}{(1-r)}}{16},$$

$$e(s) = \frac{(1-d_2)(1+3d_1) + 4d_2\frac{s}{r}}{16}, \quad \bar{e}(s) = \frac{(1-\bar{d}_2(s))(1+3\bar{d}_1(s)) + 4d_2\frac{s}{r}}{16},$$

$$f(s) = \frac{(1-d_1)(1+d_2) + 2d_1\frac{(1-s)}{(1-r)}}{4}, \quad \bar{f}(s) = \frac{(1-\bar{d}_1(s))(1+\bar{d}_2(s)) + 2d_1\frac{(1-s)}{(1-r)}}{4},$$

$$g(s) = \frac{(1-d_2)(1+d_1) + 2d_2\frac{s}{r}}{4}, \quad \bar{g}(s) = \frac{(1-\bar{d}_2(s))(1+\bar{d}_1(s)) + 2d_2\frac{s}{r}}{4}.$$

Les vecteurs propres à gauche et à droite de la matrice commune $\mathcal{M}(r, r, r)$ associés à la valeur propre 1 sont donnés par

$$\boldsymbol{\eta} = c(4, 3, 3, 2, 2, 2, 1, 1)^t$$

pour $c > 0$ et

$$\boldsymbol{\xi} = (\xi_1, \xi_2, \xi_2, \xi_3, \xi_3, 4\xi_3, \xi_4, \xi_4)^t,$$

où

$$\xi_1 = \frac{(1-d_1)(1-d_2)(3-d_1-d_2+d_1d_2)}{16(1+d_1+d_2-d_1d_2)(d_1+d_2-d_1d_2)},$$

$$\xi_2 = \frac{(1-d_1)(1-d_2)}{4(1+d_1+d_2-d_1d_2)},$$

$$\xi_3 = 1/4,$$

$$\xi_4 = \frac{1 + 10d_1 + 5d_1^2 + 10d_2 - 10d_1^2d_2 + 5d_2^2 - 10d_1d_2^2 + 5d_1^2d_2^2}{4(1-d_1)(1-d_2)(1+d_1+d_2-d_1d_2)}.$$

De plus, si l'immigration est proportionnelle, on a

$$\frac{\partial}{\partial s} \mathcal{M}(r, s, t) \Big|_{s=t=r} = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ \frac{-d_1}{(1-r)} & \frac{-d_1}{2(1-r)} & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ \frac{d_2}{r} & \frac{d_2}{2r} & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \frac{-d_1}{2(1-r)} & 0 & \frac{-d_1}{(1-r)} & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \frac{d_2}{2r} & 0 & \frac{d_2}{r} & 0 & 0 & 0 & 0 \end{bmatrix}$$

et

$$\frac{\partial}{\partial t} \mathcal{M}(r, s, t) \Big|_{s=t=r} = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \frac{-d_1}{2(1-r)} & 0 & 0 & \frac{-d_1}{4(1-r)} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \frac{d_2}{2r} & 0 & 0 & \frac{d_2}{4r} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \frac{-d_1}{2(1-r)} & 0 & 0 & \frac{-d_1}{2(1-r)} & \frac{-d_1}{2(1-r)} & 0 \\ 0 & 0 & \frac{d_2}{2r} & 0 & 0 & \frac{d_2}{2r} & \frac{d_2}{2r} & 0 \end{bmatrix}$$

Donc, les conditions

$$\eta^t \left[\frac{\partial}{\partial s} \mathcal{M}(r, s, t) \Big|_{s=t=r} \right] \xi = 0$$

et

$$\eta^t \left[\frac{\partial}{\partial t} \mathcal{M}(r, s, t) \Big|_{s=t=r} \right] \xi = 0$$

sont satisfaites si et seulement si

$$\frac{c(3 + d_1 + d_2 - d_1 d_2)(d_2 - d_1 r - d_2 r)}{8r(1 - r)(1 + d_1 + d_2 - d_1 d_2)(d_1 + d_2 - d_1 d_2)} = 0$$

et

$$\frac{c(3 + d_1 + d_2 - d_1 d_2)(d_2 - d_1 r - d_2 r)}{2r(1 - r)(1 - d_1)(1 - d_2)(1 + d_1 + d_2 - d_1 d_2)} = 0.$$

Or, ces deux dernières conditions sont vérifiées si et seulement si

$$r = \frac{d_2}{d_1 + d_2}.$$

Si par contre on considère l'immigration uniforme, on obtient

$$\frac{\partial}{\partial s} \mathcal{M}(r, s, t) \Big|_{s=t=r} = \begin{bmatrix} f_1(r) & 4f_1(r) & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 4f_1(r) & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 4f_1(r) & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 2f_2(r) & f_2(r) & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 2f_3(r) & f_3(r) & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 4f_1(r) & 0 & 16f_1(r) & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & f_2(r) & 0 & 2f_2(r) & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & f_3(r) & 0 & 2f_3(r) & 0 & 0 & 0 & 0 \end{bmatrix}$$

et

$$\left. \frac{\partial}{\partial t} \mathcal{M}(r, s, t) \right|_{s=t=r} = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 4f_1(r) & 0 & 0 & f_1(r) & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 4f_1(r) & 0 & 0 & 2f_1(r) & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 4f_1(r) & 0 & 0 & 2f_1(r) & 0 & 0 \\ 0 & 0 & f_2(r) & 0 & 0 & f_4(r) & 0 & 0 \\ 0 & 0 & f_3(r) & 0 & 0 & f_5(r) & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 4f_1(r) & 0 & 0 & 4f_1(r) & 4f_1(r) & 0 \\ 0 & 0 & f_2(r) & 0 & 0 & 2f_4(r) & f_6(r) & 0 \\ 0 & 0 & f_3(r) & 0 & 0 & 2f_5(r) & f_7(r) & 0 \end{bmatrix}$$

avec

$$f_1(r) = \frac{(1-d_1)(1-d_2)(d_2-r(d_1+d_2))}{16r(1-r)}, \quad (1.23)$$

$$f_2(r) = \frac{-d_1(1+d_2(1-d_1))}{2(1-r)} + \frac{-d_2(1-d_1)(1-d_2)}{2r},$$

$$f_3(r) = \frac{d_2(1+d_1(1-d_2))}{2r} + \frac{d_1(1-d_1)(1-d_2)}{2(1-r)},$$

$$f_4(r) = \frac{-d_1(4+(1-d_1)(1+3d_2))}{16(1-r)} - \frac{3d_2(1-d_1)(1-d_2)}{16r},$$

$$f_5(r) = \frac{d_2(4+(1-d_2)(1+3d_1))}{16r} + \frac{3d_1(1-d_1)(1-d_2)}{16(1-r)},$$

$$f_6(r) = \frac{-d_1(2+(1-d_1)(1+d_2))}{4(1-r)} - \frac{d_2(1-d_1)(1-d_2)}{4r},$$

$$f_7(r) = \frac{d_2(2+(1-d_2)(1+d_1))}{4r} + \frac{d_1(1-d_1)(1-d_2)}{4(1-r)},$$

et les équations (1.6) et (1.7) deviennent respectivement

$$\frac{c(3+d_1+d_2-d_1d_2)(d_2(2-d_2)-r(d_1(2-d_1)+d_2(2-d_2)))}{8r(1-r)(1+d_1+d_2-d_1d_2)(d_1+d_2-d_1d_2)} = 0$$

et

$$\frac{c(3 + d_1 + d_2 - d_1 d_2)(d_2(2 - d_2) - r(d_1(2 - d_1) + d_2(2 - d_2)))}{2r(1 - r)(1 - d_1)(1 - d_2)(1 + d_1 + d_2 - d_1 d_2)} = 0.$$

Mais ces deux égalités sont vraies si et seulement si

$$r = \frac{d_2(2 - d_2)}{d_1(2 - d_1) + d_2(2 - d_2)}.$$

Pour les deux modes d'immigration, on retrouve les résultats obtenus dans le cas d'une population haploïde, et ce quelle que soit la stratégie adoptée par les femelles hétérozygotes RS .

Population haplo-diploïde

Il y a 6 types de groupes:

$$\begin{array}{cccccc} (2, 1) & (2, 0) & (1, 1) & (1, 0) & (0, 1) & (0, \hat{0}) \\ \downarrow & \downarrow & \downarrow & \downarrow & \downarrow & \downarrow \\ 1 & 2 & 3 & 4 & 5 & 6 \end{array}$$

En supposant que R et S sont co-dominants, les groupes 1 et 2 auront une proportion s de mâles, les groupes 3 et 4 auront une proportion t de mâles tandis que les groupes 5 et 6 en auront une proportion r . La matrice $\mathcal{M}(r, s, t)$ est déterminée par l'équation (1.21) avec $n = 6$ et

$$f_j(d_1) = \begin{cases} d_1 & \text{si immigration proportionnelle} \\ \frac{d_1 \bar{N}}{d_1 \bar{N} + (1 - d_1) N_j} & \text{si immigration uniforme,} \end{cases}$$

$$g_j(d_2) = \begin{cases} d_2 & \text{si immigration proportionnelle} \\ \frac{d_2 \bar{M}}{d_2 \bar{M} + (1 - d_2) M_j} & \text{si immigration uniforme} \end{cases}$$

avec

$$N_j = \begin{cases} (1 - s) & \text{si } j = 1, 2 \\ (1 - t) & \text{si } j = 3, 4 \\ (1 - r) & \text{si } j = 5, 6 \end{cases}, \quad M_j = \begin{cases} s & \text{si } j = 1, 2 \\ t & \text{si } j = 3, 4 \\ r & \text{si } j = 5, 6 \end{cases},$$

$$\bar{N} = \sum_{k=1}^6 N_k x_k \quad \text{et} \quad \bar{M} = \sum_{k=1}^6 M_k x_k,$$

ainsi que les proportions suivantes:

$$P^2 = \frac{(1-s)x_1 + (1-t)[(1/2)x_3]}{(1-s)[x_1 + x_2] + (1-t)[x_3 + x_4] + (1-r)[x_5 + x_6]},$$

$$P^1 = \frac{(1-s)x_2 + (1-t)[(1/2)x_3 + (1/2)x_4] + (1-r)x_5}{(1-s)[x_1 + x_2] + (1-t)[x_3 + x_4] + (1-r)[x_5 + x_6]},$$

$$P^0 = 1 - P^1 - P^2,$$

$$Q^1 = \frac{s[x_1 + x_2] + t[(1/2)x_3 + x_4]}{s[x_1 + x_2] + t[x_3 + x_4] + r[x_5 + x_6]},$$

$$Q^0 = 1 - Q^1,$$

$$P_1^2 = 1,$$

$$P_1^1 = 0,$$

$$P_1^0 = 0,$$

$$P_2^2 = 0,$$

$$P_2^1 = 1,$$

$$P_2^0 = 0,$$

$$P_3^2 = 1/2,$$

$$P_3^1 = 1/2,$$

$$P_3^0 = 0,$$

$$P_4^2 = 0,$$

$$P_4^1 = 1/2,$$

$$P_4^0 = 1/2,$$

$$P_5^2 = 0,$$

$$P_5^1 = 1,$$

$$P_5^0 = 0,$$

$$P_6^2 = 0,$$

$$P_6^1 = 0,$$

$$P_6^0 = 1,$$

$$Q_1^1 = 1,$$

$$Q_1^0 = 0,$$

$$Q_2^1 = 1,$$

$$Q_2^0 = 0,$$

$$Q_3^1 = 1/2,$$

$$Q_3^0 = 1/2,$$

$$Q_4^1 = 1/2,$$

$$Q_4^0 = 1/2,$$

$$Q_5^1 = 0,$$

$$Q_5^0 = 1,$$

$$Q_6^1 = 0,$$

$$Q_6^0 = 1.$$

Les matrices $\mathcal{M}(r, s, t)$ obtenues en supposant une immigration proportionnelle et une immigration uniforme sont données respectivement par

$$\begin{bmatrix} 1-a & 0 & \frac{1-a}{4} & 0 & 0 \\ 2b(s) & 0 & f(t) & 0 & 0 \\ 0 & 1-a & \frac{1-a}{4} & \frac{1-a}{4} & 0 \\ 0 & 2b(s) & f(t) & f(t) & 1 \\ 2c(s) & 2c(s) & c(t) & g(t) & 0 \end{bmatrix}$$

et

$$\begin{bmatrix} 1-\tilde{a}(s) & 0 & \frac{1-\tilde{a}(t)}{4} & 0 & 0 \\ 2\tilde{b}(s) & 0 & \tilde{f}(t) & 0 & 0 \\ 0 & 1-\tilde{a}(s) & \frac{1-\tilde{a}(t)}{4} & \frac{1-\tilde{a}(t)}{4} & 0 \\ 0 & 2\tilde{b}(s) & \tilde{f}(t) & \tilde{f}(t) & 1 \\ 2\tilde{c}(s) & 2\tilde{c}(s) & \tilde{c}(t) & \tilde{g}(t) & 0 \end{bmatrix}$$

où $a, b(s), c(s)$, etc, sont donnés par (1.22).

Les vecteurs propres positifs à gauche et à droite, $\boldsymbol{\eta}$ et $\boldsymbol{\xi}$, de la matrice $\mathcal{M}(r, r, r)$ (qui est commune aux deux types d'immigration) associés à la valeur propre 1 sont donnés par

$$\boldsymbol{\eta} = c(3, 2, 2, 1, 1)^t$$

et

$$\boldsymbol{\xi} = \left(\frac{(1-d_1)(1-d_2)}{4(d_1+d_2-d_1d_2)}, \frac{1}{2}, 1, \frac{1+3d_1+3d_2-3d_1d_2}{1-d_1-d_2+d_1d_2}, \frac{1+3d_1+3d_2-3d_1d_2}{2(1-d_1-d_2+d_1d_2)} \right)^t,$$

avec $c > 0$.

Par ailleurs, si on suppose une immigration proportionnelle, on a

$$\left. \frac{\partial}{\partial s} \mathcal{M}(r, s, t) \right|_{s=t=r} = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ \frac{-d_1}{(1-r)} & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \frac{-d_1}{(1-r)} & 0 & 0 & 0 \\ \frac{d_2}{r} & \frac{d_2}{r} & 0 & 0 & 0 \end{bmatrix}$$

et

$$\left. \frac{\partial}{\partial t} \mathcal{M}(r, s, t) \right|_{s=t=r} = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \frac{-d_1}{2(1-r)} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \frac{-d_1}{2(1-r)} & \frac{-d_1}{2(1-r)} & 0 \\ 0 & 0 & \frac{d_2}{r} & \frac{d_2}{r} & 0 \end{bmatrix}$$

Donc,

$$\eta^t \left[\left. \frac{\partial}{\partial s} \mathcal{M}(r, s, t) \right|_{s=t=r} \right] \xi = 0$$

et

$$\eta^t \left[\left. \frac{\partial}{\partial t} \mathcal{M}(r, s, t) \right|_{s=t=r} \right] \xi = 0$$

si et seulement si

$$\frac{c[d_2(1 + d_1 + d_2 - d_1 d_2) - r(2d_1 + d_2(1 + d_1 + d_2 - d_1 d_2))]}{4r(1-r)(d_1 + d_2 - d_1 d_2)} = 0$$

et

$$\frac{c[d_2(1 + d_1 + d_2 - d_1 d_2) - r(2d_1 + d_2(1 + d_1 + d_2 - d_1 d_2))]}{r(1-r)(1-d_1)(1-d_2)} = 0.$$

Mais ceci n'est possible que lorsque r est donné par

$$r = \frac{d_2(1 + d_1 + d_2 - d_1 d_2)}{2d_1 + d_2(1 + d_1 + d_2 - d_1 d_2)}$$

D'autre part, si on suppose une immigration uniforme, alors

$$\left. \frac{\partial}{\partial s} \mathcal{M}(r, s, t) \right|_{s=t=r} = \begin{bmatrix} 16f_1(r) & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 2f_2(r) & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 16f_1(r) & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 2f_2(r) & 0 & 0 & 0 \\ 2f_3(r) & 2f_3(r) & 0 & 0 & 0 \end{bmatrix}$$

et

$$\left. \frac{\partial}{\partial t} \mathcal{M}(r, s, t) \right|_{s=t=r} = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 4f_1(r) & 0 & 0 \\ 0 & 0 & f_6(r) & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 4f_1(r) & 4f_1(r) & 0 \\ 0 & 0 & f_6(r) & f_6(r) & 0 \\ 0 & 0 & f_3(r) & f_7(r) & 0 \end{bmatrix}$$

avec f_1 , f_3 , f_6 et f_7 donnés par (1.23). Donc,

$$\eta^t \left[\left. \frac{\partial}{\partial s} \mathcal{M}(r, s, t) \right|_{s=t=r} \right] \xi = 0$$

et

$$\eta^t \left[\left. \frac{\partial}{\partial t} \mathcal{M}(r, s, t) \right|_{s=t=r} \right] \xi = 0$$

si et seulement si

$$\frac{c[d_2(2 - d_2)(1 + d_1 + d_2 - d_1 d_2) - r(2d_1(2 - d_1) + d_2(2 - d_2)(1 + d_1 + d_2 - d_1 d_2))]}{4r(1 - r)(d_1 + d_2 - d_1 d_2)} = 0$$

et

$$\frac{c[d_2(2-d_2)(1+d_1+d_2-d_1d_2) - r(2d_1(2-d_1) + d_2(2-d_2)(1+d_1+d_2-d_1d_2))]}{r(1-r)(1-d_1)(1-d_2)} = 0$$

si et seulement si

$$r = \frac{d_2(2-d_2)(1+d_1+d_2-d_1d_2)}{2d_1(2-d_1) + d_2(2-d_2)(1+d_1+d_2-d_1d_2)}$$

1.4.2 Cas N=2 (Population haploïde)

Puisque chaque groupe est colonisé par deux femelles inséminées et qu'il y a quatre types de femelles inséminées dans une population haploïde, alors il y a 10 types de groupes:

$$\begin{array}{ccccc} \{(1,1), (1,1)\} & \{(1,1), (1,0)\} & \{(1,1), (0,1)\} & \{(1,1), (0,0)\} & \{(1,0), (1,0)\} \\ \downarrow & \downarrow & \downarrow & \downarrow & \downarrow \\ 1 & 2 & 3 & 4 & 5 \\ \{(1,0), (0,1)\} & \{(1,0), (0,0)\} & \{(0,1), (0,1)\} & \{(1,0), (0,0)\} & \{(0,0), (0,0)\} \\ \downarrow & \downarrow & \downarrow & \downarrow & \downarrow \\ 6 & 7 & 8 & 9 & 10 \end{array}$$

Pour i représentant un groupe formé des femelles inséminées de types (i_1, i_2) et (i_3, i_4) , on a

$$x'_i = (1 + I((i_1, i_2) \neq (i_3, i_4)) \sum_{k=1}^{10} (f_k(d_1)P_k^{i_1} + (1 - f_k(d_1))P_k^{i_1}) (g_k(d_2)Q_k^{i_2} + (1 - g_k(d_2))Q_k^{i_2}) (f_k(d_1)P_k^{i_3} + (1 - f_k(d_1))P_k^{i_3}) (g_k(d_2)Q_k^{i_4} + (1 - g_k(d_2))Q_k^{i_4}) x_k,$$

où, comme pour le cas $N = 1$, $P_k^{i_1}$ et $P_k^{i_1}$ représentent la proportion de rejetons femelles i_1 parmi les femelles produites par un groupe k et celle parmi toutes les immigrantes. $Q_k^{i_2}$ et $Q_k^{i_2}$ représentent la proportion de rejetons mâles i_2 parmi les mâles produits par un groupe k et celle parmi tous les immigrants. C'est-à-dire,

$$P^1 =$$

$$\frac{(1-s)[2x_1 + x_3 + x_4 + x_5 + (1/2)(3x_2 + x_6 + x_7)] + (1-r)[(1/2)(x_3 + x_6 + x_9) + x_8]}{2(1-s)[x_1 + x_2 + x_5] + [(1-s) + (1-r)][x_3 + x_4 + x_6 + x_7] + 2(1-r)[x_8 + x_9 + x_{10}]}$$

$$P^0 = 1 - P^1,$$

$$Q^1 = \frac{s[2x_1 + x_3 + x_4 + x_5 + (1/2)(3x_2 + x_6 + x_7)] + r[(1/2)(x_3 + x_6 + x_9) + x_8]}{2s[x_1 + x_2 + x_5] + [s + r][x_3 + x_4 + x_6 + x_7] + 2r[x_8 + x_9 + x_{10}]},$$

$$Q^0 = 1 - Q^1,$$

$$P_1^1 = Q_1^1 = 1, \quad P_1^0 = Q_1^0 = 0, \quad P_2^1 = Q_2^1 = 3/4,$$

$$P_2^0 = Q_2^0 = 1/4, \quad P_3^1 = \frac{(1-s) + (1/2)(1-r)}{(1-s) + (1-r)}, \quad P_3^0 = \frac{(1/2)(1-r)}{(1-s) + (1-r)},$$

$$P_4^1 = \frac{(1-s)}{(1-s) + (1-r)}, \quad P_4^0 = \frac{(1-r)}{(1-s) + (1-r)}, \quad Q_3^1 = \frac{s + (1/2)r}{s + r},$$

$$Q_3^0 = \frac{(1/2)r}{s + r}, \quad Q_4^1 = \frac{s}{s + r}, \quad Q_4^0 = \frac{r}{s + r},$$

$$P_5^1 = Q_5^1 = 1/2, \quad P_5^0 = Q_5^0 = 1/2, \quad P_6^1 = Q_6^1 = 1/2,$$

$$P_6^0 = Q_6^0 = 1/2, \quad P_7^1 = \frac{(1/2)(1-s)}{(1-s) + (1-r)}, \quad P_7^0 = \frac{(1/2)(1-s) + (1-r)}{(1-s) + (1-r)},$$

$$Q_7^1 = \frac{(1/2)s}{s + r}, \quad Q_7^0 = \frac{(1/2)s + r}{s + r}, \quad P_8^1 = Q_8^1 = 1/2,$$

$$P_8^0 = Q_8^0 = 1/2, \quad P_9^1 = Q_9^1 = 1/4, \quad P_9^0 = Q_9^0 = 3/4,$$

$$P_{10}^1 = Q_{10}^1 = 0, \quad P_{10}^0 = Q_{10}^0 = 1.$$

On a

$$\left. \frac{\partial x_i'}{\partial x_j} \right|_{x=0} =$$

$$\begin{aligned} & (1 + I((i_1, i_2) \neq (i_3, i_4))) \left[(f_j(d_1)P^{i_1} + (1 - f_j(d_1))P_j^{i_1}) (g_j(d_2)Q^{i_2} + (1 - g_j(d_2))Q_j^{i_2}) \right. \\ & \times (f_j(d_1)P^{i_3} + (1 - f_j(d_1))P_j^{i_3}) (g_j(d_2)Q^{i_4} + (1 - g_j(d_2))Q_j^{i_4}) - (d_1P^{i_1} + (1 - d_1)P_{10}^{i_1}) \\ & (d_2Q^{i_2} + (1 - d_2)Q_{10}^{i_2}) (d_1P^{i_3} + (1 - d_1)P_{10}^{i_3}) (d_2Q^{i_4} + (1 - d_2)Q_{10}^{i_4}) \\ & \left. + d_1 \left(\frac{\partial}{\partial x_j} P^{i_1} \right) (d_2Q^{i_2} + (1 - d_2)Q_{10}^{i_2}) (d_1P^{i_3} + (1 - d_1)P_{10}^{i_3}) (d_2Q^{i_4} + (1 - d_2)Q_{10}^{i_4}) \right] \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
& +d_2 \left(\frac{\partial}{\partial x_j} Q^{i_2} \right) (d_1 P^{i_1} + (1-d_1) P_j^{i_1}) (d_1 P^{i_3} + (1-d_1) P_{10}^{i_3}) (d_2 Q^{i_4} + (1-d_2) Q_{10}^{i_4}) \\
& +d_1 \left(\frac{\partial}{\partial x_j} P^{i_3} \right) (d_2 Q^{i_2} + (1-d_2) Q_{10}^{i_2}) (d_1 P^{i_1} + (1-d_1) P_{10}^{i_1}) (d_2 Q^{i_4} + (1-d_2) Q_{10}^{i_4}) \\
& + d_2 \left(\frac{\partial}{\partial x_j} Q^{i_4} \right) (d_1 P^{i_1} + (1-d_1) P_j^{i_1}) (d_1 P^{i_3} + (1-d_1) P_{10}^{i_3}) (d_2 Q^{i_4} + (1-d_2) Q_{10}^{i_4}) \Bigg|_{x=0}
\end{aligned}$$

où

$$f_j(d_1) = \begin{cases} d_1 & \text{si immigration proportionnelle} \\ \frac{d_1 \bar{N}}{d_1 \bar{N} + (1-d_1) N_j} & \text{si immigration uniforme,} \end{cases}$$

$$g_j(d_2) = \begin{cases} d_2 & \text{si immigration proportionnelle} \\ \frac{d_2 \bar{M}}{d_2 \bar{M} + (1-d_2) M_j} & \text{si immigration uniforme} \end{cases}$$

avec

$$N_j = \begin{cases} 2(1-s) & \text{si } j = 1, 2, 5 \\ (1-s) + (1-r) & \text{si } j = 3, 4, 6 \\ 2(1-r) & \text{si } j = 8, 9, 10 \end{cases}, \quad M_j = \begin{cases} 2s & \text{si } j = 1, 2, 5 \\ s+r & \text{si } j = 3, 4, 6 \\ 2r & \text{si } j = 8, 9, 10 \end{cases},$$

$$\bar{N} = \sum_{k=1}^{10} N_k x_k \quad \text{et} \quad \bar{M} = \sum_{k=1}^{10} M_k x_k.$$

Avec l'aide du progiciel de calcul symbolique MATHEMATICA, on peut calculer, pour chaque mode d'immigration, la matrice $\mathcal{M}(r, s)$, la matrice de ses dérivés $\frac{\partial}{\partial s} \mathcal{M}(r, s)|_{s=r}$ ainsi que les vecteurs propres à gauche et à droite de la matrice neutre $\mathcal{M}(r, r)$ associés à la valeur propre 1. En résolvant ensuite l'équation (1.5) dans chacun des cas (immigration proportionnelle et immigration uniforme), on obtient respectivement

$$r = \frac{d_1(10 - 3d_1) + 14d_2 + d_2^2(1 - d_2) - d_1 d_2(6 - d_1)}{4d_1(7 - 2d_1) + d_1^3 + 20d_2 - d_2^3 - d_1 d_2(8 - d_1 + d_2)}$$

et

$$r = \frac{d_1(10 - 3d_1) + d_2(22 - 5d_2) - d_2^3(4 - d_2) - d_1d_2(8 - 2d_1 - 2d_2 + d_1d_2)}{18d_1(2 - d_1) + 2d_2(14 - 3d_2) + d_1^3(4 - d_1) - d_2^3(4 - d_2) - 8d_1d_2}.$$

1.4.3 Tableau des résultats et remarques

Bulmer [3] a déterminé numériquement le sex-ratio critique en supposant une dispersion uniforme des immigrants. Pour $N = 1$, nos résultats confirment ceux de Bulmer dans le cas de populations haploïdes et diploïdes. Pour ce qui est du cas de populations haplo-diploïdes, nos résultats ne coïncident pas tout à fait avec ceux de Bulmer. Nous avons calculé le sex-ratio critique dans le cas général où le gène mutant S et le gène résident R sont co-dominants, et il s'avère le sex-ratio critique ne dépend pas du mode d'action du gène S sur le génotype. Bulmer, par contre, y montre une légère différence. Par ailleurs, bien que pour de grandes valeurs de d_1 et d_2 , les valeurs du sex-ratio critique sont très proches de celles de Bulmer, l'inverse se produit lorsque d_1 et d_2 sont petits. Par exemple, pour $d_1 = d_2 = 0.001$, Bulmer trouve un sex-ratio critique d'environ 0.535 tandis que notre formule nous donne 0.3338.

$N = 1$	haploïde et diploïde	dispersion proportionnelle	$\frac{d_2}{d_1+d_2}$
		dispersion uniforme	$\frac{d_2(2-d_2)}{d_1(2-d_1)+d_2(2-d_2)}$
	haplo- diploïde	dispersion proportionnelle	$\frac{d_2(1+d_1+d_2-d_1d_2)}{2d_1+d_2(1+d_1+d_2-d_1d_2)}$
		dispersion uniforme	$\frac{d_2(2-d_2)(1+d_1+d_2-d_1d_2)}{2d_1(2-d_1)+d_2(2-d_2)(1+d_1+d_2-d_1d_2)}$
$N = 2$	haploïde	dispersion proportionnelle	$\frac{d_1(10-3d_1)+14d_2+d_2^2(1-d_2)-d_1d_2(6-d_1)}{4d_1(7-2d_1)+d_1^3+20d_2-d_2^3-d_1d_2(8-d_1+d_2)}$
		dispersion uniforme	$\frac{d_1(10-3d_1)+d_2(22-5d_2)-d_2^3(4-d_2)-d_1d_2(8-2d_1-2d_2+d_1d_2)}{18d_1(2-d_1)+2d_2(14-3d_2)+d_1^3(4-d_1)-d_2^3(4-d_2)-8d_1d_2}$

Tableau 1.2: Liste des sex-ratios critiques obtenus pour le modèle III répartis selon la ploïdie des individus ainsi que le mode de dispersion des immigrants. Les paramètres d_1 et d_2 représentent respectivement les proportions de rejetons femelles et de rejetons mâles qui émigrent avant de s'accoupler.

Chapitre 2

Optimalité du sex-ratio critique dans des populations structurées

Dans le chapitre précédent, nous avons déterminé les sex-ratios critiques pour les modèles I, II et III. Reste maintenant à vérifier si ceux-ci sont réellement optimaux au sens ESS, c'est-à-dire si ce sont bien des stratégies qui ne peuvent être envahies par n'importe quelle autre stratégie, du moins localement.

Si on suppose qu'une très grande majorité de la population adopte une stratégie suffisamment proche de la stratégie ESS, un mutant aura-t-il avantage à adopter une stratégie encore plus près du ESS? Si tel est le cas, on dira que la stratégie ESS est optimale au sens CSS ou tout simplement CSS (de l'anglais Continuously Stable Strategy).

Par la suite, on pourra vérifier si les stratégies ESS ont aussi la propriété d'envahir n'importe quelle autre, lorsqu'elles sont introduites en très petites quantités dans la population.

2.1 Méthode générale

Supposons qu'à un locus donné il y ait deux gènes R et S et supposons que les phénotypes possibles soient r et s , r étant la stratégie résidente adoptée par toute la population, et s étant la stratégie mutante, dont le gène responsable, S , est introduit dans la population en très petite quantité.

Considérons une infinité de groupes dont les types possibles sont numérotés de 1 à n , les $n - 1$ premiers étant des groupes dits mutants, c'est-à-dire qu'au moins un

individu d'un tel groupe transporte au moins un gène mutant S au locus considéré.

Comme au chapitre précédent, supposons que d'une génération à l'autre on ait

$$\begin{aligned} \mathbf{x}' &= \mathcal{T}(\mathbf{x}) \\ &= \mathcal{M}\mathbf{x} + \text{termes d'ordres supérieurs en } \mathbf{x}, \end{aligned}$$

où $\mathbf{x} = (x_1, \dots, x_{n-1})$ et $\mathbf{x}' = (x'_1, \dots, x'_{n-1})$ sont les fréquences des groupes mutants à deux générations successives, avec $x_n = 1 - x_1 - \dots - x_{n-1}$ et $x'_n = 1 - x'_1 - \dots - x'_{n-1}$, et $\mathcal{M} = \mathcal{M}(r, s)$ est la matrice de linéarisation autour de $\mathbf{0}$ de la transformation \mathcal{T} .

Soit $\lambda(r, s)$ le rayon spectral de la matrice $\mathcal{M}(r, s)$. Supposons que les entrées de la matrice $\mathcal{M}(r, s)$ soient non négatives, qu'il existe un entier $k \geq 1$ tel que la matrice $\mathcal{M}^k(r, s)$ ait toutes ses entrées strictement positives, et que la matrice $\mathcal{M}(r, s)$ soit suffisamment régulière de telle sorte que $\lambda(r, s)$ soit dérivable deux fois et que ses dérivées soient continues.

Alors par la théorie de Perron-Frobenius (Karlin & Taylor [15]), nous savons que $\lambda(r, s) > 0$ est une valeur propre simple de la matrice $\mathcal{M}(r, s)$.

De plus, $\lambda(r, s)$ est solution de l'équation

$$f(r, s, \lambda) = \det(\lambda I - \mathcal{M}(r, s)) = 0.$$

En dérivant f par rapport à s , on obtient

$$\frac{\partial f}{\partial s} + \frac{\partial f}{\partial \lambda} \frac{\partial \lambda}{\partial s} = 0, \quad (2.1)$$

où le premier terme de gauche représente la dérivée de f par rapport à s en supposant λ constant.

Tentons de déterminer le signe de $\frac{\partial f}{\partial \lambda}$ lorsque $s = r$.

Or, dans le corps des nombres complexes, \mathcal{C} , le polynôme caractéristique f peut s'écrire sous la forme

$$(\lambda - \lambda_1) \times (\lambda - \lambda_2) \times \dots \times (\lambda - \lambda_{n-1}), \quad (2.2)$$

où $\lambda_1, \dots, \lambda_{n-1}$ sont les $n - 1$ racines de f .

On peut supposer sans perte de généralité que $\lambda_1 = \lambda(r, s)$, le rayon spectral de la matrice $\mathcal{M}(r, s)$. Donc, en dérivant l'expression (2.2) par rapport à λ , on obtient

$$\begin{aligned} \frac{\partial f}{\partial \lambda} &= \frac{\partial}{\partial \lambda} [(\lambda - \lambda_1) \times (\lambda - \lambda_2) \times \cdots \times (\lambda - \lambda_{n-1})] \\ &= \left[\frac{\partial}{\partial \lambda} (\lambda - \lambda_1) \right] \times (\lambda - \lambda_2) \times \cdots \times (\lambda - \lambda_{n-1}) \\ &\quad + (\lambda - \lambda_1) \times \frac{\partial}{\partial \lambda} [(\lambda - \lambda_2) \times \cdots \times (\lambda - \lambda_{n-1})] \\ &= (\lambda - \lambda_2) \times \cdots \times (\lambda - \lambda_{n-1}) \\ &\quad + (\lambda - \lambda_1) \times \frac{\partial}{\partial \lambda} [(\lambda - \lambda_2) \times \cdots \times (\lambda - \lambda_{n-1})]. \end{aligned}$$

Or, lorsque $s = r$, $\lambda = \lambda(r, r) = \lambda_1 = 1$ et par conséquent

$$\left. \frac{\partial f}{\partial \lambda} \right|_{s=r} = (1 - \lambda_2) \times \cdots \times (1 - \lambda_{n-1}).$$

Par ailleurs, $\lambda_1 = 1 \geq |\lambda_j|$ pour tout $j = 2, \dots, n-1$ car le rayon spectral de la matrice $\mathcal{M}(r, r)$ est 1. De plus, la valeur propre 1 étant simple, aucune autre valeur propre n'est égale à 1, ce qui nous assure que

$$\left. \frac{\partial f}{\partial \lambda} \right|_{s=r} \neq 0.$$

Si λ_j est une valeur propre réelle, alors $(1 - \lambda_j) > 0$. Si $\lambda_j = a + ib$, avec $b \neq 0$, est une valeur propre complexe, alors $\bar{\lambda}_j = a - ib$ est également une valeur propre et

$$\begin{aligned} (1 - \lambda_j) \times (1 - \bar{\lambda}_j) &= 1 - \lambda_j - \bar{\lambda}_j + \lambda_j \bar{\lambda}_j \\ &= (1 - a)^2 + b^2 > 0. \end{aligned}$$

Donc

$$\left. \frac{\partial f}{\partial \lambda} \right|_{s=r} > 0. \quad (2.3)$$

Les équations (2.1) et (2.3) seront cruciales pour la détermination des conditions d'optimalité ESS et CSS.

2.1.1 Condition d'optimalité ESS

Définition Soit r^* une stratégie critique. On dira que r^* est une stratégie localement ESS, ou tout simplement un ESS local, si pour s suffisamment près de r^* , la stratégie r^* est protégée contre l'invasion de n'importe quelle autre stratégie s . On dira que r^* est un ESS global ou simplement ESS si ceci est vérifié pour tout $s \neq r^*$.

Soit r^* une stratégie critique. Alors r^* est un ESS local si

$$\left. \frac{\partial^2}{\partial s^2} \lambda(r, s) \right|_{s=r=r^*} < 0.$$

On remarque que si cette dernière condition est satisfaite alors $\lambda(r^*, s)$ atteint un maximum lorsque $s = r^*$. Malheureusement, ceci ne nous permet pas d'affirmer qu'il s'agit d'un maximum global. C'est pourquoi la propriété qu'a r^* d'être protégé contre l'invasion de n'importe quel autre stratégie s , n'est vérifiable que localement, c'est-à-dire pour s au voisinage de r^* .

Dans le chapitre précédent, nous avons déterminé les sex-ratios critiques à l'aide de l'équation (1.5). Une autre condition pour déterminer de tels points critiques a été proposé par Bulmer & Taylor [4] en utilisant les équations (2.1) et (2.3) et en remarquant que

$$\left. \frac{\partial \lambda}{\partial s} \right|_{s=r=r^*} = 0 \quad \text{si et seulement si} \quad \left. \frac{\partial f}{\partial s} \right|_{s=r=r^*} = 0.$$

Donc, la condition

$$\left. \frac{\partial f}{\partial s} \right|_{s=r=r^*} = \left. \frac{\partial}{\partial s} \det(I - \mathcal{M}(r, s)) \right|_{s=r=r^*} = 0,$$

qui est équivalente aux équations (1.3) et (1.5), permet également d'obtenir les stratégies critiques.

En dérivant une seconde fois l'équation (2.1) par rapport à s , on obtient

$$\frac{\partial}{\partial s} \left[\frac{\partial f}{\partial s} + \frac{\partial f}{\partial \lambda} \frac{\partial \lambda}{\partial s} \right] + \frac{\partial \lambda}{\partial s} \times \frac{\partial}{\partial \lambda} \left[\frac{\partial f}{\partial s} + \frac{\partial f}{\partial \lambda} \frac{\partial \lambda}{\partial s} \right] = 0.$$

Lorsque $s = r = r^*$, on a $\frac{\partial \lambda}{\partial s} = 0$, d'où

$$\frac{\partial^2 f}{\partial s^2} \Big|_{s=r=r^*} + \frac{\partial^2 \lambda}{\partial s^2} \Big|_{s=r=r^*} \times \frac{\partial f}{\partial \lambda} \Big|_{s=r=r^*} = 0.$$

Donc, au point $s = r = r^*$, on a

$$\frac{\partial^2 \lambda}{\partial s^2} = - \frac{\left(\frac{\partial^2 f}{\partial s^2} \right)}{\left(\frac{\partial f}{\partial \lambda} \right)}. \quad (2.4)$$

Utilisant ceci et l'inégalité (2.3), le signe de $\frac{\partial^2}{\partial s^2} \lambda(r, s)$ sera le même que le signe de $-\frac{\partial^2 f}{\partial s^2}$. On obtient donc le résultat suivant.

Résultat 2.1 *La stratégie critique r^* est un ESS local si*

$$\frac{\partial^2 f}{\partial s^2} \Big|_{s=r=r^*} > 0 \quad (2.5)$$

où $f = \det(I - \mathcal{M}(r, s))$.

Cas où une stratégie r est confrontée à deux stratégies s et t

On suppose maintenant que la stratégie résidente r est confrontée à deux stratégies mutantes s et t .

Comme décrit à la section 1.1 du chapitre précédent, la stratégie critique, r^* , est obtenue en résolvant les équations

$$\frac{\partial}{\partial s} \lambda(r, s, t) \Big|_{s=t=r=r^*} = 0$$

et

$$\frac{\partial}{\partial t} \lambda(r, s, t) \Big|_{s=t=r=r^*} = 0.$$

La stratégie r^* sera un ESS local si, lorsque $s = t = r = r^*$, on a

$$\frac{\partial^2 \lambda}{\partial s^2} < 0 \quad \text{et} \quad \frac{\partial^2 \lambda}{\partial s^2} \frac{\partial^2 \lambda}{\partial t^2} - \left(\frac{\partial^2 \lambda}{\partial t \partial s} \right)^2 > 0, \quad (2.6)$$

c'est-à-dire que $\lambda(r^*, s, t)$ atteint un maximum local au point $s = t = r^*$.

De façon similaire au cas unidimensionnel, on montre aisément que, lorsque $s = t = r = r^*$,

$$\frac{\partial^2 \lambda}{\partial s^2} = -\frac{\left(\frac{\partial^2 f}{\partial s^2}\right)}{\left(\frac{\partial f}{\partial \lambda}\right)}, \quad \frac{\partial^2 \lambda}{\partial t^2} = -\frac{\left(\frac{\partial^2 f}{\partial t^2}\right)}{\left(\frac{\partial f}{\partial \lambda}\right)}$$

et

$$\frac{\partial^2 \lambda}{\partial t \partial s} = -\frac{\left(\frac{\partial^2 f}{\partial t \partial s}\right)}{\left(\frac{\partial f}{\partial \lambda}\right)}$$

En utilisant une généralisation de l'inégalité (2.3) au cas où f dépend de s , t et r , on obtient le résultat suivant.

Résultat 2.2 *Si la stratégie résidente r est confrontée à deux stratégies mutantes s et t , alors le sex-ratio critique r^* est un ESS local si*

$$\left. \frac{\partial^2 f}{\partial s^2} \right|_{s=t=r=r^*} > 0 \quad \text{et} \quad \left[\frac{\partial^2 f}{\partial s^2} \frac{\partial^2 f}{\partial t^2} - \left(\frac{\partial^2 f}{\partial t \partial s} \right)^2 \right]_{s=t=r=r^*} > 0, \quad (2.7)$$

où $f = \det(I - M(r, s, t))$.

2.1.2 Condition d'optimalité CSS

Définissons tout d'abord ce que nous entendons par stratégie CSS dans la situation où la stratégie résidente r est confrontée à une seule stratégie mutante s . Dans la situation plus générale où r est confronté à deux stratégies mutantes s et t , une telle définition n'a pas encore été établie. Pour cette raison, la condition CSS sera vérifiée en supposant S récessif.

Définition Une stratégie ESS ou localement ESS, r^* , sera dite stratégie continûment stable ou CSS, s'il existe un $\epsilon > 0$ tel que pour toute stratégie r au voisinage- ϵ de r^* (c'est-à-dire à l'intérieur de la boule centrée en r^* et de rayon ϵ), il existe un $\delta > 0$

tel que pour toute stratégie s au voisinage- δ de r , on a

$$\lambda(r, s) > \lambda(r, r) \quad \text{si et seulement si} \quad |s - r^*| < |r - r^*|.$$

Théorème 2.1 (Eshel, 1983) *Soit r^* une stratégie localement ESS.*

(i) *Une condition nécessaire pour que r^* soit une stratégie CSS est qu'au point $s = r = r^*$ on ait*

$$\frac{\partial^2}{\partial r \partial s} \lambda(r, s) + \frac{\partial^2}{\partial s^2} \lambda(r, s) \leq 0.$$

(ii) *Si l'inégalité est stricte, alors r^* est une stratégie CSS.*

Eshel [7] a montré ce théorème en utilisant une fonction de bénéfice $v(x, y)$ dont toutes les dérivées secondes sont continues.

Nous allons maintenant tenter de trouver une autre condition pour avoir un CSS. Pour ce faire, considérons les deux développements en série de Taylor suivants. Pour θ assez petit, on a

$$\left. \frac{\partial}{\partial s} \lambda(r, s) \right|_{s=r=r^*+\theta} = \left. \frac{\partial}{\partial s} \lambda(r, s) \right|_{s=r=r^*} + \theta \left[\frac{\partial^2}{\partial s^2} \lambda(r, s) + \frac{\partial^2}{\partial r \partial s} \lambda(r, s) \right]_{s=r=r^*} + o(\theta)$$

et

$$\left. \frac{\partial}{\partial r} \lambda(r, s) \right|_{s=r=r^*+\theta} = \left. \frac{\partial}{\partial r} \lambda(r, s) \right|_{s=r=r^*} + \theta \left[\frac{\partial^2}{\partial r^2} \lambda(r, s) + \frac{\partial^2}{\partial s \partial r} \lambda(r, s) \right]_{s=r=r^*} + o(\theta).$$

En additionnant ces deux expressions, on obtient

$$\begin{aligned} \left. \frac{\partial}{\partial s} \lambda(r, s) \right|_{s=r=r^*+\theta} + \left. \frac{\partial}{\partial r} \lambda(r, s) \right|_{s=r=r^*+\theta} &= \left. \frac{\partial}{\partial s} \lambda(r, s) \right|_{s=r=r^*} + \left. \frac{\partial}{\partial r} \lambda(r, s) \right|_{s=r=r^*} \\ &+ \theta \left[\frac{\partial^2}{\partial s^2} \lambda(r, s) + \frac{\partial^2}{\partial r \partial s} \lambda(r, s) + \frac{\partial^2}{\partial r^2} \lambda(r, s) + \frac{\partial^2}{\partial s \partial r} \lambda(r, s) \right]_{s=r=r^*} + o(\theta). \end{aligned}$$

Or, puisque $\lambda(r, r) = 1$ pour tout $r \in (0, 1)$, alors la dérivée directionnelle de $\lambda(r, s)$ sur la diagonale (c'est-à-dire lorsque $s = r$) est nulle. De plus, cette dérivée directionnelle, $D\lambda(r, s)$, dans cette direction est donnée par

$$D\lambda(r, s)|_{s=r} = \cos(\pi/4) \left. \frac{\partial}{\partial r} \lambda(r, s) \right|_{s=r} + \sin(\pi/4) \left. \frac{\partial}{\partial s} \lambda(r, s) \right|_{s=r}$$

$$\begin{aligned}
&= \frac{\sqrt{2}}{2} \left[\frac{\partial}{\partial r} \lambda(r, s) \Big|_{s=r} + \frac{\partial}{\partial s} \lambda(r, s) \Big|_{s=r} \right] \\
&= 0.
\end{aligned}$$

Étant donné que r^* est une stratégie localement ESS, on a

$$\frac{\partial}{\partial s} \lambda(r, s) \Big|_{s=r=r^*} = 0,$$

et donc nécessairement

$$\frac{\partial}{\partial r} \lambda(r, s) \Big|_{s=r=r^*} = 0.$$

D'où, on a

$$0 = \theta \left[\frac{\partial^2}{\partial s^2} \lambda(r, s) + \frac{\partial^2}{\partial r \partial s} \lambda(r, s) + \frac{\partial^2}{\partial r^2} \lambda(r, s) + \frac{\partial^2}{\partial s \partial r} \lambda(r, s) \right]_{s=r=r^*} + o(\theta)$$

pour tout θ suffisamment petit. Par conséquent on obtient l'égalité suivante,

$$\left[\frac{\partial^2}{\partial s^2} \lambda(r, s) + \frac{\partial^2}{\partial r \partial s} \lambda(r, s) \right]_{s=r=r^*} = - \left[\frac{\partial^2}{\partial r^2} \lambda(r, s) + \frac{\partial^2}{\partial s \partial r} \lambda(r, s) \right]_{s=r=r^*}. \quad (2.8)$$

Puisqu'au point $s = r = r^*$, on a $\frac{\partial}{\partial r} \lambda(r, s) = 0$, alors à ce point on a

$$\frac{\partial^2}{\partial r^2} \lambda(r, s) = - \frac{\left(\frac{\partial^2 f}{\partial r^2} \right)}{\left(\frac{\partial f}{\partial \lambda} \right)} \quad \text{et} \quad \frac{\partial^2}{\partial r \partial s} \lambda(r, s) = - \frac{\left(\frac{\partial^2 f}{\partial r \partial s} \right)}{\left(\frac{\partial f}{\partial \lambda} \right)}. \quad (2.9)$$

En utilisant ceci ainsi que les égalités (2.4) et (2.8), on obtient le résultat suivant.

Résultat 2.3 Soient r^* une stratégie localement ESS et $f = \det(I - \mathcal{M}(r, s))$.

(i) Une condition nécessaire pour que r^* soit CSS est qu'au point $s = r = r^*$ on ait

$$\frac{\partial^2 f}{\partial s^2} + \frac{\partial^2 f}{\partial r \partial s} \geq 0 \quad (\text{ou de façon équivalente} \quad \frac{\partial^2 f}{\partial r^2} + \frac{\partial^2 f}{\partial s \partial r} \leq 0).$$

(ii) Si au point $s = r = r^*$ on a

$$\frac{\partial^2 f}{\partial s^2} + \frac{\partial^2 f}{\partial r \partial s} > 0 \quad (\text{ou de façon équivalente} \quad \frac{\partial^2 f}{\partial r^2} + \frac{\partial^2 f}{\partial s \partial r} < 0),$$

alors r^* est une stratégie CSS.

2.1.3 Remarque

Soit r^* une stratégie localement ESS.

Si r^* est également CSS, on pourra vérifier si cette stratégie a également la propriété d'envahir n'importe quelle autre stratégie suffisamment proche de r^* . Pour ce faire, il suffira de vérifier la condition

$$\left. \frac{\partial^2}{\partial r^2} \lambda(r, s) \right|_{s=r=r^*} > 0,$$

qui, par (2.9), est équivalente à la condition

$$\left. \frac{\partial^2 f}{\partial r^2} \right|_{s=r=r^*} < 0, \quad (2.10)$$

avec $f = \det(I - \mathcal{M}(r, s))$.

Dans le cas où r^* n'est pas CSS, une telle propriété ne peut être satisfaite par r^* . En effet, par le théorème 2.1(ii) et l'égalité (2.8), on a

$$\left. \frac{\partial^2}{\partial s^2} \lambda(r, s) \right|_{s=r=r^*} \geq - \left. \frac{\partial^2}{\partial r \partial s} \lambda(r, s) \right|_{s=r=r^*}$$

et

$$\left. \frac{\partial^2}{\partial r^2} \lambda(r, s) \right|_{s=r=r^*} \leq - \left. \frac{\partial^2}{\partial r \partial s} \lambda(r, s) \right|_{s=r=r^*}.$$

Donc,

$$\left. \frac{\partial^2}{\partial r^2} \lambda(r, s) \right|_{s=r=r^*} \leq \left. \frac{\partial^2}{\partial s^2} \lambda(r, s) \right|_{s=r=r^*}.$$

Mais puisque r^* est une stratégie localement ESS, alors

$$\left. \frac{\partial^2}{\partial s^2} \lambda(r, s) \right|_{s=r=r^*} < 0$$

et par conséquent,

$$\left. \frac{\partial^2}{\partial r^2} \lambda(r, s) \right|_{s=r=r^*} < 0.$$

C'est pourquoi r^* ne peut en aucun cas avoir la propriété d'envahir n'importe quelle autre, lorsque r^* n'est pas une stratégie CSS.

2.2 Modèle I

Revenons au modèle I tel que décrit au début de la section 1.2. On suppose que suite à la reproduction des femelles inséminées, une proportion β des rejetons femelles s'accouplent avec les rejetons mâles de leur groupe, tandis que les autres s'accouplent au hasard dans la population. S'il n'y a pas de régulation, les rejetons femelles, maintenant inséminées, se dispersent et reforment des groupes de même taille N . Si par contre il y a régulation, les rejetons femelles entrent en compétition pour l'occupation des N sites disponibles avant de se disperser.

Nous avons déterminé au chapitre 1, les sex-ratios critiques pour chacune des variantes de ce modèle. On trouvera la liste de ceux-ci au tableau 1.1. Vérifions maintenant si ces sex-ratios critiques sont réellement des ESS locaux, et si tel est le cas, vérifions s'ils sont ou non des CSS.

2.2.1 Population haplo-diploïde

Contrôle par les femelles - sans régulation

Dans cette situation, le sex-ratio critique est donné par

$$r^* = \frac{(2N - \beta)(N - \beta)}{N(4N - \beta)}.$$

Pour savoir si r^* est un ESS local, il suffit de vérifier la condition (2.7) avec $\mathcal{M}(r, s, t)$ donnée à la page 21.

Or, avec l'aide de Mathematica, on trouve, pour $N \geq 2$

$$\begin{aligned} \frac{\partial^2 f}{\partial s^2} \Big|_{s=t=r=r^*} &= \frac{\partial^2}{\partial s^2} \det(I - \mathcal{M}(r, s, t)) \Big|_{s=t=r=r^*} \\ &= \left[\beta^2(4N - \beta)^2(16N^5 - 16N^4 + 6N^4\beta - 8N^3\beta - 13N^3\beta^2 + 18N^2\beta^2 \right. \\ &\quad \left. - 2N^2\beta^3 - 2N\beta^3 + 2N\beta^4 - \beta^4) \right] / \left[8N(2N - \beta)^2(N - \beta)^2(2N^2 + 2N\beta - \beta^2)^2 \right] \\ &> 0 \end{aligned}$$

et

$$\begin{aligned}
& \left[\frac{\partial^2 f}{\partial s^2} \frac{\partial^2 f}{\partial t^2} - \left(\frac{\partial^2 f}{\partial s \partial t} \right)^2 \right]_{s=t=r=r^*} \\
&= \left[\beta^3 (4N - \beta)^4 (8N^4 - 10N^3 + 10N^3\beta - 6N^2\beta - 11N^2\beta^2 + 9N\beta^2 + 2N\beta^3 - 2\beta^3) \right. \\
&\quad (16N^5 - 16N^4 + 6N^4\beta - 8N^3\beta - 13N^3\beta^2 + 18N^2\beta^2 - 2N^2\beta^3 - 2N\beta^3 \\
&\quad \left. + 2N\beta^4 - \beta^4) \right] / \left[16N^2 (2N - \beta)^3 (N - \beta)^3 (2N^2 + 2N\beta - \beta^2)^4 \right] \\
&\quad - \left(\left[\beta^4 (4N - \beta)^4 (-2N^3 + 6N^2 - 10N^2\beta + 6N\beta + 4N\beta^2 - 3\beta^2)^2 \right] \right. \\
&\quad \left. / \left[64N^2 (2N - \beta)^4 (2N^2 + 2N\beta - \beta^2)^4 \right] \right) \\
&> 0.
\end{aligned}$$

Donc, pour $N \geq 2$, r^* satisfait aux conditions (2.5). Alors par le résultat 2.2, r^* est un ESS local.

Vérifions maintenant si r^* est un CSS lorsque le gène mutant S est supposé récessif. Dans ce cas, $\mathcal{M}(r, s) = \mathcal{M}(r, s, r)$. On obtient, toujours à l'aide de MATHEMATICA, avec $f = \det(I - \mathcal{M}(r, s))$,

$$\left[\frac{\partial^2 f}{\partial s^2} + \frac{\partial^2 f}{\partial s \partial r} \right]_{s=r=r^*} = \frac{\beta(4N - \beta)^3}{16(4N^4 - 2N^3\beta - 6N^2\beta^2 + 5N\beta^3 - \beta^4)} > 0,$$

et donc par le résultat 2.3, r^* est un CSS. Cette condition est également vérifiée lorsque S est dominant.

De plus, puisque

$$\begin{aligned}
& \left. \frac{\partial^2 f}{\partial r^2} \right|_{s=r=r^*} \\
&= - \left[(4N - \beta)^4 (64N^7 - 160N^6\beta + 80N^5\beta - 56N^5\beta^2 - 44N^4\beta^2 + 328N^4\beta^3 \right. \\
&\quad - 108N^3\beta^3 - 245N^3\beta^4 + 112N^2\beta^4 + 65N^2\beta^5 - 34N\beta^5 \\
&\quad \left. - 5N\beta^6 + 3\beta^6) \right] / \left[8N(2N - \beta)^2 (N - \beta)^2 (2N^2 + 2N\beta - \beta^2)^2 \right]
\end{aligned}$$

< 0 ,

alors r^* a aussi la propriété d'envahir n'importe quel autre sex-ratio suffisamment proche de r^* , lorsque celui-ci est introduit en très petite quantité dans la population.

Contrôle par les femelles - avec régulation

Dans ce cas, le sex-ratio critique est

$$r^* = \frac{(2N - \beta)(N - \beta)}{(2N - \beta)(N - \beta) + 2N(N - 1)}.$$

Avec la matrice $\mathcal{M}(r, s, t)$ donnée à la page 23, on a pour $N \geq 2$,

$$\begin{aligned} \frac{\partial^2 f}{\partial s^2} \Big|_{s=t=r=r^*} &= \frac{\partial^2}{\partial s^2} \det(I - \mathcal{M}(r, s, t)) \Big|_{s=t=r=r^*} \\ &= \left[\beta(4N^2 - 2N - 3N\beta + \beta^2)^2(8N^5 + 8N^5\beta - 40N^4\beta - 2N^4\beta^2 + 8N^3\beta + 28N^3\beta^2 \right. \\ &\quad \left. + N^3\beta^3 - 9N^2\beta^3 - 4N^2\beta^4 - 4N\beta^3 + 6N\beta^4 + N\beta^5 - \beta^5) \right] \\ &\quad / \left[32N^6(N - 1)(2N - \beta)^2(N - \beta)^2 \right] \\ &> 0 \end{aligned}$$

et

$$\begin{aligned} &\left[\frac{\partial^2 f}{\partial s^2} \frac{\partial^2 f}{\partial t^2} - \left(\frac{\partial^2 f}{\partial s \partial t} \right)^2 \right]_{s=t=r=r^*} \\ &= \left[\beta(4N^2 - 2N - 3N\beta + \beta^2)^4(2N^3 + 2N^3\beta - 10N^2\beta + N^2\beta^2 + 3N\beta + 4N\beta^2 \right. \\ &\quad \left. - N\beta^3 - \beta^2)(8N^5 + 8N^5\beta - 40N^4\beta - 2N^4\beta^2 + 8N^3\beta + 28N^3\beta^2 + N^3\beta^3 \right. \\ &\quad \left. - 9N^2\beta^3 - 4N^2\beta^4 - 4N\beta^3 + 6N\beta^4 + N\beta^5 - \beta^5) \right] \\ &\quad / \left[128N^{11}(N - 1)^2(2N - \beta)^3(N - \beta)^3 \right] \\ &- \left(\left[\beta^4(2N^2 - 6N + 4N\beta - \beta^2)^2(4N^2 - 2N - 3N\beta + \beta^2)^4 \right] / \left[1024N^{12}(2N - \beta)^4 \right] \right) \\ &> 0. \end{aligned}$$

Donc pour $N \geq 2$, r^* est un ESS local. D'autre part, pour S récessif, on a

$$\left[\frac{\partial^2 f}{\partial s^2} + \frac{\partial^2 f}{\partial s \partial r} \right]_{s=r=r^*} = \frac{\beta(4N^2 - 2N - 3N\beta + \beta^2)^3}{32N^4(N-1)(N-\beta)(2N-\beta)} > 0, \quad (2.11)$$

et donc r^* est un CSS (pour S dominant, cette dernière condition est également vraie). De plus, r^* a la propriété d'envahir n'importe quel autre sex-ratio voisin de r^* . En effet, r^* vérifie l'équation (2.10),

$$\begin{aligned} \frac{\partial^2 f}{\partial r^2} \Big|_{s=r=r^*} &= - \left[\beta(4N^2 - 2N - 3N\beta + \beta^2)^2 (16N^5 - 44N^4\beta + 8N^3\beta + 32N^3\beta^2 \right. \\ &\quad \left. - 13N^2\beta^3 - 4N\beta^3 + 6N\beta^4 - \beta^5) \right] / \left[32N^6(2N - \beta)^2(N - \beta)^2 \right] \\ &< 0. \end{aligned}$$

Contrôle par les mâles - sans régulation

Étant donné que les mâles sont haploïdes, les mâles portant le gène S auront une proportion s de rejets mâles tandis que ceux portant le gène R en auront une proportion r .

Le sex-ratio critique, que l'on retrouve au tableau 1.1, est donné par

$$r^* = \frac{\beta(N - \beta)}{N(4N - \beta)}.$$

Pour montrer que r^* est bien un ESS local, il suffit de vérifier la condition (2.5) avec $f = \det(I - \mathcal{M}(r, s))$ et la matrice $\mathcal{M}(r, s)$ donnée à la page 25. On obtient, pour $N \geq 2$,

$$\begin{aligned} \frac{\partial^2 f}{\partial s^2} \Big|_{s=r=r^*} &= \left[(4N - \beta)^2 (16N^5 - 8N^4 - 12N^4\beta - 4N^3\beta + N^3\beta^2 + 6N^2\beta^2 \right. \\ &\quad \left. + 6N^2\beta^3 - 4N\beta^3 - 2N\beta^4 + \beta^4) \right] / \left[8N(N - \beta)^2(4N^2 - 2N\beta + \beta^2)^2 \right] \\ &> 0. \end{aligned}$$

Donc, au moins pour $N \geq 2$, r^* est un ESS local. Ce sex-ratio ESS local est également un CSS qui a la propriété d'envahir n'importe quel autre sex-ratio proche de r^* . En

effet, on a

$$\left[\frac{\partial^2 f}{\partial s^2} + \frac{\partial^2 f}{\partial s \partial r} \right]_{s=r=r^*} = \frac{(2N - \beta)(4N - \beta)^3}{16\beta(N - \beta)(4N^2 - 2N\beta + \beta^2)} > 0$$

et

$$\begin{aligned} \frac{\partial^2 f}{\partial r^2} \Big|_{s=r=r^*} &= - \left[(4N - \beta)^2(32N^6 - 88N^5\beta + 8N^4\beta + 76N^4\beta^2 + 4N^3\beta^2 - 33N^3\beta^3 \right. \\ &\quad \left. - 6N^2\beta^3 + 3N^2\beta^4 + 4N\beta^4 + N\beta^5 - \beta^5) \right] \\ &\quad / \left[8N\beta(N - \beta)^2(4N^2 - 2N\beta + \beta^2)^2 \right] \\ &< 0. \end{aligned}$$

Contrôle par les mâles - avec régulation

On a le sex-ratio critique suivant,

$$r^* = \frac{\beta(N - \beta)}{\beta(N - \beta) + 2(N - 1)(2N - \beta)}.$$

En reprenant les calculs avec la matrice $\mathcal{M}(r, s)$ donnée à la page 25, on obtient, au point $s = r = r^*$,

$$\begin{aligned} \frac{\partial^2 f}{\partial s^2} &= \left[(4N^2 - 4N - N\beta + 2\beta - \beta^2)^2(16N^5 - 16N^4 - 20N^4\beta + 8N^3 \right. \\ &\quad \left. + 7N^3\beta^2 - 4N^2\beta + 2N^2\beta^3 - 14N\beta^3 - N\beta^4 + 3\beta^4) \right] / \left[32N^4(N - 1) \right. \\ &\quad \left. (2N - \beta)^2(N - \beta)^2 \right] \\ &> 0. \end{aligned}$$

Donc r^* est un ESS local. par ailleurs, toujours au point $s = r = r^*$, on a pour $N \geq 2$

$$\frac{\partial^2 f}{\partial s^2} + \frac{\partial^2 f}{\partial s \partial r} = \frac{(4N^2 - 4N - N\beta + 2\beta - \beta^2)^3}{32N^3\beta(N - 1)(N - \beta)} > 0,$$

et, par le résultat 2.3, r^* est un CSS. De plus, puisque

$$\begin{aligned} \left. \frac{\partial^2 f}{\partial r^2} \right|_{s=r=r^*} &= - \left[(4N^2 - 4N - N\beta + 2\beta - \beta^2)^2 (32N^5 - 88N^4\beta \right. \\ &\quad \left. + 8N^3\beta + 68N^3\beta^2 - 4N^2\beta^2 - 9N^2\beta^3 - 10N\beta^4 + 3\beta^5) \right] \\ &\quad / \left[32N^4\beta(2N - \beta)^2(N - \beta)^2 \right] \\ &< 0, \end{aligned}$$

alors r^* a également la propriété d'envahir n'importe quelle autre sex-ratio voisin de r^* .

2.2.2 Populations haploïde et diploïde

En ce qui concerne les populations haploïde et diploïde, nous avons déterminé le sex-ratio critique sans avoir recours à la méthode décrite à la section 1.1 du chapitre précédent.

Plus précisément, nous avons comparé la fréquence du gène mutant S à deux générations successives et nous avons montré qu'il y avait décroissance de cette fréquence lorsque

$$g(r, s) < 2,$$

où

$$g(r, s) = \left[\frac{(1-s)}{(1-r)} + \beta \frac{s}{s + (N-1)r} \frac{(1-s) + (N-1)(1-r)}{(1-r)} + (1-\beta) \frac{s}{r} \right]$$

dans le cas sans régulation, et

$$g(r, s) = \frac{N(1-s)}{(1-s) + (N-1)(1-r)} + \beta \frac{Ns}{s + (N-1)r} + (1-\beta) \frac{s}{r}$$

dans le cas inverse.

Nous cherchons donc un sex-ratio r^* de telle sorte que $g(r^*, s) < 2$ pour tout s suffisamment proche de r^* (nous aurons alors un ESS local). Pour ce faire, nous avons

déterminé au chapitre précédent le sex-ratio critique r^* en résolvant l'équation

$$\left. \frac{\partial}{\partial s} g(r, s) \right|_{s=r} = 0.$$

Nous avons trouvé

$$r^* = \begin{cases} \frac{(N - \beta)}{2N} & \text{dans le cas sans régulation} \\ \frac{(N - \beta)}{2N - \beta - 1} & \text{dans le cas avec régulation.} \end{cases}$$

En dérivant une seconde fois la fonction g et en évaluant au point $s = r = r^*$, on obtient dans le cas sans régulation,

$$\left. \frac{\partial^2}{\partial s^2} g(r, s) \right|_{s=r=r^*} = -\frac{16N\beta(N-1)}{(N+\beta)(N-\beta)^2}.$$

Si $N = 1$, cette dernière expression est nulle et donc r^* n'est peut-être pas un ESS local. Par contre cette quantité est négative pour $N \geq 2$. Nous avons donc un maximum local de la fonction $g(r^*, s)$ au point $s = r^*$ et par conséquent r^* est un ESS local. Dans le cas avec régulation, on a pour $N \geq 2$,

$$\left. \frac{\partial^2}{\partial s^2} g(r, s) \right|_{s=r=r^*} = -\frac{2(1-2N+\beta)^2((N^2+\beta)(1+\beta)-4N\beta)}{N^2(N-1)(N-\beta)^2} < 0,$$

et donc r^* est un ESS local.

Pour déterminer si r^* est également un CSS, il suffit d'utiliser le théorème 2.1 appliqué à la fonction $g(r, s)$. On obtient, au point $s = r = r^*$,

$$\frac{\partial^2}{\partial r \partial s} g(r, s) + \frac{\partial^2}{\partial s^2} g(r, s) = \begin{cases} -\frac{8N^2}{N^2 - \beta^2} & \text{dans le cas sans régulation} \\ -\frac{(2N - (1 + \beta))^3}{N(N^2 - N(1 + \beta) - \beta)} & \text{dans le cas avec régulation.} \end{cases}$$

Ces deux quantités étant négatives pour $N \geq 2$ alors r^* est un CSS dans les deux cas.

De plus, r^* a également la propriété d'envahir n'importe quelle autre sex-ratio suffisamment proche de r^* car

$$\frac{\partial^2}{\partial r^2} g(r, s) \Big|_{s=r=r^*} = \begin{cases} \frac{16N(N^2 - 2N\beta + \beta)}{(N + \beta)(N - \beta)^2} > 0 & \text{sans régulation} \\ \frac{2(1 - 2N + \beta)^2(2N^2 + \beta + \beta^2 - 4N\beta)}{N^2(N - \beta)^2} > 0 & \text{avec régulation.} \end{cases}$$

2.3 Modèle II

On suppose qu'après la reproduction des femelles inséminées, suivi de l'accouplement des rejetons à l'intérieur de leur groupe, une proportion $d > 0$ des rejetons femelles, maintenant inséminées, se dispersent au hasard dans la population. Les autres femelles demeurent dans leur groupe d'origine. Il y a deux types d'immigration possible: l'immigration proportionnelle, c'est-à-dire que toute femelle qui quitte son groupe est remplacée par une immigrante; et l'immigration uniforme, où chaque groupe reçoit le même nombre d'immigrantes. Une fois la migration terminée, les femelles de chaque groupe entrent en compétition pour l'occupation des N sites disponibles.

2.3.1 Immigration proportionnelle

Nous avons obtenu le sex-ratio critique

$$r^* = \frac{2 - d}{2(3 - d)}.$$

Or, au point $s = r = r^*$, on obtient à l'aide du logiciel de calcul symbolique Maple, l'identité suivante.

$$\frac{\partial^2 f}{\partial s^2} = \frac{\partial^2}{\partial s^2} \det(I - M(r, s)) =$$

$$\frac{d(3d^9 - 33d^8 + 109d^7 - 9d^6 - 521d^5 + 605d^4 - 337d^3 + 2181d^2 - 1590d - 3480)(d - 3)^2}{512(d - 4)^2(d - 2)},$$

qui, pour $d > 0$ est positive. Donc r^* est un ESS local. Par ailleurs, au point

$s = r = r^*$, on a

$$\frac{\partial^2 f}{\partial s^2} + \frac{\partial^2 f}{\partial r \partial s} = \frac{d(3-d)^2(435 + 467d - 402d^2 - 42d^3 + 63d^3 - 9d^5)}{(2-d)(4-d)},$$

qui est une quantité positive lorsque $d > 0$, et donc par le résultat 2.3, r^* est un CSS.

De plus, l'équation (2.10) est vérifiée, car

$$\frac{\partial^2 f}{\partial r^2} = \frac{d(3d^8 - 27d^7 + 55d^6 + 137d^5 - 643d^4 + 495d^3 + 1589d^2 - 2941d - 1740)(d-3)^2}{512(d-4)^2} < 0.$$

2.3.2 Immigration uniforme

Dans cette situation nous avons obtenu le sex-ratio critique

$$r^* = \frac{1}{4},$$

qui est optimal au sens ESS local et CSS. En effet, au point $s = r = r^*$, on obtient à l'aide de Maple, les quantités strictement positives suivantes.

$$\frac{\partial^2 f}{\partial s^2} = \frac{\partial^2}{\partial s^2} \det(I - \mathcal{M}(r, s)) = \frac{d(3480 + 2692d - 3229d^2 + 336d^3 - 975d^4 + 942d^5 - 43d^6 - 188d^7 + 63d^8 - 6d^9)}{1152}$$

et

$$\frac{\partial^2 f}{\partial s^2} + \frac{\partial^2 f}{\partial r \partial s} = \frac{d(290 + 263d - 336d^2 - 6d^3 + 54d^4 - 9d^5)}{96}.$$

La conclusion suit ensuite des résultats 2.1 et 2.3. De plus, $r^* = 1/4$ a également la propriété d'envahir n'importe quel autre sex-ratio voisin de r^* , puisque

$$\frac{\partial^2 f}{\partial r^2} = \frac{d(3480 + 3620d - 4835d^2 - 480d^3 + 2271d^4 - 1158d^5 + 43d^6 + 188d^7 - 63d^8 + 6d^9)}{1152}$$

est négative si $d > 0$.

2.4 Modèle III

Si on suppose maintenant qu'une proportion d_1 des rejets femelles et qu'une proportion d_2 des rejets mâles émigrent avant l'accouplement. Comme auparavant, on dira qu'il y a immigration proportionnelle si chaque émigrant est remplacé par un immigrant du même sexe, et on dira qu'il y a immigration uniforme si tous les émigrants de chacun des deux sexes se répartissent uniformément dans les groupes. Les rejets s'accouplent ensuite à l'intérieur de leur groupe et les rejets femelles, maintenant inséminées, entrent en compétition pour occuper les N sites disponibles.

Bien que nous ayons pu déterminer le sex-ratio critique dans le cas où $N = 2$, c'est-à-dire lorsqu'il y a deux femelles fondatrices par groupe, aucun des deux logiciels Maple ou Mathematica n'a été capable de calculer le déterminant de la matrice $\mathcal{M}(r, s)$. C'est pourquoi nous ne présentons ici que le cas $N = 1$.

2.4.1 Population haploïde - cas $N=1$

Pour les cas d'immigrations proportionnelle et uniforme, nous avons obtenu au chapitre précédent les sex-ratios critiques suivants.

$$r^* = \frac{d_2}{d_1 + d_2} \quad (2.12)$$

et

$$r^* = \frac{d_2(2 - d_2)}{d_1(2 - d_1) + d_2(2 - d_2)}. \quad (2.13)$$

Si on suppose une immigration proportionnelle, alors pour $\mathcal{M}(r, s)$ donnée à la page 43, on obtient,

$$\frac{\partial^2 f}{\partial s^2} = \frac{\partial^2}{\partial s^2} \det(I - \mathcal{M}(r, s)) = 0,$$

et on ne peut rien dire quant à la propriété ESS du sex-ratio critique.

Par contre, si l'immigration est uniforme, $r^* = d_2(2 - d_2)/(d_1(2 - d_1) + d_2(2 - d_2))$ est un ESS local et est également un CSS. En effet, à l'aide de la matrice $\mathcal{M}(r, s)$ donnée à la page 44, on obtient lorsque $s = r = r^*$ les expressions positives suivantes.

$$\frac{\partial^2 f}{\partial s^2} = \frac{\partial^2}{\partial s^2} \det(I - \mathcal{M}(r, s))$$

$$= \left((d_1(2-d_1) + d_2(2-d_2))^2 (4(d_1+d_2) - 4(d_1^2+d_2^2) + (d_1^3+d_2^3) + 12(d_1^2d_2 + d_2^2d_1) - 2(d_1^3d_2 + d_2^3d_1) + (d_1^2d_2^3 + d_2^3d_1^2) - 16d_1d_2 - 8d_1^2d_2^2) \right) / \left(2d_1d_2(2-d_1)^2(2-d_2)^2 \right)$$

et

$$\frac{\partial^2 f}{\partial s^2} + \frac{\partial^2 f}{\partial r \partial s} = \frac{(d_1(2-d_1) + d_2(2-d_2))^3}{4d_1d_2(2-d_1)(2-d_2)}.$$

D'autre part, r^* a également la propriété d'envahir tout autre sex-ratio voisin de r^* lorsque celui-ci est introduit dans la population en très faible quantité. Ceci se démontre tout simplement en remarquant que la dérivée seconde de f par rapport à r , évaluée au point critique r^* , est négative. Or,

$$\begin{aligned} \frac{\partial^2 f}{\partial r^2} &= \frac{\partial^2}{\partial s^2} \det(I - \mathcal{M}(r, s)) \\ &= - \left((d_1(2-d_1) + d_2(2-d_2))^2 (4(d_1+d_2) - 4(d_1^2+d_2^2) + (d_1^3+d_2^3) - 8(d_1^2d_2 + d_2^2d_1) + (d_1^3d_2 + d_2^3d_1) - (d_1^2d_2^3 + d_2^3d_1^2) + 8d_1d_2 + 8d_1^2d_2^2) \right) / \left(2d_1d_2(2-d_1)^2(2-d_2)^2 \right) \\ &< 0 . \end{aligned}$$

2.4.2 Population diploïde - cas N=1

Les sex-ratios critiques pour les cas d'immigrations proportionnelle et uniforme sont donnés respectivement par les équations (2.12) et (2.13). Comme pour une population haploïde, on ne peut rien dire sur le sex-ratio critique dans le cas d'immigration proportionnelle car la dérivée seconde de $f = \det(I - \mathcal{M}(r, s, t))$ (avec la matrice $\mathcal{M}(r, s, t)$ donnée à la page 48) par rapport à s est nulle.

Par contre, si l'immigration est supposée uniforme, on a au point $s = r = r^*$ les inégalités suivantes, pour S récessif.

$$\begin{aligned} \frac{\partial^2 f}{\partial s^2} &= (d_1(2-d_1) + d_2(2-d_2))^2 \left(12(d_1+d_2) - 20(d_1^2+d_2^2) + 7(d_1^3+d_2^3) \right. \\ &\quad \left. + 2(d_1^4+d_2^4) - (d_1^5+d_2^5) - 64d_1d_2 + 72(d_1d_2^2 + d_1^2d_2) - 8(d_1d_2^3 + d_1^3d_2) \right. \\ &\quad \left. - 16(d_1d_2^4 + d_1^4d_2) + 4(d_1d_2^5 + d_1^5d_2) - 48d_1^2d_2^2 - 34(d_1^2d_2^3 + d_1^3d_2^2) + 36(d_1^2d_2^4 + d_1^4d_2^2) \right) \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
& -6(d_1^2 d_2^5 + d_1^5 d_2^2) + 64d_1^3 d_2^3 - 33(d_1^3 d_2^4 + d_1^4 d_2^3) + 4(d_1^3 d_2^5 + d_1^5 d_2^3) \\
& + 12d_1^4 d_2^4 - (d_1^4 d_2^5 + d_1^5 d_2^4) \Big/ (32d_1 d_2 (2 - d_1)^2 (2 - d_2)^2) > 0,
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
\frac{\partial^2 f}{\partial s^2} + \frac{\partial^2 f}{\partial r \partial s} &= (d_1(2 - d_1) + d_2(2 - d_2))^2 (6(d_1 + d_2) - 7(d_1^2 + d_2^2) + (d_1^4 + d_2^4) \\
& + 4(d_1 d_2^3 + d_1^3 d_2) - 2(d_1 d_2^4 + d_1^4 d_2) - 8d_1 d_2 - 4(d_1^2 d_2^3 + d_1^3 d_2^2) + (d_1^2 d_2^4 + d_1^4 d_2^2) \\
& + 10d_1^2 d_2^2) \Big/ (64d_1 d_2 (2 - d_1)(2 - d_2)) > 0,
\end{aligned}$$

et

$$\begin{aligned}
\frac{\partial^2 f}{\partial r^2} &= -(d_1(2 - d_1) + d_2(2 - d_2))^2 (12(d_1 + d_2) - 20(d_1^2 + d_2^2) + 7(d_1^3 + d_2^3) \\
& + 2(d_1^4 + d_2^4) - (d_1^5 + d_2^5) + 8d_1 d_2 - 36(d_1 d_2^2 + d_1^2 d_2) + 17(d_1 d_2^3 + d_1^3 d_2) \\
& - 2(d_1 d_2^4 + d_1^4 d_2) + (d_1 d_2^5 + d_1^5 d_2) + 80d_1^2 d_2^2 - 10(d_1^2 d_2^3 + d_1^3 d_2^2) - 16(d_1^2 d_2^4 + d_1^4 d_2^2) \\
& + 2(d_1^2 d_2^5 + d_1^5 d_2^2) - 38d_1^3 d_2^3 + 27(d_1^3 d_2^4 + d_1^4 d_2^3) - 3(d_1^3 d_2^5 + d_1^5 d_2^3) \\
& - 12d_1^4 d_2^4 + (d_1^4 d_2^5 + d_1^5 d_2^4) \Big/ (32d_1 d_2 (2 - d_1)^2 (2 - d_2)^2) < 0.
\end{aligned}$$

Donc en vertu des résultats 2.1 et 2.3 ainsi que de l'équation (2.10), on conclut que r^* donné par (2.13), est un ESS local (du moins pour S récessif) qui est CSS et qui a également la propriété d'envahir n'importe quel autre sex-ratio voisin de r^* . Nous avons refait ces calculs dans le cas où S est dominant, et nous trouvons les mêmes conclusions.

2.4.3 Population haplo-diploïde - cas N=1

Si l'immigration est proportionnelle, le sex-ratio critique est

$$r^* = \frac{d_2(1 + d_1 + d_2 - d_1 d_2)}{2d_1 + d_2(1 + d_1 + d_2 - d_1 d_2)}.$$

En utilisant la matrice $\mathcal{M}(r, s)$ située à la page 55, pour S récessif on obtient au point $s = r = r^*$, la quantité négative suivante,

$$\frac{\partial^2 f}{\partial s^2} = -\frac{(1 - d_1)^2 (1 - d_2)^2 (1 + d_2)^2 (2d_1 + d_2 - d_1 d_2)^2}{32}.$$

Donc en vertu du résultat 2.1, r^* n'est pas ESS.

Par ailleurs, si l'immigration est uniforme, le sex-ratio critique est donné par

$$r^* = \frac{d_2(2-d_2)(1+d_1+d_2-d_1d_2)}{2d_1(2-d_1)+d_2(2-d_2)(1+d_1+d_2-d_1d_2)},$$

et si l'on considère le cas général où le gène mutant S et le gène résident R sont co-dominants, on obtient au point $s = r = r^*$,

$$\begin{aligned} \frac{\partial^2 f}{\partial s^2} = & \left((1-d_1)(1-d_2)(-4d_1+2d_1^2-2d_2-2d_1d_2-d_2^2+3d_1d_2^2+d_2^3-d_1d_2^3)^2 \right. \\ & (16d_1-12d_1^3+4d_1^4+8d_2+16d_1d_2-152d_1^2d_2+160d_1^3d_2-48d_1^4d_2-4d_1^5d_2 \\ & +4d_1^6d_2+8d_2^2-128d_1d_2^2+336d_1^2d_2^2-288d_1^3d_2^2+60d_1^4d_2^2+36d_1^5d_2^2-16d_1^6d_2^2 \\ & -6d_2^3+80d_1d_2^3-182d_1^2d_2^3+119d_1^3d_2^3+47d_1^4d_2^3-83d_1^5d_2^3+25d_1^6d_2^3-4d_1^4 \\ & +8d_1d_2^4-14d_1^2d_2^4+61d_1^3d_2^4-111d_1^4d_2^4+79d_1^5d_2^4-19d_1^6d_2^4+2d_2^5-8d_1d_2^5 \\ & +22d_1^2d_2^5-47d_1^3d_2^5+57d_1^4d_2^5-33d_1^5d_2^5+7d_1^6d_2^5-2d_1^2d_2^6+7d_1^3d_2^6-9d_1^4d_2^6 \\ & \left. +5d_1^5d_2^6-d_1^6d_2^6) \right) / \left(32d_1d_2(2-d_1)^2(2-d_2)^2(1+d_1+d_2-d_1d_2)^2 \right). \end{aligned}$$

Pour $d_1 > 0$ et $d_2 > 0$, cette quantité est strictement positive. Pour que r^* soit localement ESS, il faut aussi que le déterminant de la matrice Hessienne de f soit positif, c'est-à-dire que la deuxième condition de l'équation (2.7) soit satisfaite. Or, au point $s = r = t = r^*$, on trouve l'expression suivante.

$$\begin{aligned} \frac{\partial^2 f}{\partial s^2} \frac{\partial^2 f}{\partial t^2} - \left(\frac{\partial^2 f}{\partial t \partial s} \right)^2 = & - \left((1-d_1)^4(1-d_2)^4(-4d_1+2d_1^2-2d_2-2d_1d_2-d_2^2+3d_1d_2^2 \right. \\ & +d_2^3-d_1d_2^3)^4(-4+12d_1-6d_1^2-4d_1^3+12d_2-14d_1d_2-4d_1^2d_2+10d_1^3d_2+3d_2^2 \\ & \left. -10d_1d_2^2+15d_1^2d_2^2-8d_1^3d_2^2-d_2^3+4d_1d_2^3-5d_1^2d_2^3+2d_1^3d_2^3)^2 \right) \\ & / \left(1024(2-d_1)^2(2-d_2)^2(1+d_1+d_2-d_1d_2)^4 \right) \\ & + \left((1-d_1)(1-d_2)(-4d_1+2d_1^2-2d_2-2d_1d_2-d_2^2+3d_1d_2^2+d_2^3-d_1d_2^3) \right)^4 \\ & (16d_1^2-16d_1^3+4d_1^4+24d_1d_2-80d_1^2d_2+64d_1^3d_2-28d_1^4d_2+16d_1^5d_2-4d_1^6d_2 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
& +8d_2^2 - 56d_1d_2^2 + 124d_1^2d_2^2 - 136d_1^3d_2^2 + 122d_1^4d_2^2 - 74d_1^5d_2^2 + 16d_1^6d_2^2 + 26d_1d_2^3 \\
& -116d_1^2d_2^3 + 229d_1^3d_2^3 - 243d_1^4d_2^3 + 129d_1^5d_2^3 - 25d_1^6d_2^3 - 6d_2^4 - 8d_1d_2^4 + 105d_1^2d_2^4 \\
& -228d_1^3d_2^4 + 224d_1^4d_2^4 - 106d_1^5d_2^4 + 19d_1^6d_2^4 + 2d_2^5 + 8d_1d_2^5 - 54d_1^2d_2^5 + 103d_1^3d_2^5 \\
& -93d_1^4d_2^5 + 41d_1^5d_2^5 - 7d_1^6d_2^5 - 2d_1d_2^6 + 9d_1^2d_2^6 - 16d_1^3d_2^6 + 14d_1^4d_2^6 - 6d_1^5d_2^6 + d_1^6d_2^6 \\
& (-16d_1 + 12d_1^3 - 4d_1^4 - 8d_2 - 16d_1d_2 + 152d_1^2d_2 - 160d_1^3d_2 + 48d_1^4d_2 + 4d_1^5d_2 \\
& -4d_1^6d_2 - 8d_2^2 + 128d_1d_2^2 - 336d_1^2d_2^2 + 288d_1^3d_2^2 - 60d_1^4d_2^2 - 36d_1^5d_2^2 + 16d_1^6d_2^2 \\
& +6d_2^3 - 80d_1d_2^3 + 182d_1^2d_2^3 - 119d_1^3d_2^3 - 47d_1^4d_2^3 + 83d_1^5d_2^3 - 25d_1^6d_2^3 + 4d_2^4 \\
& -8d_1d_2^4 + 14d_1^2d_2^4 - 61d_1^3d_2^4 + 111d_1^4d_2^4 - 79d_1^5d_2^4 + 19d_1^6d_2^4 - 2d_2^5 + 8d_1d_2^5 \\
& -22d_1^2d_2^5 + 47d_1^3d_2^5 - 57d_1^4d_2^5 + 33d_1^5d_2^5 - 7d_1^6d_2^5 + 2d_1^2d_2^6 - 7d_1^3d_2^6 + 9d_1^4d_2^6 \\
& -5d_1^5d_2^6 + d_1^6d_2^6) / (256d_1^2d_2^2(2-d_1)^4(2-d_2)^4(-1-d_1-d_2+d_1d_2)^3) > 0.
\end{aligned}$$

Donc r^* est un ESS local peu importe la stratégie adoptée par les femelles hétérozygotes SR . Par ailleurs, pour S récessif, on a la quantité positive suivante,

$$\frac{\partial^2 f}{\partial s^2} + \frac{\partial^2 f}{\partial r \partial s} = \frac{(1-d_1)(1-d_2)(4d_1+2d_2-2d_1^2+d_2^2+2d_1d_2-3d_1d_2^2-d_2^3+d_1d_2^3)^3}{32d_1d_2(2-d_1)(2-d_2)(1+d_1+d_2-d_1d_2)}.$$

Par le résultat 2.3, on en conclut que r^* est CSS (nous avons également vérifié cette condition dans la situation où S est dominant). Maintenant, on peut vérifier si r^* a aussi la propriété d'envahir n'importe quelle autre sex-ratio au voisinage de r^* . Pour ce faire, il suffit de vérifier l'inégalité (2.10). En effet, on a

$$\begin{aligned}
\frac{\partial^2 f}{\partial r^2} = & -((1-d_1)(1-d_2)(-4d_1+2d_1^2-2d_2-2d_1d_2-d_2^2+3d_1d_2^2+d_2^3-d_1d_2^3)^2 \\
& (16d_1-12d_1^3+4d_1^4+8d_2+24d_1d_2+88d_1^2d_2-116d_1^3d_2+36d_1^4d_2+4d_1^5d_2 \\
& -4d_1^6d_2+8d_2^2+72d_1d_2^2-336d_1^2d_2^2+292d_1^3d_2^2-56d_1^4d_2^2-36d_1^5d_2^2+16d_1^6d_2^2 \\
& -6d_2^3-98d_1d_2^3+246d_1^2d_2^3-145d_1^3d_2^3-47d_1^4d_2^3+83d_1^5d_2^3-25d_1^6d_2^3-4d_2^4 \\
& +28d_1d_2^4-26d_1^2d_2^4-49d_1^3d_2^4+111d_1^4d_2^4-79d_1^5d_2^4+19d_1^6d_2^4+2d_2^5-2d_1d_2^5 \\
& -14d_1^2d_2^5+45d_1^3d_2^5-57d_1^4d_2^5+33d_1^5d_2^5-7d_1^6d_2^5+2d_1^2d_2^6-7d_1^3d_2^6+9d_1^4d_2^6
\end{aligned}$$

$$-5d_1^5d_2^6 + d_1^6d_2^6) / (32d_1d_2(2 - d_1)^2(2 - d_2)^2(1 + d_1 + d_2 - d_1d_2)^2) < 0.$$

2.5 Remarques

Considérons tout d'abord les sex-ratios critiques associés au modèle I, tels que décrits au tableau 1.1. Pour $N \geq 2$, tous les sex-ratios critiques sont localement ESS et CSS. Pour $N = 1$, on ne peut rien dire dans le cas de populations haploïde et diploïde, et dans le cas d'une population haplo-diploïde avec régulation. S'il s'agit d'une population haplo-diploïde sans régulation alors, lorsque les femelles ont le contrôle du sex-ratio et $\beta \in (0, 1)$,

$$r^* = \frac{(2 - \beta)(1 - \beta)}{(4 - \beta)}$$

n'est pas un ESS local. Par contre, si les mâles ont le contrôle du sex-ratio, alors pour $\beta \in (0, 1)$,

$$r^* = \frac{\beta(1 - \beta)}{(4 - \beta)}$$

est localement ESS et est CSS.

Pour ce qui est du modèle II, les deux sex-ratios critiques obtenus dans les cas d'immigrations proportionnelle et uniforme,

$$r^* = \frac{2 - d}{2(3 - d)} \quad \text{et} \quad r^* = \frac{1}{4}$$

sont des ESS locaux et CSS, pour $d > 0$. Bulmer [3] a vérifié, dans le cas d'immigration uniforme, que $r^* = 1/4$ est localement ESS en examinant $\lambda(r, s)$ au voisinage du point d'équilibre (r^*, r^*) . On remarque que pour tout d ,

$$\frac{2 - d}{2(3 - d)} \geq \frac{1}{4},$$

c'est-à-dire que moins de femelles sont nécessaires lorsqu'il y a immigration proportionnelle, pour garantir la protection contre l'invasion d'un mutant. Lorsque $d = 1$, les

deux sex-ratios critiques sont égaux. Ceci s'explique par le fait que lorsque toutes les femelles se dispersent, il n'y a aucune distinction entre les deux modes d'immigration.

Finalement, le modèle III nous apporte des résultats surprenants. En effet, dans le cas d'une population haplo-diploïde, le sex-ratio critique

$$r^* = \frac{d_2(1 + d_1 + d_2 - d_1d_2)}{2d_1 + d_2(1 + d_1 + d_2 - d_1d_2)}$$

n'est pas ESS si l'immigration est proportionnelle. Mais lorsque l'immigration se fait uniformément, le sex-ratio critique

$$r^* = \frac{d_2(2 - d_2)(1 + d_1 + d_2 - d_1d_2)}{2d_1(2 - d_1) + d_2(2 - d_2)(1 + d_1 + d_2 - d_1d_2)}$$

est localement ESS ainsi que CSS. Pour des populations haploïde et diploïde, on ne peut malheureusement rien dire sur l'optimalité du sex-ratio critique. Par contre, des simulations pourraient nous éclairer à ce sujet.

Chapitre 3

Étude du sex-ratio optimal par des équations de diffusion

La méthode décrite aux deux premiers chapitres ne s'applique qu'à la situation où le gène mutant se retrouve en très petite proportion dans la population. Nous pourrions maintenant nous intéresser au cas où il y a deux sex-ratios distincts cohabitant dans la population. Toutes les simplifications dues à la rareté d'un des deux sex-ratios étant maintenant inappropriées, nous sommes dans l'obligation d'utiliser d'autres méthodes pour résoudre de tels problèmes. Une autre différence essentielle avec les modèles traités auparavant sera l'ajout d'une nouvelle force évolutive: la mutation. Cette dernière nous assure l'existence d'un équilibre polymorphique, c'est-à-dire un équilibre où les deux gènes considérés sont présents dans la population.

Colwell [8] montre qu'un sex-ratio biaisé en faveur des femelles résulte d'un équilibre entre deux forces sélectives: la sélection individuelle, favorisant un sex-ratio de $1/2$; et la sélection de groupe, favorisant les groupes les plus productifs, c'est-à-dire ceux produisant le plus de femelles. Colwell considère le modèle LMC (Local Mate Competition) tel que proposé par Hamilton [13]. Il suppose que la population est diploïde, que chaque groupe est colonisé par N femelles inséminées et qu'après reproduction suivi d'accouplement, les rejetons femelles se dispersent pour ensuite reformer les groupes de la génération suivante. Colwell travaille avec les phénotypes et il mesure l'avantage qu'ont les femelles de phénotype A sur les femelles de phénotype B , par la proportion de copies de gènes que l'on retrouve à la génération suivante et qui proviennent de telles femelles. Le problème lorsqu'on travaille avec les phénotypes au

lieu des génotypes est qu'il est très difficile, voir impossible, d'obtenir une équation de récurrence pour la proportion de femelles de type A . Malgré ce que laisse sous-entendre Colwell [8] à la fin de son article, il n'a pas établi de récurrence et par le fait même il ne peut parler d'équilibre polymorphique.

Supposons que la seule information dont nous disposions à une génération donnée soit la proportion d'individus de type A . Quelles seraient alors les hypothèses nous permettant de déterminer cette proportion à la génération suivante, ou du moins en connaître sa distribution? On supposera, pour simplifier, que la population est haploïde de telle sorte que chaque individu de type A possède uniquement le gène A et ne transmet par conséquent que le gène A . De plus, le fait de supposer que les femelles qui colonisent les groupes sont inséminées nous oblige à tenir compte des génotypes des partenaires mâles. Or, les femelles n'ayant pas toutes la même proportion de mâles, la proportion de gène A peut être différente chez les deux sexes. On supposera donc que les groupes sont colonisés par N individus hermaphrodites, c'est-à-dire que chaque individu produit les gamètes des deux sexes. Le sex-ratio correspondant ici à la proportion de gamètes mâles produits.

Plus précisément, on considère une très grande population haploïde et hermaphrodite subdivisée en une infinité de groupes de taille commune N . On suppose qu'il y a deux types d'individus: les individus de type A , portant le gène A et produisant une proportion a de gamètes mâles; et les individus de type B , portant le gène B et produisant une proportion b de gamètes mâles. Chaque individu produit un très grand nombre de gamètes mâles et de gamètes femelles. Lors de la production de ces gamètes, on suppose que des mutations peuvent survenir: le gène A devenant B avec probabilité u et l'inverse se produisant avec probabilité v . Les gamètes des deux sexes s'unissent ensuite pour former les individus haploïdes de la génération suivante, ceux-ci héritant d'un des deux gènes avec probabilité $1/2$. On suppose que tous les gamètes femelles s'unissent à des gamètes mâles. Une fraction m des individus de la nouvelle génération quittent alors leur groupe et sont remplacés par des individus choisis au hasard dans la population entière. Par contrainte d'espace ou de nourriture, seuls N représentants de chaque groupe seront choisis pour occuper les N sites disponibles.

Nous supposons que la compétition entre les groupes se manifeste de la manière

suivante: les groupes produisant le plus de gamètes femelles seront ceux qui produiront le plus d'individus à la génération suivante. De tels groupes auront alors tendance à gagner en compétition contre des groupes de taille relativement plus petite, et par le fait même, d'occuper le territoire. Plus précisément, nous supposons que, durant un bref intervalle de temps entre la formation des nouveaux individus et la migration de ceux-ci, un groupe possédant initialement une fréquence x d'individus de type A s'éteint avec une certaine probabilité qui est inversement proportionnelle à la taille relative du groupe, et on suppose que la recolonisation des groupes éteints se fait en tirant des individus d'un groupe choisi au hasard parmi les groupes survivants. Ce type de sélection de groupe a déjà été considéré pour l'étude sur l'évolution d'un caractère altruiste dans des populations structurées (voir Kimura [16] et Boorman et Levitt [2]). Pour leurs modèles, la sélection de groupe se manifeste au tout début de la génération, cette forme de sélection étant dépendante de la fréquence d'altruistes dans les groupes. Pour notre modèle, la valeur sélective, correspondant à la taille relative, n'est pas influencée par la dynamique intra-groupe mais la différence de productivité ne peut se manifester qu'après la formation des nouveaux individus et avant l'échantillonnage. Notre modèle est essentiellement différent du modèle LMC tel qu'étudié par Colwell [8]. La sélection de groupe dont celui-ci fait référence se manifeste lors de la migration (totale) des femelles inséminées. Dans notre modèle par contre, la sélection de groupe se manifeste sous forme d'extinction et de recolonisation.

Kimura [16] montre que l'évolution d'un caractère altruiste ne peut se faire qu'à travers la sélection de groupe. Pour ce faire, il utilise une approximation de son modèle discret par un modèle continu et obtient ainsi une équation de diffusion. À la lumière de ses travaux, et croyant fortement qu'un sex-ratio biaisé en faveur des femelles peut évoluer via une certaine forme de sélection de groupe, nous allons tenter d'adapter son approche à l'étude du sex-ratio.

À la première section de ce chapitre, on montrera comment un modèle discret peut être approché par un modèle continu. L'équation différentielle obtenue (souvent appelée équation "forward" de Kolmogorov) décrit la dynamique à l'intérieur des groupes, et constituera une partie importante de l'équation différentielle régissant le

modèle décrit plus haut. Un terme supplémentaire devra cependant y être ajouté afin de tenir compte de la sélection de groupe.

Dans les sections subséquentes, nous nous intéresserons à la distribution stationnaire (ou distribution à l'équilibre), qui nous permettra par la suite d'identifier un certain sex-ratio "optimal".

3.1 Équation "forward" de Kolmogorov

Il s'agit d'approcher un modèle discret par un modèle continu en effectuant un changement d'échelle. Nous présentons ici les grandes étapes pour déterminer l'équation différentielle associée au processus continu telles que présentées par Ewens [10].

Considérons une chaîne de Markov sur l'espace des états $\{0, 1, 2, \dots, N\}$, de matrice de transition $P = (p_{ij})$ et d'état initial k .

Posons $\phi(i, k, t) = p_{ki}^{(t)}$, la probabilité de se rendre à l'état i en t générations en partant de l'état k . On a

$$\phi(j, k, t + 1) = \sum_{i=0}^N \phi(i, k, t) p_{ij}. \quad (3.1)$$

Considérons maintenant les proportions suivantes:

$$p = \frac{k}{N}, \quad x = \frac{i}{N}, \quad \text{et} \quad z = \frac{j}{N} = x + \delta x,$$

et supposons que les changements d'états se font à des temps $\delta t, 2\delta t, 3\delta t, \dots$, avec $\delta t = 1/N$. Supposons également que lorsque $N \rightarrow \infty$, ce processus converge vers un processus de diffusion deux fois continûment dérivable par rapport à la variable x et continûment dérivable par rapport à la variable t . Pour ce processus continu, l'équation (3.1) devient

$$\phi(z, p, t + \delta t) = \int_0^1 \phi(x, p, t) \phi(z, x, \delta t) dx. \quad (3.2)$$

Soit $Q(x)$ une fonction trois fois dérivable satisfaisant aux conditions initiales

$$Q(0) = Q(1) = Q'(0) = Q'(1) = 0. \quad (3.3)$$

En multipliant l'équation (3.2) par $Q(z)$ et en intégrant par rapport à z , on obtient

$$\int_0^1 Q(z)\phi(z, p, t + \delta t)dz = \int_0^1 \int_0^1 Q(z)\phi(x, p, t)\phi(z, x, \delta t)dx dz. \quad (3.4)$$

Or, le développement en série de Taylor de $Q(z)$ autour de x étant donné par

$$Q(z) = Q(x + \delta x) = Q(x) + \delta x Q'(x) + \frac{(\delta x)^2}{2} Q''(x) + O(|\delta x|^3),$$

on peut remplacer $Q(z)$ par cette expression dans le terme de droite de l'équation (3.4). On trouve

$$\begin{aligned} \int_0^1 Q(z)\phi(z, p, t + \delta t)dz &= \int_0^1 Q(x)\phi(x, p, t)dx + \int_0^1 \int_0^1 Q'(x)\phi(x, p, t)\delta x\phi(z, x, \delta t)dx dz \\ &\quad + \frac{1}{2} \int_0^1 \int_0^1 Q''(x)\phi(x, p, t)(\delta x)^2\phi(z, x, \delta t)dx dz \\ &\quad + O\left(\int_0^1 \int_0^1 \phi(x, p, t)|\delta x|^3\phi(z, x, \delta t)dx dz\right) \\ &= \int_0^1 Q(x)\phi(x, p, t)dx + \int_0^1 Q'(x)E[\delta x|x]\phi(x, p, t)dx \\ &\quad + \frac{1}{2} \int_0^1 Q''(x)E[(\delta x)^2|x]\phi(x, p, t)dx \\ &\quad + O\left(\int_0^1 E[|\delta x|^3|x]\phi(x, p, t)dx\right). \end{aligned}$$

Si les espérances conditionnelles sont de la forme

$$E[\delta x|x] = m(x)\delta t + o(\delta t), \quad (3.5)$$

$$VAR(\delta x|x) = v(x)\delta t + o(\delta t), \quad (3.6)$$

$$E[|\delta x|^3|x] = o(\delta t), \quad (3.7)$$

avec $m(x)$ et $v(x)$ des fonctions deux fois continûment dérivables, alors en remarquant que $(E[\delta x|x])^2 = o(\delta t)$, on obtient

$$\int_0^1 Q(z)\phi(z, p, t + \delta t)dz = \int_0^1 Q(x)\phi(x, p, t)dx + \delta t \int_0^1 Q'(x)m(x)\phi(x, p, t)dx$$

$$+\frac{\delta t}{2} \int_0^1 Q''(x)v(x)\phi(x,p,t)dx + o(\delta t).$$

Or, en intégrant par partie et en utilisant les conditions initiales (3.3), on trouve

$$\begin{aligned} \int_0^1 Q'(x)m(x)\phi(x,p,t)dx &= Q(x)m(x)\phi(x,p,t)\Big|_0^1 - \int_0^1 Q(x)\frac{\partial}{\partial x}\{m(x)\phi(x,p,t)\}dx \\ &= - \int_0^1 Q(x)\frac{\partial}{\partial x}\{m(x)\phi(x,p,t)\}dx \end{aligned}$$

et

$$\begin{aligned} \int_0^1 Q''(x)v(x)\phi(x,p,t)dx &= Q'(x)v(x)\phi(x,p,t)\Big|_0^1 - \int_0^1 Q'(x)\frac{\partial}{\partial x}\{v(x)\phi(x,p,t)\}dx \\ &= \int_0^1 Q(x)\frac{\partial^2}{\partial x^2}\{v(x)\phi(x,p,t)\}dx - Q(x)\frac{\partial}{\partial x}\{v(x)\phi(x,p,t)\}\Big|_0^1 \\ &= \int_0^1 Q(x)\frac{\partial^2}{\partial x^2}\{v(x)\phi(x,p,t)\}dx. \end{aligned}$$

D'où on a

$$\int_0^1 Q(x) [\phi(x,p,t+\delta t) - \phi(x,p,t)] dx = \delta t \left[\int_0^1 Q(x)H(x)dx \right] + o(\delta t),$$

avec

$$H(x) = \frac{1}{2} \frac{\partial^2}{\partial x^2} \{v(x)\phi(x,p,t)\} - \frac{\partial}{\partial x} \{m(x)\phi(x,p,t)\}.$$

En divisant maintenant par δt et en faisant tendre δt vers 0, on obtient l'équation

$$\int_0^1 Q(x)\frac{\partial}{\partial t}\phi(x,p,t)dx = \int_0^1 Q(x)H(x)dx.$$

Mais cette égalité est vérifiée pour n'importe quelle fonction Q deux fois dérivable et satisfaisant aux conditions initiales (3.3). Montrons maintenant que ceci nous assure que

$$\frac{\partial}{\partial t}\phi(x,p,t) = H(x).$$

Nous reprenons ici la démonstration du lemme fondamental du calcul des variations, telle que proposée par Bolza [1]. Les hypothèses faites sur la fonction Q sont légèrement différentes mais la démonstration est essentiellement la même.

Supposons que la conclusion soit fautive, c'est-à-dire que la fonction

$$f(x) = \frac{\partial}{\partial t} \phi(x, p, t) - H(x)$$

soit strictement positive en un point x_0 de $(0, 1)$. Par continuité de f , il existe un intervalle $[a, b]$ de $[0, 1]$ contenant x_0 et sur lequel la fonction f est strictement positive.

Considérons maintenant la fonction

$$Q(x) = \begin{cases} (x-a)^4(x-b)^4 & \text{si } x \in [a, b] \\ 0 & \text{sinon.} \end{cases}$$

Il est facile de vérifier que Q est trois fois dérivable et satisfait aux conditions initiales (3.3). Dans ces conditions, on a

$$\int_0^1 Q(x)f(x)dx > 0,$$

ce qui contredit l'hypothèse de départ. Donc $f(x) = 0$ et par conséquent, en omettant p , on obtient l'équation de diffusion "forward" de Kolmogorov

$$\frac{\partial}{\partial t} \phi(x, t) = \frac{1}{2} \frac{\partial^2}{\partial x^2} \{v(x)\phi(x, t)\} - \frac{\partial}{\partial x} \{m(x)\phi(x, t)\}. \quad (3.8)$$

3.2 Équation de diffusion associée au modèle

Soit x la proportion d'individus de type A dans un groupe et soit $\phi(x, t)$ la densité de probabilité de x à la génération t .

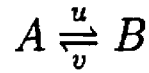
Nous nous intéressons à la variation de ϕ entre deux générations successives. Cette variation peut être due:

- a) au changement de x à l'intérieur des groupes;
- b) au changement de ϕ à travers la compétition de groupes.

a) On suppose que la dynamique à l'intérieur des groupes se fait de la manière suivante:

$$x \xrightarrow{(i)} x' \xrightarrow{(ii)} x'' \xrightarrow{(iii)} x''' \xrightarrow{(iv)} x^*$$

- (i) Mutation: une proportion u des gènes A se transforment en gènes B et une proportion v de gènes B se transforment en gènes A , ce qui est représenté par



Donc on a

$$E[x' - x|x] = v(1 - x) - ux.$$

- (ii) Union des gamètes et formation des individus: les gamètes des deux sexes, femelle et mâle dans cet ordre, se réunissent avec les probabilités ci-dessous.

$$M_{AA} = \frac{(x')^2 a(1 - a)}{[x'a + (1 - x')b][x'(1 - a) + (1 - x')(1 - b)]}$$

$$M_{AB} = \frac{x'(1 - x')b(1 - a)}{[x'a + (1 - x')b][x'(1 - a) + (1 - x')(1 - b)]}$$

$$M_{BA} = \frac{x'(1 - x')a(1 - b)}{[x'a + (1 - x')b][x'(1 - a) + (1 - x')(1 - b)]}$$

$$M_{BB} = \frac{(1 - x')^2 b(1 - b)}{[x'a + (1 - x')b][x'(1 - a) + (1 - x')(1 - b)]}$$

Donc, la proportion d'individus de type A à la génération suivante sera

$$\begin{aligned} x'' &= M_{AA} + \frac{1}{2}(M_{AB} + M_{BA}) \\ &= \frac{(x')^2 a(1 - a) + (1/2)x'(1 - x')[a(1 - b) + b(1 - a)]}{[x'a + (1 - x')b][x'(1 - a) + (1 - x')(1 - b)]}, \end{aligned}$$

et par conséquent on aura

$$E[x'' - x'|x'] = \frac{x'(1 - x')(a - b)[x'(a - b) - ((1/2) - b)]}{[x'(a - b) + b][x'(a - b) - (1 - b)]}.$$

- (iii) Migration: une proportion m des nouveaux individus émigrent et sont remplacés par des individus pris au hasard dans la population entière. D'où on obtient

$$E[x''' - x''|x''] = m(\bar{x}'' - x'').$$

(iv) Échantillonnage: on choisit N représentants au hasard pour former la colonie.

On effectue alors un tirage binomial de N individus dont une proportion x''' sont de type A. La moyenne et la variance associées à cet échantillonnage sont donc

$$E[x^* - x'''|x'''] = 0$$

et

$$VAR(x^* - x'''|x''') = \frac{x'''(1 - x''')}{N}.$$

Dans le but d'avoir des espérances sous la forme des équations (3.5), (3.6) et (3.7), on supposera que les paramètres u, v, m ainsi que $|a - b|$ sont tous des fonctions $O(1/N)$. On a alors

$$\begin{aligned} E[\delta x|x] &= E[x^* - x|x] = E[x^* - x''' + x''' - x'' + x'' - x' + x' - x|x] \\ &= E[E[x^* - x'''|x''']|x] + E[E[x''' - x''|x'']|x] + E[E[x'' - x'|x']|x] \\ &\quad + E[x' - x|x] \\ &= 0 + E[m(\bar{x}'' - x'')|x] + E\left[\frac{x'(1 - x')(a - b)[x'(a - b) - ((1/2) - b)]}{[x'(a - b) + b][x'(a - b) - (1 - b)]}\right|x] \\ &\quad + v(1 - x) - ux \\ &= mE[\bar{x}'' - x''|x] + \frac{x(1 - x)(b - a)[(x(a - b) - ((1/2) - b)]}{b(1 - b)} \\ &\quad + v(1 - x) - ux + o(1/N) \\ &= m(\bar{x} - x) + sx(1 - x) + v(1 - x) - ux + o(1/N), \end{aligned}$$

où

$$s = \frac{(a - b)((1/2) - b)}{b(1 - b)}. \quad (3.9)$$

On a aussi

$$\begin{aligned} VAR(\delta x|x) &= VAR(x^* - x|x) = E[VAR(x^* - x'''|x''')|x] + VAR(E[x^* - x'''|x''']|x) \\ &= \frac{1}{N}E[x'''(1 - x''')|x] + 0 \end{aligned}$$

$$= \frac{x(1-x)}{N} + o(1/N).$$

Posons $U = Nu$, $V = Nv$, $M = Nm$ et $S = Ns$. Alors on a

$$E[\delta x|x] = m(x)\frac{1}{N} + o\left(\frac{1}{N}\right),$$

$$VAR(\delta x|x) = v(x)\frac{1}{N} + o\left(\frac{1}{N}\right),$$

$$E[|\delta x|^3|x] = o\left(\frac{1}{N}\right),$$

où

$$m(x) = V(1-x) - Ux + M(\bar{x} - x) + Sx(1-x)$$

et

$$v(x) = x(1-x).$$

Donc l'équation différentielle qui gouverne la dynamique à l'intérieur d'un groupe est donnée par l'équation (3.8), c'est-à-dire

$$\frac{\partial}{\partial t}\phi(x, t) = \frac{1}{2}\frac{\partial^2}{\partial x^2}\{v(x)\phi(x, t)\} - \frac{\partial}{\partial x}\{m(x)\phi(x, t)\}.$$

S'il n'y avait aucune compétition entre les groupes, l'équation de diffusion associée à notre modèle serait exactement celle-là.

b) La valeur compétitive d'un groupe se mesure par sa taille relative. Donc on a

$$\begin{aligned}\phi(x, t+1) &= \frac{x(1-a) + (1-x)(1-b)}{\bar{x}(1-a) + (1-\bar{x})(1-b)} \times \phi(x, t) \\ &= \frac{(1-b) - x(a-b)}{(1-b) - \bar{x}(a-b)} \times \phi(x, t).\end{aligned}$$

Le changement de ϕ par génération est alors

$$\begin{aligned}\delta\phi(x, t) &= \phi(x, t+1) - \phi(x, t) \\ &= \frac{(\bar{x} - x)(a-b)}{(1-b) - \bar{x}(a-b)}\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
&= \frac{(\bar{x} - x)(a - b)}{(1 - b)} + o\left(\frac{1}{N}\right) \\
&= c(x - \bar{x}) + o\left(\frac{1}{N}\right),
\end{aligned}$$

où

$$\bar{x} = \int_0^1 x\phi(x, t)dx \quad \text{et} \quad c = \frac{(b - a)}{(1 - b)}.$$

Si on pose $C = Nc$ alors, la variation de ϕ associée à la compétition entre les groupes est donnée par

$$\frac{\partial}{\partial t}\phi(x, t) = C(x - \bar{x})\phi(x, t).$$

En réunissant ces deux types de variations, on obtient l'équation de diffusion

$$\frac{\partial}{\partial t}\phi(x, t) = \frac{1}{2}\frac{\partial^2}{\partial x^2}\{v(x)\phi(x, t)\} - \frac{\partial}{\partial x}\{m(x)\phi(x, t)\} + C(x - \bar{x})\phi(x, t),$$

où

$$m(x) = V(1 - x) - Ux + M(\bar{x} - x) + Sx(1 - x) \quad (3.10)$$

et

$$v(x) = x(1 - x). \quad (3.11)$$

3.3 Distribution à l'équilibre

À l'équilibre, la fonction ϕ ne dépend plus de t et par conséquent

$$\frac{\partial}{\partial t}\phi(x, t) = 0.$$

Donc, la distribution stationnaire, que l'on notera $\phi(x)$, devra être solution de l'équation

$$\frac{1}{2}\frac{\partial^2}{\partial x^2}\{v(x)\phi(x)\} - \frac{\partial}{\partial x}\{m(x)\phi(x)\} + C(x - \bar{x})\phi(x) = 0, \quad (3.12)$$

où $m(x)$ et $v(x)$ sont donnés par (3.10) et (3.11) respectivement. La distribution stationnaire sera de la forme

$$\phi(x) = \phi_0(x) \exp\{y(x)\},$$

où $\phi_0(x)$ est solution de l'équation (3.12) lorsque $C = 0$ et $y(x)$ est solution de l'équation différentielle

$$v(x) \left[y''(x) + (y'(x))^2 \right] + 2m(x)y'(x) + 2C(x - \bar{x}) = 0, \quad (3.13)$$

où

$$m(x) = V(1 - x) - Ux + M(\bar{x} - x) + Sx(1 - x)$$

et

$$v(x) = x(1 - x).$$

En effet, en remplaçant $\phi(x)$ par $\phi_0(x) \exp\{y(x)\}$ dans l'équation (3.12), on obtient

$$\begin{aligned} 0 &= \frac{1}{2} \frac{\partial^2}{\partial x^2} \{v(x)\phi_0(x) \exp\{y(x)\}\} - \frac{\partial}{\partial x} \{m(x)\phi_0(x) \exp\{y(x)\}\} \\ &\quad + C(x - \bar{x})\phi_0(x) \exp\{y(x)\} \\ &= \frac{1}{2} \left[\exp\{y(x)\} \frac{\partial^2}{\partial x^2} \{v(x)\phi_0(x)\} + \exp\{y(x)\} \frac{\partial y(x)}{\partial x} \frac{\partial}{\partial x} \{v(x)\phi_0(x)\} \right. \\ &\quad \left. + \exp\{y(x)\} v(x)\phi_0(x) \left(\frac{\partial^2 y(x)}{\partial x^2} + \left(\frac{\partial y(x)}{\partial x} \right)^2 \right) + \exp\{y(x)\} \frac{\partial y(x)}{\partial x} \frac{\partial}{\partial x} \{v(x)\phi_0(x)\} \right] \\ &\quad - \left[\exp\{y(x)\} \frac{\partial}{\partial x} \{m(x)\phi_0(x)\} + \exp\{y(x)\} m(x)\phi_0(x) \frac{\partial y(x)}{\partial x} \right] \\ &\quad + C(x - \bar{x})\phi_0(x) \exp\{y(x)\} \\ &= \exp\{y(x)\} \left[\left(\frac{1}{2} \frac{\partial^2}{\partial x^2} \{v(x)\phi_0(x)\} - \frac{\partial}{\partial x} \{m(x)\phi_0(x)\} \right) \right. \\ &\quad \left. + \frac{\partial}{\partial x} \{v(x)\phi_0(x)\} \frac{\partial y(x)}{\partial x} + \frac{1}{2} \{v(x)\phi_0(x)\} \left(\frac{\partial^2 y(x)}{\partial x^2} + \left(\frac{\partial y(x)}{\partial x} \right)^2 \right) \right. \\ &\quad \left. - m(x)\phi_0(x) \frac{\partial y(x)}{\partial x} + C(x - \bar{x})\phi_0(x) \right]. \end{aligned}$$

Mais puisque $\phi_0(x)$ est solution de l'équation (3.12) avec $C = 0$, alors

$$\frac{1}{2} \frac{\partial^2}{\partial x^2} \{v(x)\phi_0(x)\} - \frac{\partial}{\partial x} \{m(x)\phi_0(x)\} = 0$$

et

$$\frac{\partial}{\partial x}\{v(x)\phi_0(x)\} = 2\{m(x)\phi_0(x)\}.$$

Donc on a

$$\exp\{y(x)\}\phi_0(x) \left[\frac{v(x)}{2} \left(\frac{\partial^2 y(x)}{\partial x^2} + \left(\frac{\partial y(x)}{\partial x} \right)^2 \right) + m(x) \frac{\partial y(x)}{\partial x} + C(x - \bar{x}) \right] = 0,$$

et par conséquent $y(x)$ est solution de l'équation (3.13).

Il nous reste maintenant à déterminer $\phi_0(x)$. Comme $\phi_0(x)$ est la solution de l'équation (3.12) avec $C = 0$, alors

$$\frac{\partial}{\partial x}\{v(x)\phi_0(x)\} = 2\{m(x)\phi_0(x)\}$$

et donc

$$\phi_0(x) \propto \frac{1}{v(x)} \exp \left\{ 2 \int \frac{m(x)}{v(x)} dx \right\}.$$

Or on a

$$\begin{aligned} \int \frac{m(x)}{v(x)} dx &= \int \left(\frac{V}{x} - \frac{U}{(1-x)} + M \frac{\bar{x} - x}{x(1-x)} + S \right) dx \\ &= V \int \frac{1}{x} dx - U \int \frac{1}{(1-x)} dx + M \bar{x} \int \frac{1}{x(1-x)} dx - M \int \frac{1}{(1-x)} dx \\ &\quad + Sx \\ &= V \ln x + U \ln(1-x) + M \bar{x} \int \frac{(1-2x) + 2x}{x(1-x)} dx + M \ln(1-x) \\ &\quad + Sx \\ &= V \ln x + U \ln(1-x) + M \bar{x} \ln x(1-x) - 2M \bar{x} \ln(1-x) \\ &\quad + M \ln(1-x) + Sx, \end{aligned}$$

et donc on trouve

$$\phi_0(x) \propto \frac{x^{2(V+M\bar{x})}(1-x)^{2(U-M\bar{x}+M)} \exp\{2Sx\}}{x(1-x)}$$

$$= x^{2(V+M\bar{x})-1}(1-x)^{2(U+M(1-\bar{x}))-1} \exp\{2Sx\}.$$

Par conséquent la distribution à l'équilibre est

$$\phi(x) = \frac{\exp\{y(x) + 2Sx\}x^{\alpha-1}(1-x)^{\beta-1}}{\int \exp\{y(x) + 2Sx\}x^{\alpha-1}(1-x)^{\beta-1}dx}, \quad (3.14)$$

où $\alpha = 2(V + M\bar{x}) = 2N(v + m\bar{x})$, $\beta = 2(U + M(1 - \bar{x})) = 2N(u + m(1 - \bar{x}))$, et $y(x)$ est solution de l'équation différentielle (3.13) avec la condition $y(0) = 0$.

Il faut évidemment faire attention aux points singuliers $x = 0$ et $x = 1$. On peut trouver $y(x)$ au voisinage de ces points en exprimant $y(x)$ sous forme de séries de Taylor. On obtient, pour x au voisinage de 0,

$$y(x) = y(0) + y'(0)x + \frac{1}{2}y''(0)x^2 + \dots, \quad (3.15)$$

où $y'(0)$ s'obtient en faisant tendre x vers 0 dans l'équation (3.13), qui donne

$$y'(0) = \frac{C\bar{x}}{V + M\bar{x}},$$

et $y''(0)$ s'obtient en divisant d'abord par x puis en faisant tendre x vers 0 dans (3.13).

On trouve dans ce dernier cas

$$y''(0) + (y'(0))^2 - 2(V + U + M + S)y'(0) + 2C + 2 \lim_{x \rightarrow 0} \frac{(V + M\bar{x})y'(x) - C\bar{x}}{x} = 0.$$

Mais, par la règle de l'Hôpital, on a

$$\lim_{x \rightarrow 0} \frac{(V + M\bar{x})y'(x) - C\bar{x}}{x} = \lim_{x \rightarrow 0} (V + M\bar{x})y''(x) = (V + M\bar{x})y''(0),$$

et donc

$$y''(0) = \frac{2(V + U + M - S)y'(0) - (y'(0))^2 - 2C}{1 + 2V + 2M\bar{x}}.$$

De manière similaire, on obtient pour x au voisinage de 1,

$$y(x) = y(1) - y'(1)(1-x) + \frac{1}{2}y''(1)(1-x)^2 + \dots, \quad (3.16)$$

où

$$y'(1) = \frac{C(1 - \bar{x})}{U + M(1 - \bar{x})}$$

et

$$y''(1) = \frac{2C - 2(V + U + M + S)y'(1) - (y'(1))^2}{1 + 2U + 2M(1 - \bar{x})}.$$

3.4 Sex-ratio "optimal"

Rappelons tout d'abord que la distribution de la fréquence du gène A est de la forme

$$\phi(x) \propto \exp\{y(x) + 2Sx\}x^{\alpha-1}(1-x)^{\beta-1},$$

où $y(x)$ satisfait à l'équation

$$\begin{aligned} x(1-x) [y''(x) + (y'(x))^2 + 2Sy'(x)] + 2[V(1-x) - Ux + M(\bar{x} - x)]y'(x) \\ + 2C(x - \bar{x}) = 0. \end{aligned} \quad (3.17)$$

Au point neutre, c'est-à-dire lorsque $y(x) = -2Sx$, la distribution ϕ devient

$$\phi(x) = \frac{x^{\alpha-1}(1-x)^{\beta-1}}{\int x^{\alpha-1}(1-x)^{\beta-1}dx}, \quad (3.18)$$

avec $\alpha = 2N(v + m\bar{x})$ et $\beta = 2N(u + m(1 - \bar{x}))$, et la fréquence moyenne \bar{x} est donnée par

$$\bar{x} = \frac{\alpha}{\alpha + \beta} = \frac{v + m\bar{x}}{v + u + m},$$

c'est-à-dire

$$\bar{x} = \frac{v}{u + v}.$$

Or, en remplaçant $y(x)$ par $-2Sx$ dans l'équation (3.17), on trouve

$$-4S[V(1-x) - Ux + M(\bar{x} - x)] + 2C(x - \bar{x}) = 0,$$

et en remarquant qu'à ce point neutre on a $\bar{x} = v/(u + v) = V/(U + V)$, alors cette dernière équation est vérifiée si et seulement si

$$-4S \left[V(1-x) - Ux + M \left(\frac{V - (U + V)x}{U + V} \right) \right] - 2C \left(\frac{V - (U + V)x}{U + V} \right) = 0,$$

si et seulement si

$$-2S = \frac{C}{U + V + M} = \frac{c}{u + v + m}.$$

Posons $D = \frac{c}{u + v + m} + 2S$. Alors

$$\begin{aligned} D &= \frac{(b-a)}{(1-b)(u+v+m)} + 2N \frac{(a-b)((1/2)-b)}{b(1-b)} \\ &= \frac{(b-a)}{(1-b)} \left[\frac{1}{u+v+m} - 2N \frac{((1/2)-b)}{b} \right] \\ &= \frac{(b-a)}{(1-b)} \left[\frac{b(1+2N(u+v+m)) - N(u+v+m)}{b(u+v+m)} \right]. \end{aligned}$$

Donc, $D = 0$ si et seulement si $a = b$ ou bien $b = N(u+v+m)/(1+2N(u+v+m))$.

Considérons le sex-ratio

$$b^* = \frac{N(u+v+m)}{1+2N(u+v+m)}. \quad (3.19)$$

Près du point neutre, c'est-à-dire lorsque D est près de 0, $y(x) = cx/(u+v+m)$ est une bonne approximation de l'équation (3.17) et la distribution à l'équilibre peut être approchée par

$$\phi(x) \propto e^{Dx} x^{\alpha-1} (1-x)^{\beta-1}.$$

Si $D > 0$, alors e^{Dx} croît de 1 à e^D à mesure que x croît de 0 à 1, donnant ainsi plus de poids aux grandes valeurs de x . Ceci aurait pour effet d'augmenter la valeur moyenne \bar{x} . Évidemment, l'inverse se produirait si $D < 0$, car e^{Dx} serait une fonction décroissante de x , donnant plus de poids aux petites valeurs de x .

Tout ceci nous permet d'affirmer les choses suivantes:

(i) b^* peut coexister de façon neutre avec n'importe quel autre sex-ratio a ;

(ii) Pour a près de b et près de b^* on a:

- $D > 0$ (c'est-à-dire $\bar{x} > v/(u+v)$) si $b > a$ et $b > b^*$ ou $b < a$ et $b < b^*$;
- $D < 0$ (c'est-à-dire $\bar{x} < v/(u+v)$) si $b^* > b > a$ ou $b^* < b < a$.

Cette dernière propriété signifie que lorsque les sex-ratios a et b diffèrent légèrement du sex-ratio "optimal" b^* , alors le sex-ratio b sera avantagé par rapport à a si b est plus près de b^* que ne l'est a . Ce type d'optimalité rejoint en quelque sorte l'optimalité CSS décrite au chapitre 2. Évidemment b^* n'est pas optimal au sens ESS car b^* peut coexister de façon neutre avec n'importe quel autre sex-ratio a sans l'extinction de ce dernier.

Chapitre 4

Effets de la stochasticité des paramètres sur le sex-ratio optimal

Jusqu'à présent nous avons supposé que chaque femelle avait un très grand nombre de rejetons de telle sorte que toute femelle adoptant une stratégie r ait exactement une proportion r de rejetons mâles. Lorsque l'on suppose que les femelles ont un nombre fini de rejetons, alors cela introduit de la variance sur le nombre de mâles produits. Nagelkerke [23] s'est intéressé à l'effet de cette variance sur le sex-ratio optimal au sens ESS dans le cas du modèle LMC (Local Mate Competition). Si on suppose en plus que le nombre de rejetons par femelle T ainsi que le nombre de co-fondatrices d'une femelle prise au hasard dans la population, N , sont des variables aléatoires, alors on se ramène au modèle étudié par Nishimura [24].

Dans la première section de ce chapitre, nous présentons brièvement les résultats de Nishimura que nous avons par la suite tenté d'améliorer par l'ajout d'un terme négligé par celui-ci. Suivra ensuite quelques cas particuliers.

Nishimura ne tient pas compte de la possibilité qu'un groupe ne contenant aucun mâle s'éteigne. Cette possibilité étant d'autant plus marquée lorsque T et N sont petits. L'introduction de cette contrainte a fait l'objet d'études par Nagelkerke lorsque T et N sont fixes. Si on suppose que T est une variable aléatoire de Poisson, alors il est possible de calculer exactement le sex-ratio optimal. C'est ce que nous avons fait à la dernière section de ce chapitre.

4.1 Étude du sex-ratio optimal à la manière de Nishimura

Reconsidérons le modèle LMC suivant: la population est divisée en un nombre infini de groupes. Chacun de ces groupes est colonisé par un certain nombre aléatoire de femelles inséminées. Chaque femelle met au monde T rejetons. Ceux-ci s'accouplent aléatoirement dans le groupe et les rejetons femelles fertilisées se dispersent ensuite pour former d'autres groupes.

Soit N le nombre de co-fondatrices d'une femelle prise au hasard dans la population. Nishimura [24] s'est intéressé à l'effet de la stochasticité des paramètres N et T sur le sex-ratio optimal au sens ESS. Il suppose donc que T et N sont des variables aléatoires de moyennes μ_T et μ_N et de variances σ_T^2 et σ_N^2 .

Supposons que toutes les femelles adoptent la stratégie r , c'est-à-dire que chacun des rejetons a une probabilité r d'être un mâle et $(1 - r)$ d'être une femelle. Introduisons dans la population une très petite quantité de femelles mutantes adoptant la stratégie \hat{r} . Étant donné la rareté de ces dernières, il est raisonnable de supposer que chaque groupe contient au plus une femelle mutante. Définissons la valeur sélective d'une femelle mutante, W , par le nombre de ses gènes transmis à travers les rejetons de celle-ci. On a

$$W(\hat{m}, \hat{f}, M, F) = \hat{f} + \frac{\hat{m}}{\hat{m} + M}(\hat{f} + F), \quad (4.1)$$

où \hat{m} et \hat{f} sont les nombres de rejetons mâles et femelles produits par une femelle mutante et M et F sont les nombres de rejetons mâles et femelles produits par les N autres femelles fondatrices de la colonie.

Le premier terme de (4.1) représente le nombre de rejetons femelles d'une mutante et le second représente le nombre de rejetons femelles fertilisées par ses fils. Évidemment, toutes ces variables sont aléatoires, c'est pourquoi nous associerons à toute femelle mutante, la valeur sélective moyenne $E[W]$.

Nous cherchons donc une stratégie r^* qui soit protégée contre l'invasion de n'importe quelle stratégie mutante \hat{r} . Il faut donc déterminer le sex-ratio \hat{r} de telle sorte que la valeur sélective moyenne d'une mutante adoptant n'importe quelle stratégie $\hat{r} \neq r^*$

soit moindre que celle obtenue lorsque la mutante adopte la stratégie commune r^* .
 Un sex-ratio critique r^* , qui sera potentiellement ESS, est solution de l'équation

$$\frac{\partial}{\partial r^*} E[W] \Big|_{\hat{r}=r^*} = 0. \quad (4.2)$$

Déterminons tout d'abord $E[W]$. Pour ce faire, posons

$$\underline{x} = (x_1, x_2, x_3, x_4) = (\hat{m}, \hat{f}, M, F) \quad \text{et} \quad \underline{\mu} = (\mu_{\hat{m}}, \mu_{\hat{f}}, \mu_M, \mu_F), \quad (4.3)$$

où $\mu_{\hat{m}}$, $\mu_{\hat{f}}$, μ_M et μ_F sont les espérances des variables \hat{m} , \hat{f} , M et F respectivement.

Le développement de Taylor de la fonction W autour de $\underline{\mu}$ est alors donné par

$$\begin{aligned} W(\underline{x}) &= W(\underline{\mu}) + \sum_{i=1}^4 (x_i - \mu_i) \frac{\partial W}{\partial x_i}(\underline{\mu}) + \frac{1}{2} \sum_{i,j=1}^4 (x_i - \mu_i)(x_j - \mu_j) \frac{\partial^2 W}{\partial x_i \partial x_j}(\underline{\mu}) \\ &+ \frac{1}{3!} \sum_{i,j,k=1}^4 (x_i - \mu_i)(x_j - \mu_j)(x_k - \mu_k) \frac{\partial^3 W}{\partial x_i \partial x_j \partial x_k}(\underline{\mu}) + \dots \end{aligned}$$

Puisque $E[(x_i - \mu_i)] = 0$ pour tout $i = 1, \dots, 4$, alors en prenant l'espérance on obtient

$$\begin{aligned} E[W(\underline{x})] &= W(\underline{\mu}) + \frac{1}{2} \sum_{i,j=1}^4 E[(x_i - \mu_i)(x_j - \mu_j)] \frac{\partial^2 W}{\partial x_i \partial x_j}(\underline{\mu}) \\ &+ \frac{1}{3!} \sum_{i,j,k=1}^4 E[(x_i - \mu_i)(x_j - \mu_j)(x_k - \mu_k)] \frac{\partial^3 W}{\partial x_i \partial x_j \partial x_k}(\underline{\mu}) + \dots \end{aligned} \quad (4.4)$$

On a

$$\frac{\partial^2 W}{\partial \hat{m}^2} = -\frac{2\mu_M(\mu_{\hat{f}} + \mu_F)}{(\mu_{\hat{m}} + \mu_M)^3}, \quad \frac{\partial^2 W}{\partial \hat{f}^2} = 0,$$

$$\frac{\partial^2 W}{\partial M^2} = \frac{2\mu_{\hat{m}}(\mu_{\hat{f}} + \mu_F)}{(\mu_{\hat{m}} + \mu_M)^3}, \quad \frac{\partial^2 W}{\partial F^2} = 0$$

et

$$\frac{\partial^2 W}{\partial \hat{m} \partial \hat{f}} = \frac{\mu_M}{(\mu_{\hat{m}} + \mu_M)^2}, \quad \frac{\partial^2 W}{\partial M \partial F} = -\frac{\mu_{\hat{m}}}{(\mu_{\hat{m}} + \mu_M)^2}.$$

Utilisons la notation σ_X^2 pour désigner la variance de la variable X ainsi que σ_{XY} pour désigner la covariance entre les variables X et Y . En conditionnant sur T ou N , selon le cas, on obtient (voir Nishimura [24])

$$\begin{aligned}
 \mu_{\hat{m}} &= \hat{r}\mu_T, & \mu_j &= (1 - \hat{r})\mu_T, \\
 \mu_M &= r\mu_N\mu_T, & \mu_F &= (1 - r)\mu_N\mu_T, \\
 \sigma_{\hat{m}}^2 &= \hat{r}(1 - \hat{r})\mu_T + \hat{r}^2\sigma_T^2, & \sigma_M^2 &= r(1 - r)\mu_N\mu_T + r^2(\mu_T^2\sigma_N^2 + \mu_N\sigma_T^2), \\
 \sigma_{\hat{m}j} &= \hat{r}(1 - \hat{r})(\sigma_T^2 - \mu_T), & \sigma_{MF} &= r(1 - r)[\mu_N(\sigma_T^2 - \mu_T) + \mu_T^2\sigma_N^2].
 \end{aligned} \tag{4.5}$$

D'où, en ne gardant que les deux premiers termes du développement (4.4), on obtient

$$\begin{aligned}
 E[W] &= \mu_j + \frac{\mu_{\hat{m}}}{\mu_{\hat{m}} + \mu_M}(\mu_j + \mu_F) + \frac{1}{2} \left[\sigma_{\hat{m}}^2 \left(-\frac{2\mu_M(\mu_j + \mu_F)}{(\mu_{\hat{m}} + \mu_M)^3} \right) \right. \\
 &\quad + \sigma_M^2 \left(\frac{2\mu_{\hat{m}}(\mu_j + \mu_F)}{(\mu_{\hat{m}} + \mu_M)^3} \right) + 2\sigma_{\hat{m}j} \left(\frac{\mu_M}{(\mu_{\hat{m}} + \mu_M)^2} \right) \\
 &\quad \left. + 2\sigma_{MF} \left(-\frac{\mu_{\hat{m}}}{(\mu_{\hat{m}} + \mu_M)^2} \right) \right] \\
 &= \mu_T(1 - \hat{r}) + \frac{\hat{r}\mu_T^2\{(1 - \hat{r}) + (1 - r)\mu_N\}}{\mu_T(\hat{r} + r\mu_N)} \\
 &\quad - [\hat{r}(1 - \hat{r})\mu_T + \hat{r}^2\sigma_T^2] \frac{r\mu_T^2\mu_N\{(1 - \hat{r}) + (1 - r)\mu_N\}}{\mu_T^3(\hat{r} + r\mu_N)^3} \\
 &\quad + [r(1 - r)\mu_N\mu_T + r^2\mu_N\sigma_T^2 + r^2\sigma_N^2\mu_T^2] \frac{\hat{r}\mu_T^2\{(1 - \hat{r}) + (1 - r)\mu_N\}}{\mu_T^3(\hat{r} + r\mu_N)^3} \\
 &\quad + [\hat{r}(1 - \hat{r})(\sigma_T^2 - \mu_T)] \frac{r\mu_N\mu_T}{\mu_T^2(\hat{r} + r\mu_N)^2} \\
 &\quad - [r(1 - r)\mu_N(\sigma_T^2 - \mu_T) + r(1 - r)\sigma_N^2\mu_T^2] \frac{\hat{r}\mu_T}{\mu_T^2(\hat{r} + r\mu_N)^2}.
 \end{aligned}$$

En résolvant maintenant l'équation (4.2), on obtient le sex-ratio critique donné par

$$r^* = \frac{\mu_T\mu_N(1 + \mu_T + \mu_T\mu_N)(1 + \mu_N) - \sigma_T^2\mu_N + \sigma_T^2\mu_N^2 + \sigma_N^2\mu_T^2}{2\mu_T^2(1 + \mu_N)^3},$$

qui, réarrangé sous la forme présentée par Nishimura [24], donne

$$r^* = \frac{\mu_N}{2(1 + \mu_N)} + \frac{1}{2\mu_T(1 + \mu_N)^2} \left[\mu_N \left(1 - \frac{\sigma_T^2}{\mu_T} \right) - \frac{\mu_T \sigma_N^2}{(1 + \mu_N)} \right]. \quad (4.6)$$

À ce stade-ci, on remarque une erreur de transcription du résultat de Nishimura. En effet, le dernier terme de (4.6) ne dépend pas de la variable T contrairement au résultat (6) de Nishimura [24].

4.2 Ajout des termes du troisième degré dans le développement de la fonction $E[W]$

L'approximation (4.6) de Nishimura est bonne lorsque les troisièmes moments centrés des variables N et T sont petits. Si on suppose que ceux-ci sont non négligeables mais que les quatrièmes moments centrés le sont, alors il est possible d'améliorer la prédiction de Nishimura par l'ajout du terme de degré trois du développement (4.4). Ce dernier est donné par

$$\frac{1}{3!} \sum_{i,j,k=1}^4 E[(x_i - \mu_i)(x_j - \mu_j)(x_k - \mu_k)] \frac{\partial^3 W}{\partial x_i \partial x_j \partial x_k}(\mu).$$

Or, pour $x_i = \hat{m}, \hat{f}, M, F$, on a

$$\frac{\partial^3 W}{\partial x_i \partial \hat{f}^2} = \frac{\partial^3 W}{\partial x_i \partial F^2} = 0$$

et puisque les variables \hat{m} et \hat{f} sont indépendantes de M et F , alors

$$E[(\hat{m} - \mu_{\hat{m}})(M - \mu_M)^2] = E[(\hat{m} - \mu_{\hat{m}})]E[(M - \mu_M)^2] = 0,$$

$$E[(\hat{m} - \mu_{\hat{m}})(F - \mu_F)^2] = E[(\hat{m} - \mu_{\hat{m}})]E[(F - \mu_F)^2] = 0,$$

$$E[(M - \mu_M)(\hat{m} - \mu_{\hat{m}})^2] = E[(M - \mu_M)]E[(\hat{m} - \mu_{\hat{m}})^2] = 0,$$

$$E[(F - \mu_F)(\hat{m} - \mu_{\hat{m}})^2] = E[(F - \mu_F)]E[(\hat{m} - \mu_{\hat{m}})^2] = 0.$$

On obtient évidemment la même chose en remplaçant \hat{m} par \hat{f} . Par les arguments précédents, il nous suffit donc de calculer l'expression

$$\begin{aligned} & \frac{1}{3!} E[(\hat{m} - \mu_{\hat{m}})^3] \frac{\partial^3 W}{\partial \hat{m}^3}(\underline{\mu}) + \frac{1}{3!} E[(M - \mu_M)^3] \frac{\partial^3 W}{\partial M^3}(\underline{\mu}) \\ & + \frac{3}{3!} E[(\hat{m} - \mu_{\hat{m}})^2(\hat{f} - \mu_{\hat{f}})] \frac{\partial^3 W}{\partial \hat{f} \partial \hat{m}^2}(\underline{\mu}) + \frac{3}{3!} E[(M - \mu_M)^2(F - \mu_F)] \frac{\partial^3 W}{\partial F \partial M^2}(\underline{\mu}). \end{aligned}$$

Or, on a

$$\begin{aligned} \frac{\partial^3 W}{\partial \hat{m}^3} &= \frac{\partial^2}{\partial \hat{m}^2} \left[\frac{M(\hat{f} + F)}{(\hat{m} + M)^2} \right] = \frac{\partial}{\partial \hat{m}} \left[-\frac{2M(\hat{f} + F)}{(\hat{m} + M)^3} \right] = \frac{6M(\hat{f} + F)}{(\hat{m} + M)^4}, \\ \frac{\partial^3 W}{\partial M^3} &= \frac{\partial^2}{\partial M^2} \left[-\frac{\hat{m}(\hat{f} + F)}{(\hat{m} + M)^2} \right] = \frac{\partial}{\partial M} \left[\frac{2\hat{m}(\hat{f} + F)}{(\hat{m} + M)^3} \right] = -\frac{6\hat{m}(\hat{f} + F)}{(\hat{m} + M)^4}, \\ \frac{\partial^3 W}{\partial \hat{f} \partial \hat{m}^2} &= \frac{\partial}{\partial \hat{f}} \left[-\frac{2M(\hat{f} + F)}{(\hat{m} + M)^3} \right] = -\frac{2M}{(\hat{m} + M)^3}, \\ \frac{\partial^3 W}{\partial F \partial M^2} &= \frac{\partial}{\partial F} \left[\frac{2\hat{m}(\hat{f} + F)}{(\hat{m} + M)^3} \right] = \frac{2\hat{m}}{(\hat{m} + M)^3}. \end{aligned}$$

En évaluant ces dérivées au point $\underline{\mu}$ et en utilisant les égalités (4.5), on obtient

$$\begin{aligned} \frac{\partial^3 W}{\partial \hat{m}^3}(\underline{\mu}) &= \frac{6r\mu_N[(1 - \hat{r}) + (1 - r)\mu_N]}{\mu_T^2(\hat{r} + r\mu_N)^4}, \\ \frac{\partial^3 W}{\partial M^3}(\underline{\mu}) &= -\frac{6\hat{r}[(1 - \hat{r}) + (1 - r)\mu_N]}{\mu_T^2(\hat{r} + r\mu_N)^4}, \\ \frac{\partial^3 W}{\partial \hat{f} \partial \hat{m}^2}(\underline{\mu}) &= -\frac{2r\mu_N}{\mu_T^2(\hat{r} + r\mu_N)^3}, \\ \frac{\partial^3 W}{\partial F \partial M^2}(\underline{\mu}) &= \frac{2\hat{r}}{\mu_T^2(\hat{r} + r\mu_N)^3}. \end{aligned} \tag{4.7}$$

Calculons maintenant les espérances. Pour ce faire, remarquons tout d'abord que, conditionnellement sur T , les variables \hat{m} et \hat{f} sont de distribution binomiale de paramètres T , \hat{r} et T , $1 - \hat{r}$ respectivement. Alors,

$$E[\hat{m}|T] = T\hat{r},$$

$$VAR(\hat{m}|T) = T\hat{r}(1 - \hat{r})$$

et le troisième moment centré d'une variable aléatoire binomiale est donné par

$$E[(\hat{m} - E[\hat{m}|T])^3|T] = T\hat{r}(1 - \hat{r})(1 - 2\hat{r}).$$

D'où,

$$\begin{aligned} E[(\hat{m} - \mu_{\hat{m}})^3] &= E[(\hat{m} - E[\hat{m}|T] + E[\hat{m}|T] - \mu_{\hat{m}})^3] \\ &= E[(\hat{m} - E[\hat{m}|T])^3] + 3E[(\hat{m} - E[\hat{m}|T])^2(E[\hat{m}|T] - \mu_{\hat{m}})] \\ &\quad + 3E[(\hat{m} - E[\hat{m}|T])(E[\hat{m}|T] - \mu_{\hat{m}})^2] + E[(E[\hat{m}|T] - \mu_{\hat{m}})^3] \\ &= E[E[(\hat{m} - E[\hat{m}|T])^3|T]] + 3E[(E[\hat{m}|T] - \mu_{\hat{m}})E[(\hat{m} - E[\hat{m}|T])^2|T]] \\ &\quad + 3E[(E[\hat{m}|T] - \mu_{\hat{m}})^2E[(\hat{m} - E[\hat{m}|T])|T]] + E[(E[\hat{m}|T] - \mu_{\hat{m}})^3] \\ &= E[T\hat{r}(1 - \hat{r})(1 - 2\hat{r})] + 3E[T\hat{r}(1 - \hat{r})(T\hat{r} - \mu_{\hat{m}})] + E[(T\hat{r} - \mu_{\hat{m}})^3] \\ &= \hat{r}(1 - \hat{r})(1 - 2\hat{r})\mu_T + 3\hat{r}^2(1 - \hat{r})\sigma_T^2 + \hat{r}^3E[(T - \mu_T)^3]. \end{aligned}$$

Posons $\delta_T = E[(T - \mu_T)^3]$. On obtient alors

$$E[(\hat{m} - \mu_{\hat{m}})^3] = \hat{r}(1 - \hat{r})(1 - 2\hat{r})\mu_T + 3\hat{r}^2(1 - \hat{r})\sigma_T^2 + \hat{r}^3\delta_T. \quad (4.8)$$

De manière similaire, on trouve

$$\begin{aligned} E[(\hat{m} - \mu_{\hat{m}})^2(\hat{f} - \mu_f)] &= E[E[(\hat{m} - \mu_{\hat{m}})^2(T - \hat{m} - \mu_T(1 - \hat{r}))|T]] \\ &= E[(T - (1 - \hat{r})\mu_T)E[(\hat{m} - \mu_{\hat{m}})^2|T]] - E[\hat{m}(\hat{m} - \mu_{\hat{m}})^2] \\ &= E[(T - (1 - \hat{r})\mu_T)E[(\hat{m} - \mu_{\hat{m}})^2|T]] \\ &\quad - E[(\hat{m} - \mu_{\hat{m}})^3] - \mu_{\hat{m}}\sigma_{\hat{m}}^2 \\ &= E[(T - (1 - \hat{r})\mu_T)(T\hat{r}(1 - \hat{r}) + \hat{r}^2(T - \mu_T)^2)] \\ &\quad - E[(\hat{m} - \mu_{\hat{m}})^3] - \mu_{\hat{m}}\sigma_{\hat{m}}^2 \\ &= \hat{r}(1 - \hat{r})E[T^2] - \hat{r}(1 - \hat{r})^2\mu_T^2 + \hat{r}^2E[T(T - \mu_T)^2] \\ &\quad - \hat{r}^2(1 - \hat{r})\mu_T\sigma_T^2 - E[(\hat{m} - \mu_{\hat{m}})^3] - \mu_{\hat{m}}\sigma_{\hat{m}}^2 \\ &= \hat{r}(1 - \hat{r})[\sigma_T^2 + \hat{r}\mu_T^2 - \hat{r}\mu_T\sigma_T^2] + \hat{r}^2[\delta_T + \mu_T\sigma_T^2] \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
& -E[(\hat{m} - \mu_{\hat{m}})^3] - \hat{r}\mu_T[\hat{r}(1 - \hat{r})\mu_T + \hat{r}^2\sigma_T^2] \\
& = \hat{r}(1 - \hat{r})\sigma_T^2 + \hat{r}^2\delta_T - E[(\hat{m} - \mu_{\hat{m}})^3],
\end{aligned}$$

et par (4.8), on obtient

$$E[(\hat{m} - \mu_{\hat{m}})^2(\hat{f} - \mu_{\hat{f}})] = \hat{r}(1 - \hat{r})[\sigma_T^2(1 - 3\hat{r}) - \mu_T(1 - 2\hat{r}) + \hat{r}\delta_T]. \quad (4.9)$$

Par ailleurs, on a

$$M = \sum_{i=1}^N m_i$$

où les m_i sont des variables aléatoires indépendantes et identiquement distribuées de même loi que \hat{m} avec \hat{r} remplacé par r . Donc,

$$\begin{aligned}
E[(M - \mu_M)^3] &= E[((M - N\mu_m) + (N\mu_m - \mu_M))^3] \\
&= E[(M - N\mu_m)^3] + 3E[(M - N\mu_m)^2(N\mu_m - \mu_M)] \\
&\quad + 3E[(M - N\mu_m)(N\mu_m - \mu_M)^2] + E[(N\mu_m - \mu_M)^3] \\
&= E\left[\left(\sum_{i=1}^N (m_i - \mu_m)\right)^3\right] + 3E[(M - N\mu_m)^2(N\mu_m - \mu_M)] \\
&\quad + 3E[(M - N\mu_m)(N\mu_m - \mu_M)^2] + E[(N\mu_m - \mu_M)^3] \\
&= E\left[E\left[\sum_{i=1}^N (m_i - \mu_m)^3 \mid N\right]\right] + 3E[\mu_m(N - \mu_N)E\left[\sum_{i=1}^N (m_i - \mu_m)^2 \mid N\right]] \\
&\quad + 3E[\mu_m^2(N - \mu_N)^2E\left[\sum_{i=1}^N m_i - N\mu_m \mid N\right]] + \mu_m^3E[(N - \mu_N)^3] \\
&= E[NE[(m - \mu_m)^3]] + 3\mu_m E[N(N - \mu_N)\sigma_m^2] + \mu_m^3 E[(N - \mu_N)^3] \\
&= \mu_N E[(m - \mu_m)^3] + 3\mu_m \sigma_m^2 \sigma_N^2 + \mu_m^3 \delta_N,
\end{aligned}$$

où $\delta_N = E[(N - \mu_N)^3]$. Or, par (4.8) on a

$$E[(m - \mu_m)^3] = r(1 - r)(1 - 2r)\mu_T + 3r^2(1 - r)\sigma_T^2 + r^3\delta_T,$$

et par conséquent

$$E[(M - \mu_M)^3] = \mu_N[r(1 - r)(1 - 2r)\mu_T + 3r^2(1 - r)\sigma_T^2 + r^3\delta_T] \quad (4.10)$$

$$+3r\mu_T\sigma_N^2[r(1-r)\mu_T + r^2\sigma_T^2] + r^3\mu_T^3\delta_N.$$

Finalement, on a

$$\begin{aligned} & E[(M - \mu_M)^2(F - \mu_F)] \\ &= E[E[(M - N\mu_m)^2(F - N\mu_f)|N]] + E[E[(M - N\mu_m)^2(N\mu_f - \mu_F)|N]] \\ &\quad + 2E[E[(M - N\mu_m)(N\mu_m - \mu_M)(F - N\mu_f)|N]] \\ &\quad + 2E[E[(M - N\mu_m)(N\mu_m - \mu_M)(N\mu_f - \mu_F)|N]] \\ &\quad + E[E[(N\mu_m - \mu_M)^2(F - N\mu_f)|N]] \\ &\quad + E[E[(N\mu_m - \mu_M)^2(N\mu_f - \mu_F)|N]] \\ &= E[E[(M - N\mu_m)^2(F - N\mu_f)|N]] + E[\mu_f(N - \mu_N)E[(M - N\mu_m)^2|N]] \\ &\quad + 2E[\mu_m(N - \mu_N)E[(M - N\mu_m)(F - N\mu_f)|N]] \\ &\quad + 2E[\mu_f\mu_m(N - \mu_N)^2E[(M - N\mu_m)|N]] \\ &\quad + E[\mu_m^2(N - \mu_N)^2E[(F - N\mu_f)|N]] + E[\mu_m^2\mu_f(N - \mu_N)^3] \\ &= E\left[\sum_{i=1}^N E[(m_i - \mu_m)^2(f_i - \mu_f)|N]\right] + \mu_f E[(N - \mu_N) \sum_{i=1}^N E[(m_i - \mu_m)^2|N]] \\ &\quad + 2\mu_m E[(N - \mu_N) \sum_{i=1}^N E[(m_i - \mu_m)(f_i - \mu_f)|N]] + \mu_m^2\mu_f\delta_N \\ &= \mu_N E[(m - \mu_m)^2(f - \mu_f)] + \mu_f\sigma_m^2\sigma_N^2 + 2\mu_m\sigma_N^2\sigma_{mf} + \mu_m^2\mu_f\delta_N. \end{aligned}$$

Or, $E[(m - \mu_m)^2(f - \mu_f)]$ est donné par l'équation (4.9) en remplaçant \hat{r} par r . En utilisant les équations (4.5), on obtient après simplification,

$$\begin{aligned} E[(M - \mu_M)^2(F - \mu_F)] &= r(1-r)[(\mu_N\sigma_T^2 + \mu_T^2\sigma_N^2)(1-3r) - \mu_N\mu_T(1-2r) \\ &\quad + r\mu_N\delta_T + 3r\mu_T\sigma_N^2\sigma_T^2 + r\mu_T^3\delta_N]. \end{aligned} \quad (4.11)$$

En utilisant les équations (4.7), (4.8), (4.9), (4.10) ainsi que (4.11), nous sommes en mesure de calculer le dernier terme de (4.4). Pour déterminer le sex-ratio critique, nous avons procédé de la même manière qu'à la section précédente en résolvant l'équation (4.2). Nous avons obtenu, avec l'aide de MATHEMATICA, le sex-ratio

critique suivant:

$$r^* = \frac{K + \sqrt{K^2 - 8\mu_T(1 + \mu_N)^4(3\mu_N\mu_T(1 + \mu_N) - 3\mu_N\sigma_T^2(1 + \mu_N) + \sigma_N^2\mu_T^2(2\mu_N - 7))}}{4\mu_T^3(1 + \mu_N)^4}, \quad (4.12)$$

où

$$\begin{aligned} K = & \mu_N\delta_T(1 + \mu_N) + 4\mu_N\mu_T(1 + \mu_N) + \mu_N\mu_T^2(1 + \mu_N)^2 + \delta_N\mu_T^3 + \mu_N\mu_T^3(1 + \mu_N)^3 \\ & + \sigma_N^2\mu_T^2(2\mu_N - 7) - \sigma_N^2\mu_T^3(1 + \mu_N) - 5\mu_N\sigma_T^2(1 + \mu_N) - \mu_N\mu_T\sigma_T^2(1 + \mu_N)^2 \\ & + 3\mu_T\sigma_N^2\sigma_T^2. \end{aligned}$$

4.3 Quelques cas particuliers

(a) N aléatoire et $T = \infty$.

Dans ce cas,

$$K = \mu_NT(1 + \mu_N)[4 + T(1 + \mu_N) + T^2(1 + \mu_N)^2] + \delta_NT^3 + \sigma_N^2T^2(2\mu_N - 7) - \sigma_N^2T^3(1 + \mu_N)$$

et le sex-ratio (4.12) donne

$$\begin{aligned} r^* &= \lim_{T \rightarrow \infty} \frac{K + \sqrt{K^2 - 8T(1 + \mu_N)^4(3\mu_NT(1 + \mu_N) + \sigma_N^2T^2(2\mu_N - 7))}}{4T^3(1 + \mu_N)^4} \\ &= \frac{\mu_N}{4(1 + \mu_N)} - \frac{\sigma_N^2}{(1 + \mu_N)^3} + \frac{\delta_N}{(1 + \mu_N)^4} \\ &\quad + \lim_{T \rightarrow \infty} \sqrt{\frac{K^2 - 8T(1 + \mu_N)^4(3\mu_NT(1 + \mu_N) + \sigma_N^2T^2(2\mu_N - 7))}{16T^6(1 + \mu_N)^8}} \\ &= \frac{\mu_N}{2(1 + \mu_N)} - \frac{\sigma_N^2}{2(1 + \mu_N)^3} + \frac{\delta_N}{2(1 + \mu_N)^4}. \end{aligned} \quad (4.13)$$

On obtient ainsi un sex-ratio légèrement plus élevé que celui prédit par Nishimura, (4.6).

(b) N fixé et $T = \infty$.

Dans ce cas, $\sigma_N^2 = \delta_N = 0$ et $\mu_N = N$. On obtient exactement le sex-ratio optimal du modèle déterministe, c'est-à-dire

$$r^* = \frac{N}{2(1+N)} = \frac{n-1}{2n}$$

où $n = N + 1$ est le nombre de femelles fondatrices par colonie.

(c) N et T fixés.

Puisque $\mu_N = N$, $\mu_T = T$ et $\sigma_N^2 = \delta_N = \sigma_T^2 = \delta_T = 0$, alors on obtient

$$r^* = \frac{N(4 + T(1+N) + T^2(1+N)^2)}{4T^2(1+N)^3} + \frac{\sqrt{N^2(4 + T(1+N) + T^2(1+N)^2)^2 - 24NT^2(1+N)^3}}{4T^2(1+N)^3}. \quad (4.14)$$

Nous avons comparé le sex-ratio r^* obtenu à l'aide de cette dernière équation à celui obtenu à l'aide de (4.6). Notre prédiction est légèrement inférieure à celle de Nishimura, surtout lorsque les paramètres N et T sont très petits. À mesure que l'un ou l'autre de ceux-ci augmente, la différence entre notre prédiction (4.14) et celle de Nishimura (4.6) s'estompe.

(d) N fixé et T de loi $P(\lambda)$.

Ici, $\mu_N = N$, $\sigma_N^2 = \delta_N = 0$ et $\mu_T = \sigma_T^2 = \lambda$. De plus, $\delta_T = \lambda$. En effet, le troisième moment de la variable aléatoire T est donné par

$$E[T^3] = \left. \frac{d^3}{ds^3} E[e^{sT}] \right|_{s=0} = \left. \frac{d^3}{ds^3} (\exp\{\lambda(e^s - 1)\}) \right|_{s=0} = \lambda(1 + 3\lambda + \lambda^2).$$

Donc,

$$\begin{aligned} E[(T - \lambda)^3] &= E[T^3] - 3\lambda E[T^2] + 3\lambda^2 E[T] - \lambda^3 \\ &= \lambda(1 + 3\lambda + \lambda^2) - 3\lambda(\lambda + \lambda^2) + 2\lambda^3 \\ &= \lambda. \end{aligned}$$

Dans ce cas particulier, les formules (4.12) et (4.6) donnent exactement le même sex-ratio,

$$r^* = \frac{N}{2(1+N)}.$$

(e) N de loi $P(\nu)$ et T de loi $P(\lambda)$.

On a $\mu_N = \sigma_N = \delta_N = \nu$ et $\mu_T = \sigma_T = \delta_T = \lambda$. Le sex-ratio optimal tel que proposé par Nishimura est donné par (4.6), c'est-à-dire

$$r^* = \frac{\nu^2(2 + \nu)}{2(1 + \nu)^3}. \quad (4.15)$$

Remarquons que, comme dans le cas précédent, ce sex-ratio ne dépend pas du nombre de rejets par femelle T .

Le sex-ratio optimal déterminé par l'équation (4.12) est donné par

$$r^* = \frac{\lambda^2 \nu [-4 + 2\nu + \lambda + 2\nu\lambda + 3\nu^2\lambda + \nu^3\lambda]}{4(1 + \nu)^4 \lambda^3} + \frac{\sqrt{8\nu\lambda^3(7 - 2\nu)(1 + \nu)^4 + \lambda^4\nu^2[-4 + 2\nu + \lambda + 2\nu\lambda + 3\nu^2\lambda + \nu^3\lambda]^2}}{4(1 + \nu)^4 \lambda^3}. \quad (4.16)$$

4.4 Calcul exact de $E[W]$ lorsque T est une variable aléatoire de Poisson

4.4.1 Cas où N est une variable aléatoire quelconque

Remarquons tout d'abord que lorsque $\hat{m} + M = 0$, la fonction W donnée par l'équation (4.1) n'est pas définie. En fait, lorsque $\hat{m} + M = 0$, le groupe en question ne contient aucun rejeton mâle et un tel groupe ne peut alors survivre. À la manière de Nagelkerke [23], redéfinissons la valeur sélective d'une femelle mutante par la fonction

$$W(\hat{m}, \hat{f}, M, F) = \begin{cases} \hat{f} + \hat{X} & \text{si } \hat{m} + M \geq 1 \\ 0 & \text{sinon,} \end{cases} \quad (4.17)$$

où \hat{X} , désignant le nombre de rejets femelles inséminées par les rejets mâles de la femelle mutante, est de loi binomiale avec les paramètres $\hat{f} + F$ et $\hat{m}/(\hat{m} + M)$, dans le cas où $\hat{m} + M \geq 1$.

Sachant \hat{m} , \hat{f} , M , F et la formule pour l'espérance d'une variable aléatoire binomiale, la valeur espérée de W est donnée par

$$W(\hat{m}, \hat{f}, M, F) = \begin{cases} \hat{f} + \frac{\hat{m}}{\hat{m} + M}(\hat{f} + F) & \text{si } \hat{m} + M \geq 1 \\ 0 & \text{sinon.} \end{cases} \quad (4.18)$$

Si T est de loi $P(\lambda)$, alors \hat{m} est de loi $P(\lambda\hat{r})$. En effet, posons

$$X_i = \begin{cases} 1 & \text{si le } i^{\text{e}} \text{ rejeton d'une mutante est un mâle} \\ 0 & \text{sinon.} \end{cases}$$

Alors,

$$\begin{aligned} E[e^{t\hat{m}}] &= E[e^{t\sum_{i=1}^T X_i}] = E[E[e^{t\sum_{i=1}^T X_i} | T]] \\ &= E[\prod_{i=1}^T E[e^{tX_i} | T]] = E[(E[e^{tX_i}])^T] \\ &= E[(1 - \hat{r} + \hat{r}e^t)^T] = \sum_{T=0}^{\infty} ((1 - \hat{r} + \hat{r}e^t)^T \frac{\lambda^T e^{-\lambda}}{T!}) \\ &= e^{-\lambda} \sum_{T=0}^{\infty} \frac{[\lambda((1 - \hat{r}) + \hat{r}e^t)]^T}{T!} = e^{-\lambda} e^{\lambda((1 - \hat{r}) + \hat{r}e^t)} \\ &= e^{\lambda\hat{r}(e^t - 1)}, \end{aligned}$$

qui est la fonction génératrice d'une variable aléatoire de Poisson de moyenne $\lambda\hat{r}$. De la même façon, on montre que \hat{f} est de loi $P(\lambda(1 - \hat{r}))$. De plus, sachant que N femelles non-mutantes produisent T_1, \dots, T_N rejetons, les variables aléatoires M et F sont de distributions binomiales avec les paramètres S_N, r et $S_N, 1 - r$ respectivement, où

$$S_N = T_1 + \dots + T_N.$$

Donc, sous l'hypothèse que les variables T_1, \dots, T_N sont de loi de Poisson de paramètre λ , on en conclut que $M|N$ est de loi $P(N\lambda r)$ et $F|N$ de loi $P(N\lambda(1 - r))$. De plus, \hat{m} et \hat{f} sont des variables aléatoires indépendantes. Pour monter ceci, remarquons tout d'abord que conditionnellement sur T , $\hat{f} = T - \hat{m}$. On a donc,

$$P(\hat{m} = k, \hat{f} = n) = E[P(\hat{m} = k, \hat{f} = n | T)]$$

$$\begin{aligned}
&= E[P(\hat{m} = k, T - \hat{m} = n|T)] \\
&= \sum_{t=0}^{\infty} P(\hat{m} = k, \hat{m} = T - n|T = t) \frac{\lambda^t e^{-\lambda}}{t!} \\
&= \sum_{t=0}^{\infty} P(\hat{m} = k, t = k + n|T = t) \frac{\lambda^t e^{-\lambda}}{t!} \\
&= P(\hat{m} = k|T = k + n) \frac{\lambda^{k+n} e^{-\lambda}}{(k+n)!} \\
&= \binom{k+n}{k} \hat{r}^k (1-\hat{r})^n \frac{\lambda^{k+n} e^{-\lambda}}{(k+n)!} \\
&= \frac{(\lambda \hat{r})^k e^{-\lambda \hat{r}}}{k!} \times \frac{(\lambda(1-\hat{r}))^n e^{-\lambda(1-\hat{r})}}{n!} \\
&= P(\hat{m} = k) \times P(\hat{f} = n).
\end{aligned}$$

Pour montrer que, conditionnellement sur N , la variable aléatoire M est indépendante de la variable aléatoire F , il suffit de remarquer que

$$M = \sum_{i=1}^N m_i \quad \text{et} \quad F = \sum_{i=1}^N f_i = \sum_{i=1}^N (T_i - m_i),$$

où les m_i sont des variables aléatoires indépendantes de loi de Poisson de moyenne λr . En reprenant la démonstration ci-dessus, on vérifie aisément que pour tout $i = 1, \dots, N$, la variable m_i est indépendante de f_i . Puisque m_i est indépendante de f_j pour tout $i \neq j$, on en conclut que M est indépendante de F .

Nous pouvons maintenant calculer la valeur sélective moyenne $E[W|N]$, où W est donné par l'équation (4.18). On obtient,

$$\begin{aligned}
E[W|N] &= E[W|\hat{m} + M \geq 1, N]P(\hat{m} + M \geq 1|N) \\
&\quad + E[W|\hat{m} + M = 0, N]P(\hat{m} + M = 0|N) \\
&= E[\hat{f} + \frac{\hat{m}}{\hat{m} + M}(\hat{f} + F)|\hat{m} + M \geq 1, N]P(\hat{m} + M \geq 1|N).
\end{aligned}$$

Puisque, conditionnellement sur N , les variables aléatoires \hat{m} , \hat{f} , M et F sont mutuellement indépendantes, alors la variable $\hat{f} + F$ est conditionnellement indépendante de

la variable $\frac{\hat{m}}{\hat{m} + M}$. D'où, on a

$$E[W|N] = \left[E[\hat{f}] + \left(E\left[\frac{\hat{m}}{\hat{m} + M} \mid \hat{m} + M \geq 1, N\right] E[\hat{f} + F] \right) \right] (1 - P(\hat{m} + M = 0|N)).$$

Or, par Lemire et Lessard [17], on sait que

$$E\left[\frac{\hat{m}}{\hat{m} + M} \mid \hat{m} + M \geq 1, N\right] = \frac{E[\hat{m}]}{E[\hat{m}] + E[M|N]}.$$

Par ailleurs, on a

$$P(\hat{m} + M = 0|N) = P(\hat{m} = 0)P(M = 0|N) = e^{-\lambda(\hat{r} + Nr)}.$$

On obtient donc,

$$\begin{aligned} E[W|N] &= \left[\lambda(1 - \hat{r}) + \left(\frac{\hat{r}}{\hat{r} + Nr} \right) (\lambda(1 - \hat{r}) + \lambda N(1 - r)) \right] (1 - e^{-\lambda(\hat{r} + Nr)}) \\ &= \lambda \left[(1 - \hat{r}) + \frac{\hat{r}((1 - \hat{r}) + N(1 - r))}{\hat{r} + Nr} \right] (1 - e^{-\lambda(\hat{r} + Nr)}). \end{aligned} \quad (4.19)$$

Calculons maintenant $E[W]$. On a

$$\begin{aligned} E[W] &= E[E[W|N]] \\ &= E \left[\lambda \left[(1 - \hat{r}) + \frac{\hat{r}((1 - \hat{r}) + N(1 - r))}{\hat{r} + Nr} \right] (1 - e^{-\lambda(\hat{r} + Nr)}) \right]. \end{aligned}$$

Donc,

$$\begin{aligned} \left. \frac{\partial}{\partial \hat{r}} E[W] \right|_{r=\hat{r}} &= E \left[\left. \frac{\partial}{\partial \hat{r}} \left(\lambda \left[(1 - \hat{r}) + \frac{\hat{r}((1 - \hat{r}) + N(1 - r))}{\hat{r} + Nr} \right] (1 - e^{-\lambda(\hat{r} + Nr)}) \right) \right|_{r=\hat{r}} \right] \\ &= \lambda E \left[\left(-1 + \frac{(N+1)(1-r)}{(N+1)r} + r \left(\frac{-(N+1)r - (N+1)(1-r)}{(N+1)^2 r^2} \right) \right) \right. \\ &\quad \left. \times (1 - e^{-\lambda(N+1)r}) + 2(1-r)\lambda e^{-\lambda(N+1)r} \right] \\ &= \lambda E \left[\left(-1 + \frac{1-r}{r} - \frac{1}{(N+1)r} \right) (1 - e^{-\lambda(N+1)r}) \right] \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
& +2(1-r)\lambda e^{-\lambda(N+1)r} \\
= & \lambda E \left[\left(-2 + \frac{N}{(N+1)r} \right) (1 - e^{-\lambda(N+1)r}) + 2(1-r)\lambda e^{-\lambda(N+1)r} \right] \\
= & -2\lambda(1 - e^{-\lambda r} E[e^{-\lambda N r}]) + 2\lambda^2(1-r)e^{-\lambda r} E[e^{-\lambda N r}] \\
& + \frac{\lambda}{r} \left(E \left[\frac{N}{1+N} \right] - e^{-\lambda r} E \left[\frac{N}{1+N} e^{-\lambda N r} \right] \right).
\end{aligned}$$

Posons

$$\varphi(t) = E[e^{tN}] \quad \text{et} \quad I(x) = \int_{-\infty}^x e^t \varphi(t) dt. \quad (4.20)$$

On a alors,

$$E \left[\frac{e^{x(N+1)}}{1+N} \right] = E \left[\int_{-\infty}^x e^{t(N+1)} dt \right] = \int_{-\infty}^x E[e^{t(N+1)}] dt = I(x).$$

Utilisant ceci et le fait que

$$\frac{N}{1+N} = 1 - \frac{1}{1+N},$$

on obtient aisément les équations suivantes:

$$E[e^{-\lambda r N}] = \varphi(-\lambda r), \quad (4.21)$$

$$E \left[\frac{N}{1+N} \right] = 1 - I(0) \quad (4.22)$$

et

$$\begin{aligned}
E \left[\frac{N}{1+N} e^{-\lambda r N} \right] &= E[e^{-\lambda r N}] - E \left[\frac{e^{-\lambda r N}}{N+1} \right] \\
&= \varphi(-\lambda r) - e^{\lambda r} I(-\lambda r).
\end{aligned} \quad (4.23)$$

D'où,

$$\left. \frac{\partial}{\partial \hat{r}} E[W] \right|_{r=\hat{r}} = -2\lambda(1 - e^{-\lambda \hat{r}} \varphi(-\lambda \hat{r})) + 2\lambda^2(1-r)e^{-\lambda \hat{r}} \varphi(-\lambda \hat{r})$$

$$\begin{aligned}
& + \frac{\lambda}{r} \left(1 - I(0) - e^{-\lambda r} \varphi(-\lambda r) + I(-\lambda r) \right) \\
& = \frac{\lambda}{r} \left[-2r + e^{-\lambda r} \varphi(-\lambda r) (2r + 2\lambda r(1 - r) - 1) + 1 - I(0) + I(-\lambda r) \right].
\end{aligned}$$

On détermine le sex-ratio critique r^* en résolvant l'équation

$$\left. \frac{\partial}{\partial \hat{r}} E[W] \right|_{\hat{r}=r} = 0.$$

Donc r^* satisfait à l'équation

$$-2r^* + e^{-\lambda r^*} \varphi(-\lambda r^*) (2r^* + 2\lambda r^* (1 - r^*) - 1) + 1 - I(0) + I(-\lambda r^*) = 0, \quad (4.24)$$

où φ et I sont donnés par (4.20). Le sex-ratio r^* sera optimal au sens ESS si en plus r^* satisfait à la condition

$$\left. \frac{\partial^2}{\partial \hat{r}^2} E[W] \right|_{\hat{r}=r^*} < 0.$$

Cette condition devient dans le cas général,

$$\begin{aligned}
\left. \frac{\partial^2}{\partial \hat{r}^2} E[W] \right|_{\hat{r}=r^*} & = \frac{2\lambda}{r^{*2}} \left[-E \left[\frac{N}{(N+1)^2} (1 - e^{-\lambda r^* (N+1)}) \right] - \lambda r^* E \left[\frac{e^{-\lambda r^* (N+1)}}{N+1} \right] \right. \\
& \quad \left. + \lambda r^* (1 - 2r^* - \lambda r^* + \lambda r^{*2}) E[e^{-\lambda r^* (N+1)}] \right] < 0. \quad (4.25)
\end{aligned}$$

Or, cette dernière condition est vérifiée si

$$1 - 2r^* - \lambda r^* + \lambda r^{*2} \leq 0.$$

Donc, pour montrer que le sex-ratio critique r^* est optimal au sens ESS, il suffit de vérifier la condition suivante:

$$\frac{(2 + \lambda) - \sqrt{4 + \lambda^2}}{2\lambda} \leq r^* \leq \frac{(2 + \lambda) + \sqrt{4 + \lambda^2}}{2\lambda}. \quad (4.26)$$

Remarquons que la limite supérieure est plus grande ou égale à $1/2$.

Si on suppose que chaque femelle a un très grand nombre de rejetons, alors en prenant la limite lorsque $\lambda \rightarrow \infty$ de l'équation (4.24) et en utilisant l'équation (4.22), on obtient le sex-ratio critique

$$r^* = \frac{1 - I(0)}{2} = \frac{1 - E\left[\frac{1}{N+1}\right]}{2}. \quad (4.27)$$

Or, lorsque λ est très grand et que la taille des groupes est aléatoire, le sex-ratio optimal au sens ESS a déjà été déterminé par Karlin et Lessard [14] ainsi que par Nunney et Luck [25]. Ils obtiennent le sex-ratio

$$r^* = \frac{\mu^* - 1}{2\mu^*}, \quad (4.28)$$

où μ^* est la taille moyenne des groupes non vides. À première vue, on pourrait croire que les deux résultats (4.27) et (4.28) sont contradictoires, mais ce n'est pas le cas. C'est ce que nous allons tenter de démontrer. Tout d'abord, revenons sur la définition de la variable N . N représente le nombre de co-fondatrices d'une femelle prise au hasard dans la population entière. Si N^* représente la taille d'un groupe, alors on a la relation suivante:

$$\begin{aligned} P(N = n) &= P(\text{une femelle tirée au hasard dans la population provienne} \\ &\quad \text{d'un groupe de taille } n + 1) \\ &= \frac{(n + 1)P(N^* = n + 1)}{\sum_{k \geq 0} (k + 1)P(N^* = k + 1)}. \end{aligned} \quad (4.29)$$

Donc, on a

$$\begin{aligned} E\left[\frac{1}{N + 1}\right] &= \frac{\sum_{n \geq 0} P(N^* = n + 1)}{\sum_{k \geq 0} (k + 1)P(N^* = k + 1)} \\ &= \frac{P(N^* \geq 1)}{\sum_{k \geq 0} (k + 1)P(N^* = k + 1)} \\ &= \frac{1}{\sum_{k \geq 0} (k + 1)P(N^* = k + 1 | N^* \geq 1)} \\ &= \frac{1}{E[N^* | N^* \geq 1]} \end{aligned}$$

$$= \frac{1}{\mu^*},$$

et par conséquent

$$\frac{1 - E\left[\frac{1}{N+1}\right]}{2} = \frac{\mu^* - 1}{2\mu^*}.$$

Le sex-ratio critique, déterminé par l'équation (4.24), est alors en accord avec la littérature lorsque λ est excessivement grand.

D'autre part, lorsque λ est très grand, il est improbable qu'un groupe ne produise aucun mâle. Il serait alors intéressant de comparer les approximations obtenues aux deux premières sections au sex-ratio exact donné dans cette situation par (4.27). Pour ce faire, considérons le développement de Taylor de la fonction $f(N) = \frac{1}{N+1}$ autour de la moyenne μ_N . On a

$$\frac{1}{N+1} = \frac{1}{\mu_N+1} - \frac{N-\mu_N}{(\mu_N+1)^2} + \frac{(N-\mu_N)^2}{(\mu_N+1)^3} - \frac{(N-\mu_N)^3}{(\mu_N+1)^4} + \dots$$

En prenant l'espérance des deux côtés et en supposant que le quatrième moment centré de la variable N est suffisamment petit, on obtient alors l'approximation

$$E\left[\frac{1}{N+1}\right] \simeq \frac{1}{\mu_N+1} + \frac{\sigma_N^2}{(\mu_N+1)^3} - \frac{\delta_N}{(\mu_N+1)^4}.$$

Remplaçant ceci dans l'équation (4.27), on trouve exactement l'équation (4.13).

4.4.2 Cas où N est fixe

Lorsque N est fixé, la fonction génératrice devient,

$$\varphi(t) = E[e^{tN}] = e^{tN}.$$

De plus,

$$I(x) = \int_{-\infty}^x e^t \varphi(t) dt = \frac{e^{x(N+1)}}{N+1}.$$

D'où on a,

$$\varphi(-\lambda r^*) = e^{-\lambda r^* N}, \quad I(0) = \frac{1}{N+1} \quad \text{et} \quad I(-\lambda r^*) = \frac{e^{\lambda r^*(N+1)}}{N+1}.$$

On détermine le sex-ratio critique r^* tout simplement en résolvant l'équation (4.24), c'est-à-dire,

$$-2r^* + e^{-\lambda r^*(N+1)}(2r^* + 2\lambda r^*(1 - r^*) - 1 + \frac{1}{N+1}) + \frac{N}{N+1} = 0. \quad (4.30)$$

Avec l'aide de MATHEMATICA, nous avons résolu numériquement l'équation (4.30) pour diverses valeurs de N et λ . La liste des sex-ratios optimaux obtenus se trouve dans le tableau 4.1.

4.4.3 Cas où N est de loi de Poisson de moyenne ν

Si N est de loi $P(\nu)$, alors

$$\varphi(t) = E[e^{tN}] = e^{\nu(e^t-1)}$$

et

$$I(x) = \int_{-\infty}^x e^t \varphi(t) dt = \int_{-\infty}^x e^t e^{\nu(e^t-1)} dt = \left[\frac{e^{\nu(e^t-1)}}{\nu} \right]_{-\infty}^x = \frac{e^{\nu(e^x-1)} - e^{-\nu}}{\nu}.$$

Donc,

$$I(0) = \frac{1 - e^{-\nu}}{\nu} \quad \text{et} \quad I(-\lambda r) = \frac{e^{\nu(e^{-\lambda r}-1)} - e^{-\nu}}{\nu}.$$

En remplaçant maintenant dans l'équation (4.24), on obtient

$$(2r^* - 1 + 2\lambda r^*(1 - r^*))e^{\nu(e^{-\lambda r^*}-1)-\lambda r^*} = 2r^* - 1 + \frac{(1 - e^{\nu(e^{-\lambda r^*}-1)})}{\nu}. \quad (4.31)$$

Avec l'aide de MATHEMATICA, nous avons résolu numériquement l'équation (4.31) et les résultats sont résumés dans le tableau 4.1.

4.4.4 Cas où N est de loi binomiale de paramètres n et p

Si N est de loi $B(n, p)$, alors la fonction génératrice des moments est donnée par

$$\varphi(t) = (q + pe^t)^n,$$

où $q = 1 - p$. D'autre part, on a

$$I(x) = \int_{-\infty}^x e^t (q + pe^t)^n dt = \frac{(q + pe^t)^{n+1}}{n+1} \Big|_{-\infty}^x = \frac{(q + pe^x)^{n+1} - q^{n+1}}{n+1}.$$

Dans cette situation, le sex-ratio critique r^* devra satisfaire l'équation (4.24)

$$-2r^* + e^{-\lambda r^*} (q + pe^{-\lambda r^*})^n (2r^* + 2\lambda r^* (1 - r^*) - 1) + 1 - \frac{(1 - (q + pe^{-\lambda r^*})^{n+1})}{p(n+1)} = 0. \quad (4.32)$$

Le tableau 4.1 contient la liste des sex-ratios critiques obtenus en résolvant numériquement l'équation (4.32). Nous avons fait également les calculs lorsque n est grand et p petit. Les résultats étaient les mêmes que dans le cas où N est supposé de loi de Poisson, ce qui n'est pas surprenant car une variable aléatoire binomiale peut, dans ces conditions, être approchée par une variable aléatoire de Poisson.

4.4.5 Cas où $N + 1$ est de loi géométrique de paramètre p

Dans ce cas, on dira que N est de loi géométrique décalée et on notera $G_d(p)$. Donc, on a

$$\varphi(t) = E[e^{t(N+1)-t}] = \frac{p}{1 - qe^t},$$

où $q = 1 - p$. De plus,

$$\begin{aligned} I(x) &= \int_{-\infty}^x e^t \varphi(t) dt = \int_{-\infty}^x \frac{pe^t}{1 - qe^t} dt = \int_0^{e^x} \frac{p}{1 - qu} du \\ &= \frac{p}{q} \ln(1 - qe^x). \end{aligned}$$

D'où, on a

$$\varphi(-\lambda r^*) = \frac{p}{1 - qe^{-\lambda r^*}}, \quad I(0) = -\frac{p}{q} \ln p$$

et

$$I(-\lambda r^*) = -\frac{p}{q} \ln(1 - qe^{-\lambda r^*}).$$

Par conséquent, le sex-ratio critique r^* sera solution de l'équation

$$-2r^* + \frac{pe^{-\lambda r^*}}{1 - qe^{-\lambda r^*}}(2r^* + 2\lambda r^*(1 - r^*) - 1) + 1 + \frac{p}{q} \ln p - \frac{p}{q} \ln(1 - qe^{-\lambda r^*}) = 0. \quad (4.33)$$

La liste des sex-ratios obtenus en résolvant numériquement l'équation (4.33) se trouve au tableau 4.1.

4.4.6 Cas où $N+2$ est de loi binomiale négative de paramètres 2 et p

Dans ce cas, on dira que N est de loi binomiale négative décalée et on notera $BN_d(2, p)$. Donc, on a

$$\varphi(t) = E[e^{t(N+2)-2t}] = \frac{p^2}{(1 - qe^t)^2}$$

et

$$I(x) = \int_0^{e^x} \frac{p^2}{(1 - qu)^2} du = \frac{p^2}{q} \left[\frac{1}{1 - qu} \right]_0^{e^x} = \frac{p^2 e^x}{1 - qe^x}.$$

Donc,

$$I(0) = \frac{p^2}{1 - q} = p$$

et

$$I(-\lambda r^*) = \frac{p^2 e^{-\lambda r^*}}{1 - qe^{-\lambda r^*}}.$$

L'équation (4.24) devient alors,

$$-2r^* + \frac{p^2 e^{-\lambda r^*}}{(1 - qe^{-\lambda r^*})^2}(2r^* + 2\lambda r^*(1 - r^*) - 1) + 1 - p + \frac{p^2 e^{-\lambda r^*}}{1 - qe^{-\lambda r^*}} = 0. \quad (4.34)$$

La liste des sex-ratios obtenus en résolvant numériquement l'équation (4.34) se trouve au tableau 4.1.

4.4.7 Résultats et analyse

Dans tous les cas traités ici, la condition (4.26) est vérifiée et par conséquent tous les sex-ratio énumérés dans le prochain tableau sont optimaux au sens ESS.

En guise de comparaisons, nous avons cru bon de rassembler tous les résultats en un seul tableau, le tableau 4.1. Pour chaque valeur de la moyenne de N , dénotée μ , nous avons disposé les sex-ratios optimaux au sens ESS par ordre croissant de la variance de N . Par exemple, lorsque la moyenne est 1, les variances associées aux lois binomiale (B), Poisson (P), binomiale négative décalée (BN_d) et géométrique décalée (G_d) sont respectivement 0.35, 1, 1.5 et 2. Évidemment, lorsque N est supposé fixe il n'y a aucune variance. On remarque alors que le sex-ratio ESS diminue à mesure que la variance augmente, sauf dans les cas où $\lambda = 1$ et $\lambda = 2$, où l'inverse se produit. De plus, à mesure que la moyenne μ augmente, une augmentation de la variance semble favoriser les femelles pour presque toutes les valeurs moyennes de rejets par femelle, λ .

Nagelkerke [23] a obtenu des résultats similaires dans le cas où N et T sont fixés. Qualitativement parlant, les résultats sont les mêmes. Par contre, ceux de Nagelkerke sont supérieurs aux nôtres. Il semble alors que la stochasticité de la variable T favorise également la production de femelles.

Nous avons dans ce chapitre déterminé explicitement le sex-ratio optimal au sens ESS lorsque le nombre de rejets par femelle T est de loi de Poisson de moyenne λ . Nous n'avons imposé aucune contrainte sur la variable aléatoire N , qui rappelons-le, représente le nombre de co-fondatrices d'une femelle tirée au hasard dans la population. Ainsi, quelle que soit la distribution de N , le sex-ratio optimal devra être solution de l'équation (4.24). Si nous ne connaissons pas la loi de N mais plutôt celle de la variable N^* , représentant le nombre de femelles fondatrices d'un groupe, alors il est possible de déterminer la distribution de N par la formule (4.29), et par le fait même d'en déterminer le sex-ratio optimal. Par exemple, si N^* est de loi $P(\nu)$ alors il est facile de montrer que N est de loi $P(\nu)$. De même, si N^* est de loi $B(n, p)$ alors N est de loi $B(n - 1, p)$.

Moy.	Loi de N	$\lambda = 1$	$\lambda = 2$	$\lambda = 3$	$\lambda = 4$	$\lambda = 5$	$\lambda = 10$	$\lambda \rightarrow \infty$
$\mu = 0$	Fixé	0.443	0.396	0.358	0.327	0.301	0.218	0.000
$\mu = 1$	Fixé	0.430	0.381	0.347	0.322	0.303	0.261	0.250
	$B(10, 0.1)$	0.433	0.388	0.356	0.331	0.311	0.253	0.188
	$P(1)$	0.433	0.389	0.356	0.331	0.312	0.251	0.184
	$BN_d(2, 2/3)$	0.435	0.391	0.358	0.333	0.312	0.249	0.167
	$G_d(1/2)$	0.436	0.392	0.359	0.334	0.313	0.246	0.153
$\mu = 2$	Fixé	0.427	0.385	0.361	0.348	0.340	0.333	0.333
	$B(20, 1/10)$	0.431	0.391	0.365	0.348	0.335	0.304	0.288
	$P(2)$	0.431	0.391	0.365	0.348	0.334	0.301	0.284
	$BN_d(2, 1/2)$	0.433	0.394	0.367	0.347	0.331	0.285	0.250
	$G_d(1/3)$	0.435	0.396	0.368	0.346	0.329	0.275	0.225
$\mu = 3$	Fixé	0.429	0.396	0.382	0.377	0.376	0.375	0.375
	$B(30, 1/10)$	0.431	0.398	0.380	0.369	0.362	0.349	0.345
	$P(3)$	0.432	0.398	0.379	0.368	0.361	0.346	0.342
	$BN_d(2, 2/5)$	0.435	0.400	0.378	0.362	0.350	0.317	0.300
	$G_d(1/4)$	0.437	0.402	0.377	0.358	0.343	0.300	0.269
$\mu = 4$	Fixé	0.432	0.408	0.402	0.400	0.400	0.400	0.400
	$B(40, 1/10)$	0.434	0.407	0.395	0.389	0.386	0.381	0.380
	$P(4)$	0.434	0.407	0.394	0.388	0.384	0.379	0.377
	$BN_d(2, 1/3)$	0.437	0.407	0.388	0.376	0.366	0.343	0.333
	$G_d(1/5)$	0.439	0.407	0.385	0.369	0.356	0.320	0.300
$\mu = 5$	Fixé	0.436	0.420	0.417	0.417	0.417	0.417	0.417
	$B(50, 1/10)$	0.437	0.417	0.409	0.406	0.404	0.403	0.402
	$P(5)$	0.437	0.416	0.408	0.405	0.403	0.401	0.401
	$BN_d(2, 2/7)$	0.439	0.413	0.398	0.387	0.380	0.363	0.357
	$G_d(1/6)$	0.441	0.412	0.392	0.378	0.367	0.336	0.321
$\mu = 10$	Fixé	0.456	0.455	0.455	0.455	0.455	0.455	0.455
	$B(100, 1/10)$	0.455	0.451	0.451	0.451	0.451	0.450	0.450
	$P(10)$	0.455	0.451	0.450	0.450	0.450	0.450	0.450
	$BN_d(2, 1/6)$	0.451	0.437	0.430	0.426	0.423	0.418	0.417
	$G_d(1/11)$	0.451	0.431	0.418	0.409	0.402	0.386	0.380

Tableau 4.1: Liste des sex-ratios optimaux au sens ESS obtenus lorsque T est de loi de Poisson de moyenne λ . La colonne de droite représente le sex-ratio obtenu dans le cas où λ est excessivement grand.

Conclusion

Depuis son introduction en 1967 par Hamilton [13], le modèle LMC a donné lieu à de nombreuses études. L'insertion de paramètres au modèle original tels que la migration partielle des mâles et des femelles avant et après accouplement, avec et sans régulation, ainsi que des hypothèses sur la stochasticité de certains paramètres sont étudiés dans cette thèse.

Nous avons d'abord développé une méthode efficace de détermination des sex-ratios critiques. Des conditions d'optimalité ESS et CSS sont également élaborées. Cette méthode est par la suite utilisée pour déterminer les sex-ratios critiques pour divers modèles faisant intervenir de la migration partielle. L'optimalité, et dans certains cas la non-optimalité, des sex-ratios critiques est vérifiée. Certains des résultats obtenus rejoignent ceux obtenus auparavant par d'autres auteurs.

Considérons par exemple le modèle LMC où l'on permet à une proportion $1 - \beta$ des femelles de chaque groupe de choisir un partenaire sexuel parmi tous les mâles de la population. Pour ce modèle, les sex-ratios critiques ont déjà été déterminés par Karlin et Lessard [14] dans le cas de populations haploïde et diploïde avec dominance du gène mutant S sur le gène résident R . La méthode nous a permis de trouver ce résultat dans la situation plus générale où le sex-ratio résident r (provenant de l'homozygote RR) est confronté à deux sex-ratios mutants s (provenant de l'homozygote SS) et t (provenant de l'hétérozygote RS), ainsi que dans le cas d'une population haplo-diploïde avec contrôle par les mâles et par les femelles (voir le tableau 1.1). On remarque tout d'abord que les sex-ratios optimaux au sens ESS sont presque toujours biaisés en faveur des femelles. Pour β fixé, ce biais est d'autant plus marqué dans des populations haplo-diploïdes. Ceci est probablement dû au fait que les mâles ne transmettent leurs gènes qu'aux rejetons femelles. Bulmer et Taylor [4] attribuent le

biais en faveur des femelles à la compétition entre mâles apparentés pour s'accoupler. Donc une augmentation de β , qui aura pour effet d'augmenter la compétition entre mâles apparentés, devrait occasionner une diminution du sex-ratio ESS. C'est en effet ce qu'on observe sauf pour une population haplo-diploïde avec contrôle du sex-ratio par les mâles. Dans ce dernier cas, une augmentation de la compétition entre mâles apparentés semble favoriser la production de mâles.

Nous avons d'autre part déterminé analytiquement certains des résultats numériques de Bulmer [3] dans la situation où des proportions fixes de mâles et de femelles se dispersent avant l'accouplement avec immigration uniforme, c'est-à-dire que tous les groupes reçoivent la même quantité d'immigrants mâles et la même quantité d'immigrants femelles (voir le tableau 1.2). Bien que nos résultats coïncident avec ceux de Bulmer dans le cas de populations haploïde et diploïde, ce n'est pas ce qu'on observe pour une population haplo-diploïde. Plus les proportions d'immigration sont petites, plus l'écart est grand. De plus, Bulmer relate de légères variations du sex-ratio ESS selon le degré de dominance, nos calculs ne montrent cependant aucune divergence. Nous avons également examiné la situation où l'immigration est proportionnelle à la taille des groupes, c'est-à-dire que chaque individu quittant son groupe d'origine est remplacé par un individu de même sexe pris au hasard dans la population. Or, dans le cas d'une population haplo-diploïde, nous avons montré que le sex-ratio critique n'est pas optimal au sens ESS.

Nous nous sommes intéressé aussi à l'influence de la migration des femelles après l'accouplement. Si on considère une population haploïde subdivisée en groupes de taille 2, et que seule une proportion d des rejets femelles inséminées se dispersent, alors Bulmer [3] montre que le sex-ratio ESS n'est nullement influencé par la valeur du paramètre d . Nous avons montré que ceci est vrai si on suppose que l'immigration est uniforme. Si l'immigration est proportionnelle, le sex-ratio ESS dépend de la fréquence des femelles qui se dispersent.

Nous nous sommes également intéressé à l'optimalité du sex-ratio dans une population haploïde et hermaphrodite en équilibre polymorphique (c'est-à-dire que les deux gènes sont présents dans la population). Pour nous assurer d'un tel équilibre, nous avons permis à une faible proportion des deux gènes de subir des mutations

101

réciroques. En supposant que seule une petite proportion des individus se dispersent, nous avons pu avec l'aide d'équations différentielles déterminer la distribution de la fréquence des deux gènes à l'équilibre. En nous inspirant de Kimura [16], une analyse de cette distribution nous a amenée à la détermination d'un certain sex-ratio "optimal" donné par l'équation (3.19).

Tous les modèles traités antérieurement suppose que chaque femelle produit un très grand nombre de rejetons. Nagelkerke [23] a analysé la situation plus réaliste où chaque femelle a un nombre fini de rejetons T . Il obtient un sex-ratio optimal au sens ESS qui croît à mesure que le paramètre T diminue. Il attribue ce phénomène au fait qu'une diminution du nombre de rejetons augmente la probabilité qu'un groupe ne produise aucun mâle et donc augmente la probabilité qu'un groupe s'éteigne. Nishimura [24] s'est intéressé à l'effet de la stochasticité des paramètres tels que T ainsi que le nombre de co-fondatrices d'une femelle tirée au hasard dans la population N . L'approximation obtenue devrait être bonne lorsque ces variables aléatoires n'ont pas de trop fortes variances. Nous avons effectué un calcul exact du sex-ratio optimal au sens ESS dans la situation où T est de loi de Poisson et N est de loi quelconque. Ce calcul s'applique à des populations où le mode de transmission des gènes aux deux sexes est le même (haploïde et diploïde). Qualitativement parlant, les résultats sont les mêmes que ceux de Nagelkerke, mais il semble que la stochasticité des paramètres favorise un plus grand pourcentage de femelles.

Bien que la loi de Poisson modélise bien le nombre de rejetons par femelle, il serait intéressant de déterminer le sex-ratio ESS dans la situation générale où T est de loi quelconque.

Enfin, il est permis d'espérer que les méthodes développées dans cette thèse vont permettre de déterminer dans un avenir pas trop lointain bien d'autres stratégies optimales dans des populations subdivisées.

Annexe A

Matrice $\mathcal{M}(r, r)$ dans le cas du Modèle II

$$\begin{array}{c}
 (1-d)^2 \\
 0 \\
 0 \\
 2d(2-d) \\
 0 \\
 0 \\
 0 \\
 0 \\
 0
 \end{array}
 \begin{array}{cccccccc}
 \frac{81(1-d)^2}{256} & \frac{81(1-d)^2}{256} & \frac{(1-d)^2}{16} & \frac{(1-d)^2}{16} & \frac{(1-d)^2}{16} & \frac{(1-d)^2}{256} & \frac{(1-d)^2}{16} & \frac{(1-d)^2}{256} \\
 \frac{27(1-d)^2}{128} & \frac{27(1-d)^2}{128} & \frac{(1-d)^2}{8} & \frac{(1-d)^2}{8} & \frac{(1-d)^2}{8} & \frac{3(1-d)^2}{128} & \frac{(1-d)^2}{8} & \frac{3(1-d)^2}{128} \\
 \frac{27(1-d)^2}{128} & \frac{27(1-d)^2}{128} & \frac{(1-d)^2}{8} & \frac{(1-d)^2}{8} & \frac{(1-d)^2}{8} & \frac{3(1-d)^2}{128} & \frac{(1-d)^2}{8} & \frac{3(1-d)^2}{128} \\
 \frac{9f(d)}{128} & \frac{9f(d)}{128} & \frac{g(d)}{8} & \frac{g(d)}{8} & \frac{g(d)}{8} & \frac{h(d)}{128} & \frac{g(d)}{8} & \frac{h(d)}{128} \\
 \frac{9(1-d)^2}{256} & \frac{9(1-d)^2}{256} & \frac{(1-d)^2}{16} & \frac{(1-d)^2}{16} & \frac{(1-d)^2}{16} & \frac{9(1-d)^2}{256} & \frac{(1-d)^2}{16} & \frac{9(1-d)^2}{256} \\
 \frac{9(1-d)^2}{128} & \frac{9(1-d)^2}{128} & \frac{(1-d)^2}{8} & \frac{(1-d)^2}{8} & \frac{(1-d)^2}{8} & \frac{9(1-d)^2}{128} & \frac{(1-d)^2}{8} & \frac{9(1-d)^2}{128} \\
 \frac{3f(d)}{128} & \frac{3f(d)}{128} & \frac{g(d)}{8} & \frac{g(d)}{8} & \frac{g(d)}{8} & \frac{3h(d)}{128} & \frac{g(d)}{8} & \frac{3h(d)}{128} \\
 \frac{9(1-d)^2}{256} & \frac{9(1-d)^2}{256} & \frac{(1-d)^2}{16} & \frac{(1-d)^2}{16} & \frac{(1-d)^2}{16} & \frac{9(1-d)^2}{256} & \frac{(1-d)^2}{16} & \frac{9(1-d)^2}{256} \\
 \frac{3f(d)}{128} & \frac{3f(d)}{128} & \frac{g(d)}{8} & \frac{g(d)}{8} & \frac{g(d)}{8} & \frac{3h(d)}{128} & \frac{g(d)}{8} & \frac{3h(d)}{128}
 \end{array}$$

où

$$\begin{aligned}
 f(d) &= (1 + 30d - 15d^2) \\
 g(d) &= (1 + 6d - 3d^2) \\
 h(d) &= (9 + 14d - 7d^2).
 \end{aligned}$$

Annexe B

Matrice $\frac{\partial}{\partial s} \mathcal{M}(r, s) \Big|_{s=r}$ dans le cas du
Modèle II (Immigration
proportionnelle)

$$\begin{bmatrix}
 0 & 0 & \frac{27(1-d)^2(1-2r)}{256r(1-r)} & \frac{(1-d)^2(1-2r)}{16r(1-r)} & 0 & 0 & \frac{(1-d)^2(1-2r)}{256r(1-r)} & 0 & 0 \\
 0 & 0 & \frac{-9(1-d)^2}{128r(1-r)} & \frac{-(1-d)^2}{8(1-r)} & 0 & 0 & \frac{(1-d)^2(1-4r)}{128r(1-r)} & 0 & 0 \\
 0 & 0 & \frac{9(1-d)^2}{128r(1-r)} & \frac{(1-d)^2}{8r} & 0 & 0 & \frac{(1-d)^2(3-4r)}{128r(1-r)} & 0 & 0 \\
 \frac{-2d}{(1-r)} & \frac{-9d}{8(1-r)} & (A) & (B) & \frac{-d}{2(1-r)} & \frac{-d}{4(1-r)} & (C) & 0 & 0 \\
 0 & 0 & \frac{-3(1-d)^2(3-2r)}{256r(1-r)} & \frac{-(1-d)^2}{16r(1-r)} & 0 & 0 & \frac{-3(1-d)^2(1+2r)}{256r(1-r)} & 0 & 0 \\
 0 & 0 & \frac{-3(1-d)^2(1-2r)}{128r(1-r)} & 0 & 0 & 0 & \frac{3(1-d)^2(1-2r)}{128r(1-r)} & 0 & 0 \\
 0 & \frac{-3d}{8(1-r)} & (D) & (E) & \frac{-d}{2(1-r)} & \frac{-d}{4(1-r)} & (F) & 0 & 0 \\
 0 & 0 & \frac{3(1-d)^2(1+2r)}{256r(1-r)} & \frac{(1-d)^2}{16r(1-r)} & 0 & 0 & \frac{3(1-d)^2(3-2r)}{256r(1-r)} & 0 & 0 \\
 0 & \frac{-3d}{8(1-r)} & (G) & (H) & \frac{-d}{2(1-r)} & \frac{-d}{4(1-r)} & (I) & 0 & 0
 \end{bmatrix}$$

où

$$(A) = -\frac{3(1 - 18d + 9d^2 - 2r + 60dr - 18d^2r)}{128r(1 - r)}$$

$$(B) = \frac{d(2 - d - 5r + 2dr)}{4r(1 - r)}$$

$$(C) = \frac{(3 + 10d - 5d^2 - 6r - 28dr + 10d^2r)}{128r(1 - r)}$$

$$(D) = -\frac{(3 + 42d - 21d^2 - 4r + 12d^2r)}{128r(1 - r)}$$

$$(E) = -\frac{(1 + 2d - d^2 - r + 4dr - d^2r)}{8r(1 - r)}$$

$$(F) = -\frac{(9 - 2d + d^2 + 56dr - 16d^2r)}{128r(1 - r)}$$

$$(G) = -\frac{(1 - 18d + 9d^2 - 4r + 12d^2r)}{128r(1 - r)}$$

$$(H) = -\frac{(-4d + 2d^2 - r + 4dr - d^2r)}{8r(1 - r)}$$

$$(I) = -\frac{(-9 - 30d + 15d^2 + 56dr - 16d^2r)}{128r(1 - r)}$$

Annexe C

Matrice $\frac{\partial}{\partial s} \mathcal{M}(r, s) \Big|_{s=r}$ dans le cas du
Modèle II (Immigration uniforme)

$$\begin{bmatrix}
 -\frac{2d(1-d)^2}{(1-r)} & -\frac{81d(1-d)^2}{128(1-r)} & -\frac{27(1-d)^2(3dr+2r-1)}{256r(1-r)} & -\frac{(1-d)^2(dr+2r-1)}{16r(1-r)} & -\frac{d(1-d)^2}{8(1-r)} & -\frac{d(1-d)^2}{16(1-r)} & -\frac{(1-d)^2(dr+2r-1)}{256r(1-r)} & 0 & 0 \\
 0 & -\frac{27d(1-d)^2}{64(1-r)} & -\frac{9(1-d)^2(3dr+1)}{128r(1-r)} & -\frac{(1-d)^2(d+1)}{8(1-r)} & -\frac{d(1-d)^2}{4(1-r)} & -\frac{d(1-d)^2}{8(1-r)} & -\frac{(1-d)^2(3dr+4r-1)}{128r(1-r)} & 0 & 0 \\
 0 & -\frac{27d(1-d)^2}{64(1-r)} & -\frac{9(1-d)^2(3dr-1)}{128r(1-r)} & -\frac{(1-d)^2(dr+r-1)}{8r(1-r)} & -\frac{d(1-d)^2}{4(1-r)} & -\frac{d(1-d)^2}{8(1-r)} & -\frac{(1-d)^2(3dr+4r-3)}{128r(1-r)} & 0 & 0 \\
 \frac{2d^2(2d-3)}{(1-r)} & -\frac{9d(1+22d-15d^2)}{64(1-r)} & (A) & \frac{d(4-2d-9r+3d^2r)}{8r(1-r)} & \frac{d(3d^2-4d-1)}{4(1-r)} & \frac{d(3d^2-4d-1)}{8(1-r)} & (B) & 0 & 0 \\
 0 & -\frac{9d(1-d)^2}{128(1-r)} & -\frac{3(1-d)^2(3dr-2r+3)}{256r(1-r)} & -\frac{(1-d)^2(dr+1)}{16r(1-r)} & -\frac{d(1-d)^2}{8(1-r)} & -\frac{d(1-d)^2}{16(1-r)} & -\frac{3(1-d)^2(3dr+2r+1)}{256r(1-r)} & 0 & 0 \\
 0 & -\frac{9d(1-d)^2}{64(1-r)} & -\frac{3(1-d)^2(3dr-2r+3)}{128r(1-r)} & -\frac{(1-d)^2(dr+1)}{8r(1-r)} & -\frac{d(1-d)^2}{4(1-r)} & -\frac{d(1-d)^2}{8(1-r)} & -\frac{3(1-d)^2(3dr+2r+1)}{128r(1-r)} & 0 & 0 \\
 0 & -\frac{3d(1+22d-15d^2)}{64(1-r)} & (C) & (D) & \frac{d(3d^2-4d-1)}{4(1-r)} & \frac{d(3d^2-4d-1)}{8(1-r)} & (E) & 0 & 0 \\
 0 & -\frac{9d(1-d)^2}{128(1-r)} & -\frac{3(1-d)^2(3dr-2r-1)}{256r(1-r)} & -\frac{(1-d)^2(dr-1)}{16r(1-r)} & -\frac{d(1-d)^2}{8(1-r)} & -\frac{d(1-d)^2}{16(1-r)} & -\frac{3(1-d)^2(3dr+2r-3)}{256r(1-r)} & 0 & 0 \\
 0 & -\frac{3d(1+22d-15d^2)}{64(1-r)} & (F) & (G) & \frac{d(3d^2-4d-1)}{4(1-r)} & \frac{d(3d^2-4d-1)}{8(1-r)} & (H) & 0 & 0
 \end{bmatrix}$$

où

$$(A) = -\frac{3(1 - 18d + 9d^2 - 2r + 39dr + 48d^2r - 45d^3r)}{128r(1 - r)}$$

$$(B) = \frac{(3 + 10d - 5d^2 - 6r - 29dr + 4d^2r - 7d^3r)}{128r(1 - r)}$$

$$(C) = -\frac{(3 + 42d - 21d^2 - 4r - 21dr + 78d^2r - 45d^3r)}{128r(1 - r)}$$

$$(D) = -\frac{(1 + 2d - d^2 - r + 3dr + 3d^2r - 3d^3r)}{8r(1 - r)}$$

$$(E) = -\frac{(9 - 2d + d^2 + 59dr + 2d^2r - 21d^3r)}{128r(1 - r)}$$

$$(F) = -\frac{(1 - 18d + 9d^2 - 4r + 21dr + 78d^2r - 45d^3r)}{128r(1 - r)}$$

$$(G) = -\frac{(-4d + 2d^2 - r + 3dr + 3d^2r - 3d^3r)}{8r(1 - r)}$$

$$(H) = -\frac{(-9 - 30d + 15d^2 + 59dr + 2d^2r - 21d^3r)}{128r(1 - r)}$$

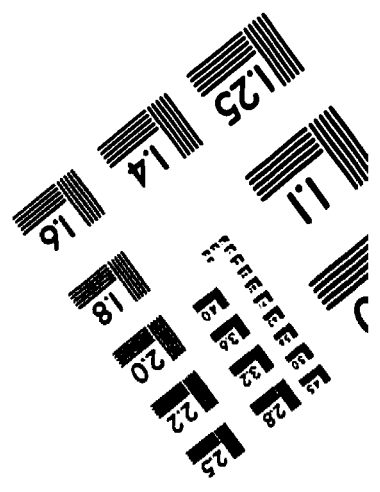
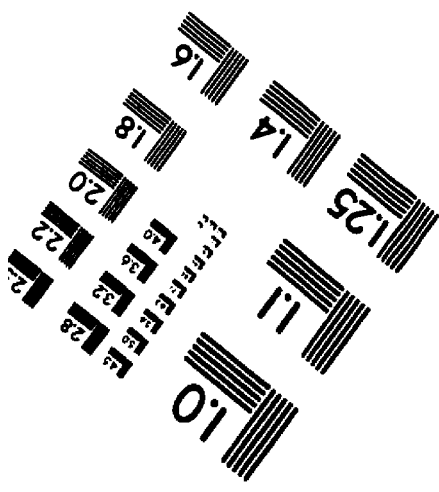
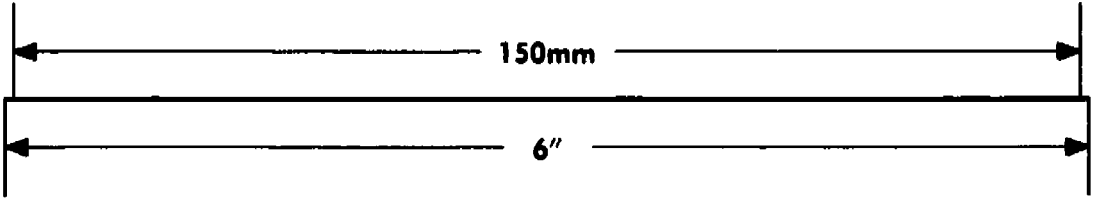
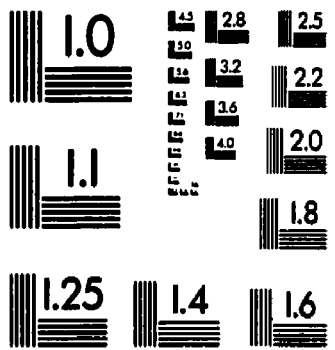
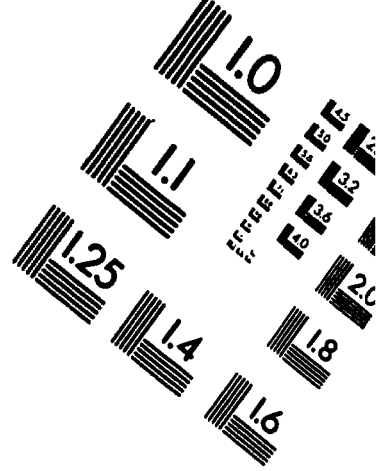
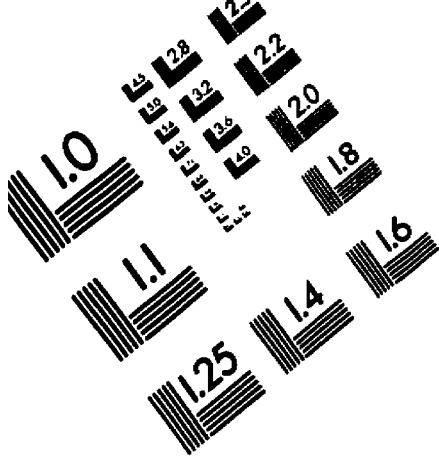
Bibliographie

- [1] O. Bolza, *Lectures on the calculus of variations*. Chelsea Publishing Company. New-York. (1960).
- [2] S. A. Boorman et P. R. Levitt, *The genetics of altruism*. Academic Press. New-York. (1980).
- [3] M. G. Bulmer, Sex ratio theory in geographically structured populations. *Heredity*. **56**, (1986) pp. 69-73.
- [4] P. D. Taylor et M. G. Bulmer, Local mate competition and the sex-ratio. *J. Theor. Biol.* **86**, (1980) pp. 409-419.
- [5] C. Cannings et L. M. Cruz Orive, On the adjustment of the sex ratio and the gregarious behaviour of animal populations. *J. Theor. Biol.* **55**, (1975) pp. 115-136.
- [6] E. L. Charnov, *The Theory of Sex Allocation*. Princeton University Press. Princeton. (1982).
- [7] I. Eshel, Evolution and continuous stability. *J. Theor. Biol.* **103**, (1983) pp. 99-111.
- [8] R. K. Colwell, Group selection is implicated in the evolution of female-biased sex ratios, *Nature*. **290** (1981) pp. 401-404.
- [9] J. F. Crow et M. Kimura, *An Introduction to Population Genetic Theory*. Harper & Row. New-York. (1970)
- [10] W. J. Ewens, *Mathematical Population Genetics*. Springer-Verlag. New-York. (1979).
- [11] R. A. Fisher, *The general theory of natural selection*. Dover. New-York. (1958).
- [12] S. A. Frank, Hierarchical selection theory and sex ratios. I. General solutions for structured populations. *Theoretical Population Biology*. **29**, (1986) pp. 312-342.

- [13] W. D. Hamilton, Extraordinary sex ratio. *Science*. **156**, (1967) pp. 477-488.
- [14] S. Karlin et S. Lessard, *Sex Ratio Evolution*. Princeton University Press. Princeton. (1986).
- [15] S. Karlin et H. M. Taylor, *A First Course in Stochastic Processes*. Academic Press. New-York. (1975).
- [16] M. Kimura, Evolution of an altruistic trait through group selection as studied by the diffusion method. *IMA Journal of Mathematics Applied in Medicine & Biology*. **1**, (1983) pp. 1-15.
- [17] M. Lemire et S. Lessard, On the non-existence of an optimal migration rate. À paraître dans *J. Math. Biol.*
- [18] S. Lessard, Evolutionary stability: one concept, several meanings. *Theoretical Population Biology*. **37**, (1989) pp. 159-170.
- [19] S. Lessard, Population genetics of sex allocation. *Lectures on Mathematics in the Life Sciences*. **22**, (1990) pp. 109-126.
- [20] S. Lessard, Évolution du rapport numérique des sexes et modèles dynamiques connexes. *Mathematical and Statistical Developments of Evolutionary Theory*. (1990) pp. 269-325.
- [21] S. Lessard, Statistical models for sex-ratio evolution. *Handbook of Statistics*. **8**, (1991) pp. 347-372.
- [22] Maynard Smith, *The Evolution of Sex*. Cambridge University Press. Cambridge. (1978).
- [23] C. J. Nagelkerke, Discrete clutch sizes, local mate competition and the evolution of precise sex allocation. *Theoretical Population Biology*. **49**, (1996) pp. 314-343.
- [24] K. Nishimura, Local mate competition in a stochastic environment. *Theoretical Population Biology*. **44**, (1993) pp. 189-202.
- [25] L. Nunney et R. F. Luck, Factors influencing the optimum sex ratio in a structured population. *Theoretical Population Biology*. **33**, (1988) pp. 1-30.
- [26] P. D. Taylor, A general mathematical model for sex allocation. *J. Theor. Biol.* **112**, (1985) pp. 799-818.
- [27] P. D. Taylor, Inclusive fitness models with two sexes. *Theoretical Population Biology*. **34**, (1988) pp. 145-168.

- [28] P. D. Taylor, An inclusive fitness model for dispersal of offspring. *J. Theor. Biol.* **130**, (1988) pp. 363-378.
- [29] P. D. Taylor, Sex ratio in a stepping-stone population with sex-specific dispersal. *Theoretical Population Biology.* **45**, (1994) pp. 203-218.
- [30] P. D. Taylor et A. Sauer, The selective advantage of sex-ratio homeostasis. *The American Naturalist.* **116**, (1980) pp. 305-310.
- [31] J. H. Werren, Sex ratio evolution under local mate competition in a parasit wasp. *Evolution.* **37**, 1983 pp. 116-124.

TEST TARGET (QA-3)



APPLIED IMAGE . Inc
 1653 East Main Street
 Rochester, NY 14609 USA
 Phone: 716/482-0300
 Fax: 716/288-5989

© 1993, Applied Image, Inc., All Rights Reserved