

Selection sexuelle et paradoxe du handicap

Pierre Bernhard

INRIA Sophia Antipolis-Méditerranée

Projet BIOCORE

C@fé-in, 14 mai 2018

Jusqu'à quel point les garçons
sont-ils prêts à risquer leur vie
pour attirer les filles dans leur lit ?

Paradoxe du handicap













EXAMPLES



EXEMPLES



EXAMPLES



EXAMPLES



Le paradoxe

Dans un groupe où les femelles sont attirées par un trait qui limite la viabilité des mâles, leurs descendants mâles risquent de porter ce handicap, donc vivre moins longtemps et être in fine éliminés dans la compétition pour la survie par les mâles plus résistants.

Donc cette lignée devrait s'éteindre.

Le paradoxe

Dans un groupe où les femelles sont attirées par un trait qui limite la viabilité des mâles, leurs descendants mâles risquent de porter ce handicap, donc vivre moins longtemps et être in fine éliminés dans la compétition pour la survie par les mâles plus résistants.

Donc cette lignée devrait s'éteindre.

Au contraire, le phénomène est **très répandu...**

...jusque chez homo sapiens sapiens !

Corne d'auroch

Et bientôt petit à petit, oh gué, oh gué,
On a tout su, tout su de lui, oh gué oh gué.
On a su qu'il était enfant de la patrie,
Qu'il était incapable de risquer sa vie
Pour cueillir un myosotis à une fille,
Corne d'Auroch [...]

Georges Brassens

Évolution, pression sélective et comportement

Schématiquement, à partir d'une forme vivante donnée (végétale ou animale) des erreurs de recopie de l'ADN des parents vers celui des enfants provoquent des mutations au hasard.

Évolution, pression sélective et comportement

Schématiquement, à partir d'une forme vivante donnée (végétale ou animale) des erreurs de recopie de l'ADN des parents vers celui des enfants provoquent des mutations au hasard.

La plupart du temps, les êtres mutés ne sont guère ou pas viables ⇒
éliminés

Évolution, pression sélective et comportement

Schématiquement, à partir d'une forme vivante donnée (végétale ou animale) des erreurs de recopie de l'ADN des parents vers celui des enfants provoquent des mutations au hasard.

La plupart du temps, les êtres mutés ne sont guère ou pas viables ⇒ **éliminés**

Parfois, le mutant est mieux adapté (a une meilleure efficacité reproductive) que ses congénères. Il se multiplie mieux qu'eux et est à l'origine d'une nouvelle espèce, qui **remplace** celle d'origine.

Évolution, pression sélective et comportement

Schématiquement, à partir d'une forme vivante donnée (végétale ou animale) des erreurs de recopie de l'ADN des parents vers celui des enfants provoquent des mutations au hasard.

La plupart du temps, les êtres mutés ne sont guère ou pas viables ⇒ **éliminés**

Parfois, le mutant est mieux adapté (a une meilleure efficacité reproductive) que ses congénères. Il se multiplie mieux qu'eux et est à l'origine d'une nouvelle espèce, qui **remplace** celle d'origine.

Donc *les espèces qu'on observe se comportent **comme si** elles optimisaient leur efficacité reproductive.* (Si une petite variation de certains caractères pouvait la rendre plus efficace, l'exploration "au hasard" de l'évolution l'aurait trouvée.)

Écologie du comportement

Écologie du comportement

Si on trouve une mesure de l'efficacité reproductive d'une espèce (nombre moyen de descendants ?)

Écologie du comportement

Si on trouve une mesure de l'efficacité reproductive d'une espèce (nombre moyen de descendants ?)

Si on trouve les paramètres comportementaux dont dépend principalement cette efficacité reproductive

Écologie du comportement

Si on trouve une mesure de l'efficacité reproductive d'une espèce (nombre moyen de descendants ?)

Si on trouve les paramètres comportementaux dont dépend principalement cette efficacité reproductive

Si on sait dire comment et de combien ils affectent cette efficacité (écrire des équations qui approchent raisonnablement ces effets)

Écologie du comportement

Si on trouve une mesure de l'efficacité reproductive d'une espèce (nombre moyen de descendants ?)

Si on trouve les paramètres comportementaux dont dépend principalement cette efficacité reproductive

Si on sait dire comment et de combien ils affectent cette efficacité (écrire des équations qui approchent raisonnablement ces effets)

Alors par des calculs d'optimisation, on doit pouvoir dire comment se comporte l'espèce concernée. (De ce point de vue, comportement et caractères morphologiques sont un même sujet.)

Écologie du comportement

Si on trouve une mesure de l'efficacité reproductive d'une espèce (nombre moyen de descendants ?)

Si on trouve les paramètres comportementaux dont dépend principalement cette efficacité reproductive

Si on sait dire comment et de combien ils affectent cette efficacité (écrire des équations qui approchent raisonnablement ces effets)

Alors par des calculs d'optimisation, on doit pouvoir dire comment se comporte l'espèce concernée. (De ce point de vue, comportement et caractères morphologiques sont un même sujet.)

L'étonnant... C'est que ça marche !

Un exemple

Notre collègue Éric Wajnberg s'intéressait au comportement de petites guêpes (des trichogrammes) qui pondent leurs œufs dans les œufs de la pyrale du maïs, un papillon qui ravage les champs de maïs.

Un exemple

Notre collègue Éric Wajnberg s'intéressait au comportement de petites guêpes (des trichogrammes) qui pondent leurs œufs dans les œufs de la pyrale du maïs, un papillon qui ravage les champs de maïs.

Question: au bout de combien de temps une trichogramme quitte-t-elle un paquet d'œufs, et quelle proportion laisse-t-elle non parasitée ?

Un exemple

Notre collègue Éric Wajnberg s'intéressait au comportement de petites guêpes (des trichogrammes) qui pondent leurs œufs dans les œufs de la pyrale du maïs, un papillon qui ravage les champs de maïs.

Question: au bout de combien de temps une trichogramme quitte-t-elle un paquet d'œufs, et quelle proportion laisse-t-elle non parasitée ?

Réponse: (avec Frédéric Hamelin) nous avons **calculé** qu'elle reste d'autant plus longtemps, et épuise donc d'autant mieux le paquet d'œufs, qu'elle est plus vieille.

Un exemple

Notre collègue Éric Wajnberg s'intéressait au comportement de petites guêpes (des trichogrammes) qui pondent leurs œufs dans les œufs de la pyrale du maïs, un papillon qui ravage les champs de maïs.

Question: au bout de combien de temps une trichogramme quitte-t-elle un paquet d'œufs, et quelle proportion laisse-t-elle non parasitée ?

Réponse: (avec Frédéric Hamelin) nous avons **calculé** qu'elle reste d'autant plus longtemps, et épuise donc d'autant mieux le paquet d'œufs, qu'elle est plus vieille.

Vérification Notre collègue Guy Boivin (Canada) a vérifié expérimentalement cette prédiction (sur une autre guêpe parasitant un charençon des carottes).

Sélection naturelle et sélection sexuelle

Le sentiment de paradoxe concernant le phénomène du handicap repose sur l'idée que la bonne adaptation d'une espèce se traduit principalement par sa longévité, voire sa résistance aux prédateurs. C'est l'effet appelé **sélection naturelle**.

Sélection naturelle et sélection sexuelle

Le sentiment de paradoxe concernant le phénomène du handicap repose sur l'idée que la bonne adaptation d'une espèce se traduit principalement par sa longévité, voire sa résistance aux prédateurs. C'est l'effet appelé **sélection naturelle**.

Mais, dans les organismes sexués, il ne suffit pas que les individus aient une bonne espérance de vie et soient robustes. Il faut aussi qu'ils soient efficaces pour trouver un partenaire sexuel et s'accoupler. C'est ce que déjà Darwin avait compris et appelé la **sélection sexuelle**

Sélection naturelle et sélection sexuelle

Le sentiment de paradoxe concernant le phénomène du handicap repose sur l'idée que la bonne adaptation d'une espèce se traduit principalement par sa longévité, voire sa résistance aux prédateurs. C'est l'effet appelé **sélection naturelle**.

Mais, dans les organismes sexués, il ne suffit pas que les individus aient une bonne espérance de vie et soient robustes. Il faut aussi qu'ils soient efficaces pour trouver un partenaire sexuel et s'accoupler. C'est ce que déjà Darwin avait compris et appelé la **sélection sexuelle**

Ceci a été beaucoup débattu parmi les biologistes de l'évolution, certains allant jusqu'à nier l'existence d'un effet de sélection sexuelle.

Sélection naturelle et sélection sexuelle

Le sentiment de paradoxe concernant le phénomène du handicap repose sur l'idée que la bonne adaptation d'une espèce se traduit principalement par sa longévité, voire sa résistance aux prédateurs. C'est l'effet appelé **sélection naturelle**.

Mais, dans les organismes sexués, il ne suffit pas que les individus aient une bonne espérance de vie et soient robustes. Il faut aussi qu'ils soient efficaces pour trouver un partenaire sexuel et s'accoupler. C'est ce que déjà Darwin avait compris et appelé la **sélection sexuelle**

Ceci a été beaucoup débattu parmi les biologistes de l'évolution, certains allant jusqu'à nier l'existence d'un effet de sélection sexuelle.

C'est pourtant sur cet effet que nous allons nous appuyer pour transformer le **paradoxe** du handicap en **principe** du handicap.

Des traits favorisant la sélection sexuelle

Nous disons donc que si les bois du cerf, la crinière des lions, la traine des paons, le chant (la cimbalisation) de la cigale ou la lumière des lucioles... attirent les femelles, ils et elles contribuent à l'efficacité reproductive de l'espèce.

Des traits favorisant la sélection sexuelle

Nous disons donc que si les bois du cerf, la crinière des lions, la traine des paons, le chant (la cimbalisation) de la cigale ou la lumière des lucioles... attirent les femelles, ils et elles contribuent à l'efficacité reproductive de l'espèce.

Mais **pourquoi** ces traits (caractères sexuels secondaires) qui attirent les femelles sont-ils toujours des handicaps de viabilité pour le mâle qui en est pourvu ?

Hypothèses

- Il y a des mâles de différente qualité.

Hypothèses

- Il y a des mâles de différente qualité.
- À chaque rencontre, le mâle cherche toujours à s'accoupler, la femelle peut accepter ou refuser.

Hypothèses

- Il y a des mâles de différente qualité.
- À chaque rencontre, le mâle cherche toujours à s'accoupler, la femelle peut accepter ou refuser.
- Il y a un bénéfice reproductif pour une femelle à s'accoupler à un mâle de bonne qualité (meilleure descendance).

Hypothèses

- Il y a des mâles de différente qualité.
- À chaque rencontre, le mâle cherche toujours à s'accoupler, la femelle peut accepter ou refuser.
- Il y a un bénéfice reproductif pour une femelle à s'accoupler à un mâle de bonne qualité (meilleure descendance).

C'est à dire qu'entre une sous-population où ce "choix" est fait et une où il n'est pas fait, (ou entre une espèce où il est mieux fait face à une où il est mal fait) c'est la première qui se multipliera le mieux et finira par s'imposer. C'est l'effet *comme si* l'espèce optimisait son efficacité reproductive.

Hypothèses

- Il y a des mâles de différente qualité.
- À chaque rencontre, le mâle cherche toujours à s'accoupler, la femelle peut accepter ou refuser.
- Il y a un bénéfice reproductif pour une femelle à s'accoupler à un mâle de bonne qualité (meilleure descendance).
- La qualité intrinsèque d'un mâle n'est **pas observée directement** par les femelles.

Hypothèses

- Il y a des mâles de différente qualité.
- À chaque rencontre, le mâle cherche toujours à s'accoupler, la femelle peut accepter ou refuser.
- Il y a un bénéfice reproductif pour une femelle à s'accoupler à un mâle de bonne qualité (meilleure descendance).
- La qualité intrinsèque d'un mâle n'est pas observée directement par les femelles.
- Le trait considéré est un **signal** de cette qualité.

Hypothèses

- Il y a des mâles de différente qualité.
- À chaque rencontre, le mâle cherche toujours à s'accoupler, la femelle peut accepter ou refuser.
- Il y a un bénéfice reproductif pour une femelle à s'accoupler à un mâle de bonne qualité (meilleure descendance).
- La qualité intrinsèque d'un mâle n'est pas observée directement par les femelles.
- Le trait considéré est un **signal** de cette qualité.

Question subsidiaire Pourquoi est-ce dans ce sens et pas symétriquement?

Hypothèses

- Il y a des mâles de différente qualité.
- À chaque rencontre, le mâle cherche toujours à s'accoupler, la femelle peut accepter ou refuser.
- Il y a un bénéfice reproductif pour une femelle à s'accoupler à un mâle de bonne qualité (meilleure descendance).
- La qualité intrinsèque d'un mâle n'est pas observée directement par les femelles.
- Le trait considéré est un **signal** de cette qualité.

Question subsidiaire Pourquoi est-ce dans ce sens et pas symétriquement?

Réponse parce que la femelle a une seule portée par saison, tandis que le mâle peut féconder toutes les femelles qui l'accepteront, donc pas de bénéfice reproductif à "faire le difficile" donc pas de pression sélective sur les femelles pour signaler leur qualité.

Hypothèses

- Il y a des mâles de différente qualité.
- À chaque rencontre, le mâle cherche toujours à s'accoupler, la femelle peut accepter ou refuser.
- Il y a un bénéfice reproductif pour une femelle à s'accoupler à un mâle de bonne qualité (meilleure descendance).
- La qualité intrinsèque d'un mâle n'est pas observée directement par les femelles.
- Le trait considéré est un **signal** de cette qualité.

Question subsidiaire Pourquoi est-ce dans ce sens et pas symétriquement?

Réponse parce que la femelle a une seule portée par saison, tandis que le mâle peut féconder toutes les femelles qui l'accepteront, donc pas de bénéfice reproductif à "faire le difficile" donc pas de pression sélective sur les femelles pour signaler leur qualité. (Faux si les mâles sont "fidèles".)

Mais pourquoi ce signal est-il un handicap ?

Explication 1a

Le **signal** doit être **coûteux**, si-non, il peut faire l'objet d'une **tricherie**: si il n'y a pas de coût pour émettre le signal, tous les individus peuvent l'émettre au niveau maximum, donc il ne signale plus rien et ne produit aucun avantage évolutif. Donc il n'est pas sélectionné par l'évolution.

Explication 1a

Le **signal** doit être **coûteux**, si-non, il peut faire l'objet d'une tricherie: si il n'y a pas de coût pour émettre le signal, tous les individus peuvent l'émettre au niveau maximum, donc il ne signale plus rien et ne produit aucun avantage évolutif. Donc il n'est pas sélectionné par l'évolution.

Explication 1b

On a souvent dit que si le signal est coûteux, il est crédible, parce qu'il indique que son émetteur est assez robuste pour se permettre ce coût (cette perte de viabilité). Cette explication en termes de *crédibilité* est très voisine de la précédente, mais un peu moins satisfaisante.

Mathématiques pour enfants sages

Deuxième théorème de Lapallice

Quand on est au sommet d'une montagne, si on s'écarte ça ne monte pas.

Explication en termes d'analyse marginaliste

Notations

q la qualité du ♂ considéré

Explication en termes d'analyse marginaliste

Notations

- q la qualité du ♂ considéré
- s le niveau du signal qu'il émet

Relations

$$s = S(q)$$

Explication en termes d'analyse marginaliste

Notations

- q la qualité du ♂ considéré
 s le niveau du signal qu'il émet
 V son espérance de vie en années

Relations

$$s = S(q)$$
$$V = F(q, s)$$

Explication en termes d'analyse marginaliste

Notations

q la qualité du ♂ considéré

s le niveau du signal qu'il émet

V son espérance de vie en années

Relations

$$s = S(q)$$

$$V = F(q, s)$$

$q \backslash s$	0	0.1	0.2	0.3	...	1
0.1	2	1.8	1.5	1.3	...	0
0.2	4	3.8	3.2	2	...	0
0.3	6	5	4.2	3	...	0
⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮
1	20	15	12	8	...	0

$$V = F(q, s)$$

Explication en termes d'analyse marginaliste

Notations

- q la qualité du ♂ considéré
 s le niveau du signal qu'il émet
 V son espérance de vie en années
 A le nombre de ♀ qu'il attire par an

Relations

$$s = S(q)$$
$$V = F(q, s)$$
$$A = G(s)$$

Explication en termes d'analyse marginaliste

Notations

- q la qualité du ♂ considéré
 s le niveau du signal qu'il émet
 V son espérance de vie en années
 A le nombre de ♀ qu'il attire par an
 N le nombre de descendants

Relations

- $s = S(q)$
 $V = F(q, s)$
 $A = G(s)$
 $N = V \times A$ ou proportionnel.

Explication en termes d'analyse marginaliste

Notations

- q la qualité du ♂ considéré
 s le niveau du signal qu'il émet
 V son espérance de vie en années
 A le nombre de ♀ qu'il attire par an
 N le nombre de descendants

Relations

- $s = S(q)$
 $V = F(q, s)$
 $A = G(s)$
 $N = V \times A$ ou proportionnel.

Soit s optimal pour un q fixé. Si on augmente s , par hypothèse ça fait augmenter A , puisque le signal est “fait pour ça”. Si ça faisait augmenter aussi V , on voit que ça ferait augmenter le produit $V \times A = N$ ce qui contredirait le deuxième théorème de Lapalice.

Explication en termes d'analyse marginaliste

Notations

- q la qualité du ♂ considéré
 s le niveau du signal qu'il émet
 V son espérance de vie en années
 A le nombre de ♀ qu'il attire par an
 N le nombre de descendants

Relations

- $s = S(q)$
 $V = F(q, s)$
 $A = G(s)$
 $N = V \times A$ ou proportionnel.

Soit s optimal pour un q fixé. Si on augmente s , par hypothèse ça fait augmenter A , puisque le signal est "fait pour ça". Si ça faisait augmenter aussi V , on voit que ça ferait augmenter le produit $V \times A = N$ ce qui contredirait le deuxième théorème de Lapalice.

Donc *augmenter s diminue l'espérance de vie V .*

Explication en termes d'analyse marginaliste

Notations

- q la qualité du ♂ considéré
 s le niveau du signal qu'il émet
 V son espérance de vie en années
 A le nombre de ♀ qu'il attire par an
 N le nombre de descendants

Relations

- $s = S(q)$
 $V = F(q, s)$
 $A = G(s)$
 $N = V \times A$ ou proportionnel.

Soit s optimal pour un q fixé. Si on augmente s , par hypothèse ça fait augmenter A , puisque le signal est “fait pour ça”. Si ça faisait augmenter aussi V , on voit que ça ferait augmenter le produit $V \times A = N$ ce qui contredirait le deuxième théorème de Lapalice.

Donc *augmenter s diminue l'espérance de vie V .*

Le signal est nécessairement un **handicap**.

Explication en termes d'analyse marginaliste

Notations

- q la qualité du ♂ considéré
 s le niveau du signal qu'il émet
 V son espérance de vie en années
 A le nombre de ♀ qu'il attire par an
 N le nombre de descendants

Relations

- $s = S(q)$
 $V = F(q, s)$
 $A = G(s)$
 $N = V \times A$ ou proportionnel.

Soit s optimum. Augmentons-le de δs : $s \rightarrow s + \delta s$ Dans ce changement...

Explication en termes d'analyse marginaliste

Notations

q la qualité du ♂ considéré
 s le niveau du signal qu'il émet
 V son espérance de vie en années
 A le nombre de ♀ qu'il attire par an
 N le nombre de descendants

Relations

$s = S(q)$
 $V = F(q, s)$
 $A = G(s)$
 $N = V \times A$ ou proportionnel.

Soit s optimum. Augmentons-le de δs : $s \rightarrow s + \delta s$ Dans ce changement...

$$F(q, s + \delta s) - F(q, s) = \delta V,$$

$$G(s + \delta s) - G(s) = \delta A. \quad \text{Par hypothèse, } \delta A > 0.$$

Explication en termes d'analyse marginaliste

Notations

q la qualité du ♂ considéré
 s le niveau du signal qu'il émet
 V son espérance de vie en années
 A le nombre de ♀ qu'il attire par an
 N le nombre de descendants

Relations

$s = S(q)$
 $V = F(q, s)$
 $A = G(s)$
 $N = V \times A$ ou proportionnel.

Soit s optimum. Augmentons-le de δs : $s \rightarrow s + \delta s$ Dans ce changement...

$$F(q, s + \delta s) - F(q, s) = \delta V,$$

$$G(s + \delta s) - G(s) = \delta A. \quad \text{Par hypothèse, } \delta A > 0.$$

$$\delta N = (V + \delta V) \times (A + \delta A) - V \times A = \delta V \times A + V \times \delta A + \delta V \times \delta A$$

Explication en termes d'analyse marginaliste

Notations

q la qualité du ♂ considéré
 s le niveau du signal qu'il émet
 V son espérance de vie en années
 A le nombre de ♀ qu'il attire par an
 N le nombre de descendants

Relations

$s = S(q)$
 $V = F(q, s)$
 $A = G(s)$
 $N = V \times A$ ou proportionnel.

Soit s optimum. Augmentons-le de δs : $s \rightarrow s + \delta s$ Dans ce changement...

$$F(q, s + \delta s) - F(q, s) = \delta V,$$

$$G(s + \delta s) - G(s) = \delta A. \quad \text{Par hypothèse, } \delta A > 0.$$

$$\delta N = (V + \delta V) \times (A + \delta A) - V \times A = \delta V \times A + V \times \delta A + \delta V \times \delta A$$

Si $\delta V \geq 0$, alors $\delta N > 0$, viole le 2ème théorème de Lapallice. $\Rightarrow \delta V < 0$

Explication en termes d'analyse marginaliste

Notations

q la qualité du ♂ considéré
 s le niveau du signal qu'il émet
 V son espérance de vie en années
 A le nombre de ♀ qu'il attire par an
 N le nombre de descendants

Relations

$s = S(q)$
 $V = F(q, s)$
 $A = G(s)$
 $N = V \times A$ ou proportionnel.

Soit s optimum. Augmentons-le de δs : $s \rightarrow s + \delta s$ Dans ce changement...

$$F(q, s + \delta s) - F(q, s) = \delta V,$$

$$G(s + \delta s) - G(s) = \delta A. \quad \text{Par hypothèse, } \delta A > 0.$$

$$\delta N = (V + \delta V) \times (A + \delta A) - V \times A = \delta V \times A + V \times \delta A + \delta V \times \delta A$$

Si $\delta V \geq 0$, alors $\delta N > 0$, viole le 2ème théorème de Lapalice. $\Rightarrow \delta V < 0$

Principe du handicap : augmenter le signal diminue l'espérance de vie.

Voilà la théorie des jeux

On s'intéresse à trouver la stratégie $S_{\sigma}(q)$ **évolutionnairement stable**, ce qui suppose qu'on se pose *en même temps* la question de la stratégie évolutionnairement stable des femelles, qui détermine $A = G_{\phi}(s)$.

Voilà la théorie des jeux

On s'intéresse à trouver la stratégie $S_{\sigma}(q)$ **évolutionnairement stable**, ce qui suppose qu'on se pose *en même temps* la question de la stratégie évolutionnairement stable des femelles, qui détermine $A = G_{\phi}(s)$.

Évolutionnairement stable = aucun des deux ne peut améliorer strictement sa situation en changeant de stratégie.

Voilà la théorie des jeux

On s'intéresse à trouver la stratégie $S_{\sigma}(q)$ **évolutionnairement stable**, ce qui suppose qu'on se pose *en même temps* la question de la stratégie évolutionnairement stable des femelles, qui détermine $A = G_{\phi}(s)$.

Évolutionnairement stable = aucun des deux ne peut améliorer strictement sa situation en changeant de stratégie.

C'est un problème de **théorie des jeux de signaux**.

Un modèle plus détaillé

P.B. & F. Hamelin: Simple signaling games of sexual selection (Grafen's revisited). *Journal of Mathematical Biology* **69**, pp. 1719-1742. 2014.

P.B. Evolutionary Dynamics of the Handicap Principle: An Example. *Dynamic Games and Applications* **5**, pp 214-227. 2015.

On a fait quatre modèles où ...

- La *qualité* des mâles est leur longévité (à l'effet du signal près)
- Elle est "équirépartie" entre 0 et 1.
- La saison des amours dure un temps T chaque année.
- Mâles et femelles errent solitaires dans la nature et se rencontrent "au hasard" (à une fréquence moyenne donnée).
- Les femelles déjà fécondées ne sont plus disponibles pour s'accoupler.

Stratégie des femelles

Avec le temps, les femelles sont capables d'identifier la stratégie $S_{\sigma}(q)$ des mâles. Elles “connaissent” donc la qualité q du mâle qui les courtise.

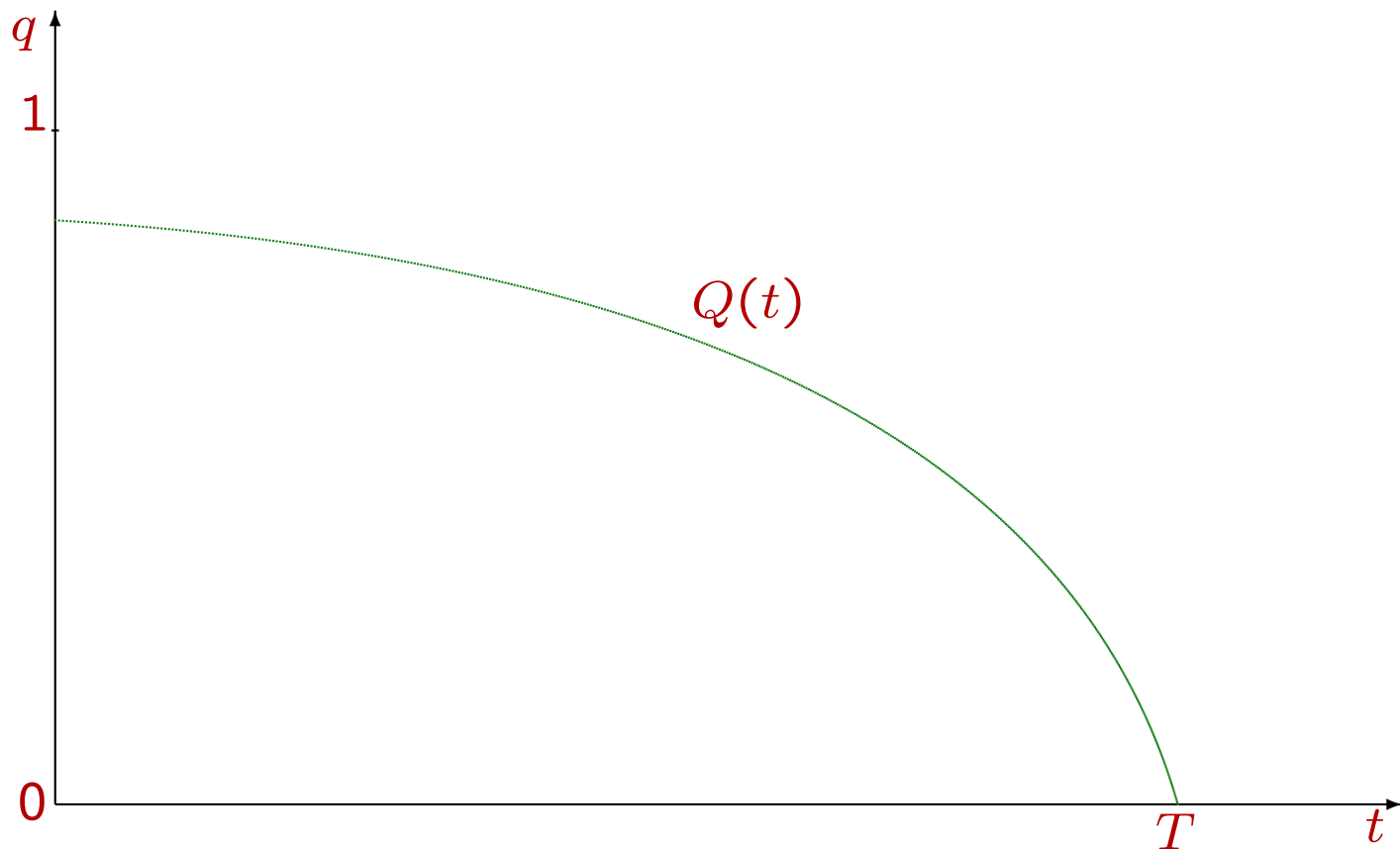
On peut déterminer la qualité “en moyenne” $Q(t)$ du mâle avec lequel elles accepteront de s'accoupler si ce n'est déjà fait au temps t .

Elles acceptent de s'accoupler la première fois qu'un mâle rencontré a une qualité (perçue) $q \geq Q(t)$.

Par un petit miracle, on a une forme explicite de la courbe $Q(t)$ pour chacun des quatre modèles. Elles sont toujours strictement décroissantes.

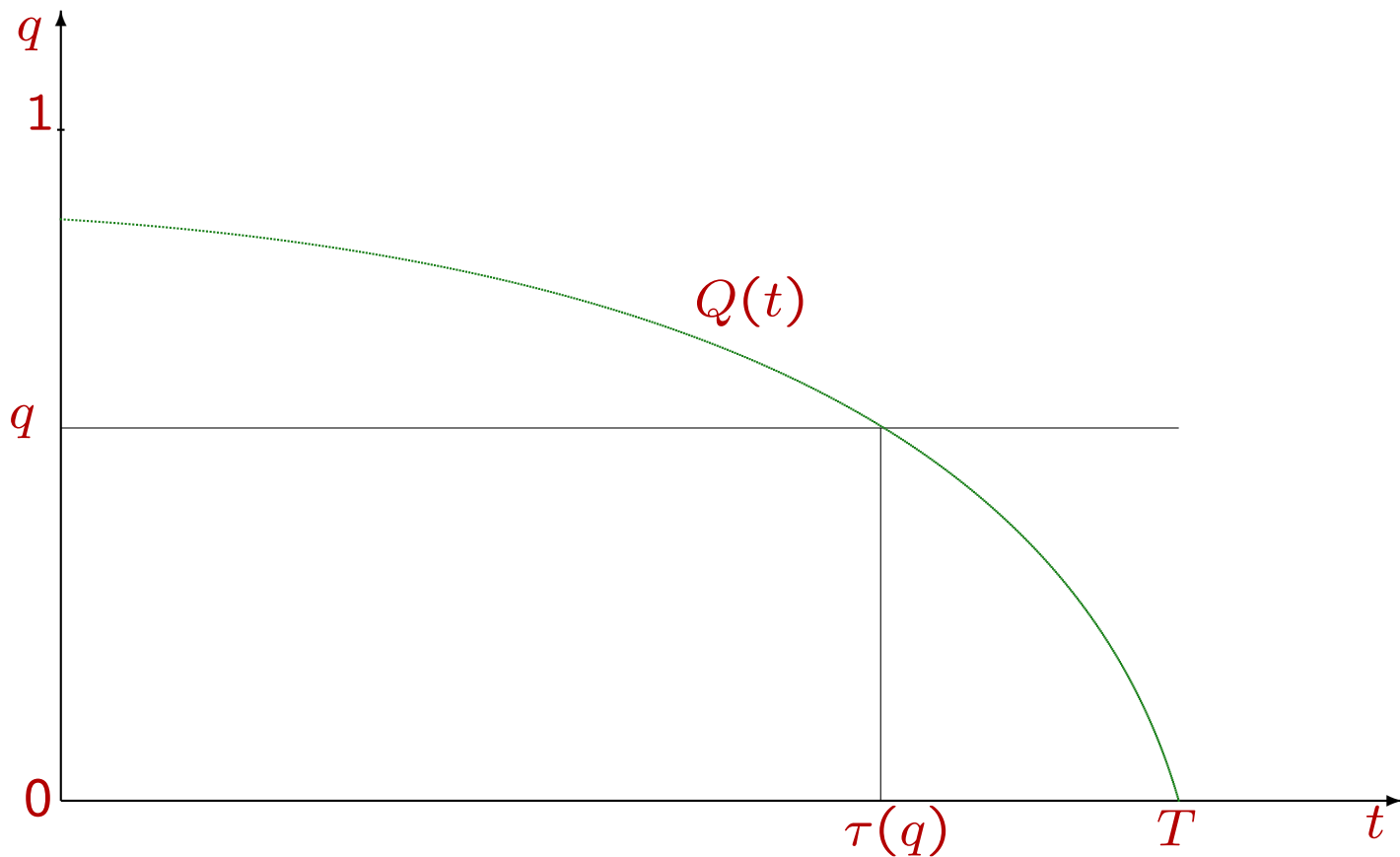
Sort des mâles

Un mâle de qualité q ne s'accouplera qu'après l'instant $t = \tau(q)$ tel que $Q(\tau(q)) = q$. (On sait calculer la fonction $\tau(q)$.)



Sort des mâles

Un mâle de qualité q ne s'accouplera qu'après l'instant $t = \tau(q)$ tel que $Q(\tau(q)) = q$. (On sait calculer la fonction $\tau(q)$.)



Sort des mâles

Un mâle de qualité q ne s'accouplera qu'après l'instant $t = \tau(q)$ tel que $Q(\tau(q)) = q$. (On sait calculer la fonction $\tau(q)$.)

On peut (plus difficilement) déterminer la stratégie "optimum" (d'équilibre), et l'espérance de vie $V = F(q, S_{\sigma^*}(q))$. Par un grand miracle, on a encore des formes explicites !

Validation

Un mâle de qualité q ne s'accouplera qu'après l'instant $t = \tau(q)$ tel que $Q(\tau(q)) = q$. (On sait calculer la fonction $\tau(q)$.)

On peut (plus difficilement) déterminer la stratégie "optimum" (d'équilibre), et l'espérance de vie $V = F(q, S_{\sigma}(q))$. Par un grand miracle, on a encore des formes explicites !

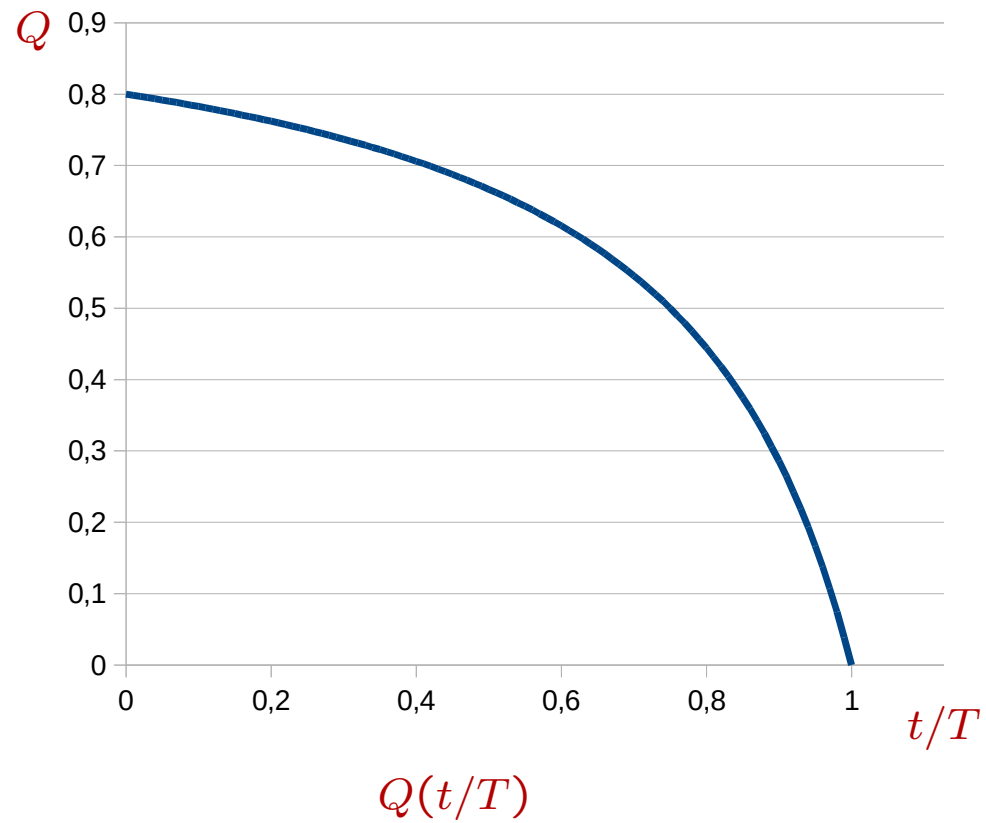
Il faut éliminer les modèles qui donnent des courbe de survie irréalistes. Le meilleur de nos modèles est le plus simple. Il pose $q \in [0, 1]$ et

$$V = V_1 \times (q - s)$$

pour un coefficient V_1 espérance de vie d'un individu de qualité **1** qui ne signalerait pas.

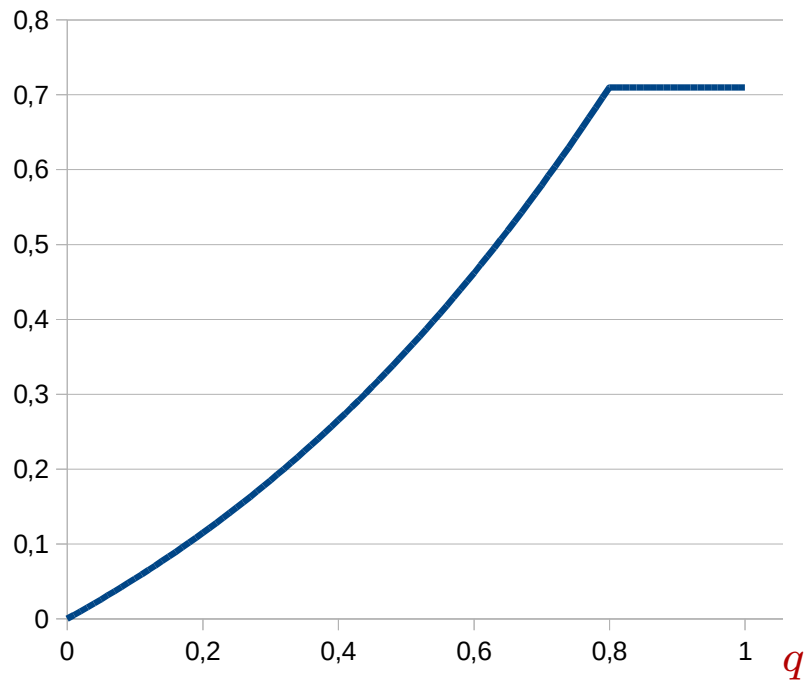
Quelques résultats numériques

Femelles

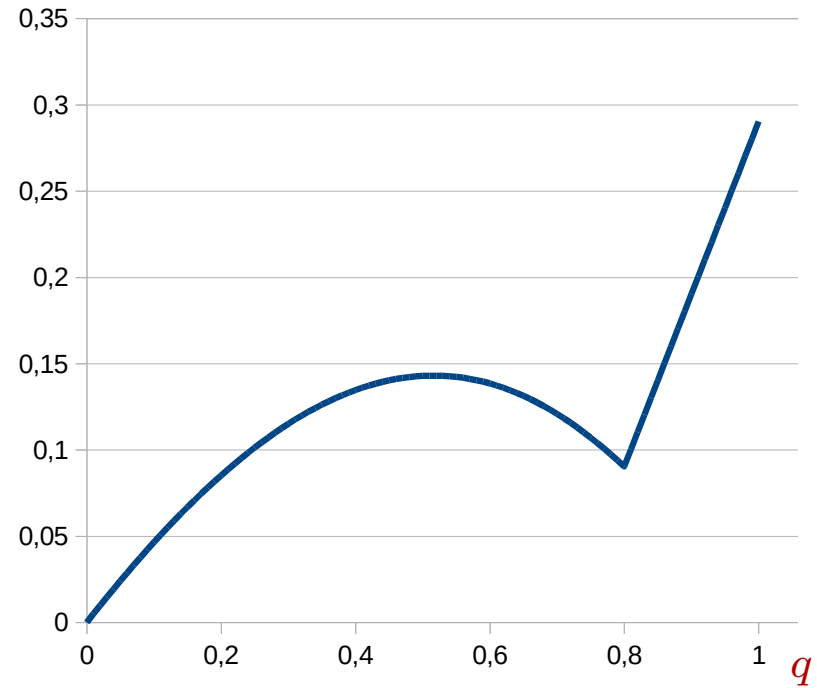


Quelques résultats numériques

Mâles



$S_{\sigma}(q)$



$V(q)/V_1$

De l'évolution à l'équilibre

On a déterminé ces stratégies et ces courbes en admettant qu'on observe l'équilibre où les espèces se comportent **comme si** elles optimisaient leur efficacité reproductive. Mais le raisonnement (de théorie des jeux de signaux) qui permet ces calculs est **compliqué**.

L'évolution peut-elle produire l'équivalent de ce raisonnement ?

On a montré qu'un modèle crédible de l'évolution par petites modifications des comportements vers l'amélioration de l'efficacité reproductive (la "dynamique adaptative") permettait en effet de "converger" vers cet équilibre.

OUF !

The end

Remerciements

Éric Wajnberg (INRA)

Frédéric Hamelin (Agrocampus Ouest, Rennes)

Vous