Détermination du sexe selon la température chez les crocodiles

Sylvain Arlot

Groupe de Travail Mathématiques et Biologie

19 Novembre 2002

Table des matières

1 Modèle simple avec densité-dépendance **2**
1.1 Construction du modèle 2
1.2 Propriétés du système 4

2 Comparaison entre une détermination du sexe génétique (GSD) et par la température (TSD) **7**
2.1 TSD 7
2.2 GSD 8
2.3 Avantages de la TSD sur la GSD 8

3 Modèle structuré par âge **8**
3.1 Hypothèses et variables 8
3.2 Equations du modèle 10
3.3 Simulations numériques 11
3.4 Stabilité de la population de femelles de la région I 11
3.5 Réponse à une catastrophe environnementale et rôle du sex ratio 13
3.6 Comparaison TSD/GSD 17

Introduction

Les espèces actuelles de crocodiles existent depuis plus de 100 millions d'années, et sont pratiquement inchangées depuis 63 millions d'années et l'extinction des dinosaures. On peut s'interroger sur les causes de leur grande capacité de survie. Une des différences majeures entre les crocodiles et la plupart des autres espèces est que leur sexe est déterminé par la température d'incubation de l'œuf durant la gestation. A basse température, ce sont des femelles qui se développent. A haute température, on obtient des mâles. Les valeurs limite varient selon les espèces. Par exemple, pour *Alligator mississippiensis*, les femelles sont produites en-dessous de 30 °C ou au-dessus de 35 °C (mais elles ne sont pas viables en général), les mâles à 33 °C. A 32 °C, on obtient environ 50% des deux sexes.

Un aspect fondamental du problème est qu'il existe trois types de sites d'incubation : les marais humides (30 °C), les marais secs (30 à 34 °C) et les levées (terre ferme élevée, 34 °C). C'est donc le choix du site d'incubation par les femelles qui détermine le sexe de la portée. La femelle tient compte de la température, et elle préfère les sites qui sont les plus proches de son propre site d'incubation. Elle a donc tendance à choisir un site où seules des femelles vont naître. Mais le nombre de bons sites est limité, ce qui oblige les femelles à se déplacer vers des régions légèrement plus chaudes. Il est donc clair que le sex ratio doit être fortement biaisé en faveur des femelles. Notre objectif est de présenter un modèle de ce système de reproduction expliquant la plus grande résistance des crocodiles aux mauvaises conditions environnementales.

Dans un premier temps, on se contentera d'un modèle simple avec densité-dépendance. On construira ensuite un second modèle tenant compte des effets de l'âge. A chaque fois, on comparera la détermination du sexe avec la température (TSD) et la détermination du sexe génétique (GSD), en nous intéressant notamment au sex ratio.

1 Modèle simple avec densité-dépendance

1.1 Construction du modèle

On distingue 3 sites de nidification :
I les marais humides, produisant 100% de femelles.
II les marais secs, produisant 50% de femelles et 50% de mâles.
III les levées, produisant 100% de mâles

La population est divisée en quatre classes dont les effectifs à l'instant t

sont $f_1(t)$ et $f_2(t)$ pour les femelles qui ont incubé dans les régions I et II respectivement, $m_2(t)$ et $m_3(t)$ pour les mâles ayant incubé dans les régions II et III respectivement.

Le nombre de sites d'incubation dans la région I est limité. Par conséquent, seule une fraction F des femelles peut y faire incuber ses œufs. Notons k_1 la capacité de charge de la région I. F doit s'écrire comme une fonction de f_1 et de k_1, proche de 1 pour f_1 petit et proche de 0 pour f_1 grand. On peut raisonnablement choisir

$$F = \frac{k_1}{k_1 + f_1} \tag{1.1}$$

pour approcher F.

Notons b le taux de naissances effectif (c'est-à-dire tenant compte de la taille C de la portée, de la prédation des œufs et de la grande mortalité des jeunes, autrement dit la survie S) et d le taux de mortalité (indépendant de l'âge). L'équation d'évolution de f_1 s'écrit :

$$\frac{df_1}{dt} = b\frac{k_1}{k_1 + f_1} f_1 - df_1 \tag{1.2}$$

Le taux de naissance b est une fonction de la population mâle totale, $m(t) = m_2(t) + m_3(t)$. Il est raisonnable de prendre

$$b = b(m) = \frac{b_0 m}{c + m} \to b_0 \text{ pour } c \text{ petit} \tag{1.3}$$

où c est une constante. Les données expérimentales montrent que c est petit. L'équation (1.2) est alors découplée des autres équations qui vont suivre.

Les femelles restantes veulent faire leur nid dans la région II :

$$f_{\text{II}} = f_2 + (1 - F)f_1 = f_2 + \frac{f_1^2}{k_1 + f_1} \tag{1.4}$$

Comme précédemment, la capacité de charge k_2 de la région 2 ne permet qu'à une fraction

$$\frac{k_2}{k_2 + f_{\text{II}}} \approx \frac{k_2}{k_2 + f_1 + f_2} \tag{1.5}$$

de le faire. Les portées qui en résultent étant de 50% de mâles et 50% de femelles, on en déduit les deux équations suivantes :

$$\begin{cases} \dfrac{df_2}{dt} = \dfrac{b}{2}\left[f_2 + \dfrac{f_1^2}{k_1 + f_1}\right]\left[\dfrac{k_2}{k_2 + f_1 + f_2}\right] - df_2 \\ \dfrac{dm_2}{dt} = \dfrac{b}{2}\left[f_2 + \dfrac{f_1^2}{k_1 + f_1}\right]\left[\dfrac{k_2}{k_2 + f_1 + f_2}\right] - dm_2 \end{cases} \tag{1.6}$$

Enfin, les femelles qui n'ont pu faire leur nid ni en I ni en II vont en III :

$$f_{\rm III} = \frac{f_{\rm II}^2}{k_2 + f_{\rm II}} \approx \left[\frac{f_1^2}{k_1 + f_1} + f_2\right]\left[\frac{f_1 + f_2}{k_2 + f_1 + f_2}\right] \tag{1.7}$$

et seule une fraction

$$\frac{k_3}{k_3 + f_{\rm III}} \approx \frac{k_3}{k_3 + f_1 + f_2} \tag{1.8}$$

en a la possibilité (les autres ne peuvent faire leur nid dans aucun site convenable), d'où la dernière équation de notre modèle :

$$\frac{dm_3}{dt} = b_0\left[\frac{k_3}{k_3 + f_1 + f_2}\right]\left[\frac{f_1^2}{k_1 + f_1} + f_2\right]\left[\frac{f_1 + f_2}{k_2 + f_1 + f_2}\right] - dm_3. \tag{1.9}$$

1.2 Propriétés du système

Analysons le système formé par les équations (1.2), (1.6) et (1.9). On trouve les équilibres en annulant les dérivées des trois variables. Hormis l'équilibre nul $(0, 0, 0, 0)$ (on voit facilement qu'il est instable en linéarisant le système), il y a un seul autre état d'équilibre donné par

$$\begin{aligned} f_1^* &= \left(\frac{b_0}{d} - 1\right) k_1 \\ m_2^* = f_2^* &= \frac{1}{2}\left[-A + \sqrt{A^2 + C}\right] \\ \text{avec } A = f_1^* - k_2\left(\frac{b_0}{2d} - 1\right) &\text{ et } C = \frac{2k_2 f_1^{*2}}{k_1} \\ m_3^* &= \frac{2k_3 f_2^*(f_1^* + f_2^*}{k_2(k_3 + f_1^* + f_2^*)} \end{aligned} \tag{1.10}$$

En supposant $b_0 \gg d$ (et c'est le cas dans la nature, b_0/d étant de l'ordre de 100 à 300), cela s'écrit

$$f_1^* \approx \frac{b_0 k_1}{d},\ m_2^* = f_2^* \approx \frac{b_0}{d} F_2(k1, k2),\ m_3^* \approx \frac{b_0}{d} F_3(k_1, k_2, k_3) \tag{1.11}$$

ce qui permet d'écrire le sex ratio

$$R = \frac{m_2^* + m_3^*}{f_1^* + f_2^* + m_2^* + m_3^*} \approx \phi(k_1, k_2, k_3). \tag{1.12}$$

Il est remarquable de noter que R ne dépend (asymptotiquement) que des caractéristiques environnementales k_1, k_2 et k_3 qui sont donc les paramètres

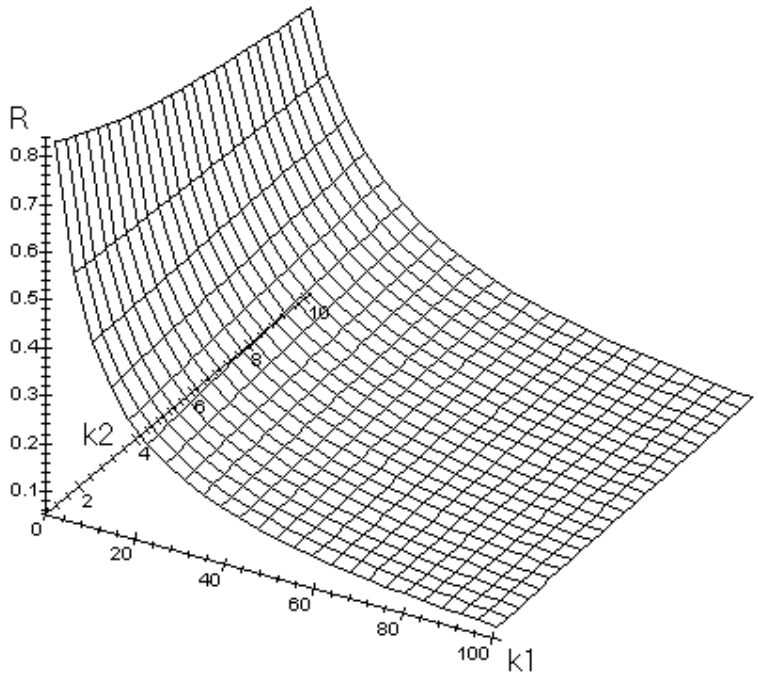

FIG. 1 – Valeur du sex ratio à l'équilibre en fonction de k_1 et k_2 avec $k_3 = 6.7$ et $b_0/d = 300$.

clés du système. On a estimé les capacités de charge relatives des trois régions par 79.7 : 13.6 : 6.7, ce qui donne avec (1.12) un sex ratio de 0.13, soit un mâle pour 8 femelles. La figure 1 montre que c'est la grande valeur de k_1 relativement à k_2 et k_3 qui est responsable d'un sex ratio biaisé en faveur des femelles.

Il est possible également d'étudier la stabilité de l'équilibre positif. Celui-ci est toujours stable, et il ne peut pas y avoir de solution périodique (figure 2). On peut aussi observer par des simulations les effets d'une catastrophe réduisant considérablement la population de crocodiles, pour tester la stabilité réelle (et non seulement locale du système). La figure 3 montre les résultats obtenus.

Intuitivement, voici comment les choses se passent après une importante réduction de la population : dans un premier temps, toutes les femelles vont

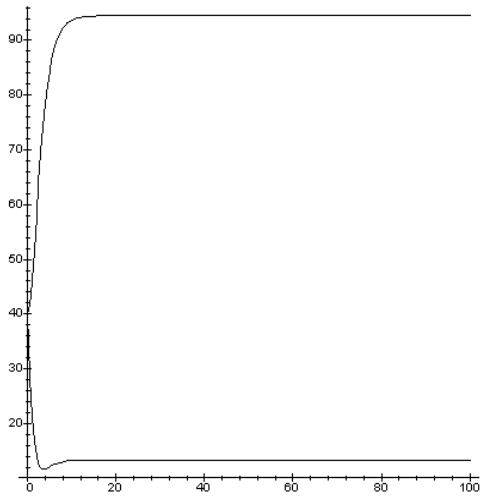

FIG. 2 – L'équilibre du système est atteint. L'effectif des femelles est bien supérieur à l'effectif des mâles, avec un sex ratio de 0.13.

pouvoir faire leur nid dans la région I. Ainsi, la population femelle va augmenter très rapidement, tandis que les quelques mâles restants auront des harems de plus en plus important, jusqu'à la saturation de la région I, et alors la population mâle (qui allait devenir limitante) augmente à son tour, jusqu'à revenir à l'équilibre.

On peut aussi se demander sous quelles conditions une catastrophe peut engendrer l'extinction de la population. Au vu de (1.2), cela se produirait certainement si l'on a $b < d$. Cette condition s'écrit, en utilisant (1.3),

$$m < cd/(b_0 - d). \tag{1.13}$$

Pour b_0 grand et c petit, cela nécessite presque l'extermination complète des mâles. Leur habitat naturel étant aquatique, il est quasiment impossible de tous les tuer. Autrement dit, il ne peut y avoir extinction que si tous les sites de nidification sont détruits.

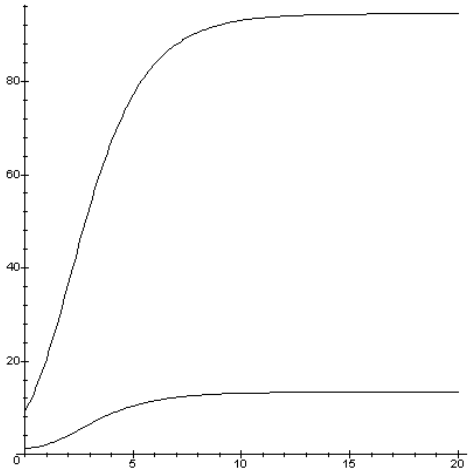

FIG. 3 – L'évolution du système après une catastrophe : on a pris pour conditions initiales les effectifs à l'équilibre divisés par 10.

2 Comparaison entre une détermination du sexe génétique (GSD) et par la température (TSD)

On se limite à deux régions (I et III avec les notations précédentes), par conséquent deux variables f_1 et m_3, deux paramètres démographiques b et d, deux paramètres environnementaux k_1 et k_3.

2.1 TSD

Le système s'écrit :

$$\begin{cases} \dfrac{df_1}{dt} = b\left[\dfrac{k_1}{k_1+f_1}\right] f_1 - df_1 \\ \dfrac{dm_3}{dt} = b\left[\dfrac{k_3}{k_3+f_1}\right]\left[\dfrac{f_1^2}{k_1+f_1}\right] - dm_3 \end{cases} \tag{2.14}$$

avec les conditions initiales $f_1(0) = f_0$ et $m_3(0) = m_0$. Le seul équilibre non-nul est

$$f_1^* = k_1\left(\frac{b}{d}-1\right) \text{ et } m_3^* = \frac{b}{d}\left(\frac{k_3}{k_3+f_1^*}\right)\left(\frac{f_1^{*2}}{k_1+f_1^*}\right). \tag{2.15}$$

Lorsque $b > d$, il est positif, stable, et on a alors un sex ratio

$$R = \frac{m_3^*}{m_3^*+f_1^*} = \frac{k_3(b-d)}{k_3 b + k_1(b-d)}. \tag{2.16}$$

2.2 GSD

Il n'y a plus qu'une seule région de capacité de charge $k_1 + k_3$ et des portées avec autant de mâles que de femelles, d'où le nouveau système :

$$\begin{cases} \dfrac{df_1}{dt} = \dfrac{b}{2}\left[\dfrac{k_1+k_3}{k_1+k_3+f_1}\right] f_1 - df_1 \\ \dfrac{dm_3}{dt} = \dfrac{b}{2}\left[\dfrac{k_1+k_3}{k_1+k_3+f_1}\right] f_1 - dm_3 \end{cases} \tag{2.17}$$

avec les conditions initiales $f_1(0) = f_0$ et $m_3(0) = m_0$. Le seul équilibre non-nul est

$$f_1^* = m_3^* = (k_1 + k_3)\left(\frac{b}{2d} - 1\right). \tag{2.18}$$

Lorsque $b > 2d$, il est positif, stable, et le sex ratio est alors toujours $R = 1/2$.

2.3 Avantages de la TSD sur la GSD

Les conditions d'existence d'un équilibre positif sont moins restrictives pour la TSD, si bien qu'une population dont les paramètres vérifient

$$1 < \frac{b}{d} < 2$$

reste stable avec la TSD, alors qu'elle s'éteindrait avec la GSD. Cela permet d'expliquer la plus grande résistance de ce type de populations. Plus précisément, en écrivant $b = C \times S \times b'$, on peut calculer la valeur minimale de $C \times S$ pour assurer la survie de la population. Dans le cas de la TSD, la condition s'écrit $CS > 0.22$, alors que pour la GSD on obtient $CS > 0.44$.

3 Modèle structuré par âge

Un des principaux défauts de notre modèle est qu'il ne tient pas compte de l'âge de maturité reproductive ou des phénomènes de vieillissement. Or, ces paramètres ont un rôle important à jouer chez les crocodiles. Nous allons donc construire un nouveau modèle, plus complexe, prenant en compte cet aspect du problème.

3.1 Hypothèses et variables

La population est toujours structurée en quatre classes décrites par f_1, f_2, m_2 et m_3. Désormais, ce sont des fonctions de deux variables a et t, $f_1(a,t)$

désignant la densité de population de femelles incubées en I à l'instant t, dans le domaine d'âges situé entre a et $a + da$. L'âge a est compris entre 0 et un âge maximal a_M, qui est de l'ordre de 70 ans. Les effectifs totaux à l'instant t s'obtiennent en intégrant par rapport à a :

$$F_1(t) = \int_0^{a_M} f_1(a,t)da. \tag{3.19}$$

Hypothèses : population fermée, les taux de naissance et de mort $b(a)$ et $d(a)$ ne dépendent que de l'âge. La mortalité est donc supposée indépendant du sexe.

On va faire le même raisonnement que dans le modèle sans âge, en définissant les fonctions de maternité b_{ij}, c'est-à-dire le nombre moyen de jeunes (par unité de temps) qui ont éclos avec succès d'un œuf pondu dans la région j par une femelle qui a incubé dans la région i (la moyenne est prise sur l'ensemble des femelles d'âge a provenant de la région i).

Notons $Q_1(t)$ le nombre de femelles sexuellement matures qui ont incubé dans la région I, soit

$$Q_1(t) = \int_0^{a_M} q_1(a) f_1(a,t)da, \tag{3.20}$$

où $q_1(a)$ est une fonction de poids qui traduit les effets de l'âge sur la reproduction (par exemple, les femelles les plus âgées ne se reproduisent plus). Seule une fraction $k_1/(k_1 + Q_1)$ peut faire un nid dans la région I. Les œufs ainsi incubés produisent exclusivement des femelles. On a donc

$$b_{11}(a, Q_1(t)) = CSb(a)\frac{k_1}{k_1 + Q_1} \tag{3.21}$$

où C est la taille de la ponte (en moyenne environ 40), S le taux de survie des œufs et des nouveaux-nés et $b(a)$ le taux de natalité âge-dépendant.

Les femelles qui n'ont pas pu pondre dans la région I vont dans la région II. Comme celle-ci a également un nombre limité de sites, une fraction $k_2/(k_2 + Q_1 + Q_2)$ peut y pondre, où $Q_2(t)$ est le nombre de femelles sexuellement matures qui ont incubé dans la région II. On a donc

$$b_{12}(a, Q_1(t), Q_2(t)) = CSb(a)\left[\frac{k_2}{k_2 + Q_1 + Q_2}\right]\left[\frac{Q_1}{k_1 + Q_1}\right] \tag{3.22}$$

$$b_{22}(a, Q_1(t), Q_2(t)) = CSb(a)\left[\frac{k_2}{k_2 + Q_1 + Q_2}\right]. \tag{3.23}$$

Les femelles restantes doivent aller pondre dans la région III, où une fraction $k_3/(k_3+Q_1+Q_2)$ peut faire un nid. Les fonctions de maternité sont alors données par

$$b_{13}(a,Q_1(t),Q_2(t)) = CSb(a)\left[\frac{k_3}{k_3+Q_1+Q_2}\right]\left[\frac{Q_1+Q_2}{k_2+Q_1+Q_2}\right]\left[\frac{Q_1}{k_1+Q_1}\right] \tag{3.24}$$

$$b_{23}(a,Q_1(t),Q_2(t)) = CSb(a)\left[\frac{k_3}{k_3+Q_1+Q_2}\right]\left[\frac{Q_1+Q_2}{k_2+Q_1+Q_2}\right] \tag{3.25}$$

3.2 Equations du modèle

C'est l'équations de conservation d'une population décrite par $n(a,t)$ (valable pour les quatre variables f_1, f_2, m_2 et m_3) :

$$dn(a,t) = \frac{\partial n}{\partial t}dt + \frac{\partial n}{\partial a}da = -d(a)n(a,t)dt \tag{3.26}$$

ce qui devient, en divisant par dt et en utilisant que $da/dt = 1$,

$$\begin{cases} \dfrac{\partial f_i}{\partial t}(a,t) + \dfrac{\partial f_i}{\partial a}(a,t) = -d(a)f_i(a,t) & \text{pour i=1,2} \\ \dfrac{\partial m_i}{\partial t}(a,t) + \dfrac{\partial m_i}{\partial a}(a,t) = -d(a)m_i(a,t) & \text{pour i=2,3} \end{cases} \tag{3.27}$$

Précisons les conditions aux bords, traduisant le fait que les naissances ont lieu à l'âge 0 :

$$f_1(0,t) = \int_0^{a_M} f_1(a,t)b_{11}(a,Q_1(t))da, \tag{3.28}$$

$$\begin{aligned} f_2(0,t) = &\frac{1}{2}\int_0^{a_M} f_1(a,t)b_{12}(a,Q_1(t),Q_2(t))da \\ &+ \frac{1}{2}\int_0^{a_M} f_2(a,t)b_{22}(a,Q_1(t),Q_2(t))da, \end{aligned} \tag{3.29}$$

$$m_2(0,t) = f_2(0,t) \tag{3.30}$$

$$\begin{aligned} m_3(0,t) = &\int_0^{a_M} f_1(a,t)b_{13}(a,Q_1(t),Q_2(t))da \\ &+ \int_0^{a_M} f_2(a,t)b_{23}(a,Q_1(t),Q_2(t))da, \end{aligned} \tag{3.31}$$

où l'on a

$$Q_1(t) = \int_0^{a_M} q_1(a)f_1(a,t)da \text{ et } Q_2(t) = \int_0^{a_M} q_2(a)f_2(a,t)da \tag{3.32}$$

Enfin, on impose les conditions initiales suivantes

$$f_i(a,0) = \phi_i(a) \text{pour i=1,2, } m_i(a,0) = \phi_i(a) \text{pour i=2,3,} \tag{3.33}$$

où les ϕ_i sont prises proportionnelles à

$$\phi(a) = c_1 + (c_2 - c_1)e^{-c_3 a}, \tag{3.34}$$

avec $c_1 = 3.376$, $c_2 = 135.970$ et $c_3 = 0.155$.

3.3 Simulations numériques

Le problème précédemment décrit étant trop complexe pour permettre une étude analytique, on l'a résolu numériquement, en remplaçant les dérivées partielles par des différences finies, et les intégrales par des sommes de Riemann.

Les valeurs numériques choisies sont tirées des mesures expérimentales : $k_1 : k_2 : k_3 = 79.7 : 13.6 : 6.7$, $C = 13.2$, $S = 0.295 \times 0.12$ et

$$b(a) = \begin{cases} 0.000 & 0 < a \leq 8 \\ 0.286 & 8 < a < 12 \\ 0.844 & 12 \leq a < a_M = 70 \end{cases} \qquad d(a) = \begin{cases} 0.151 & 1 < a < 11 \\ 0.000 & 11 \leq a < 31 \\ 0.139 & 31 \leq a < a_M = 70 \end{cases} \tag{3.35}$$

3.4 Stabilité de la population de femelles de la région I

Les femelles de la région I peuvent être considérées comme une population isolée. On définit alors le taux de reproduction net R_1 comme l'espérance du nombre de descendants (femelles) d'une femelle donnée au cours de sa vie lorsque la taille de la population mature est $Q_1(t)$. On a donc

$$R_1[Q_1(t)] = \int_0^{a_M} b_{11}(a, Q_1(t))\pi(a)da \tag{3.36}$$

où $\pi(a)$ est la probabilité pour qu'un individu survive jusqu'à l'âge a, soit

$$\pi(a) = e^{-\int_0^a d(s)ds}. \tag{3.37}$$

La population des femelles de la région I augmentera, diminuera ou restera constante selon la position de R_1 par rapport à 1. Il y aura donc un équilibre si et seulement si $R_1(Q_1) = 1$ a une solution non-nulle, c'est-à-dire que pour

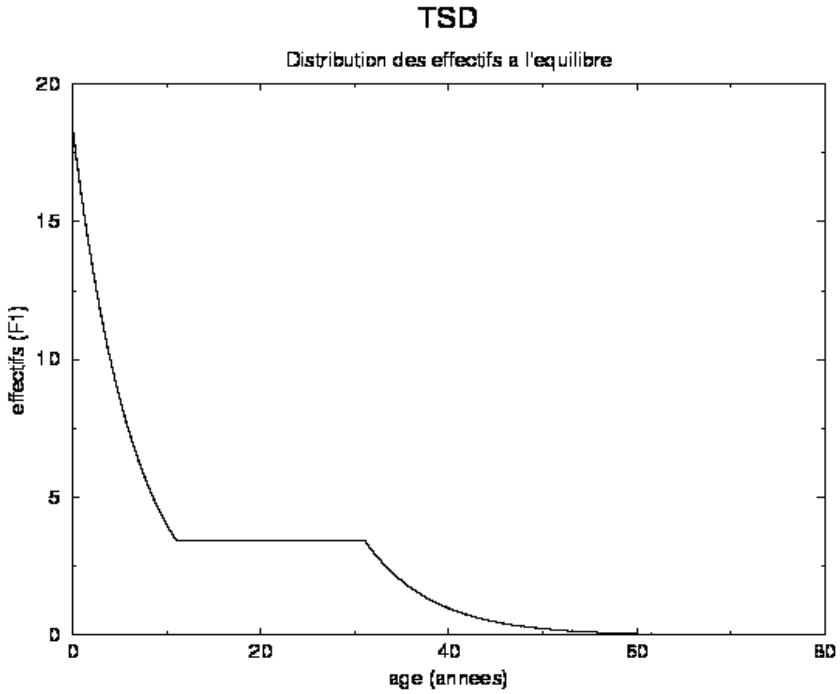

FIG. 4 – La distribution des effectifs en fonction de l'âge à l'équilibre (les valeurs numériques sont celles de f_1, mais la forme est la même pour f_2, m_2 et m_3).

chaque femelle, l'espérance du nombre de ses filles qui naîtront dans la région I est 1. Un calcul immédiat montre que

$$R_1(Q_1) = CS \int_0^{a_M} b(a) e^{-\int_0^a d(s)ds} da \frac{1}{1 + \frac{Q_1}{k_1}} \tag{3.38}$$

La condition d'existence d'un équilibre dans la région I est donc $CS > m$ où m est une constante qui dépend des fonctions $b(a)$ et $d(a)$. Numériquement, on trouve $m = 0.22$. Une valeur biologiquement réaliste du paramètre CS est 0.5.

Une population stable de femelles dans la région I donnera inévitablement des populations stables dans les régions II et III. Les simulations montrent effectivement qu'il existe un équilibre, qu'il est stable et atteint à partir de conditions initiales variées. Le sex ratio est alors 0.117. La figure 4 montre la distribution des âges à l'équilibre.

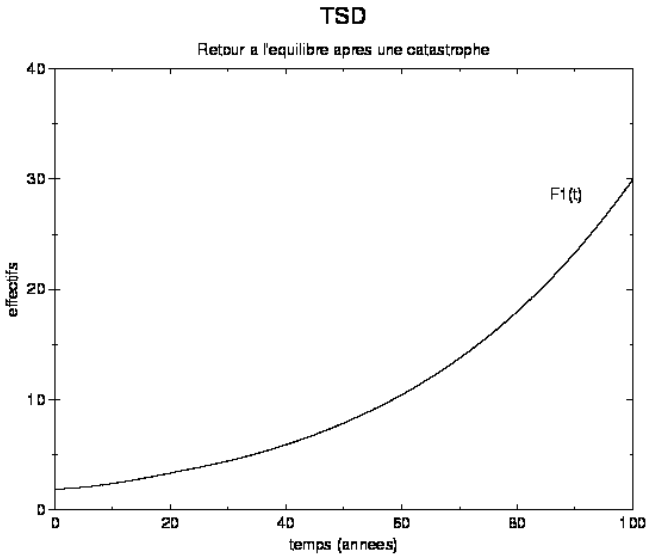

FIG. 5 – Evolution de l'effectif de femelles dans la région I immédiatement après une extinction massive (99%) : la croissance est exponentielle.

3.5 Réponse à une catastrophe environnementale et rôle du sex ratio

Nous connaissons désormais l'existence d'un équilibre. Il est intéressant de voir comment la population va réagir à une extinction massive. On a simulé la réponse du système à une extinction de 99% de la population, le sex ratio n'étant pas modifié. On observe une croissance exponentielle dans la région I (figure 5), tandis que les populations des régions II et III commencent par décroître (figure 6). Cela fait bien sûr diminuer le sex ratio (figure 8). C'est ce processus qui permet un retour rapide à l'équilibre : il faut avant tout des femelles (elles sont limitantes dans la reproduction) pour augmenter les naissances, et seulement ensuite des mâles (un petit nombre suffisait au départ), ce qui ramène le sex ratio à sa valeur d'équilibre. La figure 7 donne une vision à plus long terme de la réaction du système : l'équilibre est pratiquement atteint en moins de 300 ans.

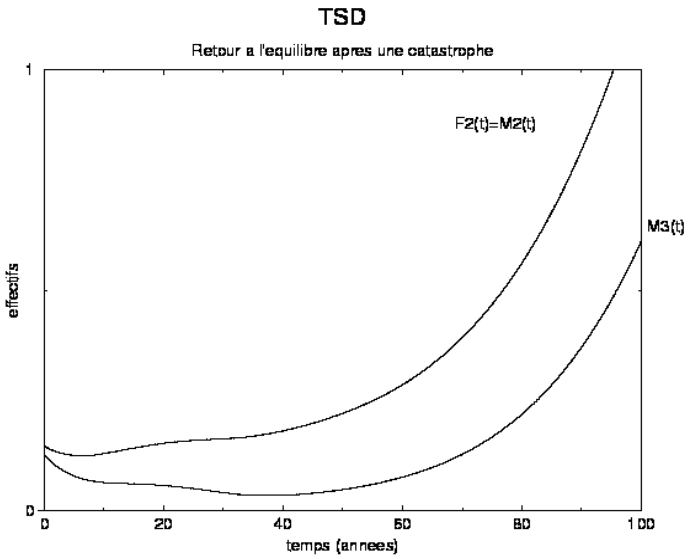

FIG. 6 – Evolution des effectifs dans les régions II et III immédiatement après une extinction massive (99%) : la légère décroissance initiale permet l'explosion initiale de f_1.

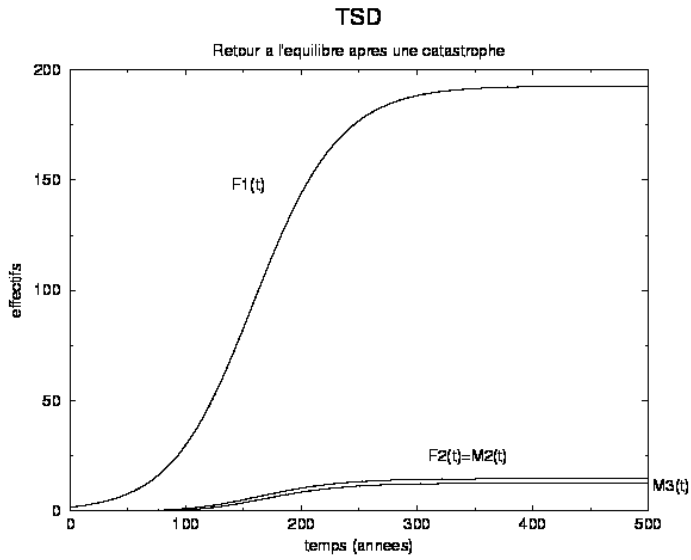

FIG. 7 – Le retour à l'équilibre après l'extinction de 99% de la population est très rapide (environ 300 ans).

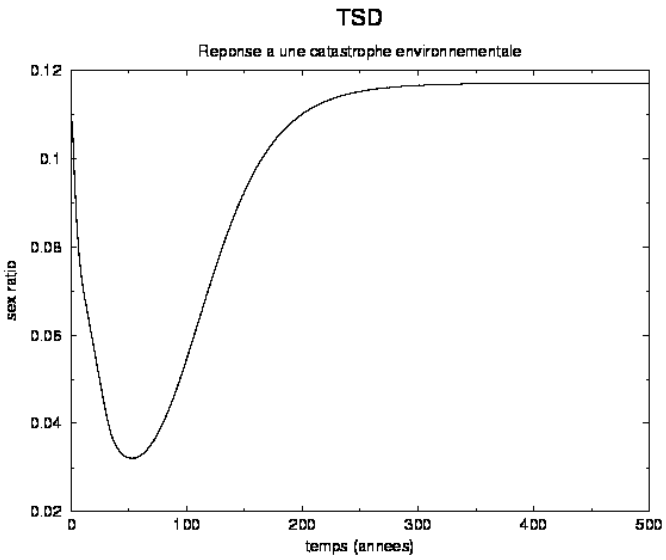

FIG. 8 – Après l'extinction de 99% de la population, la diminution initiale du sex ratio joue un rôle fondamentale dans le retour du système à son équilibre.

Le sex ratio jouant un rôle important dans notre modèle, il est intéressant de voir comment celui-ci est affecté par diverses modifications de l'environnement. Dans les trois simulations suivantes, on a laissé évoluer le système vers l'équilibre pendant 100 ans, puis on a modifié l'un des paramètres et on a regardé les conséquences pendant 400 ans. Tout d'abord, la figure 9 montre qu'une diminution de la qualité de l'environnement (par exemple, l'augmentation de la prédation sur les œufs, qui fait baisser S) cause une diminution du sex ratio. Ce biais plus important encore en faveur des femelles peut s'interpréter comme une augmentation du besoin de femelles pour que la reproduction suffise à assurer la survie de la population.

On s'intéresse ensuite (ce que nous avons vu avec (1.12) pour le modèle simple) à l'effet des capacités de charge k_1 et k_2 sur le sex ratio. Il est clair intuitivement (et ces simulations le confirment) que c'est k_1 qui permet de déséquilibrer le sex ratio en faveur des femelles, alors que k_2 et k_3 sont plus en faveur des mâles.

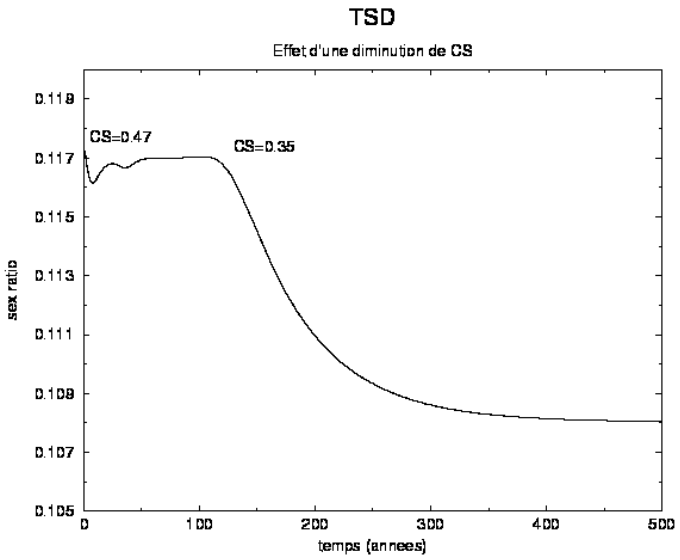

FIG. 9 – A $t = 100$, le paramètre CS est passé de la valeur 0.47 à 0.35 ; le sex ratio a fortement diminué en réponse à la baisse de qualité de l'environnement.

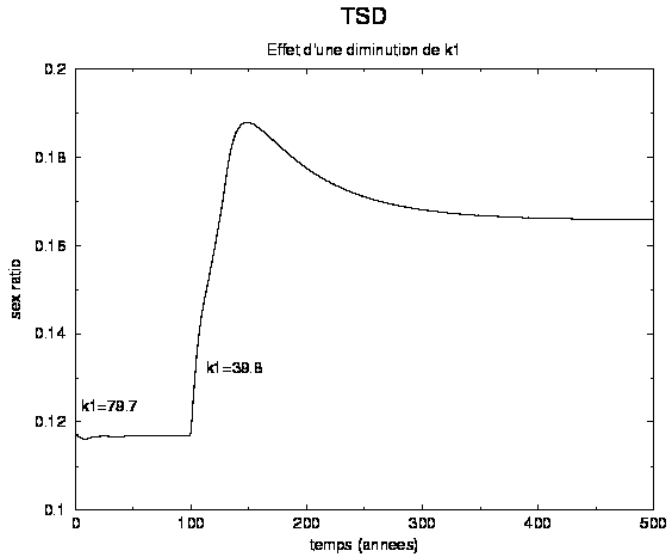

FIG. 10 – La diminution de k_1 de 79.7 à 39.8 cause une augmentation du sex ratio.

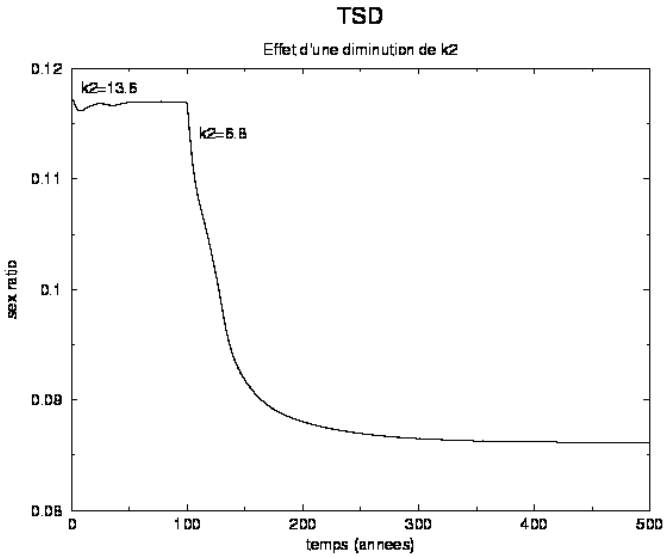

FIG. 11 – La diminution de k_2 de 13.6 à 6.8 cause une diminution du sex ratio.

3.6 Comparaison TSD/GSD

Nous venons de voir que l'adaptation à un environnement hostile se traduit par une diminution du sex ratio dans le cas de la détermination du sexe par la température (TSD). Lorsque le sexe est déterminé génétiquement (GSD), le sex ratio est maintenu à 0.5. Les simulations suivantes montrent en quoi cela se traduit par une plus grande fragilité de ces populations face à une extinction massive ou un environnement de mauvaise qualité.

Construisons tout d'abord un modèle avec âge dans le cas d'une détermination génétique du sexe. On a alors deux variables $f(a,t)$ et $m(a,t)$, une seule région de capacité $k = k_1 + k_2 + k_3$.

$$\begin{cases} \dfrac{\partial f}{\partial t}(a,t) + \dfrac{\partial f}{\partial a}(a,t) = -d(a)f(a,t) \\ \dfrac{\partial m}{\partial t}(a,t) + \dfrac{\partial m}{\partial a}(a,t) = -d(a)m(a,t) \end{cases} \tag{3.39}$$

avec les conditions aux bords

$$f(0,t) = \frac{1}{2}\int_0^{a_M} f(a,t)b(a,Q(t))da \tag{3.40}$$

$$m(0,t) = f(0,t) \tag{3.41}$$

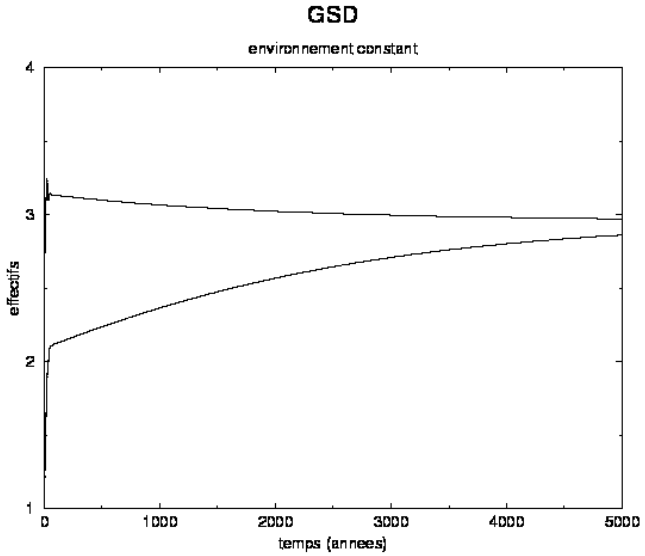

FIG. 12 – Avec la GSD, les deux conditions initiales semblent conduire à un même équilibre (après un temps plus long que 5000 ans).

où

$$Q(t) = \int_0^{a_M} q(a) f(a,t) da \tag{3.42}$$

et les conditions initiales

$$f(a,0) = \phi(a)\ m(a,0) = \psi(a). \tag{3.43}$$

Dans des conditions environnementales constantes, une telle population atteint un équilibre stable (figure 12).

Supposons que des extinctions massives (90%) se produisent tous les 300 ans (ce qui traduit une période de crise). Les figures 13 et 14 montrent la dynamique de la population avec les deux mécanismes de détermination du sexe. Il est clair que la capacité d'un retour rapide à un effectif suffisant est absolument nécessaire pour assurer la survie dans ces conditions. Alors qu'avec la GSD, l'extinction semble certaine, la TSD permet de passer cette crise sans dommages importants.

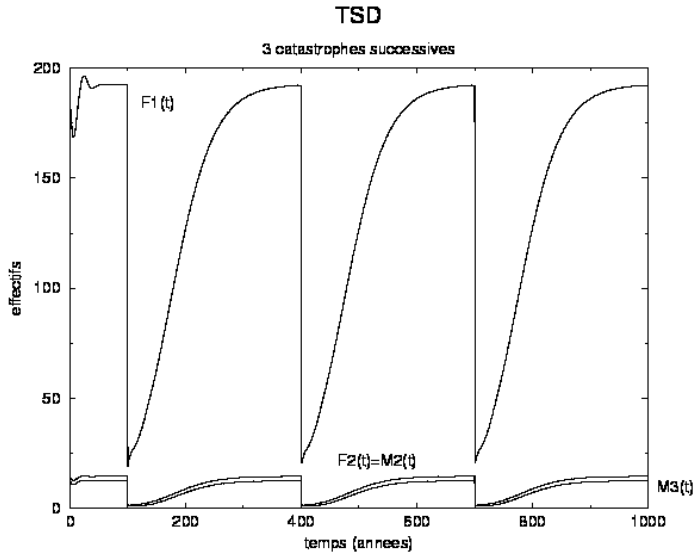

FIG. 13 – Dynamique de la population dans le cas de la TSD. Trois extinctions (90%) se produisent à $t = 100$ ans, $t = 400$ ans et $t = 700$ ans.

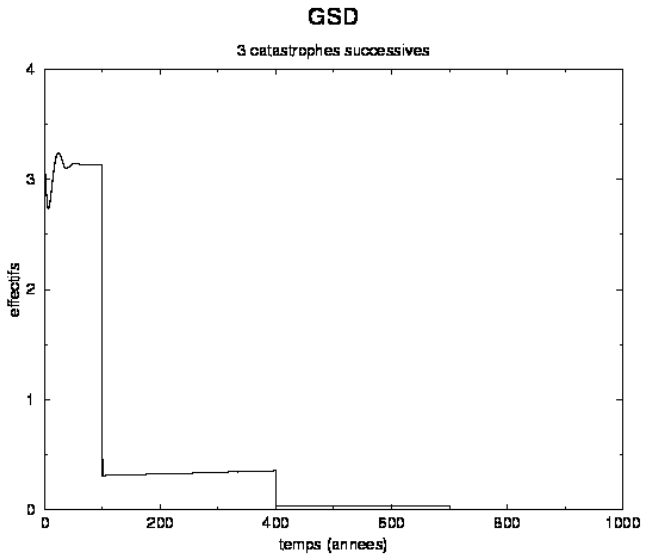

FIG. 14 – Dynamique de la population dans le cas de la GSD. Trois extinctions (90%) se produisent à $t = 100$ ans, $t = 400$ ans et $t = 700$ ans.

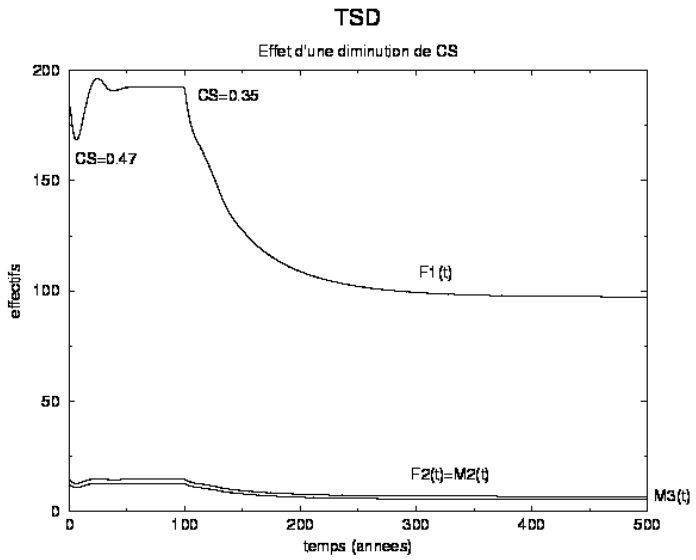

FIG. 15 – Effet d'une baisse de CS de 0.47 à 0.35, dans le cas de la TSD.

Nous avons vu avec le modèle simple que CS est un paramètre critique pour la survie de la population. Supposons qu'une modification environnementale cause une diminution de CS, et qu'il passe alors sous le seuil de 0.44 précédemment mis en évidence. Les figures 15 et 16 montrent le résultat des simulations numériques. Une population fonctionnant avec la GSD est bien plus affectée que si elle utilisait la TSD, et il semble bien que cela conduirait à l'extinction totale quelle que soit l'échelle en ordonnée. Au contraire, avec la TSD, les effectifs se stabilisent à un nouvel équilibre, plus faible mais non-nul.

Conclusion

Les deux modèles que nous venons d'étudier semblent expliquer comment la détermination du sexe par la température favorise la survie des crocodiles face à des conditions environnementales plus ou moins favorables. Nous avons vu que le sex ratio, fortement biaisé en faveur des femelles chez les crocodiles,

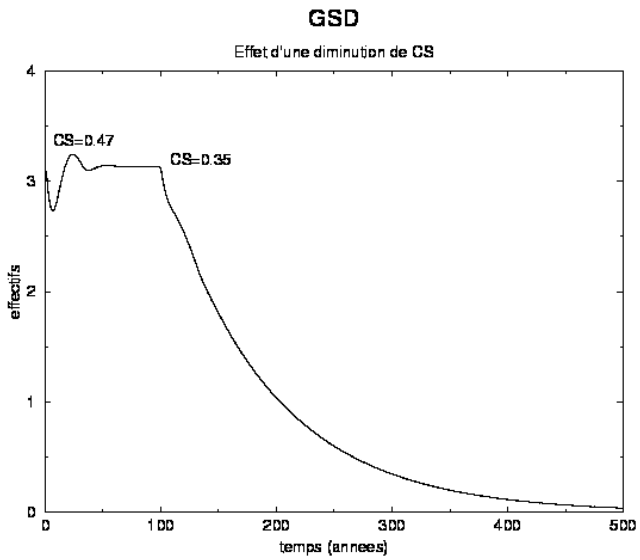

FIG. 16 – Effet d'une baisse de CS de 0.47 à 0.35, dans le cas de la GSD.

joue un rôle crucial dans la dynamique de leurs populations et dans leur survie. Cela suggère que la survie de l'espèce est bien plus important qu'un sex ratio optimal de 0.5 (alors que celui-ci est pourtant préférable d'un point de vue strictement individuel).

Références

[1] Murray J.D., *Mathematical biology. I. An introduction. Third edition. Interdisciplinary Applied Mathematics*, 17. Springer-Verlag, New York, 2002.