

ACADÉMIE DE MONTPELLIER


UNIVERSITÉ MONTPELLIER II  
SCIENCES ET TECHNIQUES DU LANGUEDOC

THÈSE

présentée à l'Université de Montpellier II Sciences et Techniques du Languedoc  
pour obtenir le diplôme de DOCTORAT (Arrêté du 30 mars 1992)

SPÉCIALITÉ :  
FORMATION DOCTORALE :  
ÉCOLE DOCTORALE :

BIOLOGIE DES POPULATIONS ET ÉCOLOGIE  
Évolution et Écologie  
Biologie des systèmes intégrés, Agronomie, Environnement



**Démographie animale  
et biologie des populations**

**modélisation et applications à la gestion d'espèces sauvages**

par  
**Germán González-Dávila**

Soutenue le 27 octobre 1994 devant le Jury composé de :

M. THALER Louis, Professeur, Montpellier II  
M. BERNSTEIN Carlos, Directeur de Recherche, CNRS, Lyon I  
M. DANCHIN Etienne, Directeur de Recherche, CNRS, Paris VI  
Mlle OLIVIERI Isabelle, Professeur, Montpellier II  
M. LEBRETON Jean-Dominique, Directeur de Recherche, CNRS, Montpellier

Président  
Examineur  
Examineur  
Examinatrice  
Directeur de Thèse

Rapporteurs :

Mme PONTIER Dominique, Maître de Conférence, Lyon I  
M. DANCHIN Etienne, Directeur de Recherche, CNRS, Paris VI



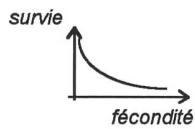


# 3

## Modélisation de $\lambda$ et de $R_0$ en présence de compensation entre paramètres : critique du *Lifetime Reproductive Success*

### 3.1 Introduction

Pendant les années 1980, l'école du *Lifetime Reproductive Success* (*LRS*) a développé un modèle *ad hoc* pour simplifier l'estimation du statut démographique des populations étudiées, plus précisément pour analyser les composantes de la *valeur sélective* déterminant le nombre moyen de descendants des individus d'une population (exemples dans Clutton–Brock éd. 1988 et Newton éd. 1989). En effet, *LRS* a simplifié le concept et le modèle sous-jacent du *taux de reproduction nette*  $R_0$  « l'espérance du nombre de descendantes *reproductrices* à qui une femelle nouvelle-née donnera naissance *durant* sa vie », prétendant que *LRS* ( $R_0$ ) est une mesure de la *valeur sélective*. Ceci est erroné si l'on considère les aspects dynamiques des populations (Stearns 1992:33). La force du *LRS* est qu'il est possible de l'estimer en échantillonnant uniquement le nombre de descendants des individus au cours de leur vie, tout en négligeant l'estimation de leur survie.



Une confusion s'est ainsi introduite avec l'usage de cette notion. En effet, dans certains cas, *LRS* équivaut à quelques composantes de la *valeur sélective* (e.g. Graffen 1988, Le Boeuf & Reiter 1988, Noordwijk & van Balen 1988, Partridge 1989, Lindén 1990). Dans d'autres cas, il constitue une bonne approche de la *valeur sélective* (Newton 1989) ou la *valeur sélective* elle-même (Gustafsson 1986). Parfois *LRS* devient un estimateur statistique de  $R_0$  (Fedigan *et al.* 1986, Brown 1988) ou un estimateur de la *valeur sélective* chez des espèces sémelpares ou dans les populations *stationnaires* des espèces itéropares. Enfin, *LRS* constitue une méthode permettant d'intégrer le compromis (*trade-off*) entre la reproduction et la survie car « *LRS* est la **somme** des contributions reproductives à tous les âges d'un individu *survivant* » (Partridge 1989); c'est-à-dire que l'on devrait dénombrer les descendantes de chaque individu dans *toutes* les occasions reproductives de sa vie, mais les utilisateurs du modèle *LRS* normalement ne tiennent pas compte des occasions que, n'ayant pas été vue, il est possible qu'un femelle se soit reproduite ou pas et conditionnellement à avoir survécu.

Brown a proposé (1988) un premier développement pour la décomposition de la variance de *LRS*, basé cependant sur la variance du *produit* des variables aléatoires non indépendantes (Goodman 1960, 1962) : la durée de vie reproductive  $L$  dépendante de la fécondité par occasion reproductive  $F_i$ , soit **en présence de *trade-off***.

Barrowclough et Rockwell (1993) ont proposé un développement alternatif fondé sur la variance d'une *somme* en nombre aléatoire de termes aléatoires, mais où le nombre est indépendant des termes (Feller 1970) : la durée de vie reproductive  $L$  et les fécondités  $F_i$ , respectivement, mais **en absence de *trade-off***.

Dans ce chapitre, après avoir rappelé pourquoi  $\lambda$  est la mesure indiquée (non  $R_0$ ) pour estimer la *valeur sélective* et montrer dans quelles conditions *LRS* peut être un estimateur statistique correct de  $R_0$ , nous développerons un modèle processus de ramification pour estimer  $\lambda$  et  $R_0$  dans des populations itéropares à l'aide de fonctions génératrices, en incluant un développement de leurs variances. Nous confirmerons que la loi pour une **somme aléatoire** (proposée par Barrowclough & Rockwell) représente mieux le cumul des descendants au cours d'une vie reproductive (phénomène *LRS*) et nous montrerons que, même en présence de *trade-offs*, les modèles démographiques fondamentaux sont toujours applicables et les plus pertinents.



## 3.2 Critique de LRS

On retrouve le *taux de reproduction nette* quand on calcule l'équation caractéristique de Lotka (éq. 1.3)  $\psi$  en 0, ou le polynôme caractéristique de la matrice de Leslie (éq. 1.9b, 1.11)  $\phi$  en 1 :

$$\psi(0) = \sum_t l_t m_t = R_0 = \sum_i f_i \prod_{j \geq 2}^i S_j = \phi(1) \quad (3.1)$$

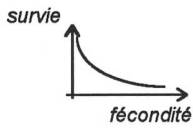
avec  $t, i, j$  âges des individus reproducteurs. Il n'y a pas de relation fonctionnelle entre  $\lambda$  et  $R_0$  (Keyfitz 1968, Charlesworth 1980) (Figure 1.2) mais :

$$\begin{array}{ll} \text{si la population décroît} & R_0 < \lambda < 1, \\ \text{si la population croît} & R_0 > \lambda > 1 \\ \text{si la population reste stationnaire} & R_0 = \lambda = 1 \end{array} \quad (3.2)$$

$R_0$  est un estimateur de la *valeur sélective* si, et seulement si, la population reste stationnaire, ou bien quand on s'intéresse à l'étude des équilibres évolutifs des phénotypes (Charnov 1990, Stearns 1992). Mais en étudiant la dynamique des populations,  $R_0$  sous-estime exponentiellement la *fitness* chez les populations en décroissance et la sur-estime exponentiellement chez les populations en croissance (Figure 1.2), parce que  $R_0$  n'est pas sensible à la durée de génération (voir section 1.1.2.3).

L'école LRS définit le *Lifetime Reproductive Success* d'un groupe ou classe donnée d'individus, comme la moyenne du nombre de descendants pendant leur vie (cela équivaut en fait au taux de remplacement  $R_0$ ). On peut *estimer* cette moyenne  $\overline{LRS}$  (notée ci-dessous LRS..) par le suivi du succès de la reproduction des individus du groupe étudié. L'échantillonnage des individus étant aléatoire, il faudrait des individus représentatifs des vraies fractions de reproducteurs, des estimations de ces fractions et des probabilités de réobservation ou recapture égalant 1 (faux dans les études de populations sauvages), pour qu'un ensemble d'observations type LRS (Tableau 3.1) soit vraiment représentatif de la population ou du groupe étudié.

Les avantages et les inconvénients apparaissent clairement si l'on formalise l'approche LRS comme le développement d'un **estimateur statistique de  $R_0$** , ce qui n'a pas été fait jusqu'à présent. Selon l'école LRS, LRS.. est la moyenne des sommes de descendants que les individus



d'une population ou groupe homogène produisent entre  $\alpha$  (l'âge de première reproduction) et  $\omega$  (âge de dernière reproduction), soit une approche longitudinale (les lignes  $LRS_i$  du Tableau 3.1)

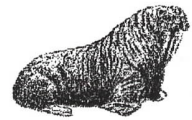
$$\begin{aligned}
 LRS_{..} &= \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \sum_{j=\alpha}^{\omega} m_{ij} \\
 &= \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n LRS_i
 \end{aligned}
 \tag{3.3}$$

où  $i$  correspond aux individus et  $j$  aux âges.

TABLEAU 3.1  
Succès reproductif d'un groupe d'individus pendant leur vie

Individus	Âges de reproduction : $j \in \{\alpha_i, \omega_i\}$										$\sum_{j=1}^d m_{ij}$
	1	2	3	...	$j$	...	$j+t$	$j+t+1$	$j+t+2$	...	
1	0	$m_{1\alpha_1}$	$m_{13}$	...	$m_{1j}$	...	$m_{1j+t}$	$m_{1\omega_1}$	0	...	$LRS_1$
2	0	0	$m_{2\alpha_2}$	...	$m_{2j}$	...	$m_{2j+t}$	$m_{1,j+t+1}$	$m_{2\omega_2}$	0	$LRS_2$
3	0	$m_{3\alpha_3}$	$m_{33}$	...	$m_{3j}$	...	$m_{3\omega_3}$	0	0	...	$LRS_3$
...	...	...	...	$m_{h,\alpha_h}$	...	...			...	...	...
$i$	0	0	$m_{i\alpha_i}$	...	$m_{ij}$	...	$m_{ij+t}$	$m_{i\omega_i}$	0	...	$LRS_i$
...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...
$n$	0	0	$m_{n\alpha_n}$	...	$m_{nj}$	...	$m_{nj+t}$	$m_{n\omega_n}$	0	...	$LRS_n$
$\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n m_{ij}$	0	$m_{.2}$	$m_{.\alpha}$	...	$m_{.j}$	...	$m_{.j+t}$	$m_{.\omega}$	$m_{.j+t+2}$	0	<b><math>LRS_{..}</math></b>

Les lignes contiennent le nombre de descendants  $m_{ij}$  qu'un individu produit à partir de l'âge de première reproduction  $\alpha_i$  jusqu'à l'âge de dernière reproduction  $\omega_i$  (âges qui varient d'un individu à l'autre). Par conséquent, les sommes des  $m_{ij}$  par ligne donnent le *Lifetime Reproductive Success* de chaque individu suivi. En fait, les observations  $m_{ij}$  correspondent aux fécondités brutes  $F_{ij}$  et les sommes seront incomplètes de que certains individus ne sont pas réobservés et dont on ignore leur succès reproductif pour certaines occasions. Les cellules grises indiquent ces cas. Les colonnes contiennent le nombre de descendants  $m_{ij}$  par classe d'âge, de façon à ce que l'on puisse estimer le nombre moyen de descendants par classe d'âge  $m_{.j}$  des individus suivis. Dans l'approche  $LRS$ ,  $LRS_{..}$  est la moyenne des sommes par ligne  $LRS_i$ . En revanche, considérer  $LRS_{..}$  comme la somme de moyennes des colonnes permettrait de considérer le  $LRS$  comme un estimateur statistique de  $R_0$ .



Cependant, on peut ranger les données du terrain prises au cours du temps  $t$  en approche transversale, et sous l'hypothèse de fécondité et survie âge-dépendantes considérer  $LRS_{..}$  comme la somme des moyennes de descendants par classe d'âge (les colonnes  $m_{.j}$  du Tableau 3.1) :

$$LRS_{..} = \sum_{j=\alpha}^{\omega} m_{.j} \quad (3.4)$$

L'espérance du nombre de descendants par classe d'âge  $m_{.j}$  intègre la fraction due à la probabilité de survie des reproducteurs car les valeurs de  $m_{.j}$  sont conditionnelles à la survie des individus se reproduisant à l'âge  $j$ , c'est-à-dire  $E[m_{.j}] = l_j m_j = \phi_j$  (cfr. éq. 1.3). L'espérance de  $LRS$  peut donc aussi s'exprimer comme l'espérance de la somme des moyennes transversales :

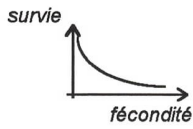
$$E[LRS] = E\left[\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n LRS_i\right] = E\left[\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \sum_{j=\alpha}^{\omega} m_{i,j}\right] = E\left[\sum_{j=\alpha}^{\omega} \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n m_{i,j}\right] = E\left[\sum_{j=\alpha}^{\omega} m_{.j}\right] \quad (3.5)$$

qui équivaut à la somme d'espérances transversales, soit la somme des fécondités nettes  $\phi_j$  ou taux de reproduction nette :

$$E\left[\sum_{j=\alpha}^{\omega} m_{.j}\right] = \sum_{j=\alpha}^{\omega} E[m_{.j}] = \sum_{j=\alpha}^{\omega} \phi_j = R_0 \quad (3.6)$$

Cette façon d'estimer  $R_0$ , dit  $LRS$ , colle de très près aux pratiques de terrain, intégrant les effets de compensation survie-fécondité. Cependant, elle constitue en même temps une simplification qui présente divers inconvénients.

Supposer que les individus suivis représentent suffisamment les fractions de reproducteurs du groupe et que ils sont réobservés toujours sauf s'ils meurent, est faux chez les populations sauvages. Il est donc impératif de corriger la moyenne des sommes longitudinales  $LRS_i$  par les probabilités de réobservation (permettant la correction de la survie intégrée), ainsi que par les fractions de non-reproducteurs (permettant la correction de la fécondité *brute* observée sur le terrain).



L'utilisation de cette méthode *ad hoc* est d'autant plus contre-indiquée que ce qui a été intégré ne peut plus être séparé pour une analyse ultérieure. On ne peut pas distinguer la variance d'échantillonnage de la variance parmi les individus (de différentes classes d'âge, par exemple). On ne connaît pas vraiment la variance des fécondités  $m_{ij}$  observées sur le terrain car *LRS* a intégré la fraction d'individus reproducteurs à leur survie, négligeant les probabilités de réobservation (ou recapture). A partir de l'équation (3.3) et sachant que la variance d'une variable aléatoire est  $Var[X] = E[X^2] - E^2[X]$ , on peut observer que dans l'approche *LRS* (longitudinale), la moyenne de descendants *par* individu est

$$\overline{LRS} = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n LRS_i \quad (3.7)$$

dont la variance peut s'écrire :

$$\begin{aligned} Var[LRS] &= E[LRS^2] - E^2[LRS] \\ &= E \left[ \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \sum_{j=\alpha}^{\omega} m_{ij}^2 \right] - E^2 \left[ \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \sum_{j=\alpha}^{\omega} m_{ij} \right] \end{aligned} \quad (3.8)$$

mais sans possibilité de décomposer les  $m_{ij}$ .

En fait, dans l'approche *LRS*, les données de terrain  $m_{ij}$  (Tableau 3.1) correspondent aux fécondités *brutes*  $F_{ij}$  qui doivent être corrigées par la fraction des reproducteurs (conformément à l'équation 1.2) et par la sex ratio, avant de les utiliser dans les modèles démographiques. Toute fécondité brute observée est conditionnelle aux probabilités  $l_j$  de survie et  $p_j$  de recapture ou réobservation d'un individu reproducteur appartenant à la fraction  $a_j$  de reproducteurs efficaces et dont la fécondité *brute* moyenne est  $F_j$ . L'approche *LRS* ne permet pas de distinguer, dans les  $m_{ij}$ , les variations du nombre de reproducteurs des variations de la fécondité brute, non plus séparer la variance due à la survie ou à la reproduction, car  $m_{ij}$  est un estimateur brut de la fonction  $\phi_j$ .

Bien que *LRS* puisse être considéré comme un estimateur statistique de  $R_0$ , collant très bien aux pratiques du terrain, il pourra l'être correctement uniquement dans des cas très précis ou sous certaines conditions, mais pas en général. Nous présentons alors un modèle pour les estimations de la *valeur sélective*  $\lambda$  et du *taux de reproduction nette*  $R_0$ . La modélisation de  $R_0$  comme une **somme aléatoire** permet une décomposition plus convenable de sa variance (Barrowclough & Rockwell 1993; pour les sommes aléatoires voir Feller 1970 p.301 problème 1).





### 3.3 Exemple de modélisation démographique pour la *valeur sélective* et pour $R_0$

#### 3.3.1 Méthode : processus de ramification

Dans le Chapitre 1, Section 1.1.3, nous avons présenté cet outil, classique en démographie de lignées familiales pour analyser les probabilités d'extinction (Jagers 1975, Taïb 1992) : les **fonctions génératrices de probabilité (fgp)**. Elles permettent donc d'obtenir, sous forme condensée, l'espérance et la variance d'une variable aléatoire discrète.

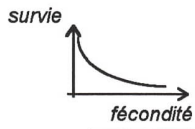
#### 3.3.2 Modèle pour la *valeur sélective* en présence de compensation survie-fécondité

On considère une population **itéropare**, mais par souci de simplicité, uniquement à deux classes d'âge, jeunes et adultes (e.g. mésange bleue). En présence de compensation survie-fécondité (*trade-off*) la reproduction génère un coût sur la survie ultérieure des adultes. Entre deux temps successifs, les adultes et leurs descendants survivants du temps  $t$  constituent la population de reproducteurs au temps  $t+1$ . Les hypothèses sous-jacentes sont:

- 1) environnement constant,
- 2) tous les individus suivent la même loi (monotype, monosite),
- 3) tous les individus sont indépendants entre eux,
- 4) tous les jeunes ont un destin indépendant,
- 5) la survie juvénile est constante et indépendante de la survie et la fécondité des adultes,
- 6) on ne modélise pas la dépendance de la densité,
- 6) le modèle ne tient pas compte du processus de sénescence,
- 7) la survie fécondité-dépendante du temps  $t+1$  est indépendante du temps  $t$ , et
- 8) le comportement du système au temps  $t+1$  est indépendant du temps  $t$ .

La variable aléatoire est la contribution des adultes au taux de multiplication  $\lambda$  avec une fécondité  $F = k$  descendants à chaque pas de temps, avec une probabilité  $P[F = k] = p_k$  et  $k = 0, 1, 2, \dots$ . Autrement dit, notre variable aléatoire discrète est la *fitness*.

La survie des adultes suit une loi Bernouilli (succès ou échec) et elle est **conditionnée** par le nombre  $k = 0, 1, 2, \dots$  de descendants. On note donc  $Ber(S_{(k)}) = (s(k))^n (1-s(k))^{1-n}$ , où  $n = 0$  ou  $1$ ,  $0 < s(k) \leq 1$ ,  $s(k) = P[S_{(k)} = 1 | F = k]$  et  $1 - s(k) = P[S_{(k)} = 0 | F = k]$ . La fonction



génératrice de probabilité (*fgp*) pour la survie dépendante de la fécondité en cycle annuel (reproduction d'abord, survie après) s'écrit

$$S_{(k)}(x) = P[S_{(k)} = 0 | F = k] + P[S_{(k)} = 1 | F = k]x \\ = (1 - s(k)) + s(k)x \quad (3.9)$$

Le nombre  $n$  de survivants parmi  $k$  jeunes suit une loi binomiale  $Bin(k; n, q) = \binom{n}{k} q^k (1 - q)^{n-k}$ , où  $0 < q \leq 1$  est la probabilité qu'un jeune survive et  $1 - q$  qu'il meure. Soit  $Q(x)$  la *fgp* de la survie des jeunes ; elle s'écrit (Feller 1970:268) :

$$Q(x) = \sum_{k=0}^n \binom{n}{k} q x^k (1 - q)^{n-k} = ((1 - q) + q x)^n \quad (3.10)$$

Pour la *fgp* de la *fitness* on a donc une *composition* (Feller 1970:266 et suiv.) des équations (3.9) et (3.10)

$$\mathcal{F}(x) = \sum_{k=0}^{\infty} p_k S_{(k)}(x) Q(x) \\ = \sum_{k=0}^{\infty} p_k (1 - s(k) + s(k)x) (1 - q + q x)^k \quad (3.11)$$

d'où

$$E[\lambda] = \frac{d\mathcal{F}(x=1)}{dx} = \sum_{k=0}^{\infty} p_k s(k) + q \sum_{k=1}^{\infty} k p_k = E[s] + q E[F] \quad (3.12)$$

La dérivée seconde de l'équation (3.11) calculée pour  $x = 1$ , et l'équation (3.12) conduisent à l'expression de la variance (Annexe 3A)

$$Var[\lambda] = E[s] - E^2[s] + 2q Cov[F, s] + q^2 Var[F] + E[F] Var q \quad (3.13)$$

### 3.3.3 Modèle pour $R_0$ avec compensation survie-fécondité

Le même type de modèle se prête au calcul de  $R_0$ . Il faut obtenir une expression qui intègre, tout au long de sa vie, les jeunes qu'un adulte moyen produit à chaque pas de temps, ce qui peut se faire par récurrence. Pour modéliser le processus de ramification que génère chaque individu reproducteur, à partir d'une chaîne de Markov, on relie  $j$  le nombre de jeunes produits au temps  $t-1$  et  $k$  le nombre de jeunes au temps  $t$ , et on considère la mortalité qu'implique une production de zéro jeunes (Tableau 3.2).



TABLEAU 3.2  
Probabilités de survie reproduction-dépendante par adulte  
ayant produit  $j$  descendants au temps  $t-1$  et  $k$  au temps  $t$

		$t-1$						
		ad.mort 0 jeunes	ad.vivant 0 jeunes	ad.vivant 1 jeune	ad.vivant 2 jeunes	...	ad.vivant $j$ jeunes	
fg.bivariée	$t$	ad.mort 0 jeunes	1	$1-s_0$	$1-s_1$	$1-s_2$	...	$1-s(j)$
		ad.vivant 0 jeunes	0	$s_0 p_0$	$s_1 p_0$	$s_2 p_0$	...	$s(j) p_0$
		ad.vivant 1 jeune	0	$s_0 p_1$	$s_1 p_1$	$s_2 p_1$	...	$s(j) p_1$
		ad.vivant 2 jeunes	0	$s_0 p_2$	$s_1 p_2$	$s_2 p_2$	...	$s(j) p_2$
		...	...	...	...	...	...	...
		ad.vivant $k$ jeunes	0	$s_0 p_k$	$s_1 p_k$	$s_2 p_k$	...	$s(j) p_k$

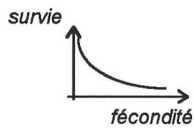
Etats possibles pour estimer  $R_0$ , pour chaque adulte (ad.), mort ou vivant, qui produit au temps  $t-1$ ,  $j$  jeunes ( $j = 0, 1, 2, \dots$ ) et  $k$  jeunes ( $k = 0, 1, 2, \dots$ ) au temps  $t$ ; dans les monômes de la fonction génératrice bivariée (*bgf*), on note  $x$  pour l'adulte,  $y$  pour les jeunes.

Considérons donc une *fonction génératrice bivariée de probabilité (fgb)*, notant  $x$  pour les adultes et  $y$  pour les jeunes. Pour la survie fécondité-dépendante des adultes on utilise l'équation (3.9). Pour le nombre de jeunes produits au temps  $t$  à probabilité  $p_k$ , la *fgp* est

$$\rho(y) = \sum_{k=0}^{\infty} p_k y^k \tag{3.14}$$

Le Tableau 3.2 indique l'ensemble d'états possibles de la chaîne. Celle-ci commence au temps  $t-1$  (marqué sur la première ligne du Tableau 3.2) avec un état absorbant défini par la mort de l'adulte au début du temps  $t-1$  sans produire des jeunes :  $f_t(x, y | \text{ad mort } t-1) = 1$ ; et plusieurs états qui seront aussi terminaux si l'adulte meurt après avoir produit  $j$  jeunes au temps  $t-1$  décrit par :  $f_t(x, y | \text{ad mort } t) = 1 - s(j)$ . Ceci impliquerait qu'on n'aura pas de  $x$  et pas de  $y$  au temps  $t$ . Après, à partir de la seconde ligne, on a plusieurs états progressifs si l'adulte survit de  $t-1$  à  $t$  et produit  $k$  jeunes au temps  $t$  :

$$f_t(x, y | 1 \text{ adulte vivant, } k \text{ jeunes}) = 1 - s(j) + s(j) x \sum_{k=0}^{\infty} p_k y^k \tag{3.15}$$



où  $s(j)$  est la survie de  $t-1$  à  $t$ ,  $j$  exprime le nombre de jeunes produits au temps  $t-1$ , et  $k$  le nombre de jeunes produits au temps  $t$ . Si l'on ajoute la loi Bernouilli de la survie des jeunes, cette fonction (éq. 3.15) permet d'obtenir par récurrence la *fgp bivariée (fgb)* de la longévité d'un adulte et du nombre de jeunes produits pendant sa vie :  $R_0$ .

Soit  $g(x,y)$  la *fgb* pour le cumul au cours du temps du nombre de jeunes  $y$  produits par adulte  $x$ . Ce cumul est une somme de variables aléatoires *QF* dont le nombre  $L$  (la longévité) est aussi aléatoire. Tous les jeunes qui deviennent adultes  $x$  se recrutant à la vie reproductive survivront ou non avec une probabilité fonction du nombre  $k$  de jeunes produits. Avec des probabilités  $1-s(k)$  de mourir et  $s(k)$  de survivre, une fraction  $s(k)$  des adultes se reproduiront au pas de temps suivant. Et ainsi de suite, intégrant à chaque pas de temps 1, 2, 3,... les gains des jeunes recrues  $k_1, k_2, k_3, \dots$  et les pertes des adultes décédés  $1-s(k_1), 1-s(k_2), 1-s(k_3), \dots$ . Ecrivons d'abord cette succession d'événements reproductifs sans introduire la survie des jeunes:

$$g(x, y) = x \sum_{k_1=0}^{\infty} p_{k_1} y^{k_1} \left( 1 - s(k_1) + s(k_1)x \sum_{k_2=0}^{\infty} p_{k_2} y^{k_2} \left( 1 - s(k_2) + s(k_2)x \sum_{k_3=0}^{\infty} p_{k_3} y^{k_3} (1 - \dots \right. \right. \tag{3.16}$$

équation qui se simplifie (Annexe 3B)

$$g(x, y) = \frac{x\rho(y) - x\zeta(y)}{1 - x\zeta(y)} \tag{3.17}$$

où  $\rho(y)$  est défini par l'équation (3.14) et  $\zeta(y) = \sum_{k=0}^{\infty} p_k y^k s(k)$ .

Pour exprimer le *trade-off* que la survie maintient avec la reproduction, on considère par exemple  $s(k) = e^{-(b+ck)}$ , où  $b$  est le taux de mortalité en l'absence de *trade-off*, et  $c$  est le logarithme du surplus de la mortalité par jeune produit en présence de *trade-off*. On peut donc réécrire (3.17) :

$$g(x, y) = \frac{x\rho(y) - xe^{-b}\rho(ye^{-c})}{1 - xe^{-b}\rho(ye^{-c})} \tag{3.18}$$


 ESPERANCE DE  $R_0$ 

Maintenant on peut ajouter la survie juvénile pour trouver la *fonction génératrice bivariée* du taux de reproduction nette :

$$h(x, y) = \frac{x\rho(1-q+qy) - xe^{-b}\rho((1-q+qy)e^{-c})}{1 - xe^{-b}\rho((1-q+qy)e^{-c})} \quad (3.19)$$

de laquelle on obtient respectivement, par dérivation par rapport à  $x$  et par rapport à  $y$  (Annexe 3C), les espérances de la longévité  $L$  et du  $R_0$  :

$$E[L] = \frac{\partial h}{\partial x}(1,1) = \frac{\rho(1) - \bar{S}}{[1 - \bar{S}]^2} = \frac{1}{1 - \bar{S}} \quad (3.20)$$

$$E[R_0] = \frac{\partial h}{\partial y}(1,1) = \frac{1}{1 - \bar{S}} \rho'(1) q = E[L] E[F] E[Q] \quad (3.21)$$

où  $\bar{S} = e^{-b}\rho(e^{-c})$

 VARIANCE DE  $R_0$ 

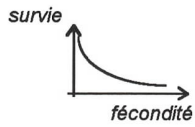
Concernant les variances il faut rappeler que la survie juvénile  $Q$  suit une loi Bernouilli, et pour la longueur de vie reproductive et le nombre de descendants par occasion reproductive on utilise respectivement les dérivées secondes par rapport à  $x$  des équations (3.19) et (3.14) (procédure décrite par l'équation 1.16 ; concernant la  $Var[L]$ , voir Annexe 3D) :

$$Var[Q] = q(1-q) = q - q^2 \quad (3.22)$$

$$Var[L] = \frac{\partial^2 h}{\partial x^2}(1,1) + \frac{\partial h}{\partial x}(1,1) - \left( \frac{\partial h}{\partial x}(1,1) \right)^2 = \frac{\bar{S}}{(1 - \bar{S})^2} \quad (3.23)$$

$$Var[F] = \rho''(1) + \rho'(1) - \rho'^2(1) = E[F^2] - E^2[F] \quad (3.24)$$

Pour obtenir la  $Var[R_0] = \frac{\partial^2 h}{\partial y^2}(1,1) + \frac{\partial h}{\partial y}(1,1) - \left( \frac{\partial h}{\partial y}(1,1) \right)^2$  on doit d'abord obtenir la dérivée seconde par rapport à  $y$  de l'équation (3.19) (Annexe 3E).



$$\frac{\partial^2 h}{\partial y^2}(1,1) = q^2 \left[ \frac{\rho''(1)}{[1-\bar{S}]} + \frac{2\rho'(1)}{[1-\bar{S}]^2} e^{-(b+c)} \rho'(e^{-c}) \right] \quad (3.25)$$

Considérons d'abord la variance de  $R_0$  en l'absence de *trade-off*. Ceci simplifie l'équation (3.25) car  $c = 0$ ,  $e^{-b} = \bar{S}$  et  $\rho'(e^{-c}) = \rho'(1)$  :

$$\frac{\partial^2 h}{\partial y^2}(1,1) = \frac{\rho''(1)q^2}{1-\bar{S}} + \frac{2\bar{S}\rho'^2(1)q^2}{[1-\bar{S}]^2} \quad (3.26)$$

équation correcte uniquement si  $L$  est indépendante de  $F$ , i.e. sans *trade-off*. D'où la variance (Annexe 3F) :

$$Var_b[R_0] = E^2[F]E^2[Q]Var[L] + E[L]E^2[Q]Var[F] + E[L]E[F]Var[Q] \quad (3.27)$$

variance notée sub- $b$  considérant la survie non dépendante de la fécondité. Ce résultat est exactement le même que celui proposé par Barrowclough et Rockwell (1993) fondé sur la décomposition de la variance d'une *somme de termes aléatoires en nombre aléatoire*  $\Sigma_X$  (voir plus loin, ainsi que Feller 1970 p.301 problème 1).

L'équation (3.27) permettra donc d'estimer le *poids* de chacune des composantes  $L$ ,  $F$  et  $Q$ , en la détermination de la variance totale. Les espérances des composantes supplémentaires, carrées ou non, déterminant ce poids. On peut réécrire l'équation (3.27) en termes de coefficients carrés de variations pour éclaircir ces poids :

$$\frac{Var_b[R_0]}{E^2[R_0]} = \frac{E^2[F]E^2[Q]Var[L] + E[L]E^2[Q]Var[F] + E[L]E[F]Var[Q]}{E^2[L]E^2[F]E^2[Q]}$$

$$(CV)_b^2[R_0] = (CV)^2[L] + \frac{1}{E[L]}(CV)^2[F] + \frac{1}{E[L]E[F]}(CV)^2[Q] \quad (3.28)$$

#### VARIANCE DE $R_0$ EN PRÉSENCE DE *TRADE-OFF*

En **présence** de *trade-off*, on doit corriger l'équation (3.27) avec un incrément  $\Delta Var$  (Annexe 3G). En accord avec l'équation (3.25) et rappelant que dans ce cas  $\bar{S} = e^{-b}\rho(e^{-c})$ , on a :

$$\Delta Var[R_0] = \frac{2\rho'(1)q^2 e^{-b} e^{-c} \rho'(e^{-c})}{[1-\bar{S}]^2} - \frac{2\rho'^2(1)q^2 \bar{S}}{[1-\bar{S}]^2}$$



$$= 2E^2[L]E[F]E^2[Q]Cov[S,F] = 2\frac{E^2[R_0]}{E[F]}Cov[S,F] \quad (3.29)$$

on peut alors écrire la **variance de  $R_0$**  en présence de *trade-off* :

$$\begin{aligned} Var_c[R_0] &= E^2[F]E^2[Q]Var[L] + E[L]E^2[Q]Var[F] \\ &+ E[L]E[F]Var[Q] + 2\frac{E^2[R_0]}{E[F]}Cov[S,F] \end{aligned} \quad (3.30)$$

variance notée sub-*c* en présence d'un compromis (*trade-off*) entre la fécondité et la survie ultérieure des reproducteurs.

En termes de coefficients carrés de variation de *LRS* en présence de *trade-off* :

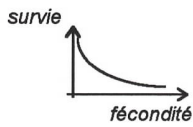
$$(CV)_c^2[R_0] = (CV)^2[L] + \frac{1}{E[L]}(CV)^2[F] + \frac{1}{E[L]E[F]}(CV)^2[Q] + \frac{2}{E[F]}Cov[S,F] \quad (3.31)$$

### 3.4 Discussion et conclusions

La décomposition de la variance de *LRS* a été un des principaux problèmes posés aux utilisateurs de *LRS*. Uniquement deux articles sont apparus depuis lors pour trouver une solution à ce problème. Brown (1988) l'a envisagé comme le **produit des variables aléatoires dépendantes** (sur la base des équations proposées par Goodman 1960, 1962; voir aussi Mood *et al.* 1974 p.180), c'est-à-dire compte tenue du *trade-off* entre la fécondité et la survie ultérieure que le *LRS* intègre. Alternativement, Barrowclough et Rockwell (1993) l'ont envisagé comme la *somme* d'un nombre aléatoire de termes aléatoires (sur la base de la solution au problème 1 p.301, Feller 1970), mais ils n'ont présenté que la solution pour le cas des variables *indépendantes*, c'est-à-dire en absence de *trade-off*.

De plus, étant par définition la *somme* des fécondités aléatoires  $F_j$  des individus reproducteurs d'une population ou groupe homogène durant leur vie (Partridge 1989), nous ne voyons pas la pertinence du développement de Brown (1988). *LRS* possède en fait un nombre aléatoire  $L$  de termes, et on peut donc noter avec Barrowclough & Rockwell (1993) (Annexe 3H) :

$$E[LRS]_{\Sigma} = E[\Sigma_L] = E[L]E[Q]E[F] \quad \text{B\&R.1}$$



et

$$Var[LRS]_{\Sigma} = E^2[Q]E^2[F]var[L] + E[L]E^2[Q]var[F] + E[L]E[F]var[Q] \quad \text{B\&R.2}$$

Exactement la même que l'équation (3.27) obtenue à l'aide de fonctions génératrices pour le cas **en absence de trade-off**.

En revanche, la décomposition de la variance fondée sur la loi du *produit*  $\Pi_{XY}$ , proposée par Brown (1988), conduit à des résultats différents. Lorsque l'on considère les variables aléatoires *dépendantes*, c'est-à-dire en présence d'un compromis (*trade-off*) *LRS* a pour espérance (suivant Mood *et al.* 1974:180) :

$$E[LF]_{\Pi} = E[L]E[F] + cov[L, F] \quad \text{B.1}$$

équation que personne, de l'école *LRS*, utilise (tout le monde omet le terme de la covariance).

Toujours est-t-il que Barrowclough et Rockwell (1993:294) remarquent que les variances diffèrent tandis que les espérances *coïncident* (eux considérant une *somme*, Brown considérant un *produit*). Cette coïncidence existe si, et seulement si, les variables aléatoires sont indépendantes. Si elles sont dépendantes, l'espérance du produit ne coïncide plus avec l'espérance de la somme. Il s'impose donc une remarque : Brown propose le produit de variables aléatoires *dépendantes* pour l'analyse de la variance, mais ne dit un seul mot à propos de l'espérance du *LRS* et c'est le cas que tous les utilisateurs de ce modèle *ad hoc* assument comme estimateur de l'espérance :  $E[LRS] = E[L]E[F]E[Q]$ , correspondant à la *somme* aléatoire, ou au *produit* de variables *indépendantes*.

La formule pour la variance proposée par Brown est

$$Var[LF]_{\Pi} = E^2[F]Var[L] + E^2[L]Var[F] + \mathcal{Q}[L, F] \quad \text{B.2}$$

où  $\mathcal{Q}[L, F]$  est un terme « complexe » (Brown 1988 p.440 ; voir Mood *et al.* 1974:180 pour la solution explicite à deux variables aléatoires *dépendantes*) supplémentaire représentant la covariation entre *L* et *F*. Brown applique la généralisation proposée par Goodman (1962) pour le cas du produit de *n* variables aléatoires et, utilisant comme exemple une population de loups et en ajoutant la survie juvénile *Q* (que Brown note *S*), décompose la variance de *LRS* comme (Annexe 3 I) :

$$Var[LRS] = E^2[L]E^2[F]Var[Q] + E^2[L]E^2[Q]Var[F] + E^2[F]E^2[Q]Var[L] + \mathcal{Z}[L, F, Q] \quad \text{B.3}$$



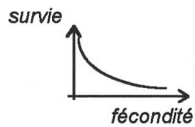


où  $\mathcal{Z}[L, F, Q]$  est le terme « complexe » incluant variations en  $L$ ,  $F$  et  $Q$ , ainsi que covariances entre elles et covariances de leurs carrés.

La décomposition de la variance de  $LRS$  proposée par Brown est donc symétrique et loin d'être parcimonieuse. En revanche, la décomposition proposée par Barrowclough et Rockwell n'est pas symétrique. A l'aide de fonctions génératrices, nous avons confirmé qu'il est correct de **modéliser  $LRS$  comme une somme aléatoire**. Voici ce qui se passe dans une population : les individus reproducteurs ont un nombre aléatoire de descendants  $F_{ij}$  ( $i$  par individu,  $j$  par classe d'âge) à chaque occasion reproductive, et le total des descendants au cours de leur vie est la *somme* de ces termes en nombre aléatoire  $L$  (cf. exemples posés par Feller 1970 p.288).

En résumé, nous avons donc obtenu deux **résultats** intéressants : 1) que  $LRS$  ne peut être un estimateur statistique de  $R_0$  qu'à condition de corriger les fécondités brutes collectées sur le terrain avec les fractions des reproducteurs et la sex ratio (car, en général, on ne modélise que la population de femelles), et de considérer les probabilités de réobservation des individus ; 2) une décomposition de la variance de  $R_0$  aussi pour les cas où un *trade-off* est présent (survie payante de la fécondité, en l'occurrence). Ceci dit, l'existence de compromis (*trade-offs*) entre paramètres démographiques n'est pas un argument valide pour utiliser des modèles *ad hoc* à la place des modèles démographiques

Parmi les défis suivants, dans la même ligne de modélisation, il convient d'évoquer trois : i) la modélisation de  $R_0$  tenant compte d'une structure d'âge au-delà de deux classes (question à propos de laquelle ni Brown ni Barrowclough et Rockwell se sont prononcés) ; ii) la présence d'autres *trade-offs*, comme le cas de survie juvénile dépendante de la fécondité des adultes et le coût de la reproduction payée en termes de variation de la fécondité future ; enfin, et notamment, iii) comportement du système au temps  $t + 1$  non indépendant du temps  $t$ . Il est possible de modéliser ce type de cas, à l'aide des processus de ramification, mais la complexité des fonctions génératrices augmente considérablement (Gosselin, comm.pers.) 🐾



RÉFÉRENCES CHAPITRE 3

- Barrowclough G.F. & Rockwell R.F. 1993.** Variance of Lifetime Reproductive Success: estimation based on demographic data. *Am.Nat.* 141:281-295.
- Brown D. 1988.** Components of Lifetime Reproductive Success. In Clutton-Brock T.H. *Reproductive Success. Studies of Individual Variation in Contrasting Breeding Systems*:439-453. Univ. Chicago Press, Chicago USA.
- Charlesworth B. 1980.** *Evolution in age-structured populations.* Cambridge Univ. Press, UK.
- Charnov E.L. 1990.** On evolution of age of maturity and the adult lifespan. *J.Evol.Biol.* 3:139-144.
- Clutton-Brock T.H. ed. 1988.** *Reproductive Success. Studies of Individual Variation in Contrasting Breeding Systems.* Univ. of Chicago Press, USA.
- Fedigan L.M., Fedigan L., Gouzoules S., Gouzoules H. & Koyama N. 1986.** Lifetime Reproductive Success in Female Japanese Macaques. *Folia Primatol.* 47:143-157.
- Feller W. 1970.** *An Introduction to Probability Theory and Its Applications.* John Wiley & Sons, New York.
- Goodman L.A. 1960.** On the exact variance of products. *J.Am.Stat.Ass.* 55:708-713.
- Goodman L.A. 1962.** The variance of the product of K random variables. *J.Am.Stat.Ass.* 57:54-60.
- Grafen A. 1988.** On the Uses of Data on Lifetime Reproductive Success. In Clutton-Brock T.H. ed. *Reproductive Success. Studies of Individual Variation in Contrasting Breeding Systems*:454-471. Univ. of Chicago Press, USA.
- Gustafsson L. 1986.** Lifetime reproductive success and heritability: Empirical support for Fisher's fundamental theorem. *Am.Nat.* 128:761-764.
- Jagers P. 1975.** *Branching Processes with Biological Applications.* John Wiley & Sons. U.K.
- Keyfitz N. 1968.** *Introduction to the mathematics of population.* Addison-Wesley Pub.Co. Mass. USA.
- Le Boeuf B.J. & Reiter J. 1988.** Lifetime Reproductive Success in Northern Elephant Seals. In Clutton-Brock T.H. ed. *Reproductive Success. Studies of Individual Variation in Contrasting Breeding Systems*: 344-362. Univ. of Chicago Press, USA.
- Lindén M. 1990.** *Reproductive investment and its fitness consequences in the great tit Parus major.* Unpubl. PhD Thesis, Univ. of Uppsala.
- Mood A.M., Graybill F.A. & Boes D.C. 1974.** *Introduction to the Theory of Statistics.* McGraw-Hill Ser. in Prob.&Stat., USA.
- Newton I. ed. 1989.** *Lifetime Reproduction in Birds.* Academic Press, UK.
- Noordwijk A.J. & van Balen J.H. 1988.** The Great Tit *Parus major*. In Clutton-Brock T.H. ed. *Reproductive Success. Studies of Individual Variation in Contrasting Breeding Systems*:119-135. Univ. of Chicago Press, USA.
- Partridge L. 1989.** Lifetime Reproductive Success and Life-history Evolution. In Newton I. ed. *Lifetime Reproduction in Birds*:421-440. Academic Press, London.
- Stearns S.C. 1992.** *The Evolution of Life Histories.* Oxford Univ. Press, UK.
- Taib Z. 1992.** *Branching Processes and Neutral Evolution.* Springer-Verlag, Deutschland.



Modélisation de  $\lambda$  et de  $R_0$  en présence de compensation entre paramètres : critique du *Lifetime Reproductive Success*

## Annexe 3A

La dérivée de l'équation (3.11) est :

$$\begin{aligned} \frac{d\mathcal{F}}{dx} &= \sum p_k s(k)(1-q+qx)^k + qk(1-q+qx)^{k-1} p_k(1-s(k)+s(k)x) \\ &= \sum_{k=1}^{\infty} p_k s(k)(1-q+qx)^k + \\ &\quad + (qx-q) \sum_{k=1}^{\infty} k p_k s(k)(1-q+qx)^{k-1} + q \sum_{k=1}^{\infty} k p_k (1-q+qx)^{k-1} \end{aligned} \quad 3A.1$$

$$\text{en } x = 1 : \quad \frac{d\mathcal{F}(x=1)}{dx} = \sum_{k=1}^{\infty} p_k s(k) + q \sum_{k=1}^{\infty} k p_k \quad 3A.2$$

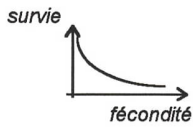
La dérivée seconde de l'équation (3.11) à partir de l'équation (3A.1) est :

$$\begin{aligned} \frac{d^2\mathcal{F}}{dx^2} &= (q^2x - q^2) \sum_{k=2}^{\infty} k^2 p_k s(k)(1-q+qx)^{k-2} \\ &\quad + (2q - q^2 + q^2x) \sum_{k=2}^{\infty} k p_k s(k)(1-q+qx)^{k-2} \\ &\quad + q^2 \left( \sum_{k=2}^{\infty} k^2 p_k (1-q+qx)^{k-2} - \sum_{k=2}^{\infty} k p_k (1-q+qx)^{k-2} \right) \end{aligned}$$

3A.3

$$\text{en } x = 1 : \quad \frac{d^2\mathcal{F}(x=1)}{dx^2} = 2q \sum_{k=1}^{\infty} k p_k s(k) + q^2 \left( \sum_{k=1}^{\infty} k^2 p_k - \sum_{k=1}^{\infty} k p_k \right) \quad 3A.4$$

dérivé seconde qui permet d'exprimer la variance :  $Var[\lambda] = \mathcal{F}''(1) + \mathcal{F}'(1) - (\mathcal{F}'(1))^2$



$$\begin{aligned}
 Var[\lambda] &= 2q \sum_{k=1}^{\infty} k p_k s(k) + q^2 \sum_{k=1}^{\infty} k^2 p_k - q^2 \sum_{k=1}^{\infty} k p_k \\
 &+ \sum_{k=0}^{\infty} p_k s(k) + q \sum_{k=1}^{\infty} k p_k \\
 &- \left( \left( \sum_{k=0}^{\infty} p_k s(k) \right)^2 + 2 \left( \sum_{k=0}^{\infty} p_k s(k) \right) \left( q \sum_{k=1}^{\infty} k p_k \right) + \left( q \sum_{k=1}^{\infty} k p_k \right)^2 \right)
 \end{aligned}
 \tag{3A.5}$$

en termes d'espérances :

$$\begin{aligned}
 Var[\lambda] &= 2q E[Fs] + q^2 E[F^2] - q^2 E[F] \\
 &+ E[s] + q E[F] \\
 &- E^2[s] - 2q E[s]E[F] - q^2 E^2[F]
 \end{aligned}
 \tag{3A.6}$$

d'où on obtient l'équation (3.13).

## Annexe 3B

Pour simplifier l'équation (3.16), il suffit de réarranger les termes pour retrouver aussi à droite la fonction  $g(x,y)$  :

$$\begin{aligned}
 g(x,y) &= x \sum_{k_1=0}^{\infty} p_{k_1} y^{k_1} \left( 1 - s(k_1) + s(k_1)x \sum_{k_2=0}^{\infty} p_{k_2} y^{k_2} \left( 1 - s(k_2) + s(k_2)x \sum_{k_3=0}^{\infty} p_{k_3} y^{k_3} (1 - \dots \right. \right. \\
 &= \left[ x \sum_{k_1=0}^{\infty} p_{k_1} y^{k_1} \right] - \left[ x \sum_{k_1=0}^{\infty} p_{k_1} y^{k_1} s(k_1) \right] \\
 &\quad + \left[ x \sum_{k_1=0}^{\infty} p_{k_1} y^{k_1} s(k_1) \right] x \sum_{k_2=0}^{\infty} p_{k_2} y^{k_2} \left( 1 - s(k_2) + s(k_2)x \sum_{k_3=0}^{\infty} p_{k_3} y^{k_3} (1 - \dots \right. \\
 &= \left[ x \sum_{k_1=0}^{\infty} p_{k_1} y^{k_1} \right] - \left[ x \sum_{k_1=0}^{\infty} p_{k_1} y^{k_1} s(k_1) \right] \left[ 1 - x \sum_{k_2=0}^{\infty} p_{k_2} y^{k_2} \left( 1 - s(k_2) + s(k_2)x \sum_{k_3=0}^{\infty} p_{k_3} y^{k_3} (1 - \dots \right. \right. \\
 &= \left[ x \sum_{k_1=0}^{\infty} p_{k_1} y^{k_1} \right] - \left[ x \sum_{k_1=0}^{\infty} p_{k_1} y^{k_1} s(k_1) \right] (1 - g(x,y))
 \end{aligned}
 \tag{3B.1a}$$



qui suivant la notation des équations (3.14) et (3.17) (voir texte) permet d'écrire

$$g(x, y) = x\rho(y) - x\zeta(y)(1 - g(x, y)) \quad 3B.1b$$

Simplification qui conduit à

$$\begin{aligned} 1 - g(x, y) &= 1 - [x\rho(y) - x\zeta(y)(1 - g(x, y))] \\ &= 1 - x\rho(y) + x\zeta(y)(1 - g(x, y)) \\ \Rightarrow 1 - x\rho(y) &= (1 - g(x, y))(1 - x\zeta(y)) \\ \Rightarrow 1 - g(x, y) &= \frac{1 - x\rho(y)}{1 - x\zeta(y)} \\ \Rightarrow g(x, y) &= \frac{x\rho(y) - x\zeta(y)}{1 - x\zeta(y)} \end{aligned}$$

3B.2

## Annexe 3C

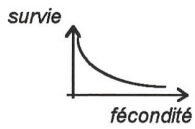
Pour faciliter la tâche, on note  $\rho(1 - q + qy) = \rho(z)$  et  $e^{-b}\rho(ze^{-c}) = w$ , de telle façon que  $\frac{\partial z}{\partial y} = q$  et  $\frac{\partial w}{\partial z} = e^{-(b+c)}\rho'(ze^{-c})$ . L'équation (3.19) s'écrit alors :

$$h(x, y) = \frac{x\rho(z) - xw}{1 - xw} \quad 3C.1$$

et on calcule ses dérivés partielles en  $x = 1$  et  $y = 1$ . On a donc :

$$\begin{aligned} \frac{\partial h}{\partial x}(x, y) &= \frac{[1 - xw][\rho(z) - w] - x[\rho(z) - w][w]}{[1 - xw]^2} \\ &= \frac{[\rho(z) - w]}{[1 - xw]^2} \\ \Rightarrow E[L] &= \frac{\partial h}{\partial x}(1, 1) = \frac{\rho(1) - \bar{S}}{[1 - \bar{S}]^2} = \frac{1}{1 - \bar{S}} \end{aligned} \quad 3C.2$$

pour la longévité, et



$$\begin{aligned}
 \frac{\partial h}{\partial y}(x,y) &= \left( \frac{\partial h}{\partial z} \frac{\partial z}{\partial y} \right)(x,y) \\
 &= q \frac{\partial h}{\partial z}(x,z) = q \frac{[1-xw][x\rho'(z)-xw'] - [x\rho(z)-xw][-xw']}{[1-xw]^2} \\
 &= q \frac{[x\rho'(z)-xw'] - [xw][x\rho'(z)-xw'] - [x\rho(z)-xw][-xw']}{[1-xw]^2} \\
 &= q \frac{x\rho'(z)-xw' - x\rho'(z)xw + xw'x\rho(z)}{[1-xw]^2} \\
 &= q \frac{x\rho'(z)[1-xw] - xw'[1-x\rho(z)]}{[1-xw]^2} \\
 \Rightarrow \frac{\partial h}{\partial y}(1,1) &= q \frac{\rho'(1)[1-\bar{S}] - 0}{[1-\bar{S}]^2} \quad \text{et} \\
 E[R_0] = \frac{\partial h}{\partial y}(1,1) &= \frac{1}{1-\bar{S}} \rho'(1) q = E[L] E[F] E[Q] \quad 3C.3
 \end{aligned}$$

pour le taux de reproduction nette  $R_0$ . Ce résultat coïncide avec l'espérance d'une somme aléatoire des variables aléatoires (Feller 1970 p.301 problème 1, Barrowclough & Rockwell 1993).

## Annexe 3D

Il faut d'abord la dérivée seconde par rapport à  $x$  de l'équation (3.19) pour obtenir la variance

$Var[L] = \frac{\partial^2 h}{\partial x^2}(1,1) + \frac{\partial h}{\partial x}(1,1) - \left( \frac{\partial h}{\partial x}(1,1) \right)^2$ . A partir de l'équation 3C.2, on a que

$\frac{\partial h}{\partial x}(x,y) = \frac{[\rho(z)-w]}{[1-xw]^2}$ , et par conséquent :

$$\begin{aligned}
 \frac{\partial^2 h}{\partial x^2}(x,y) &= \frac{\partial}{\partial x} \left( \frac{[\rho(z)-w]}{[1-xw]^2} \right)(x,y) \\
 &= \frac{2w(\rho(z)-w)}{(1-xw)^3}
 \end{aligned}$$

d'où la dérivée seconde calculée en (1, 1) :

$$\frac{\partial^2 h}{\partial x^2}(1,1) = \frac{2\bar{S}}{(1-\bar{S})^2} \quad 3D.1$$



et la variance :

$$\begin{aligned}
 \text{Var}[L] &= \frac{\partial^2 h}{\partial x^2}(1,1) + \frac{\partial h}{\partial x}(1,1) - \left( \frac{\partial h}{\partial x}(1,1) \right)^2 \\
 &= \frac{2\bar{S}}{(1-\bar{S})^2} + \frac{1}{1-\bar{S}} - \left( \frac{1}{1-\bar{S}} \right)^2 \\
 &= \frac{\bar{S}}{(1-\bar{S})^2}
 \end{aligned}
 \tag{3D.2}$$

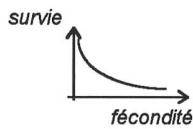
## Annexe 3E

Pour obtenir la dérivée seconde par rapport à  $y$  de l'équation  $h(x,y)$  (éq. 3.19), on calcule d'abord la partielle en  $x = 1$  :

$$\begin{aligned}
 \frac{\partial}{\partial y} \left( \frac{\partial h}{\partial y}(1,y) \right) &= \frac{\partial}{\partial y} \left( \left( \frac{\partial h}{\partial z} \frac{\partial z}{\partial y} \right)(1,y) \right) = \frac{\partial}{\partial z} \left( q \frac{\partial h}{\partial z}(1,z) \right) \frac{\partial z}{\partial y} \\
 &= q^2 \frac{\partial}{\partial z} \left( \frac{\partial h}{\partial z}(1,z) \right) = q^2 \frac{\partial}{\partial z} \left( \frac{\rho'(z)[1-w] - w'[1-\rho(z)]}{[1-w]^2} \right) \\
 &= \frac{q^2}{[1-w]^4} \left[ [1-w]^2 [(-\rho'(z)w' + [1-w]\rho''(z)) - (-w'\rho'(z) + [1-\rho(z)]w'')] \right. \\
 &\quad \left. + 2[1-w]w'(\rho'(z)[1-w] - w'[1-\rho(z)]) \right] \\
 &= \frac{q^2}{[1-w]^4} \left[ \rho''(z)[1-w]^3 - [1-\rho(z)]w''[1-w]^2 \right. \\
 &\quad \left. + 2[1-w]w'(\rho'(z)[1-w] - w'[1-\rho(z)]) \right]
 \end{aligned}
 \tag{3E.1}$$

ce qui implique que pour  $x = 1$  et  $y = 1$ , et tenant compte que  $\rho(1) = 1$  ainsi que  $w'(1) = e^{-b} e^{-c} \rho'(e^{-c})$ , on obtient :

$$\begin{aligned}
 \frac{\partial^2 h}{\partial y^2}(1,1) &= \frac{q^2}{[1-\bar{S}]^4} \left[ \rho''(1)[1-\bar{S}]^3 + 2[1-\bar{S}]^2 w' \rho'(1) \right] \\
 &= \frac{q^2}{[1-\bar{S}]^2} \left[ \rho''(1)[1-\bar{S}] + 2w' \rho'(1) \right] \\
 &= q^2 \left[ \frac{\rho''(1)}{[1-\bar{S}]} + \frac{2\rho'(1)}{[1-\bar{S}]^2} e^{-(b+c)} \rho'(e^{-c}) \right]
 \end{aligned}
 \tag{3E.2}$$



## Annexe 3F

L'équation (3.21) est la dérivée première par rapport à  $y$  de l'équation (3.19), et l'équation 3E.2 est la dérivée seconde. Rappelant la loi décrite par l'équation (1.16), la variance de  $R_0$  en absence de *trade-off* et en termes des dérivées de l'équation  $h(x, y)$  par rapport à  $y$  s'écrit :

$$\begin{aligned} Var_b[R_0] &= h''(1,1) + h'(1,1) - h'^2(1,1) \\ &= \left( \frac{\rho''(1)q^2}{1-\bar{S}} + \frac{2\bar{S}\rho'^2(1)q^2}{[1-\bar{S}]^2} \right) + \left( \frac{\rho'(1)q}{1-\bar{S}} \right) - \left( \frac{\rho'^2(1)q^2}{[1-\bar{S}]^2} \right) \end{aligned} \quad 3F.1$$

qui peut se réécrire

$$\begin{aligned} Var_b[R_0] &= \frac{\rho''(1)q^2}{1-\bar{S}} + \frac{\rho'^2(1)q^2}{[1-\bar{S}]^2}(\bar{S} + \bar{S} - 1) + \frac{\rho'(1)}{1-\bar{S}}(q - q^2 + q^2) \\ &= \rho'^2(1)q^2 \frac{\bar{S}}{[1-\bar{S}]^2} + \frac{1}{1-\bar{S}}\rho'(1)(q - q^2) \\ &\quad + \left( -\frac{1-\bar{S}}{[1-\bar{S}]^2}\rho'^2(1)q^2 + \frac{1}{1-\bar{S}}\rho''(1)q^2 + \frac{1}{1-\bar{S}}\rho'(1)q^2 \right) \end{aligned}$$

et, en factorisant les termes entre parenthèses, permet de retrouver :

$$\begin{aligned} Var[R_0] &= \rho'^2(1)q^2 \frac{\bar{S}}{[1-\bar{S}]^2} + \frac{1}{1-\bar{S}}q^2(\rho''(1) + \rho'(1) - \rho'^2(1)) + \frac{1}{1-\bar{S}}\rho'(1)(q - q^2) \\ &= E^2[F]E^2[Q]Var[L] + E[L]E^2[Q]Var[F] + E[L]E[F]Var[Q] \end{aligned} \quad 3F.2$$

Feller (1970 p.301 problème 1) développe l'espérance d'une somme aléatoire comme  $E[\sum_N X] = E[N]E[X]$  et sa variance comme  $Var[\sum_N X] = E[N]Var[X] + E^2[X]Var[N]$ .

## Annexe 3G

En présence de *trade-off*, il y a un incrément dans le premier des trois termes de l'équation 3F.1, soit dans  $h''(1,1)$

$$\begin{aligned} \Delta Var[R_0] &= \frac{2\rho'(1)q^2 e^{-b} e^{-c} \rho'(e^{-c})}{[1-\bar{S}]^2} - \frac{2\rho'^2(1)q^2 \bar{S}}{[1-\bar{S}]^2} \\ &= \frac{2\rho'(1)q^2}{[1-\bar{S}]^2} (e^{-b} e^{-c} \rho'(e^{-c}) - e^{-b} \rho(e^{-c}) \rho'(1)) \end{aligned}$$





$$\begin{aligned}
 &= \frac{2\rho'(1)q^2}{[1-\bar{S}]^2} \left( \left[ e^{-b}e^{-c} \sum_k k p_k e^{-c(k-1)} \right] - e^{-b} \rho(e^{-c}) \rho'(1) \right) \\
 &= \frac{2\rho'(1)q^2}{[1-\bar{S}]^2} \left( \left[ \sum_k k p_k e^{-(b+ck)} \right] - e^{-b} \rho(e^{-c}) \rho'(1) \right) \\
 &= \frac{2\rho'(1)q^2}{[1-\bar{S}]^2} (E[SF] - E[S]E[F])
 \end{aligned}$$

$$\Delta Var[R_0] = 2E^2[L]E[F]E^2[Q]Cov[S,F] = 2\frac{E^2[R_0]}{E[F]}Cov[S,F] \quad 3G.1$$

## Annexe 3H

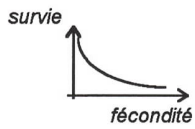
A partir des équations de Barrowclough & Rockwell (1993:283) établies uniquement pour  $L$  et  $F$  :

$$\begin{aligned}
 E[LRS]_{\Sigma} &= E\left[\sum_{i=1}^L F_i\right] = E[L]E[F] \quad \text{et} \\
 \text{var}[LRS]_{\Sigma} &= E^2[F]\text{var}[L] + E[L]\text{var}[F]
 \end{aligned} \quad 3H.1$$

en incorporant  $Q$  avec  $F$  :

$$\begin{aligned}
 E[LRS]_{\Sigma} &= E[L]E\left[\sum_{i=1}^F Q_i\right] \\
 &= E[L]E[Q]E[F] \quad \text{et} \\
 \text{var}[LRS]_{\Sigma} &= E^2\left[\sum_{i=1}^F Q_i\right]\text{var}[L] + E[L]\text{var}\left[\sum_{i=1}^F Q_i\right] \\
 &= E^2[Q]E^2[F]\text{var}[L] + E[L]E^2[Q]\text{var}[F] + E[L]E[F]\text{var}[Q]
 \end{aligned} \quad 3H.2$$

car  $\text{var}\left[\sum_{i=1}^F Q_i\right] = E^2[Q]\text{var}[F] + E[F]\text{var}[Q]$  (il s'agit aussi d'une somme de termes en nombre aléatoire  $F$ , distribués comme  $Q$ ).



## Annexe 3 I

A partir de l'équation de Brown (1988) (éq. B.2), on peut écrire :

$$\text{Var}[LqF]_{\text{II}} = E^2[qF]\text{Var}[L] + E^2[L]\text{Var}[qF] + \mathcal{A}[L, qF] \quad 3 \text{ I.1}$$

et 
$$\text{Var}[qF]_{\text{II}} = q^2\text{Var}[F] + E^2[F]\text{Var}[q] + \mathcal{B}[q, F] \quad 3 \text{ I.2}$$

d'où :

$$\begin{aligned} \text{Var}[LqF]_{\text{II}} &= q^2 E^2[F]\text{Var}[L] + E^2[L](q^2\text{Var}[F] + E^2[F]\text{Var}[q] + \mathcal{B}[q, F]) + \mathcal{A}[L, qF] \\ &= q^2 E^2[F]\text{Var}[L] + E^2[L]q^2\text{Var}[F] + E^2[L]E^2[F]\text{Var}[q] + E^2[L]\mathcal{B}[q, F] \\ &\quad + \mathcal{A}[L, qF] \\ &= q^2 E^2[F]\text{Var}[L] + E^2[L]q^2\text{Var}[F] + E^2[L]E^2[F]\text{Var}[q] + \mathcal{Z}[L, q, F] \end{aligned} \quad 3 \text{ I.3}$$

qui correspond à l'équation (B.3) du texte.