

Trend du Sex-ratio par la théorie de jeux évolutifs

Daniel Louis Benga

*Doctorant au Département de Mathématiques et Informatique
Université Cheikh Anta Diop (Dakar, Sénégal)*

Youssou Gningue

*Professeur au Département de Mathématiques et Informatique
Université Laurentienne (Sudbury, Canada)*

Résumé

Dans cet article, nous étudions l'influence génétique et sexuelle aussi bien mâle que femelle sur le génome mâle. La parité de ces allocations génétiques et sexuelles suit un cheminement d'un équilibre évolutivement stable qui induit implicitement une proportion, sex-ratio, génétiquement paritaire. La disparité observée en faveur d'un tel taux supérieur à l'unité peut ainsi s'expliquer par la discrimination sexuelle et féminine.

Mots clefs. Sex-ratio, théorie des jeux évolutifs, génétique.

1. Introduction

Le corps humain est constitué de plusieurs millions de cellules dont les fonctions sont régulées par les gènes situés dans des structures en forme de bâton appelées chromosomes. Les gènes responsables des différentes fonctions humaines comportent un ensemble d'instructions judicieusement programmées. Le corps humain comprend normalement, 46 chromosomes dans la plupart des cellules sous forme de 23 paires chacune formée de chromosomes hérités de chaque parent. Les 22 premières constituent des paires de copies similaires et la 23^{ème} formée de chromosomes **X** et/ou **Y**. Ces deux chromosomes, responsables de la détermination du genre, sont appelés gonosomes. La différenciation sexuelle constitue une étape notable dans le développement d'un individu le prédestinant vers le genre masculin ou féminin. Elle s'effectue génétiquement par le biais de ce système de chromosomes **XY**. Ainsi, les mâles héritent de leurs parents un chromosome **X** et un chromosome **Y** tandis que les femelles possèdent deux chromosomes **X**. Cette différence génétique se manifeste morphologiquement lors du développement de l'individu. Ainsi, pour chaque croisement entre un mâle et une femelle, la femelle fournira un chromosome **X** tandis que le mâle transmettra avec une chance sur deux un chromosome **X** ou **Y**. Cependant, il est apparu que la détermination du sexe dépend essentiellement d'un gène **SRY** porté par le chromosome **Y**¹.

¹Pour ce premier paragraphe, voir livre d'introduction à la génétique, exemple de référence (Griffiths et al. 2013)

Nous restreignons l'étude de l'influence du génome sexuel de la femelle à l'humain. Nous utilisons une approche par la théorie des jeux (Newman et Morgenstern, 1944), plus précisément dans la situation répétée et évolutive (Maynard-Smith et Price, 1973). Cependant cette étude pourrait être généralisée à une grande partie des eucaryotes. Nous considérons alors, une population humaine vérifiant les conditions définies ci-dessous.

- a. **Accouplement aléatoire.** La population se reproduit de façon sexuée et naturelle. Les nouvelles technologies d'inséminations artificielles et de naissances in vitro ne sont pas appliquées au niveau de cette population. Les accouplements et mariages s'effectuent de manière aléatoire en ce qui concerne le génome.
- b. **Grande taille.** Il s'agit d'avoir une bonne représentativité de chaque aspect de la génétique humaine dans la population concernée.
- c. **Liens externes.** L'influence des populations externes sont négligeables. Les conditions de la migration de composantes mâles ou femelles n'affectent pas la structure interne de cette population. En d'autres termes, la répartition des sexes en son sein n'est pas déséquilibrée par une quelconque influence externe.

Sous ces hypothèses de panmixie, nous nous intéressons à l'influence génétique et sexuelle de la femelle sur le génome du mâle. Ensuite, nous modélisons ces stratégies d'allocation des genres au sein d'une population afin de déterminer celles évolutivement stables (*ESS* en anglais). Le modèle est par la suite introduit dans le but d'étudier les différentes stratégies disponibles.

2. Mesures d'influences mâles et femelles

Dans la portion mâle de cette population, nous nous intéressons à l'allocation moyenne de ressources génétiques qui sont implicitement induites par la fonction mâle. Elle est mesurée pour chaque individu masculin i par la proportion θ_i qui constitue l'influence moyennée de la génétique mâle sur son développement. Notons que des allocations similaires mais différentes ont été définies et étudiées par Charnov (1982). De même, l'allocation femelle mesurée par la proportion $(1 - \theta_i)$ constitue l'influence moyenne de la génétique femelle sur le développement du mâle i . Pour chaque individu masculin i , l'allocation mâle induite par l'apport de chacun des deux parents est telle que:

$$0 < \theta_i^m < \theta_i \leq 1$$

La valeur θ_i^m est une borne minimale indiquant l'allocation minimale pour que l'individu i puisse être considéré dans la catégorie de mâle. En conséquence, cette valeur inconnue est strictement positive. Ainsi, il devient naturel au sein d'une population de pouvoir considérer la moyenne θ de ces influences individuelles qui vérifie:

$$0 < \theta^m \leq \theta \leq 1.$$

2.1. Impossible exclusivité

Avec ces définitions de mesures d'influence, il devient naturel de s'intéresser à la situation

$$\theta_i = 1 \text{ donc } 1 - \theta_i = 0$$

Elle concerne le cas où l'influence est exclusivement masculine. Ainsi l'apport génétique de la femelle sur le mâle serait nul. Notons cependant qu'avec les effets de la viviparité qui est la stratégie de reproduction humaine consistant à la conservation de l'embryon dans les voies génitales de la femelle jusqu'à la naissance, cette situation serait illusoire voire impossible. De plus, il faudrait tenir compte au sein de tout individu d'une provenance égalitaire des chromosomes des deux genres. En conséquence, cette stratégie pure n'est pas ainsi réalisable. Pour cette raison, nous l'avons intitulée l'impossible exclusivité. Ainsi, pour chaque individu mâle i , il existe naturellement une valeur θ_i^M d'influence maximale de gènes purement masculins restreignant l'intervalle d'influence à

$$0 < \theta_i^m < \theta_i \leq \theta_i^M < 1.$$

Cette analyse individualisée se traduit au niveau de la population avec l'hypothèse de panmixie par la relation

$$0 < \theta^m < \theta \leq \theta^M < 1$$

Sur le plan purement quantitatif et individuel, on serait tenté de penser que le niveau d'influence mâle serait plus important chez les individus avec le syndrome du mâle 47, XYY (Galani et al. 2008). C'est d'ailleurs ce préjugé non scientifique qui a amené durant les années soixante à une fausse croyance d'un surplus de virilité associé à ce syndrome du mâle jusqu'à son appellation de « chromosome du criminel ». En effet, il constitue un désordre chromosomique dans lequel le mâle hérite d'un extra chromosome Y. D'ailleurs, ces individus capables d'avoir un développement socialement normal peuvent être inconscients de ce désordre. Cependant, des difficultés liées à la communication et à l'interaction sociale peuvent être notées chez ces individus (Galani et al. 2008). Même pour cette catégorie l'influence femelle, avec le chromosome X, ne pourrait pas être considérée comme nulle. De plus, leur nombre de 1 pour 1, 000 dans une population (Galani et al. 2008) ne devrait pas affecter considérablement la moyenne θ .

2.2. Equilibre naturel

Cette situation d'équilibre correspond individuellement à une égalité parfaite des allocations induites par l'apport de chacun des deux types génétiques i. e. $\theta_i = 0.5$. Elle est l'image au niveau individuel de l'apport équilibré de chacun des parents. Au moment de la reproduction les cellules spermatozoïdes mâles et ovules femelles se mettent sous une phase haploïde, 23 chromosomes chacune, pour générer l'embryon diploïde. Il contient ainsi les 23 paires de chromosomes indispensables à son développement. Cette position d'équilibre sépare principalement la population en deux groupes.

Le premier groupe est tel que les allocations moyennes vérifient i. e. $\theta_i > 0.5$. Dans cette catégorie, l'influence mâle est plus accentuée que celle de la femelle. La masculinité est plus perceptible dans ce groupe.

Le second groupe est tel que l'allocation mâle vérifie $\theta_i < 0.5$. Dans cette catégorie, l'influence femelle est plus accentuée que celle du mâle. Même si la portion de la population considérée est majoritairement mâle, l'influence féminine y'est plus perceptible. Plus on s'éloigne de l'équilibre naturel dans cette zone plus importante devient l'influence féminine.

Cette catégorie concerne les mâles qui sont plus ou moins efféminés, pseudo-hermaphrodites et hermaphrodites.

Notons que l'équilibre naturel observé au niveau individuel correspond au niveau de la totalité de la population à une valeur $\theta = 0.5$, moyenne de la population.

2.3. Influence minimale

Pour chaque individu mâle i de la population, la valeur θ_m^i est la proportion minimale au-dessous de laquelle l'individu ne peut plus être considéré du sexe masculin. Compte tenu au sein de l'individu d'une provenance égalitaire des chromosomes des deux genres, cette valeur minimale devrait être strictement inférieure à la valeur 0.5. En considérant la population dans son entité, ces influences individuelles entraîneraient une moyenne θ ainsi qu'une valeur minimale $\theta^m < 0.5$. De plus, cette moyenne θ_m ne devrait pas trop s'écarter de cet ordre de grandeur.

Ce niveau individuel devrait être minimal dans le cas du syndrome de la Chapelle ou du mâle XX qui constitue un désordre chromosomique très rare. Ceci résulte du fait que le père fournit accidentellement durant la méiose un chromosome X contenant principalement le gène mâle SRY. L'embryon XX induit hérite cependant du phénotype mâle. Ce phénomène, intervenant rarement 4 à 5 au sein d'une population, ne pourrait pas influencer la moyenne θ_m de la population [6].

Le niveau individuel devrait également être minimal dans le cas du syndrome de Klinefelter ou XXY syndrome qui constitue un désordre chromosomique dans lequel le mâle hérite d'un extra chromosome X. Pour cette raison, ce syndrome est souvent désigné sous l'appellation de mâle 47, XXY. Ses principaux effets dont l'hypogonadisme et la baisse de fertilité peuvent être difficilement détectable. Ce phénomène assez rare, située entre 1 sur 500 à 1 sur 1000 (Galani et al. 2008), ne devrait pas considérablement affecter la moyenne θ_m de la population.

3. Modélisation de l'interaction des influences

Nous considérons une population qui répond aux hypothèses de panmixie présentées au niveau de l'introduction. Soient m et f les taux de fréquences respectives de mâles et de femelles dans la population donc:

$$m + f = 1 \text{ avec } m > 0, \quad f > 0$$

Ces taux correspondent à la tranche d'âge d'individus capable de procréer. Si nous considérons la valeur θ comme étant les moyennes des allocations individuelles, alors l'allocation génétique et masculine de la population vérifie:

$$1 > \theta_M \geq \theta \geq \theta_m > 0$$

Nous pouvons également noter, à partir des définitions des mesures d'influences, la relation

$$0 < \theta_m < 0.5 \text{ et } 0.5 < \theta_M < 1$$

A partir de ce paramètre θ nous pouvons définir le taux de génération génétique et masculine de la manière suivante:

$$G(\theta) = \frac{\theta m}{\theta m + (1 - \theta) f} = \frac{\theta m}{\theta(m - f) + f}$$

Notons que si $\theta = \frac{1}{2} = 0.5$ alors la fonction

$$G(\theta) = \frac{\theta m}{\theta m + (1 - \theta) f} = \frac{0.5 m}{0.5 m + 0.5 f} = \frac{m}{m + f} = m$$

Ainsi si $\theta = \frac{1}{2} = 0.5$ la proportion m est maintenue constante d'une génération à une autre. Et comme $m + f = 1$, alors le rapport sex-ratio $S_r = \frac{m}{1-m}$ est constante d'une génération à une autre.

Cas 1. Sex-ratio égalitaire

Notons que si $m = f$ alors cette proportion masculine est:

$$G(\theta) = \frac{\theta m}{f} = \theta$$

Ainsi, si la proportion sex-ratio est égale à l'unité, alors l'allocation génétique et masculine de la population $G(\theta)$ est égale à l'allocation moyenne θ .

La courbe de fitness $F(\theta)$ est définie

$$F(\theta) = \theta (1 - \theta) = \theta - \theta^2$$

Elle est concave et sa dérivée s'annule au niveau de l'optimum donc:

$$F'(\theta) = 1 - 2\theta = 0 \text{ donc } \theta^* = \frac{1}{2}$$

Plus on s'éloigne de la valeur unitaire 1, plus la fonction $F(\alpha)$ augmente. Les stratégies mixtes $0.5 \leq \theta < 1$ vont perturber l'équilibre des stratégies pures et envahir la population vers l'optimum évolutivement stable $\theta^* = 0.50$. Dans ce cas, la stratégie $\theta^* = 0.50$ devient l'équilibre. Elle est évolutivement stable (ESS) en tant que maximum de la fonction de *fitness*.

Ce résultat est ainsi en conformité avec le principe de Fisher qui stipule que la sex-ratio avoisine l'unité (Hamilton, 1967). Il est également en conformité avec le principe de Castle-Hardy-Weinberg qui stipule l'équilibre évolutive des fréquences alléliques et génotypiques d'une population (Galani et al. 2008).

Cas 2. Sex-ratio supérieure à l'unité

Dans ce cas, la population est plus masculine que féminine, donc $m > f$. Le taux de génération génétique et masculine s'écrit:

$$G(\alpha) = \frac{\theta m}{\theta(m-f) + f} = \frac{\theta S_r}{\theta(S_r - 1) + 1}$$

Comme $S_r > 1$, cette fonction est toujours définie. Elle est croissante car

$$G'(\theta) = \frac{S_r}{(\theta(S_r - 1) + 1)^2} > 0$$

En considérant la fonction de fitness associée à la fonction (α) , , , nous avons:

$$F[G(\theta)] = G(\theta)[1 - G(\theta)] = \frac{\theta(1 - \theta)S_r}{(\theta(S_r - 1) + 1)^2}$$

Le niveau d'équilibre associé est:

$$\theta^* = \frac{1}{1 + S_r} = f < \frac{1}{2} \text{ avec } G(\theta^*) = 0.5$$

Comme $G(\theta^*) = 0.5$, cette situation devrait progressivement favoriser génétiquement l'augmentation de la proportion $f < m$ jusqu'à atteindre la fréquence équilibrée donc $m = f = 0.50$. En conséquence cet équilibre $\theta^* = f$, devrait converger graduellement vers l'équilibre naturel et évolutivement stable $\theta^* = 0.5$.

Cas 3. Sex-ratio inférieure à l'unité

Dans ce cas, la population est plus féminine que masculine, donc $f > m$. Le taux de génération génétique et masculine s'écrit:

$$G(\theta) = \frac{\theta m}{\theta(m-f) + f} = \frac{\theta S_r}{\theta S_r + (1 - \alpha)}$$

La fonction demeure définie et croissante avec le niveau d'équilibre de la fonction fitness $F(G(\theta))$ demeurant le même que dans le cas 2 soit:

$$\theta^* = \frac{1}{1 + S_r} = f > \frac{1}{2} \text{ avec } G(\theta^*) = 0.5$$

Comme $G(\theta^*) = 0.5$, cette situation devrait progressivement favoriser génétiquement la diminution de la proportion $f > m$ jusqu'à atteindre la fréquence équilibrée $m = f = 0.50$. En conséquence cet équilibre $\theta^* = f$, évolutivement instable, devrait converger graduellement vers l'équilibre naturel et évolutivement stable $\theta^* = 0.5$.

Nous venons ainsi de montrer que tant que les proportions masculines et féminines sont égales (donc $m = f$), alors, l'allocation de ressources induites par la fonction mâle mesurée par la proportion α reste au niveau de la stratégie évolutivement stable $\theta^* = 0.5$.

4. Application aux régions de l'Afrique

Nous appliquons les résultats présentés ci-dessous aux cinq régions de l'Afrique. Les données concernant le sexe ratio, présentées dans le tableau 1, sont compilées à partir des valeurs associées aux pays.

La proportion de sexe ratio à la naissance est approximativement égale à 1.03 pour toutes les régions sauf l'Afrique du Nord (1.054). De même, pour la tranche d'âge capable de se reproduire, il avoisine 0.98 pour toutes les régions avec une légère différence pour l'Afrique du Nord (1.01). Avec ces données, l'allocation d'équilibre de l'Afrique subsaharienne devient:

$$\theta^* = 0.505 \cong \frac{1}{2} \text{ avec } G(\theta^*) = 0.5$$

Les deux équilibres sont approximativement équivalents avec la génération masculine se situant au niveau de la valeur paritaire. En conséquence, l'équilibre devrait progressivement se situer au niveau paritaire qui constitue une stratégie évolutivement stable.

1. Sex-ratio des 5 régions de l'Afrique²

Région	A la naissance (WDB)	[15 – 64]	Total
Afrique de l'Ouest	1.04	0.98	0.9885
Afrique du Nord	1.054	1.01	1.01
Afrique de l'Est	1.03	0.98	0.98
Afrique centrale	1.03	0.98	0.98
Afrique australe	1.03	0.98	0.98
Afrique	1.037	0.986	0.9877
Monde	1.07	1.02	1.01

Pour l'Afrique du Nord, seule région satisfaisant $m > f$ le niveau d'équilibre est également

$$\theta^* = 0.4975 \cong \frac{1}{2}$$

Dans ce cas, les deux équilibres sont approximativement équivalents avec la génération masculine se situant au niveau de la valeur paritaire. En conséquence, l'équilibre devrait progressivement se situer au niveau paritaire et évolutivement stable.

Si nous considérons globalement l'Afrique, la conclusion est similaire. En effet le niveau d'équilibre devient:

²Compilées de données produites par WorldDataBank, Février 2012

$$\theta^* = 0.5003 \cong \frac{1}{2} \text{ avec } G(\theta^*) = 0.5$$

Ceci nous permet de conclure à l'égalité approximative des deux niveaux d'équilibre. En conséquence, dans le cadre de la génération génétique et masculine, le sexe ratio est paritaire et évolutivement stable.

Ces conclusions peuvent être également appliquées au monde tout entier car le niveau d'équilibre est:

$$\theta^* = 0.495 \cong \frac{1}{2} \text{ avec } G(\theta^*) = 0.5$$

L'équilibre non stable $\theta^* = 0.495$ devrait évolutivement converger vers $\theta = 0.5$ qui constitue l'équilibre évolutivement stable.

5. Conclusion

Les résultats obtenus pourraient être généralisés dans le cadre de l'allocation de ressources induite par la fonction femelle mesurée par la proportion $\delta = 1 - \theta$. Cette démarche est loin d'être symétrique par rapport à la présente approche. Ces résultats corroborent la thèse formulée dès 1930 par Ronald Fisher et stipulent que le sexe ratio avoisine l'unité. De plus, ils soulignent le fait que la sélection naturelle favorise la reproduction des populations tout en dépensant la même énergie pour les deux sexes. Elle insinue que la parité des sexes à la naissance s'observe dans la plupart des populations animales. Les données prélevées décrivent cependant une variante avec une légère supériorité numérique et masculine au moment des naissances (Brian et Jaisson, Dordrecht, 2007). Ces observations peuvent être expliquées par une discrimination sexuelle en faveur du genre masculin et par son taux de pénétration dans la société (Brian et Jaisson, Paris, 2007). Un exemple est l'avancée de la technique de l'échographie qui permet de déterminer à temps le sexe du fœtus. Ainsi elle peut faciliter la discrimination sexuelle par avortement d'une partie des fœtus détectés avec le sexe féminin. Les raisons de ce surplus de proportion de naissances masculines ont été assez bien résumées dans l'article de François Héran (2008). Cette différenciation pratique au niveau des données est moins prononcée en Afrique. Ceci peut s'expliquer par le fait que les applications de ces technologies y soient dans un état moins avancé, voire plus embryonnaire.

Notons finalement que les résultats établis dans cette recherche peuvent sembler surprenants car nous avons souvent tendance à penser que la proportion sex-ratio est inférieure à l'unité. C'est plutôt la proportion sex-ratio liée au mariage qui est inférieure à l'unité. En d'autres termes, la proportion de femmes non mariées dont la tranche d'âge se situe dans la vingtaine est supérieure à celle d'hommes dans la même situation (Cuttentag et Secord, 1983, p. 175).

Références

- BRIAN, E. and M. JAISSON (2007) *Le Sexisme de la première heure: hasard et sociologie*, Raisons d'agir édition, Paris.
- BRIAN, E. and M. JAISSON (2007) *The Descent of Human Sex Ratio at Birth - A Dialogue between Mathematics, Biology and Sociology*, Springer Verlag, Dordrecht.
- CHARNOV, E. L., J. MAYNARD-SMITH and J. BULL (1976) « Why be an hermaphrodite? » *Nature*, 263, 125-126.
- CHARNOV, E. L. (1982) *The theory of sex allocation*, Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 355 p.
- CUTTENTAG, M. and P. E. SECORD (1983) *Too many Women ? The sex ratio question*, Sage publication, London.
- GALANI, S. KITSIOU-TZELI, C. OFOKLEOUS, E. KANAVAKIS and A. KALPINI-MAVROU (2008) « Androgen insensitivity syndrome: clinical features and molecular defects », *Hormones Athens*, Vol. 7, No. 3, 217-29.
- GRIFFITHS, A. J. F. , S. B. CAROLL, J. DOEBLEY et S. WESSLER (2013) *Introduction à l'analyse génétique*. De Boeck Université, sixième édition.
- HAMILTON, W. D. (1967) « Extraordinary sex ratios - A sex ratio theory for sex linkage and inbreeding has new implications in cytogenetic and entomology », *Science*, 156, pp. 477 - 488.
- HÉRANF. (2008) « Les raisons du sex-ratio », *La Revue Internationale des Livres et des Idées*, <http://www.revuedeslivres.net/articles.php?idArt=116>.
- MAYNARD-SMITH, J. and G. R. PRICE (1973) « The Logic of Animal Conflict », *Nature* 246, (5427).
- NEUMANN, J. V. and O. MORGENSTERN (1944) [*Theory of Games and Economic Behavior*](#), Princeton University Press, 1944.

