Zeitschrift: Mémoires de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles

Herausgeber: Société Vaudoise des Sciences Naturelles

Band: 18 (1987-1991)

Heft: 3

Artikel: Reproduction des vers parasites : le gonochorisme parfait pour la loi binomiale

Autor: Pellegrinelli, Andrea

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-259826

MÉM. SOC. VAUD. SC. NAT. 18.3, 1990

MODÈLES DYNAMIQUES EN BIOLOGIE, R. ARDITI (DIR.)
DYNAMICAL MODELS IN BIOLOGY, R. ARDITI (ED.)

Reproduction des vers parasites: le gonochorisme parfait pour la loi binomiale

PAR

ANDREA PELLEGRINELLI[1]

Abstract.–PELLEGRINELLI A., 1990. Reproduction of some parasitic worms: the dioecious case for the binomial distribution. *In*: Dynamical Models in Biology, R. Arditi (ed.). *Mém. Soc. vaud. Sc. nat. 18.3*: 241-263.
This work is concerned with the transmission dynamics of some parasitic worms. Several authors proposed to include an immune reaction in the definitive host in models of the Nåsell–Hirsch type. The hermaphroditic case was treated by Aeschlimann and we discuss here the corresponding situation for a dioecious worm. More precisely we study the properties of its oviposition function which is the key notion relating the reproductive strategy of the parasite to the course of the infection induced by its presence.

Résumé.–PELLEGRINELLI A., 1990. Reproduction des vers parasites: le gonochorisme parfait pour la loi binomiale. *In*: Modèles dynamiques en biologie, R. Arditi (dir.). *Mém. Soc. vaud. Sc. nat. 18.3*: 241-263.
Ce travail concerne la dynamique de la transmission de certains vers parasites. Plusieurs auteurs ont proposé d'inclure une réaction immunitaire de l'hôte définitif dans des modèles du genre Nåsell–Hirsch. Aeschlimann a traité le cas de l'hermaphrodisme et nous discutons ici le problème analogue pour un parasite gonochorique (sexes séparés). Plus précisément nous étudions les propriétés de sa fonction de ponte, grandeur qui, dans le modèle, traduit la stratégie de reproduction du parasite et permet de prédire l'évolution de l'infestation résultant de sa présence.

---

[1]Section de mathématiques, Université de Genève, rue du Lièvre 2-4, CH-1211 Genève 24, Suisse.

1. Introduction

Dans les années soixante apparurent les premiers modèles mathématiques de la schistosomiase. Ces modèles, dus à MacDonald (1965) et Nåsell et Hirsch (1972, 1973), mirent en évidence le rôle essentiel joué par la sexualité du parasite dans la dynamique de transmission de la maladie. On ne considérait que deux types de reproduction: l'hermaphrodisme pur, comme on le trouve chez les Douves (*Fasciola hepatica, Fasciolopsis buski*) où chaque parasite pond, et le gonochorisme (sexes séparés) comme on le trouve par exemple chez les Schistosomes (*Schistosoma hæmatobium, S. mansoni, S. japonicum*). Les modèles précédents sont de nature semi-stochastique. Une interprétation déterministe de ceux-ci a permis, via l'introduction de «fonctions de ponte», d'intégrer le comportement sexuel des vers parasites qui est, dans la nature, d'une variété surprenante. Ce pas fut effectué dans les années soixante par Gabriel (1983); Hirsch *et al.* (1985), Bradley et May (1978).

Les parasites concernés par ces modèles obéissent à un cycle incluant deux populations d'hôtes: l'hôte définitif (généralement une population de vertébrés) dans lequel le parasite vit son stade adulte et produit des œufs, et l'hôte intermédiaire (généralement une population de mollusques aquatiques) dans lequel le parasite transite tout en subissant une transformation larvaire accompagnée d'un processus de multiplication.

En dehors de son hôte définitif, le parasite se présente sous forme larvaire et la dynamique de sa transmission consiste en son passage de l'hôte définitif à l'hôte intermédiaire suivi du chemin inverse. La larve infestante assurant la transmission des vertébrés aux mollusques est appelée *miracidium* et celle qui permet le retour aux vertébrés à la suite du passage dans un mollusque porte le nom de *cercaire*. Les miracidies sont le produit de la ponte du parasite dans l'hôte définitif. Le lecteur intéressé trouvera de plus amples informations dans l'ouvrage de Golvan (1978).

En faisant certaines hypothèses phénoménologiques et techniques, la dynamique de la transmission est réduite à la discussion du système d'équations différentielles suivant

$$\begin{cases} \dot{w}(t) = -\mu_1 w(t) + \mu_1 T_1 y(t), & w(0) \geq 0, \\ \dot{y}(t) = -\mu_2 y(t) + \mu_2 T_2 \Phi(w(t))(1 - y(t)), & 0 \leq y(0) \leq 1\,, \end{cases}$$

où $w(t)$ = espérance de la charge parasitaire par hôte définitif à l'époque t;

$y(t)$ = espérance de la proportion de mollusques infestés à l'époque t;

$\Phi(w(t))$ = espérance du nombre de parasites pondeurs à l'époque t; en fonction de l'espérance de la charge parasitaire;

Φ est appelée *fonction de ponte*;

μ_1 = taux instantané de mortalité des parasites;

μ_2 = taux instantané de mortalité des mollusques (un mollusque mort est supposé être immédiatement remplacé par un autre sain, susceptible d'être infesté, afin de garder constante la taille de la population);

T_1, T_2 = facteur de transmissions NÅSELL et HIRSCH 1972, 1973).

Φ dépend de la stratégie de reproduction des parasites. En effet, on a

$$\Phi(w) = \begin{cases} w & \text{hermaphrodisme pur,} \\ \frac{w}{2}\left(1 - \frac{e^{-w}}{\pi}\int_0^\pi e^{w\cos\vartheta}(1+\cos\vartheta)\,d\vartheta\right) & \text{gonochorisme parfait.} \end{cases}$$

La fonction de ponte pour le gonochorisme parfait a été calculée par MACDONALD (1965), sous forme de série, puis par NÅSELL et HIRSCH (1972).

Sous les seules hypothèses que Φ est non négative et de classe C^1 sur $[0, \infty)$, HIRSCH *et al.* (1985) ont démontré l'existence et l'unicité d'une solution biologique du système, où «biologique» signifie que $\forall t \geq 0$ on a $w(t) \geq 0$ et $0 \leq y(t) \leq 1$. Ils démontrent également que la solution tend toujours vers un point d'équilibre. La fonction Φ n'a donc pas une grande influence sur l'existence et le comportement qualitatif des solutions. Par contre elle joue un rôle essentiel dans la détermination des points d'équilibre du système. Ce fait nous suggère une classification des fonctions de ponte à l'aide de la structure des points critiques qu'elles engendrent.

Dans le cas de l'hermaphrodisme pur on a *un* ou *deux* points d'équilibre, suivant la valeur de T_1 et T_2. Ainsi, toute fonction Φ donnant lieu à un ou deux points critiques va être dénommée *fonction de ponte hermaphrodite*. Dans le cas du gonochorisme parfait on a *un*, *deux* ou *trois* points d'équilibre, suivant la valeur des paramètres biologiques T_1 et T_2. Une telle fonction est dite *fonction de ponte de type U*. Il s'avère que toute fonction de ponte ayant une justification phénoménologique, étudiée jusqu'à cette date, est soit hermaphrodite, soit de type U. La classification est donnée par GABRIEL (1983) et HIRSCH *et al.* (1985).

Au début des années quatre-vingt on a aussi commencé à travailler sur une modification du modèle de Nåsell et Hirsch qui permet de tenir compte d'une certaine réaction immunitaire dans l'hôte définitif. On considère une immunité progressive affectant séparément les mâles et les femelles schistosomes; on suppose de plus une charge parasitaire maximale finie. En introduisant cette hypothèse supplémentaire, le système précédent devient

$$\begin{cases} \dot{w}(t) = -\mu_1 w(t) + \mu_1 T_1 y(t)(1 - w(t)), & 0 \leq w(0) \leq 1 \\ \dot{y}(t) = -\mu_2 y(t) + \mu_2 T_2 \Phi(w(t))(1 - y(t)) & 0 \leq y(0) \leq 1\,. \end{cases}$$

La signification des paramètres et des variables qui apparaissent ici est la même que précédemment, à l'exeption de w qui désigne le rapport entre l'espérance de la charge parasitaire totale par hôte définitif et la charge parasitaire maximale par hôte définitif ($0 \leq w \leq 1$).

Le cas $\Phi(w) = w$, correspondant dans ce deuxième modèle à l'hermaphrodisme pur, a été résolu par AESCHLIMANN (1982). Ce cas fournit également (pour des valeurs arbitraires de T_1 et T_2) une structure comprenant un ou deux points critiques. Il est facile de démontrer que ceci a lieu si et seulement si

$$\frac{d}{dw}\left(\frac{\Phi(w)}{w}\right) \leq 0, \quad \text{pour tout } w \in]0,1] \, .$$

Les fonctions de ponte remplissant cette condition seront appelées *hermaphrodites.*

Pour traiter le gonochorisme, il faut en premier lieu calculer la fonction de ponte. Pour cela il faut revenir à l'origine stochastique du modèle et déterminer Φ comme $E[\min(M(t), F(t))]$, où E désigne l'espérance mathématique, $M(t)$ et $F(t)$ les variables aléatoires qui donnent, au temps t, le nombre de parasites mâles et femelles dans un hôte définitif. Mais rien ne nous assure en général que $E[\min(M(t), F(t))]$ est une fonction de $E[M(t) + F(t)]$. C'est le cas, par exemple, si on admet que $M(t)$ et $F(t)$ sont indépendantes, identiquement distribuées, de loi de Poisson ou binomiale (GABRIEL 1983).

L'analyse du modèle montre que la loi «naturelle» de $M(t)$ et $F(t)$ est la loi binomiale. «Naturelle» signifie que si les variables aléatoires $F(0)$ et $M(0)$ sont binomiales, $F(t)$ et $M(t)$ le seront également pour tout t positif, et si $F(0)$ et $M(0)$ sont quelconques, asymptotiquement c'est la loi binomiale qui prévaut. C'est la raison pour laquelle on désigne ce cas par *gonochorisme parfait pour la loi binomiale.* La fonction de ponte correspondante a été déterminée par J.-P. GABRIEL (comm. pers.). Elle se présente sous la forme

$$\begin{aligned}\Phi(w) = \frac{w}{2}\Big\{1 - \frac{1-w}{\pi}\int_0^{\pi} \big[1 - 2w(1-\cos\vartheta) \\ + 2w^2(1-\cos\vartheta)\big]^{C-1}(1+\cos\vartheta)\, d\vartheta\Big\} \, ,\end{aligned}$$

où $C \in \mathbb{N}$ est le nombre maximal de parasites mâles, respectivement femelles qu'un hôte définitif peut abriter. La charge parasitaire maximale par hôte definitif est donc $2C$.

A chaque fonction de ponte Φ on associe le *rapport de ponte* ρ défini par

$$\rho(w) = \frac{\Phi(w)}{w}, \quad w \in (0,1].$$

Dans notre cas on aura

$$\rho(w) = \frac{1}{2}\{1 - \frac{1-w}{\pi}\int_0^\pi \big[1 - 2w(1-\cos\vartheta) \\ + 2w^2(1-\cos\vartheta)\big]^{C-1}(1+\cos\vartheta)\,d\vartheta\}\ .$$

Le présent travail se propose de démontrer que cette fonction de ponte est de type U.

2. Le rapport de ponte ρ du gonochorisme parfait pour la loi binomiale est croissant

A l'aide de transformations trigonométriques bien connues on a

$$\begin{aligned}\rho(w) &= \frac{1}{2}\{1 - \frac{1-w}{\pi}\int_0^\pi \big[1 - 2w(1-\cos\vartheta)+ \\ &\quad + 2w^2(1-\cos\vartheta)\big]^{C-1}(1+\cos\vartheta)\,d\vartheta\} \\ &= \frac{1}{2}\{1 - \frac{1-w}{\pi}\int_0^\pi \big[\sin^2\frac{\vartheta}{2}+ \\ &\quad + \cos^2\frac{\vartheta}{2} - (4w-4w^2)\sin^2\frac{\vartheta}{2}\big]^{C-1} 2\cos^2\frac{\vartheta}{2}\,d\vartheta\} \\ &= \frac{1}{2} - \frac{1-w}{\pi}\int_0^\pi \big[\cos^2\frac{\vartheta}{2} + (1-2w)^2\sin^2\frac{\vartheta}{2}\big]^{C-1}\cos^2\frac{\vartheta}{2}\,d\vartheta \\ &= \frac{1}{2} - \frac{1-w}{\pi}\sum_{i=0}^{C-1}(1-2w)^{2i}\binom{C-1}{i}\int_0^\pi \sin^{2i}\frac{\vartheta}{2}\cos^{2C-2i}\frac{\vartheta}{2}\,d\vartheta\ .\end{aligned}$$

Posons

$$(*) \qquad I_i := \binom{C-1}{i}\int_0^\pi \sin^{2i}\frac{\vartheta}{2}\cos^{2C-2i}\frac{\vartheta}{2}\,d\vartheta \qquad i = 0,\ldots,C-1\ .$$

Il est clair que $I_i \geq 0,\ \forall i = 0,\ldots,C-1$.

Lemme 1. *Pour tout* $j = 0,\ldots,C-2$, *on a* $I_j > I_{j+1}$.

Preuve. En appliquant la formule

$$\begin{aligned}\int_a^b \sin^m \alpha \cos^n \alpha \, d\alpha &= \frac{\sin^{m+1} \alpha \cos^{n-1} \alpha}{m+n}\Big|_a^b + \\ &\quad + \frac{n-1}{m+n} \int_a^b \sin^m \alpha \cos^{n-2} \alpha \, d\alpha \\ &= -\frac{\sin^{m-1} \alpha \cos^{n-1} \alpha}{m+n}\Big|_a^b + \\ &\quad + \frac{m-1}{m+n} \int_a^b sin^{m-2} \alpha \cos^n \alpha \, d\alpha ,\end{aligned}$$

ainsi que le changement de variable $u := \frac{\vartheta}{2}$, on obtient d'une part

$$I_j = \frac{2(C-1)!}{j!(C-j-1)!} \, \frac{2C-2j-1}{2C} \int_0^{\frac{\pi}{2}} \sin^{2j} u \cos^{2C-2j-2} u \, du ,$$

et d'autre part

$$I_{j+1} = \frac{2(C-1)!}{(j+1)!(C-j-2)!} \, \frac{2j+1}{2C} \int_0^{\frac{\pi}{2}} \sin^{2j} u \cos^{2C-2j-2} u \, du .$$

On en déduit que

$$\frac{I_j}{I_{j+1}} = \frac{(j+1)}{(j+\frac{1}{2})} \, \frac{(C-j-\frac{1}{2})}{(C-j-1)} > 1 \qquad \forall j = 0, \ldots, C-2 . \quad \square$$

Remarques. (1) En calculant explicitement les I_j on trouve

$$I_j = \binom{2j}{j} \binom{2C-2j}{C-j} \frac{(C-j)}{C} \, \frac{\pi}{2^{2C}} .$$

(2) De plus, on a

$$\sum_{j=0}^{C-1} I_j = \frac{\pi}{2} ,$$

et donc

$$\rho(0) = 0 \quad , \quad \rho(1) = \frac{1}{2} .$$

LEMME 2. *La fonction* $p_n(x) := \sum_{i=0}^{n} x^i$ *est strictement croissante sur* $\mathbb{R}$ *pour* n *impair.*

Preuve. En dérivant par rapport à x la représentation suivante

$$p_n(x) = \begin{cases} \frac{x^{n+1}-1}{x-1}, & x \neq 1, \\ n+1, & x = 1, \end{cases} \quad (p_n(x) \text{ est continue sur } \mathbb{R})$$

on trouve

$$p'_n(x) = \begin{cases} \frac{nx^{n+1}-(n+1)x^n+1}{(x-1)^2}, & x \neq 1, \\ \frac{n(n+1)}{2}, & x = 1, \end{cases} \quad (p'_n(x) \text{ est continue sur } \mathbb{R})$$

Il suffit d'étudier le signe de $q_n(x) := nx^{n+1} - (n+1)x^n + 1$. Pour cela on s'intéresse aux extrema de $q_n(x)$; la dérivée de cette fonction est donnée par

$$q'_n(x) = n(n+1)(x-1)x^{n-1} .$$

On constate que $q'_n(x)$ s'annule seulement pour $x = 0$ et pour $x = 1$. De plus il est facile de voir que si n est impair, alors

$$q'_n(x) < 0 \quad \forall x \in]-\infty, 0[\cup]0, 1[\qquad \text{et} \qquad q'_n(x) > 0 \quad \forall x \in]1, +\infty[.$$

Ceci signifie que $q_n(x)$, pour n impair, admet un minimum global strict en $x = 1$. De $q_n(1) = 0$, on déduit que $q_n(x) > 0 \quad \forall x \neq 1$, pour n impair. Et, vu que $(x-1)^2 \geq 0 \, \forall x$, on obtient finalement $p'_n(x) > 0$ $\forall x \in \mathbb{R}$, n impair. On conclut donc que, pour n impair, $p_n(x)$ est strictement croissante $\forall x \in \mathbb{R}$. $\square$

Par $(*)$ le rapport de ponte s'écrit de la façon suivante

$$\rho(w) = \frac{1}{2} - \frac{1-w}{\pi} \sum_{i=0}^{C-1} (1-2w)^{2i} I_i .$$

PROPOSITION 1. *La fonction $\rho(w)$ est strictement croissante sur $\mathbb{R}$.*

Preuve. Il suffit de démontrer que $\frac{1}{2} - \rho(w)$ est strictement décroissante. Considérons la transformation de coordonnées suivante

$$z = g(w) := 1 - 2w .$$

$$\text{Alors } w = \frac{1-z}{2}, \quad 1 - w = \frac{1+z}{2} ,$$

et $g(w)$ est une fonction strictement décroissante. Posons maintenant

$$h(z) := \frac{1+z}{2} \sum_{i=0}^{C-1} I_i z^{2i} .$$

On a immédiatement $\frac{1}{2} - \rho(w) = h(g(w))$.

Rappelons que si f et g sont deux fonctions de $\mathbb{R}$ dans $\mathbb{R}$ telles que f est strictement décroissante et g est strictement croissante sur tout $\mathbb{R}$, alors leur composition $g \circ f$ est strictement décroissante. Pour démontrer que $h(g(w))$ est strictement décroissante, il suffit donc de démontrer que $h(z)$ est strictement croissante. On a

$$\begin{aligned} h'(z) &= \frac{1}{2}\{I_0 + 2I_1 z + 3I_1 z^2 + 4I_2 z^3 + 5I_2 z^4 + \ldots + \\ &\qquad + (2C-2)I_{C-1}z^{2C-3} + (2C-1)I_{C-1}z^{2C-2}\} \\ &= \frac{1}{2}\{I_0 + I_1 z(2+3z) + I_2 z^3(4+5z) + \ldots + \\ &\qquad + I_{C-1}z^{2C-3}(2C-2+(2C-1)z)\} . \end{aligned}$$

D'autre part

$$p'_{2C-1}(x) = 1 + x(2+3x) + x^3(4+5x) + \ldots + x^{2C-3}(2C-2+(2C-1)x) ,$$

et le lemme 2 nous assure que $p'_{2C-1}(x) > 0$ pour tout $x \in \mathbb{R}$. Par ailleurs, on constate que, pour $i = 0, \ldots, C-1$, on obtient

$$f_i(x) = x^{2i-1}(2i + (2i+1)x) \begin{cases} = 0, & \text{pour } x = 0, x = -\frac{2i}{2i+1} \\ > 0, & \text{pour } x \notin \left[-\frac{2i}{2i+1}, 0\right] \\ < 0, & \text{pour } x \in \left]-\frac{2i}{2i+1}, 0\right[. \end{cases}$$

Ainsi

$$h'(z) = \frac{1}{2}\left(I_0 + \sum_{i=1}^{C-1} I_i f_i(z)\right)$$

et

$$p'_{2C-1}(x) = 1 + \sum_{i=1}^{C-1} f_i(z) .$$

Par conséquent

$$h'(z) > 0 \qquad \text{pour} \quad z \in \left]-\infty, -\frac{2C-2}{2C-1}\right] \cup \left[0, \infty\right[,$$

et $\displaystyle \frac{2}{I_0}h'(z) = 1 + \sum_{i=1}^{C-1} \frac{I_i}{I_0} f_i(z) \geq p'_{2C-1}(z) > 0 \quad \text{pour} \quad z \in \left[-\frac{2}{3}, 0\right[$,
puisque, pour $i = 0, \ldots, C-1$, on a

$$f_i(z) \begin{cases} \geq 0 & \text{pour } z \in \left] -\infty, -\frac{2C-2}{2C-1}\right] \cup \left[0, \infty\right[\\ \leq 0 & \text{pour } z \in \left[-\frac{2}{3}, 0\right[\end{cases}$$

et $\frac{I_i}{I_0} < 1$, pour $i = 1, \ldots, C-1$ (lemme 1). De plus, pour $i = 1, \ldots, C-2$, on a

$$f_j(z) \begin{cases} > 0, & j = 1, \ldots, i \\ \leq 0, & j = i+1, \ldots, C-1 \end{cases} \quad \text{pour } z \in \left[-\tfrac{2i+2}{2i+3}, -\tfrac{2i}{2i+1} \right[,$$

d'où

$$\begin{aligned} \frac{2}{I_i} h'(z) &= \frac{I_0}{I_i} + \sum_{j=1}^{i-1} \frac{I_j}{I_i} f_j(z) + f_i(z) + \sum_{j=i+1}^{C-1} \frac{I_j}{I_i} f_j(z) \\ &\geq 1 + \sum_{j=1}^{i-1} f_j(z) + f_i(z) + \sum_{j=i+1}^{C-1} f_j(z) \\ &= p'_{2C-1}(z) > 0 \end{aligned}$$

car, par le lemme 1,

$$\frac{I_j}{I_i} \begin{cases} > 1, & j = 0, \ldots, i-1 \\ < 1, & j = i+1, \ldots, C-1 . \end{cases}$$

Ainsi, en remplaçant $\frac{I_j}{I_i}$ par 1, on ne fait qu'augmenter la valeur absolue de la partie négative et diminuer celle de la partie positive. Ceci implique que $h'(z) > 0$, pour $i = 1, \ldots, C-2$ et pour $z \in \left[-\frac{2i+2}{2i+3}, -\frac{2i}{2i+1} \right[$. Mais

$$\mathbb{R} = \left] -\infty, -\frac{2C-2}{2C-1} \right] \cup \bigcup_{i=0}^{C-2} \left[-\frac{2i+2}{2i+3}, -\frac{2i}{2i+1} \right[\cup \left[-\frac{2}{3}, 0 \right[\cup [0, \infty[.$$

On a donc

$$h'(z) > 0, \quad \forall z \in \mathbb{R} ,$$

ce qui démontre la croissance stricte de la fonction $h(z)$, et donc la croissance du rapport de ponte $\rho(w)$. $\square$

3. Un critère pour le type U

Nous allons tout d'abord donner l'analogue des définitions données dans Gabriel (1983) pour les notions de *fonction de ponte, rapport de ponte* et *rapport de ponte de type U,* pour le cas incluant l'immunité.

DÉFINITION. *$\Phi(w)$ est une «fonction de ponte» si*

(i) Φ *est définie sur* $[0,1]$*;*

(ii) $\Phi(0) = 0$*;*

(iii) si $0 \leq w_1 < w_2$*, alors* $\Phi(w_1) < \Phi(w_2)$*;*

(iv) $\Phi(w) \leq w \quad \forall w \in [0,1]$;
(v) $\Phi(w)$ *est deux fois continuement dérivable sur* $[0,1]$.

DÉFINITION. *A toute fonction de ponte* $\Phi(w)$ *on associe le «rapport de ponte»* $\rho(w)$ *défini par*

$$\rho(w) = \frac{\Phi(w)}{w} .$$

DÉFINITION. *Soit* f_T *la fonction définie par*

$$f_T(w) := \frac{1}{\rho(w)(T-w)} \quad \forall w \in]0,T[, \forall T \in]0,1] .$$

Elle est bien définie puisque, en vertu de (iii), $\rho(w) > 0$ *sur* $]0,T[$.
La fonction $\Phi(w)$ *est dite «fonction de ponte de type* U *» si*
(i) $f_T'(w)$ *n'a que des zéros isolé sur* $]0,T[, \quad \forall T \in]0,1]$;
(ii) $\exists w_0 \in]0,T[$ *(éventuellement dépendant de* T*) tel que*

$$f_T'(w_0) = 0,\ f_T'(w) \leq 0\ \forall w \in]0,w_0[\text{ et } f_T'(w) \geq 0\ \forall w \in]w_0,T[.$$

(iii) $\lim_{w\to 0} f_T(w) = +\infty \quad (\Longleftrightarrow \rho(0) = 0)$.

La définition du «type U » provient du fait que pour chercher les points d'équilibre du système il faut déterminer tous les $\underline{w} \in [0,T]$ tels que

$$f_T(\underline{w}) = T_2(T_1+1) \quad , \quad \text{où} \qquad T := \frac{T_1}{1+T_1} ,$$

(T_1 et T_2 sont les facteurs de transmission).
Les trois conditions sur $f_T(w)$ signifient que la forme de cette fonction correspond à celle de la lettre U. En effet, les conditions (i) et (ii) nous assurent que la fonction $f_T(w)$ admet un unique minimum strict en w_0, et qu'elle est strictement décroissante à gauche de w_0 et strictement croissante à droite de ce point.

De plus, la condition (iii) et le fait que le dénominateur de $f_T(w)$ s'annule en $w = T$ nous indiquent que pour toute valeur réelle $r > f_T(w_0)$ cette fonction admet exactement deux préimages. Donc, pour toute fonction de ponte $\Phi(w)$ de type U, on aura

$$f_T(\underline{w}) = T_2(T_1+1), \text{ admet } \left\{ \begin{array}{c} \text{zéro} \\ \text{une} \\ \text{deux} \end{array} \right\} \text{ solutions,}$$

$$\text{selon que} \left\{ \begin{array}{l} T_2(T_1+1) < f_T(w_0) , \\ T_2(T_1+1) = f_T(w_0) , \\ T_2(T_1+1) > f_T(w_0) . \end{array} \right.$$

PROPOSITION 2. *Soit* $C \in \mathbb{N}$ *et* $w \in [0,1]$. *La fonction*

$$\Phi(w) = \frac{w}{2}\left\{1 - \frac{1-w}{\pi}\int_0^\pi \left[1 - 2w(1-\cos\vartheta) + \right.\right.$$
$$\left.\left. +2w^2(1-\cos\vartheta)\right]^{C-1}(1+\cos\vartheta)\,d\vartheta\right\}$$

est une fonction de ponte au sens de la définition ci-dessus.

Preuve. Vérifions les cinq propriétés.

(i) et (ii) sont évidentes.

(iii) Soit $\rho(w)$ le rapport de ponte associé à $\Phi(w)$. Dans le chapitre 2 nous avons démontré que $\rho'(w) > 0 \quad \forall w \in [0,1]$. De plus, $\rho(w) > 0$ $\forall w \in]0,1]$. Donc

$$\Phi'(w) = \rho(w) + w\rho'(w) > 0 \quad \forall w \in]0,1] ,$$

c'est-à-dire, $\Phi(w)$ est strictement croissante sur $[0,1]$.

(iv) Nous savons que $\rho(w) \in [0, \frac{1}{2}] \quad \forall w \in [0,1]$.
Ceci implique que $\Phi(w) = w\rho(w) \le \frac{w}{2} \le w \quad \forall w \in [0,1]$.

(v) Clair, car $\Phi(w)$ est un polynôme. □

Les résultats étudiés dans le cadre du modèle original (GABRIEL 1983) ne sont pas valables en général si l'on introduit l'hypothèse immunitaire. Nous donnons donc un critère pour le type U adapté à cette nouvelle situation.

LEMME 1. *Soit* $\Phi(w)$ *une fonction de ponte. Posons*

$$h_T(w) := -\rho(w) + (T-w)\rho'(w) \qquad \forall w \in]0,T[, \quad \forall T \in]0,1] .$$

La fonction de ponte $\Phi(w)$ *est de type* U *si et seulement si elle remplit les trois conditions suivantes*

(i) $\forall T \in]0,1]$, $h_T(w)$ *n'a que des zéros isolés sur* $]0,T[$;

(ii) $\exists w_0 \in]0,T[$ *(éventuellement dépendant de* T*) tel que*
$h_T(w_0) = 0$, $h_T(w) \ge 0 \quad \forall w \in]0,w_0[$ *et* $h_T(w) \le 0 \quad \forall w \in]w_0,T[$;

(iii) $\rho(0) = 0$.

Preuve. La dérivabilité de $\rho(w)$, permet d'écrire

$$f_T'(w) = -\frac{h_T(w)}{[\rho(w)(T-w)]^2}, \quad \forall w \in]0,T[$$

et donc

$$\{w \mid f_T'(w) = 0\} = \{w \mid h_T(w) = 0\}$$
$$\text{et} \quad \text{signe}\,(f_T'(w)) = -\,\text{signe}\,(h_T(w)) . \qquad \square$$

Notations. Soit $h_T(w)$ définie comme dans le lemme 1. Posons

$$\begin{aligned} E_T^g := \{w \in]0,T[\quad | \quad & h_T(w)=0, \quad \exists \delta > 0 \quad \text{tel que} \quad \forall t \in]0,\delta[\\ & h_T(w-t) > 0 \quad \textit{et} \quad h_T(w+t) < 0\} \\ E_T^d := \{w \in]0,T[\quad | \quad & h_T(w)=0, \quad \exists \delta > 0 \quad \text{tel que} \quad \forall t \in]0,\delta[\\ & h_T(w-t) < 0 \quad \text{et} \quad h_T(w+t) > 0\}\ . \end{aligned}$$

On dira qu'en un point $w \in E_T^g$ la fonction h_T traverse le niveau 0 en passant des positifs aux négatifs. Respectivement en un point $w \in E_T^d$ on dira que h_T traverse le niveau 0 en passant des négatifs aux positifs. Posons

$$E_T := E_T^g \cup E_T^d \quad \text{et} \quad \underline{w}_T := \min\ E_T\ , \qquad \overline{w}_T := \max\ E_T\ .$$

E_T est donc l'ensemble des points où $h_T(w)$ traverse le niveau 0.

LEMME 2. *Soit $\Phi(w)$ une fonction de ponte telle que $\rho(0) = 0$, $\rho(w)$ continuement dérivable en 0 (au sens de la dérivée à droite) et $\rho'(0) > 0$. Soit $h_T(w)$ définie comme dans le lemme 1. Supposons que, pour tout $T \in]0,1]$, $h_T(w)$ n'ait que des zéros isolés sur l'intervalle $[0,1]$. Considérons les propriétés suivantes*

(a) $\Phi(w)$ est de type U,
(b) E_T contient un unique élément $\quad \forall T \in]0,1]$,
(c) $\Phi(w)$ n'est pas de type U,
(d) $\exists T \in]0,1]$ tel que E_T contienne aux moins 3 éléments,
(e) $\exists T \in]0,1], \quad \exists \tilde{w} \in]\underline{w}_T, T[,$ tel que $h'_T(\tilde{w}) = 0$ et $h_T(\tilde{w}) > 0$,
(f) $\forall T \in]0,1], \quad \nexists \tilde{w} \in]\underline{w}_T, T[,$ tel que $h'_T(\tilde{w}) = 0$ et $h_T(\tilde{w}) > 0$.

On a les équivalences suivantes

$$\begin{array}{cccccc} & \text{(a)} & \Longleftrightarrow & \text{(b)} & \Longleftrightarrow & \text{(f)} \\ \text{et} & \text{(c)} & \Longleftrightarrow & \text{(d)} & \Longleftrightarrow & \text{(e)}\ . \end{array}$$

Preuve. Les conditions (i) et (iii) de l'énoncé du lemme 1 ci-dessus sont toujours satisfaites par hypothèse. De plus

$$h_T(0) = -\rho(0) + T\rho'(0) > 0, \quad \forall T \in]0,1]$$

car $\rho(0) = 0$, $\rho'(0) > 0$, et

$$h_T(T) = -\rho(T) < 0, \quad \forall T \in]0,1]$$

car, par la croissance stricte de $\Phi(w)$, $\rho(T) > 0, \quad \forall T \in]0,1]$.

La continuité de $h_T(w)$ nous assure que E_T^g est non vide, et que E_T contient un nombre impair de points.

Démontrons maintenant les quatre équivalences.

(a)$\Longleftrightarrow$(b):

La condition (ii) de l'énoncé du lemme 1 signifie exactement que, pour tout $T \in]0,1]$, il existe un unique point où la fonction h_T traverse le niveau 0 en passant des positifs aux négatifs, ce qui équivaut à la condition: E_T contient exactement un point, pour tout $T \in]0,1]$.

(c)$\Longleftrightarrow$(d):

Comme E_T contient un nombre impair de points, cette équivalence découle immédiatement de l'équivalence (a) $\Leftrightarrow$ (b) par négation des deux membres.

(d)$\Longleftrightarrow$(e):

Démontrons «$\Longrightarrow$»:

Par hypothèse, $\exists T \in]0,1]$ tel que E_T contienne au moins trois éléments,

$$\text{d'où } \underline{w}_T \neq \overline{w}_T$$

$$\text{et donc } \exists w_1 \in]\underline{w}_T, \overline{w}_T[\quad \text{tel que} \quad w_1 \in E_T^d \ ,$$

puisque $\underline{w}_T, \overline{w}_T \in E_T^g$ et $h_T(w)$ est continue. La fonction $\rho(w)$ étant de classe C^2 sur l'intervalle]0,1], $h_T(w)$ est de classe C^1 sur $]0,1]$. L'égalité $h_T(w_1) = h_T(\overline{w}_T) = 0$, et le théorème de Rolle entraînent que

$$\exists \tilde{w} \in]w_1, \overline{w}_T[\quad \text{tel que} \quad h_T'(\tilde{w}) = 0, \quad h_T(\tilde{w}) > 0 \ .$$

En effet $h_T(w)$ n'a que des zéros isolés par hypothèse, et $w_1 \in E_T^d$, $\overline{w}_T \in E_T^g$.

Démontrons «$\Longleftarrow$»:

Si un tel $\tilde{w}$ existe, la continuité de $h_T(w)$ et la négativité de $h_T(w)$ dans un voisinage à droite de $\underline{w}_T$, impliquent que

$$\exists w_1 \in]\underline{w}_T, \tilde{w}[\text{ tel que } w_1 \in E_T^d \text{ et } \exists w_2 \in]\tilde{w}, T[\text{ tel que } \quad w_2 \in E_T^g \ ,$$

cela car $h_T(T) < 0$. E_T contient donc au moins trois points.

(a)$\Longleftrightarrow$(f):

Cette équivalence est la contraposée de l'équivalence (c) $\Leftrightarrow$ (e). □

LEMME 3. *Soit $\rho(w)$ un rapport de ponte. Si*

$$\Upsilon_T(w) := \rho(w) - \frac{(T-w)^2}{2}\rho''(w) \geq 0, \qquad \forall w \in]0,T], \quad \forall T \in]0,1]$$

alors $\forall T \in]0,1]$ $\nexists \tilde{w} \in]0,T[$ *tel que* $h_T'(\tilde{w}) = 0$ *et* $h_T(\tilde{w}) > 0$.

Preuve. Supposons que $\exists T \in]0,1]$ et $\exists \tilde{w} \in]0,1]$ tel que $h'_T(\tilde{w}) = 0$ et $h_T(\tilde{w}) > 0$. Alors

$$h'_T(\tilde{w}) = 0 \quad \Longrightarrow \quad 2\rho'(\tilde{w}) = (T - \tilde{w})\rho''(\tilde{w}) ,$$

car

$$h'_T(w) = -2\rho'(w) + (T - w)\rho''(w) .$$

De plus

$$h_T(\tilde{w}) > 0 \quad \Longrightarrow \quad -\rho(\tilde{w}) + (T - \tilde{w})\rho'(\tilde{w}) > 0 .$$

D'où

$$\rho(\tilde{w}) - \frac{(T - \tilde{w})^2}{2}\rho''(\tilde{w}) < 0 ,$$

ce qui est en contradiction avec $\Upsilon_T(w) \geq 0 \quad \forall w \in]0,T], \quad \forall T \in]0,1]$. □

PROPOSITION 3. *Soit $\Phi(w)$ une fonction de ponte telle que son rapport de ponte $\rho(w)$ vérifie les 4 propriétés suivantes*
(α) $\rho(0) = 0$,
(β) $\rho(w)$ est continuement dérivable à droite en 0 et $\rho'(0) > 0$,
(γ) $h_T(w)$ n'a que des zéros isolés sur $[0,T]$, pour tout T dans $]0,1]$,
(δ) $\Upsilon_T(w) := \rho(w) - \frac{(T-w)^2}{2}\rho''(w) \geq 0, \qquad \forall w \in]0,T], \quad \forall T \in]0,1]$.
Alors $\Phi(w)$ est une fonction de ponte de type U.

Preuve. On utilise le lemme 1. Les conditions (i) et (iii) sont trivialement satisfaites. Il nous reste à vérifier la condition (ii).

$\Upsilon_T(w) \geq 0 \ \forall w \in]0,T], \ \forall T \in]0,1]$
$\Longrightarrow \forall T \in]0,1] \ \nexists \tilde{w} \in]0,T[$ tel que $h'_T(\tilde{w}) = 0$ et $h_T(\tilde{w}) > 0$ [lemme 3]
$\Longrightarrow \forall T \in]0,1] \ \nexists \tilde{w} \in]\underline{w}_T, T[$ tel que $h'_T(\tilde{w}) = 0$ et $h_T(\tilde{w}) > 0$
$\Longrightarrow \Phi(w)$ est de type U [lemme 2] . □

Le critère de cette proposition n'est pas nécessaire pour le type U. On peut facilement produire des contre-exemples.

4. LA FONCTION DE PONTE Φ DU GONORISME PARFAIT POUR LA LOI BINOMIALE EST DE TYPE U.

LEMME 1. *La suite $\left(\frac{n}{n+1}\right)^{2n+1}$ est strictement croissante. De plus on a*

$$\lim_{n\to\infty} \left(\frac{n}{n+1}\right)^{2n+1} = e^{-2} .$$

Preuve. Calculons tout d'abord la valeur de la limite. On sait que

$$\lim_{n\to\infty}\left(1+\frac{1}{n}\right)^n = e\,,$$

et donc

$$\begin{aligned}\lim_{n\to\infty}\left(\frac{n}{n+1}\right)^{2n+1} &= \lim_{n\to\infty}\left[\left(\frac{1}{1+\frac{1}{n}}\right)^n\right]^2\cdot\lim_{n\to\infty}\left(\frac{n}{n+1}\right) = \\ &= e^{-2}\cdot 1 = e^{-2}\,.\end{aligned}$$

Démontrons maintenant la croissance de cette suite. Pour $x \in \mathbb{R}_+$, on a

$$\begin{aligned} y(x) :&= \log\left(\frac{x}{1+x}\right)^{2x+1} = (2x+1)\log\left(\frac{x}{1+x}\right) \\ y'(x) &= 2\log\left(\frac{x}{1+x}\right)+\frac{2x+1}{x(1+x)} \\ y''(x) &= \frac{-1}{x^2(1+x)^2}\,. \end{aligned}$$

Donc, $y''(x) < 0$. Ainsi $y'(x)$ est strictement décroissante sur l'intervalle $]0,\infty[$. De plus, $y'(1) = 0.114 > 0$ et $\lim_{x\to\infty} y'(x) = 0$. Donc

$$y'(x) > 0 \quad \forall x > 0\,,$$

ce qui signifie que la fonction $y(x)$ est strictement croissante sur l'intervalle $]0,\infty[$. Alors, la monotonie de $\log(x)$, entraîne la croissance stricte de

$$\left(\frac{x}{1+x}\right)^{2x+1} \text{ sur l'intervalle } \;]0,\infty[\,. \qquad \square$$

LEMME 2. *Considérons la fonction*

$$\tilde{\Upsilon}_j(z) := \frac{1}{2}-\frac{1+z}{4}\sum_{i=0}^{n} z^{2i}+\frac{(1+z)^2}{8}\sum_{i=1}^{j}[2i(2i-1)z^{2i-2}+(2i+1)2iz^{2i-1}]$$

pour $j = 1,2,\dots,n$, *pour tout* $n \geq 1$. *On a*

$$\tilde{\Upsilon}_j(z) > 0, \quad z \in [-1,0], \quad j = 1,2,\dots,n \quad \forall n \geq 1\,.$$

Preuve. Posons

$$S_n(z) := \sum_{i=0}^{n} z^{2i}\,.$$

Remarquons que

$$\sum_{i=1}^{n} 2i(2i-1)z^{2i-2} = \frac{d^2}{dz^2} S_n(z) = S_n''(z) ,$$

et

$$\begin{aligned}
&\sum_{i=1}^{n} 2i(2i+1)z^{2i-1} = \\
&\quad = \frac{d^2}{dz^2} \sum_{i=0}^{n} z^{2i+1} = \frac{d^2}{dz^2} \{zS_n(z)\} = \frac{d}{dz}\left\{ S_n(z) + z\frac{d}{dz} S_n(z)\right\} \\
&\quad = 2\frac{d}{dz} S_n(z) + z\frac{d^2}{dz^2} S_n(z) = 2S_n'(z) + zS_n''(z) .
\end{aligned}$$

Calculons $S_n(z)$, $S_n'(z)$ et $S_n''(z)$ à l'aide des sommes partielles de la série géométrique.

$$\begin{aligned}
S_n(z) &= \frac{z^{2n+2}-1}{z^2-1} \\
S_n'(z) &= \frac{(2n+2)z^{2n+1}(z^2-1) - 2z(z^{2n+2}-1)}{(z^2-1)^2} \\
&= \frac{2nz^{2n+3} - (2n+2)z^{2n+1} + 2z}{(z^2-1)^2} \\
S_n''(z) &= \frac{[2n(2n+3)z^{2n+2} - (2n+2)(2n+1)z^{2n} + 2](z^2-1)^2}{(z^2-1)^4} + \\
&- \frac{[2nz^{2n+3} - (2n+2)z^{2n+1} + 2z]4z(z^2-1)}{(z^2-1)^4} \\
&= \frac{2[n(2n-1)z^{2n+4} - (4n^2+2n-3)z^{2n+2}]}{(z^2-1)^3} + \\
&+ \frac{2[(n+1)(2n+1)z^{2n} - 3z^2 - 1]}{(z^2-1)^3} .
\end{aligned}$$

En $z = 1$ et $z = -1$ on étend par continuité. D'autre part

$$\tilde{\Upsilon}_j(z) = \frac{1}{2} - \frac{(1+z)}{4} S_n(z) + \frac{(1+z)^2}{8} \left[S_j''(z) + 2S_j'(z) + zS_j''(z) \right]$$

$$= \frac{1}{2} - \frac{(1+z)}{4} S_n(z) + \frac{(1+z)^2}{4} S_j'(z) + \frac{(1+z)^3}{8} S_j''(z) \text{ , donc}$$

$$\begin{aligned}\tilde{\Upsilon}_j(z) =& \frac{1}{2} - \frac{(1+z)}{4}\,\frac{(z^{2n+2}-1)}{(z+1)(z-1)} + \\ &+ \frac{(1+z)^2}{4}\,\frac{[2jz^{2j+3}-(2j+2)z^{2j+1}+2z]}{(z+1)^2(z-1)^2} + \\ &+ \frac{2(1+z)^3}{8}\,\frac{[j(2j-1)z^{2j+4}-(4j^2+2j-3)z^{2j+2}]}{(z+1)^3(z-1)^3} + \\ &+ \frac{2(1+z)^3}{8}\,\frac{[(j+1)(2j+1)z^{2j}-3z^2-1]}{(z+1)^3(z-1)^3}\,,\end{aligned}$$

ce qui, en ordonnant les termes en fonction des puissance de j, nous fournit

$$\begin{aligned}&4(z-1)^3\tilde{\Upsilon}_j(z) = \\ &\quad = 2j^2z^{2j}(z-1)^2(z+1)^2 + jz^{2j}(z-1)(z+1)^2(z-3) + && (1)\\ &\quad -2 \;\; + && (2)\\ &\quad -z^{2n+4} + 2z^{2n+3} - z^{2n+2} + 2z^{2j+1} + 2z^3 - 6z^2 + && (3)\\ &\quad + z(2 + z^{2j+1} + z^{2j-1})\,. && (4)\end{aligned}$$

Il faut démontrer que $(1)+(2)+(3)+(4) < 0$, $\forall z \in [-1,0]$ $j = 1,\ldots,n$, $\forall n \geq 1$.

(i) Considérons l'expression (4)

$$\forall z \in [-1,0], \qquad z^{2j+1} + z^{2j-1} \in [-2,0] \quad \forall j \in \{1,2,\ldots\},$$

d'où

$$\forall z \in [-1,0], \qquad 2 + z^{2j+1} + z^{2j-1} \geq 0 \quad \forall j \in \{1,2,\ldots\}\,.$$

On a donc

$$(4) = z(2 + z^{2j+1} + z^{2j-1}) \leq 0 \quad \forall z \in [-1,0], \quad \forall j \in \{1,2,\ldots\}\,.$$

(ii) Considérons l'expression (3)

$$(3) \leq 0\ \forall z \in [-1,0] \quad \text{car}$$

$$z^{2k} \geq 0 \text{ et } z^{2k+1} \leq 0\ \forall k \in \mathbb{N}\ \forall z \in [-1,0]\,.$$

(iii) Considérons l'expression (1)+(2)

$$\begin{aligned}(1) &= 2j^2z^{2j}(z-1)^2(z+1)^2 + jz^{2j}(z-1)(z+1)^2(z-3)\\ &= jz^{2j}(z+1)^2(1-z)[2j+3-(2j+1)z]\,.\end{aligned}$$

Comme $y(z) = (1-z)[2j+3-(2j+1)z]$ est l'équation d'une parabole qui a son unique minimum en z_0 positif, $y(z)$ est décroissante à gauche de z_0 et croissante à droite. D'où

$$\max_{[-1,0]} y(z) = y(-1) = 8(j+1) ,$$

et

$$(1) \leq j z^{2j}(z+1)^2 8(j+1) \qquad z \in [-1,0] .$$

Déterminons maintenant le maximum de $z^{2j}(z+1)^2$ sur $[-1,0]$.

$$\frac{d}{dz} z^{2j}(z+1)^2 = 2z^{2j-1}(z+1)[j+(j+1)z] .$$

La dérivée s'annule en $z=-1$, $z=-\frac{j}{j+1}$, $z=0$, et on a

$$\frac{d}{dz} z^{2j}(z+1)^2 \begin{cases} < 0 & z \in \ ]-\infty,-1[\ \cup \ ]-\frac{j}{j+1},0[\\ > 0 & z \in \ ]-1,-\frac{j}{j+1}[\ \cup \ ]0,\infty[. \end{cases}$$

Ainsi le maximum de notre fonction sur l'intervalle [-1,0] est atteint en $z=-\frac{j}{j+1}$ et on a

$$\begin{aligned} \max_{[-1,0]} \{z^{2j}(z+1)^2\} &= (-\frac{j}{j+1})^{2j}(1-\frac{j}{j+1})^2 = \\ &= (\frac{j}{j+1})^{2j}\frac{1}{(j+1)^2} . \end{aligned}$$

Donc, pour $j \in \{1,\ldots,n\}$, $\quad n \geq 1$

$$(1) \leq j(\frac{j}{j+1})^{2j}\frac{1}{(j+1)^2}8(j+1) = 8(\frac{j}{j+1})^{2j+1}, \quad z \in [-1,0],$$

et, par le lemme 1,

$$(1) \leq 8e^{-2} < 2, \quad z \in [-1,0]$$

d'où $(1)+(2) < 0$, $\quad z \in [-1,0]$. (i), (ii) et (iii) nous donnent donc

$(1)+(2)+(3)+(4) < 0$, $\quad z \in [-1,0] \quad j \in \{1,\ldots,n\}$ pour $n \geq 1$.

Et comme $(z-1)^3 < 0$ pour $z \in [-1,0]$

$$\tilde{\Upsilon}_j(z) > 0, \quad \forall z \in [-1,0] \quad \text{et} \quad \forall j \in \{1,\ldots,n\}, \quad n \geq 1 . \qquad \square$$

Considérons maintenant le rapport de ponte du gonochorisme parfait pour la loi binomiale. Nous savons que

$$\rho(w) = \frac{1}{2} - \frac{1-w}{\pi} \sum_{i=0}^{C-1} I_i (1-2w)^{2i}$$

où

$$I_i := \binom{C-1}{i} \int_0^{\pi} \sin^{2i} \frac{\vartheta}{2} \cos^{2C-2i} \frac{\vartheta}{2} \, d\vartheta \qquad i = 0, \ldots, C-1 \; ,$$

et

$$\sum_{j=0}^{C-1} I_j = \frac{\pi}{2} \qquad \text{et} \qquad I_i > 0 \quad \forall i \; .$$

En posant $\tilde{I}_i := \frac{2I_i}{\pi}$, on a $0 < \tilde{I}_i < 1, \quad \forall i = 0, \ldots, C-1,$ et

$$\sum_{j=0}^{C-1} \tilde{I}_j = 1 \;\; \text{et}$$

$$\rho(w) = \frac{1}{2} - \frac{1-w}{2} \sum_{i=0}^{C-1} \tilde{I}_i (1-2w)^{2i} \; .$$

Un calcul direct conduit à

$$\rho'(w) = \frac{1}{2} \sum_{i=0}^{C-1} \tilde{I}_i (1-2w)^{2i} + (1-w) \sum_{i=1}^{C-1} \tilde{I}_i 2i (1-2w)^{2i-1} \; ,$$

$$\text{et } \rho''(w) = -4 \sum_{i=1}^{C-1} \tilde{I}_i i (1-2w)^{2i-2} [2i - (2i+1)w] \; .$$

Ainsi

$$\begin{aligned} \Upsilon_T(w) &= \rho(w) - \frac{(T-w)^2}{2} \rho''(w) = \\ &= \frac{1}{2} - \frac{1-w}{2} \sum_{i=0}^{C-1} \tilde{I}_i (1-2w)^{2i} + \\ &+ (T-w)^2 \sum_{i=1}^{C-1} \tilde{I}_i 2i (1-2w)^{2i-2} [2i - (2i+1)w] \; . \end{aligned}$$

En effectuant le changement de variable $z := 1 - 2w$, on obtient

$$T - w = \frac{2T - 1 + z}{2} ,$$

et donc

$$\begin{aligned}\Upsilon_T(z) = \frac{1}{2} - \frac{1+z}{4} \sum_{i=0}^{C-1} \tilde{I}_i z^{2i} \\ + \frac{(2T-1+z)^2}{8} \sum_{i=1}^{C-1} \tilde{I}_i z^{2i-2} 2i[2i - 1 + (2i+1)z] .\end{aligned}$$

LEMME 3. *Soient* $\tilde{\Upsilon}_j(z)$ *les fonctions introduites dans le lemme 2, pour* $n = C - 1$. *Considérons les intervalles* J_j^T *définis comme suit*

$$J_j^T := \begin{cases}]-\frac{2j+1}{2j+3}, -\frac{2j-1}{2j+1}] \cap [1-2T, 1] , & j = 1, \ldots, C-2 \\ [-1, -\frac{2C-3}{2C-1}] \cap [1-2T, 1] , & j = C-1 \end{cases}$$

$C \geq 2, \quad T \in]0,1]$. *Alors*

$$\tilde{\Upsilon}_j(z) \leq \Upsilon_T(z) \;\; \forall z \in J_j^T, \;\; j = 1, \ldots, C-1 \;\; \forall C \geq 2, \;\; \forall T \in]0,1] .$$

Preuve. Soit $\zeta_i(z) := 2i - 1 + (2i+1)z$. On a

$$\Upsilon_T(z) = \frac{1}{2} - \frac{1+z}{4} \sum_{i=0}^{C-1} \tilde{I}_i z^{2i} + \frac{(2T-1+z)^2}{8} \sum_{i=1}^{C-1} \tilde{I}_i 2i z^{2i-2} \zeta(z)$$

et

$$\tilde{\Upsilon}_j(z) = \frac{1}{2} - \frac{1+z}{4} \sum_{i=0}^{C-1} z^{2i} + \frac{(1+z)^2}{8} \sum_{i=1}^{j} 2i z^{2i-2} \zeta(z) .$$

De $0 < \tilde{I}_i < 1$, on déduit que

$$\frac{1}{2} - \frac{1+z}{4} \sum_{i=0}^{C-1} z^{2i} \leq \frac{1}{2} - \frac{1+z}{4} \sum_{i=0}^{C-1} \tilde{I}_i z^{2i} \qquad \forall z \geq -1 .$$

De plus

$$(2T - 1 + z)^2 \leq (1+z)^2 \qquad \forall z \in J_i^T, \quad \forall T \in]0,1], \quad i = 1, \ldots, C-1 ,$$

et $\quad \zeta_i(z) \begin{cases} \leq 0 & \text{pour } i = 1, \dots, j \\ > 0 & \text{pour } i = j+1, \dots, C-1 \end{cases} \quad$ sur J_j^T

car $J_j^T \subset [-1, -\frac{2i-1}{2i+1}]$ pour $i = 1, \dots, j$, respectivement $J_j^T \cap [-1, -\frac{2i-1}{2i+1}] = \emptyset$ pour $i = j+1, \dots, C-1$. Donc

$$\frac{(1+z)^2}{8} \sum_{i=1}^{j} 2iz^{2i-2}\zeta(z) \leq \frac{(2T-1+z)^2}{8} \sum_{i=1}^{C-1} \tilde{I}_i 2iz^{2i-2}\zeta(z)$$

$\forall z \in J_j^T, \quad T \in]0,1]$, car on supprime les termes positifs, et puisque $0 < \tilde{I}_i < 1$, la valeur absolue de la partie négative augmente. Par conséquent, on a

$$\tilde{\Upsilon}_j(z) \leq \Upsilon_T(z) \quad \forall z \in J_j^T,\ j = 1, \dots, C-1 \quad \forall C \geq 2,\ \forall T \in]0,1] \,. \square$$

Nous pouvons maintenant démontrer le résultat annoncé dans l'introduction.

THÉORÈME. *La fonction de ponte du gonochorisme parfait pour la loi binomiale donnée par*

$$\Phi(w) = w\left(\frac{1}{2} - \frac{1-w}{\pi} \sum_{i=0}^{C-1} I_i(1-2w)^{2i}\right)$$

où $\quad I_i := \binom{C-1}{i} \int_0^{\pi} \sin^{2i}\frac{\vartheta}{2} \cos^{2C-2i}\frac{\vartheta}{2}\, d\vartheta \qquad i = 0, .., C-1$ *est, pour chaque* $C \geq 1$, *de type* U.

Preuve. Considérons tout d'abord le cas $C = 1$.

$$\rho(w) = \frac{1}{2} - \frac{1-w}{2} = \frac{w}{2}\,,$$

et donc

$$f_T(w) = \frac{2}{w(T-w)}\,,$$

ce qui nous donne

$$f_T'(w) = \frac{2(2w-T)}{w^2(T-w)^2}\,.$$

Les trois conditions de la définition de fonction de ponte de type U sont donc satisfaites, pour $w_0 = \frac{T}{2}$.

Considérons maintenant le cas $C \geq 2$. On applique la proposition 3. Vérifions que les 4 propriétés sont satisfaites.

Dans le chapitre 2 on a montré que $\rho'(w) > 0 \quad \forall w \in \mathbb{R}$ et que $\rho(0) = 0$. De plus, $h_T(w) := -\rho(w) + (T-w)\rho'(w)$ n'a que des zéros isolés car $\rho(w)$ est un polynôme. Les trois premières propriétés sont donc satisfaites. Pour démontrer le théorème il reste donc à vérifier que

$$\Upsilon_T(w) = \rho(w) - \frac{(T-w)^2}{2}\rho''(w) \geq 0, \qquad \forall w \in]0,T], \quad \forall T \in]0,1] .$$

On a

$$\Upsilon_T(z) = \frac{1}{2} - \frac{1+z}{4}\sum_{i=0}^{C-1}\tilde{I}_i z^{2i} + \frac{(2T-1+z)^2}{8}\sum_{i=1}^{C-1}\tilde{I}_i 2iz^{2i-2}\zeta(z) =$$
$$= \rho(z) + \frac{(2T-1+z)^2}{8}\sum_{i=1}^{C-1}\tilde{I}_i 2iz^{2i-2}\zeta(z) .$$

L'image de $[0,T]$ par $z = 1-2w$ est l'intervalle $[1-2T,1]$. On doit donc démontrer que

$$\Upsilon_T(z) \geq 0 \qquad \forall z \in [1-2T,1[, \quad \forall T \in]0,1] .$$

$$\text{Mais } \zeta_i(z) \geq 0 \qquad \forall z \in [-\frac{2i-1}{2i+1},\infty[,$$

ce qui implique

$$\zeta_i(z) \geq 0 \qquad \forall z \in [-\frac{1}{3},1] \qquad \forall i = 1,2,\dots .$$

De plus,

$$\rho(z) > 0 \qquad \forall z < 1 ,$$

car $\quad \rho(w) > 0 \qquad \forall w > 0$. Donc

$$\Upsilon_T(z) > 0 \qquad \forall z \in [-\frac{1}{3},1[, \quad \forall T \in]0,1] .$$

Des lemmes 2 et 3, on déduit que

$$\Upsilon_T(z) \geq \tilde{\Upsilon}_j(z) > 0, \ \forall z \in J_j^T, \ j = 1,\dots,C-1 \ \forall C \geq 2, \ \forall T \in]0,1] .$$

Mais,

$$[1-2T,1[\quad = \quad]-\frac{1}{3},1[\quad \cup \bigcup_{j=1}^{C-1} J_j^T ,$$

d'où $\Upsilon_T(z) > 0 \qquad \forall z \in [1-2T,1[, \quad \forall T \in]0,1]$. $\square$

RÉFÉRENCES

AESCHLIMANN M., 1982. Modèle mathématique d'une maladie parasitaire. Mémoire de diplôme, Institut de mathématiques, Université de Fribourg, Suisse.

BRADLEY D.J. et MAY R.M., 1978. Consequences of helminth aggregation for the dynamics of schistosomiasis. *Trans. of the Roy. Soc. Trop. Med. and Hyg. 72*: 262-273.

GABRIEL J.-P., HANISCH H. et HIRSCH W.M., 1981. Dynamic equilibria of helmintic infections? *In*: Quantitative Population Dynamics, D.G. Chapman and V.F. Gallucci (eds), International Cooperative Publishing House, Fairland, MA, USA, *Statistical ecol. series 13*: 83-104.

GABRIEL J.-P., 1983. Réflexions mathématiques sur la sexualité de certains vers parasites. Thèse d'agrégation, Faculté des sciences, Université de Fribourg, Suisse.

GABRIEL J.-P., HANISCH H. et HIRSCH W.M., 1985. Differential equation models of some parasitic infections: methods for the study of asymptotic behavior. *Comm. Pure Appl. Math. 38*: 733–753.

GOLVAN Y.J., 1978. Eléments de parasitologie médicale. Flammarion, Paris.

HIRSCH W.M., HANISCH H. et GABRIEL J.-P., 1985. The notion of oviposition function in mathematical parasitology. *Statist. Decisions suppl. 2*: 351–360.

MACDONALD G., 1965. The dynamics of helminthic infections, with special reference to schistosomes. *Trans. Roy. Soc. Trop. Med. Hyg. 59*: 489–504.

NÅSELL I. et HIRSCH W.M., 1972. A mathematical model of some helminthic infections. *Comm. Pure Appl. Math. 25*: 459–477.

NÅSELL I. et HIRSCH W.M., 1973. The transmission dynamics of schistosomiasis. *Comm. Pure Appl. Math. 26*: 395–453.

Manuscrit reçu le 21 décembre 1988