

Équations aux Différences & Modélisation

Les modèles démographiques matriciels

Sandrine CHARLES - sandrine.charles@univ-lyon1.fr

Arnaud CHAUMOT - arnaud.chaumot@irstea.fr

Christelle LOPES - christelle.lopes@univ-lyon1.fr

8 novembre 2017



Les états-unis d'Amérique (<http://www.carte-du-monde.net/>).



Table des matières

1	Introduction	6
2	Un peu d'histoire	7
3	Le modèle de Leslie	8
3.1	Le graphe de cycle de vie	9
3.2	Choisir le début du pas de temps	10
3.3	Estimer les paramètres démographiques	12
4	Quelques simulations pour se faire la main	13
4.1	\mathbf{M} constante	14
4.2	\mathbf{M} constante - Influence de la condition initiale	16
4.3	\mathbf{M} constante - Influence d'une variation sur ses coefficients	16
4.4	Variations stochastiques	17
4.5	\mathbf{M} densité-dépendante	19
5	Quelques réponses à quelques questions	22
5.1	Analyse asymptotique	22
5.2	Ergodicité	22
5.3	Analyse des régimes transitoires	22
5.4	Analyse de sensibilité	23
6	Généralisation	23
6.1	Résolution exacte d'un modèle matriciel	25
6.1.1	Premier point de vue	27
6.1.2	Deuxième point de vue	27
6.2	Le théorème de Perron-Frobenius	28
6.2.1	Matrice irréductible	29
6.2.2	Matrice primitive	29
6.3	Les caractéristiques démographiques de la population	32

6.3.1	Le taux de croissance et les distributions relatives des classes	32
6.3.2	La vitesse de convergence	33
6.3.3	Les valeurs reproductives	33
6.3.4	Le taux de reproduction net	34
6.3.5	Le temps de génération	35
6.3.6	Les sensibilités et les élasticités	35
6.4	Exemple : les États-Unis des années 70	37
7	Les modèles multirégionaux	41

Table des figures

1	Exemple de cycle de vie avec trois classes d'âge.	9
2	Pics d'abondance (au moment du recensement), dans un fonctionnement de type <i>birth-pulse</i> ; le paramètre p représente le temps qui s'écoule entre la reproduction et le recensement.	11
3	Evolution de la fonction de survie $\ell(x)$ avec l'âge.	12
4	Evolution de la fonction de maternité $m(x)$ avec l'âge.	13
5	Evolution de la taille totale de la population au cours du temps selon le modèle de Leslie défini par la matrice \mathbf{M} : à gauche, pour 15 pas de temps; à droite, pour 60 pas de temps.	14
6	Evolution des effectifs des différentes classes d'âge au cours du temps selon le modèle de Leslie défini par la matrice \mathbf{M} : à gauche, pour 15 pas de temps; à droite, pour 60 pas de temps.	15
7	Evolution des proportions relatives des différentes classes d'âge au cours du temps selon le modèle de Leslie défini par la matrice \mathbf{M}	15
8	Evolution au cours du temps de la taille totale de la population (à gauche) et de la proportion relative de la classe d'âge 1 (à droite), pour 20 conditions initiales choisies aléatoirement. Le modèle de Leslie utilisé est défini par la matrice \mathbf{M}	16
9	Effet sur l'évolution au cours du temps de la taille totale de la population d'une variation de 10%, successivement sur tous les paramètres d'entrée de la matrice \mathbf{M}	17
10	Effet sur l'évolution au cours du temps de la taille totale de la population d'une variation stochastique de la matrice de Leslie selon le processus stochastique défini par la matrice \mathbf{M}_t fonction de $h(t)$. A gauche, évolution au cours du temps de la taille totale de la population pour 1 réalisation du processus; à droite, évolution au cours du temps de la taille totale de la population pour 50 réalisations du processus.	18
11	Moyenne et variance du logarithme de la taille totale de la population en fonction du temps pour 1000 réalisation du processus stochastique.	19
12	Simulation du modèle de Leslie densité-dépendant selon la matrice \mathbf{M}_N sur 300 pas de temps : à gauche, évolution au cours du temps des effectifs des trois classes d'âge; à droite, évolution au cours du temps de la taille totale de la population.	20
13	Evolution au cours du temps de la taille totale de la population pour 20 conditions initiales différentes choisies aléatoirement dans le cadre du modèle de Leslie densité-dépendant défini par la matrice \mathbf{M}_N	21

14	Simulation du modèle de Leslie densité-dépendant selon la matrice \mathbf{M}_N sur 100 pas de temps avec $g(N) = Re^{-bN}$: $R = 2$, la population converge encore vers un équilibre, plus grand que le précédent car multiplié par R ; $R = 20$, la population converge vers un cycle de période 2; $R = 100$, la population converge encore vers un cycle, de période à peu près 12; $R = 500$, les oscillations sont remplacées par des fluctuations irrégulières, on a une dynamique chaotique.	21
15	Graphe de cycle de vie d'une population découpée en classes de taille.	24
16	Graphe de cycle de vie de l'orque <i>Orcinus orca</i>	25
17	Les différentes matrices non-négatives.	28
18	(a) Graphe d'une matrice réductible (classe 4 isolée); (b) Graphe d'une matrice irréductible.	29
19	(a) Graphe d'une matrice irréductible mais imprimitive : il y a une boucle 4, PGCD = 4; (b) Graphe d'une matrice primitive; il y a une boucle 4 et une boucle 3, PGCD = 1.	30
20	Les états-unis d'Amérique.	37
21	Projection dans le temps de la dynamique de la population des États-Unis d'Amérique.	39
22	Distribution d'âge stable (à gauche) et valeurs reproductives (à droite) de la population des États-Unis d'Amérique.	39
23	Résultats de l'analyse des sensibilités et des élasticités pour la population des États-Unis d'Amérique; F_i : fécondité des femmes de la classe d'âge i ; S_i : probabilité de survie des femmes de la classe d'âge i	40
24	Regroupement par région (I)	42
25	Regroupement par âge (II)	42

1 Introduction

Le cycle de vie est l'unité fondamentale de description d'un organisme sur laquelle est fondée la théorie des modèles matriciels de dynamique de populations. L'étude de ce cycle de vie dans un contexte démographique et/ou de dynamique de populations animales nécessite de disposer d'un "outil" (en l'occurrence les modèles matriciels de populations) de traduction des informations du niveau d'organisation écologique individuel vers le niveau populationnel¹.

En effet, les individus d'une population naissent, grandissent, arrivent à maturité, se reproduisent puis meurent. Le risque de chacun de ces événements dépend de l'environnement dans lequel évolue l'individu, et des moyens dont l'individu dispose, face à cet environnement, de par son phénotype. Et ces risques conditionnent, au niveau de la population, les taux de natalité, de croissance, de maturation, de fertilité et de fécondité. Ces taux, qui décrivent en fait les mouvements des individus à l'intérieur du cycle de vie, sont appelés **les taux vitaux** (*vital rates* en anglais); ils permettent de caractériser entièrement la dynamique de la population.

La démographie, en s'appuyant sur l'étude des taux vitaux du cycle de vie, s'intéresse non seulement à la dynamique mais aussi à la structure des populations. Bien que n'étant qu'un outil de modélisation parmi d'autres, les **modèles matriciels de populations**, en intégrant, de façon claire, dynamique **et** structure des populations, sont plus particulièrement utilisés lorsque le cycle de vie peut être découpé en classes de taille, de stades de développement, ou encore de classes d'âge.

Dans ce chapitre, après un bref historique, nous présentons les modèles matriciels de population dans leur version originale² lorsque le cycle de vie est subdivisé en classes d'âge. Cette formulation est ensuite généralisée, quelle que soit la variable choisie pour

1. Caswell H. 2001. *Matrix population models : construction, analysis, and interpretation*. Sinauer Associates (eds). 722p.

2. Leslie P. 1945. On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika* : 183–212.

Leslie P. 1948. Some further notes on the use of matrices in population mathematics. *Biometrika*, 35 : 213.

subdiviser le cycle de vie. Nous donnons enfin un aperçu de la version spatialisée des modèles matriciels de populations (modèles *multirégionaux* ou de *métapopulation*), lorsque l'on cherche à combiner des variations des taux vitaux avec la localisation géographique et des mouvements d'individus entre habitats.

2 Un peu d'histoire

Ce paragraphe résume brièvement la revue historique complète de l'utilisation des modèles matriciels de population proposée par Caswell (2001).

Même si les matrices sont utilisées dès le début des années 40 pour décrire l'évolution des populations³, ce sont les travaux de Leslie (1945, 1948) qui font aujourd'hui référence. En particulier, on parle de *modèles de Leslie*, voire de *théorie de Leslie*, lorsque l'on étudie la dynamique d'une population structurée en classes d'âge. Il est d'ailleurs fort probable que Leslie ait inventé le métier d'écologue mathématicien (mais peut-être devrait-on dire de mathématicien écologue?), comme on le pratique encore aujourd'hui. De son temps cependant, Leslie n'est pas vraiment reconnu par les écologues pour qui les modèles matriciels restent trop difficiles à manipuler. Bien sûr la situation est différente aujourd'hui grâce au développement de l'informatique qui permet maintenant d'envisager sereinement l'utilisation de ces modèles⁴.

Une autre figure importante dans le développement des modèles matriciels de population est Leonard Lefkovitch⁵ qui le premier introduisit l'idée d'une possible classification des individus par stades de développement plutôt que par âge. Plus tard, la classification par

3. Bernardelli, H. (1941). Population waves. *Journal of the Burma Research Society*, 31(1) : 1–18.

Lewis, E. (1942). On the generation and growth of a population. *Sankhya, the Indian Journal of Statistics*, 6(1) : 93–96.

4. Soetaert K. 2014. diagram : Functions for visualising simple graphs (networks), plotting flow diagrams. R package version 1.6.3. Available from <https://cran.r-project.org/package=diagram>.

Stubben C, Milligan B. 2007. Estimating and analyzing demographic models. *Journal of Statistical Software*. 22 : 1–23.

5. Lefkovitch, L. (1965). The study of population growth in organisms grouped by stages. *Biometrics*, 21 : 1–18.

classes de taille sera rendue possible par Usher⁶, faisant immédiatement école parmi les écologues des végétaux. A la même époque, on doit à Rogers⁷ l'utilisation des modèles matriciels pour l'étude des populations humaines.

3 Le modèle de Leslie

Les modèles de Leslie permettent de décrire la dynamique de populations structurées en **classes d'âge**. Ces modèles reposent sur trois hypothèses fortes :

1. L'âge (généralement noté x), qui est une variable continue dont la première valeur vaut 0, est subdivisé en classes d'âge numérotées de 1 à ω : la classe d'âge i correspond ainsi à l'ensemble des individus d'âge $i - 1 \leq x \leq i$ pour $i = 1.. \omega$;
2. Le temps est considéré comme une variable discrète. Le pas de temps, noté t , est appelé *intervalle de projection* ;
3. Le pas de temps est exactement égal à la durée de chacune des classes d'âge, ce qui implique que de t à $t + 1$ tous les individus passent de la classe d'âge i à la classe d'âge $i + 1$.

Si on désigne par $n_i(t)$ le nombre d'individus de la classe d'âge i au temps t , et par \vec{N}_t le vecteur population au temps, alors :

$$n_i(t+1) = f[n_i(t)] \quad \text{et} \quad \vec{N}(t+1) = \mathbf{M}\vec{N}(t)$$

C'est cette matrice \mathbf{M} que l'on appelle **matrice de Leslie** et dont nous allons voir maintenant comment en définir les coefficients.

6. Usher, M. (1966). A matrix approach to the management of renewable resources, with special reference to selection forest. *Journal of Applied Ecology*, 3 : 355–367.

7. Rogers, A. (1966). The multiregional matrix growth operator and the stable interregional age structure. *Demography*, 3 : 537–544.

3.1 Le graphe de cycle de vie

L'unité fondamentale de description d'un organisme est le cycle de vie qui se schématise simplement en représentant chaque classe d'âge par un noeud et les transferts d'individus, à chaque pas de temps, d'une classe d'âge à l'autre par des flèches. On obtient alors un schéma comme la Figure 1 pour une population subdivisée en trois classes d'âge, dont les classes d'âge 2 et 3 se reproduisent, 3 étant l'âge maximum des individus.

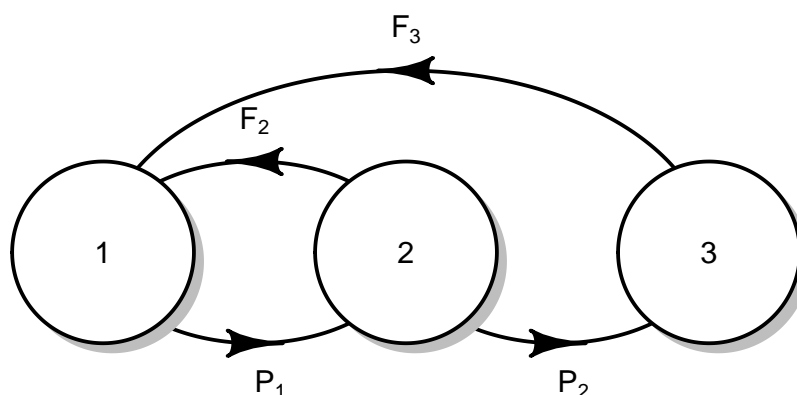


FIGURE 1 – Exemple de cycle de vie avec trois classes d'âge.

Si on note P_i le taux de survie de la classe d'âge i à la classe d'âge $i + 1$, et F_i le nombre d'individus engendrés par une femelle d'âge i et qui survivent jusqu'à l'âge 1 (on appelle F_i la fécondité), le système d'équations mathématiques qui régit la dynamique d'une telle population s'écrit tout simplement :

$$\begin{cases} n_1(t+1) = F_2 n_2(t) + F_3 n_3(t) \\ n_2(t+1) = P_1 n_1(t) \\ n_3(t+1) = P_2 n_2(t) \end{cases}$$

ce qui s'écrit sous la forme matricielle suivante :

$$\begin{pmatrix} n_1 \\ n_2 \\ n_3 \end{pmatrix}_{t+1} = \begin{pmatrix} 0 & F_2 & F_3 \\ P_1 & 0 & 0 \\ 0 & P_2 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} n_1 \\ n_2 \\ n_3 \end{pmatrix}_t \Leftrightarrow \vec{N}_{t+1} = \mathbf{M}\vec{N}_t$$

En généralisant à un nombre ω de classes d'âge, on obtient la formulation générale d'un modèle de Leslie :

$$\mathbf{M} = \begin{pmatrix} F_1 & F_2 & F_3 & \cdots & F_{\omega-1} & F_{\omega} \\ P_1 & 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & P_2 & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & 0 & P_3 & \cdots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \cdots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & \cdots & P_{\omega-1} & 0 \end{pmatrix}$$

Une matrice de Leslie se caractérise donc par une première ligne qui contient les fécondités des différentes classes et une sous-diagonale qui contient les taux de survie d'une classe d'âge à la suivante. Une matrice de Leslie est **non-négative**, c'est-à-dire que $\forall i, j \quad m_{ij} \geq 0$, si on désigne par m_{ij} les coefficients de \mathbf{M} .

3.2 Choisir le début du pas de temps

Puisque le modèle de Leslie est discret, la première question qui se pose est le choix du *début* du pas de temps par rapport aux deux événements pris en compte, à savoir reproduction et survie. Ainsi, il faut commencer par faire une distinction entre les populations qui se reproduisent en continu tout au long du pas de temps (*birth-flow*), et les populations pour lesquelles la reproduction se déroule pendant une période de temps très courte à l'intérieur de l'intervalle de projection (*birth-pulse*). Les populations humaines par exemple ont un fonctionnement de type *birth-flow*, tandis que certaines populations de mammifères ou d'oiseaux ont un fonctionnement de type *birth-pulse*.

Dans le cas d'un fonctionnement *birth-pulse*, les individus se reproduisent idéalement le jour de leur anniversaire, ce qui se traduit par des pics d'individus à intervalle de temps réguliers dont la position le long de l'axe des temps dépend de l'instant auquel on recense la population (Figure 2).

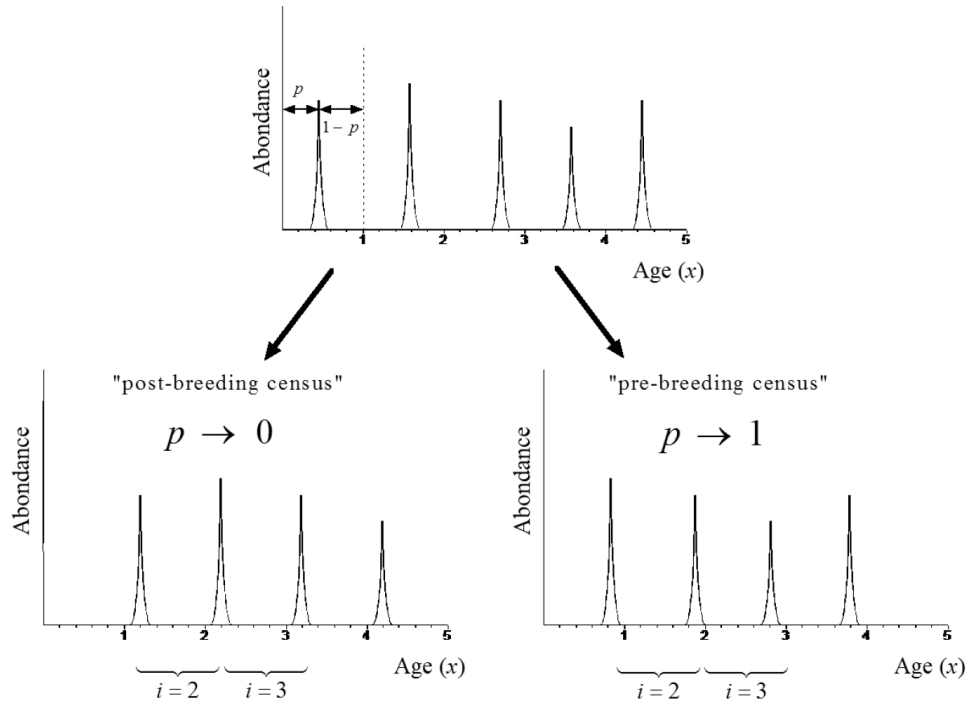


FIGURE 2 – Pics d'abondance (au moment du recensement), dans un fonctionnement de type *birth-pulse* ; le paramètre p représente le temps qui s'écoule entre la reproduction et le recensement.

Si on appelle p le temps qui s'écoule entre la reproduction et le recensement ($0 < p < 1$), au moment du recensement, les pics d'abondance correspondent à des pics d'individus âgés de $p, p + 1, p + 2, \dots$. En pratique, les recensements sont effectués (Figure 2) :

- (i) Juste avant la reproduction. Dans ce cas, $p \rightarrow 1$, et on parle d'un recensement pré-reproduction (*pre-breeding census*);
- (ii) Juste après la reproduction. Dans ce cas, $p \rightarrow 0$, et on parle d'un recensement post-reproduction (*pos-breeding census*).

Ces différentes approches d'un même problème conduisent à des écritures différentes du modèle de Leslie, avec pour conséquence, des estimations différentes des paramètres d'entrée de la matrice de Leslie (matrice \mathbf{M}), notamment la prise en compte ou non de la survie des nouveaux-nés dans les paramètres de reproduction. Nous nous placerons dans tout ce qui suit sous l'hypothèse d'un fonctionnement de type *birth-pulse*, avec un *pre-breeding census*.

3.3 Estimer les paramètres démographiques

L'estimation des coefficients de la matrice de Leslie \mathbf{M} s'appuie sur l'estimation de deux grandeurs caractéristiques de la dynamique des populations :

La fonction de survie $\ell(x)$, qui est définie comme la probabilité qu'un individu nouveau-né survive jusqu'à l'âge x (Figure 3).

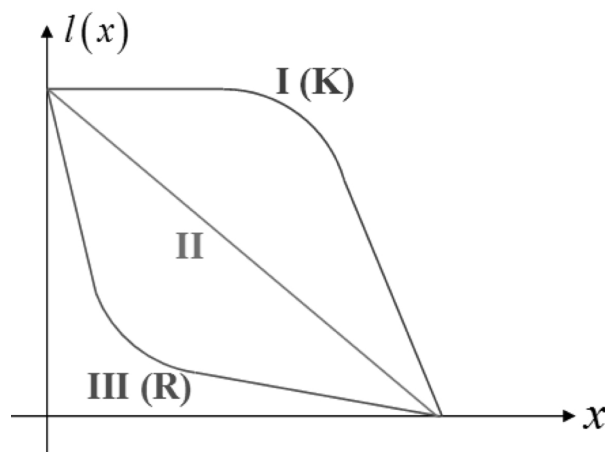
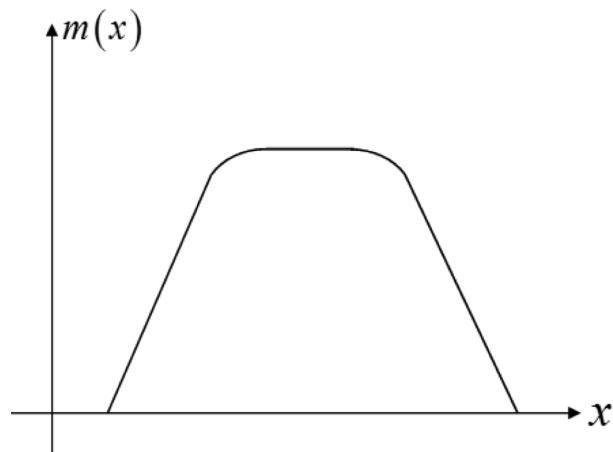


FIGURE 3 – Evolution de la fonction de survie $\ell(x)$ avec l'âge.

Selon les espèces, on distingue trois types de fonction de survie : les stratégies K (ou type I) avec une faible mortalité infantile, *i.e.*, peu de jeunes dans la population (*e.g.*, les grands mammifères) ; les stratégies R (ou type III) avec une forte mortalité infantile, *i.e.*, beaucoup de jeunes dans la population (*e.g.*, les rongeurs) ; et toutes les stratégies intermédiaires (type II).

La fonction de maternité $m(x)$ qui est définie comme le nombre de nouveau-nés engendrés par unité de temps et par un individu (Figure 4). Dans le cas d'espèces à reproduction sexuée, il est généralement de mise de ne considérer dans ces modèles que les femelles, ce qui sous-entend que $m(x)$ intègre implicitement le sex-ratio.

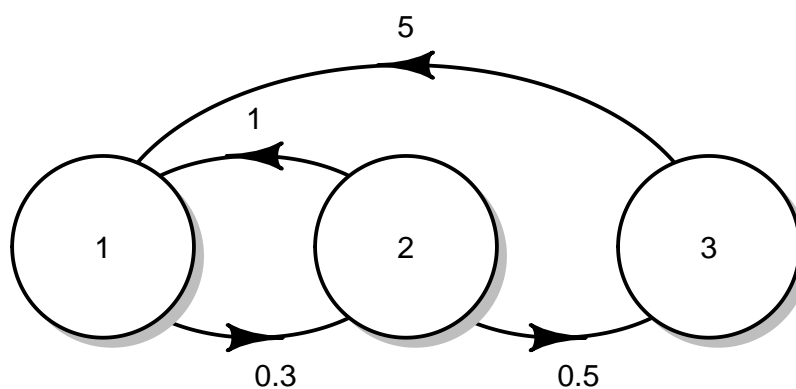
FIGURE 4 – Evolution de la fonction de maternité $m(x)$ avec l'âge.

Comme on peut le voir sur les Figures 3 et 4, les fonctions $\ell(x)$ et $m(x)$ sont des fonctions continues, ce qui nécessite finalement les approximations suivantes pour calculer les coefficients F_i et P_i de la matrice de Leslie (hypothèse *birth-pulse* et *pre-breeding census*) :

$$P_i \simeq \frac{\ell(i+1)}{\ell(i)} \quad \text{et} \quad F_i \simeq \ell(1) m(i)$$

4 Quelques simulations pour se faire la main

Considérons l'exemple suivant (Caswell, 2001) :



La matrice de Leslie correspondante est :

$$\mathbf{M} = \begin{pmatrix} 0 & 1 & 5 \\ 0.3 & 0 & 0 \\ 0 & 0.5 & 0 \end{pmatrix}$$

Considérons la condition initiale $\vec{N}_0 = (1, 0, 0)$.

4.1 M constante

Si la matrice \mathbf{M} est constante, cela signifie que l'on néglige toute variation des paramètres démographiques au cours du temps et/ou avec l'environnement (Figures 5 et 6).

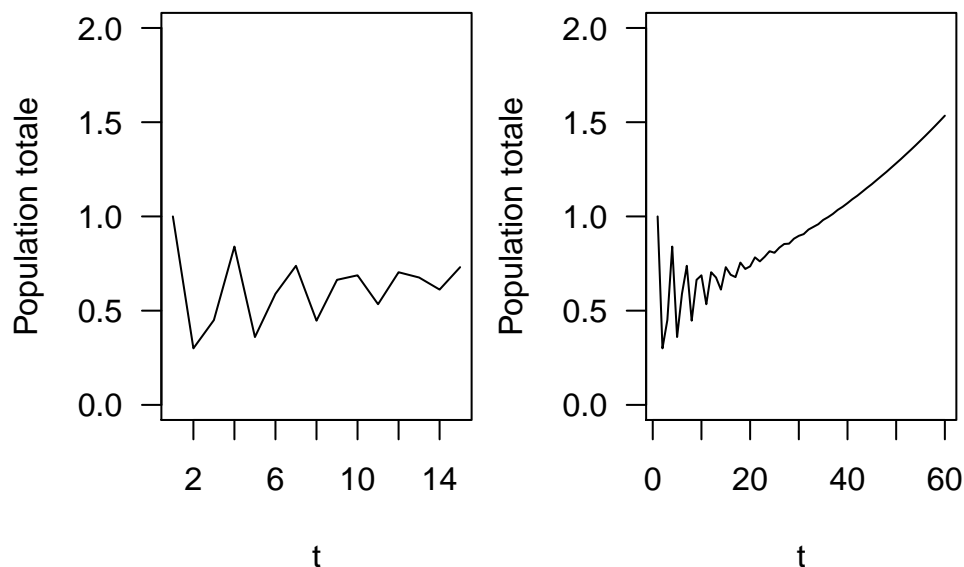


FIGURE 5 – Evolution de la taille totale de la population au cours du temps selon le modèle de Leslie défini par la matrice \mathbf{M} : à gauche, pour 15 pas de temps; à droite, pour 60 pas de temps.

Pendant les 15 premiers pas de temps, l'abondance des trois classes d'âge fluctue de manière irrégulière (on parle de *régime transitoire*), bien qu'une légère tendance à l'augmentation puisse être décelée (Figure 6, à gauche). En regardant les simulations sur une période de temps plus longue (*régime asymptotique*), on constate qu'en fait, chaque classe d'âge croît de façon exponentielle, et à la même vitesse (Figure 6, à droite). Enfin, lorsque l'on regarde les proportions relatives de chacune des trois classes d'âge, on constate qu'elles convergent vers une valeur constante (Figure 7).

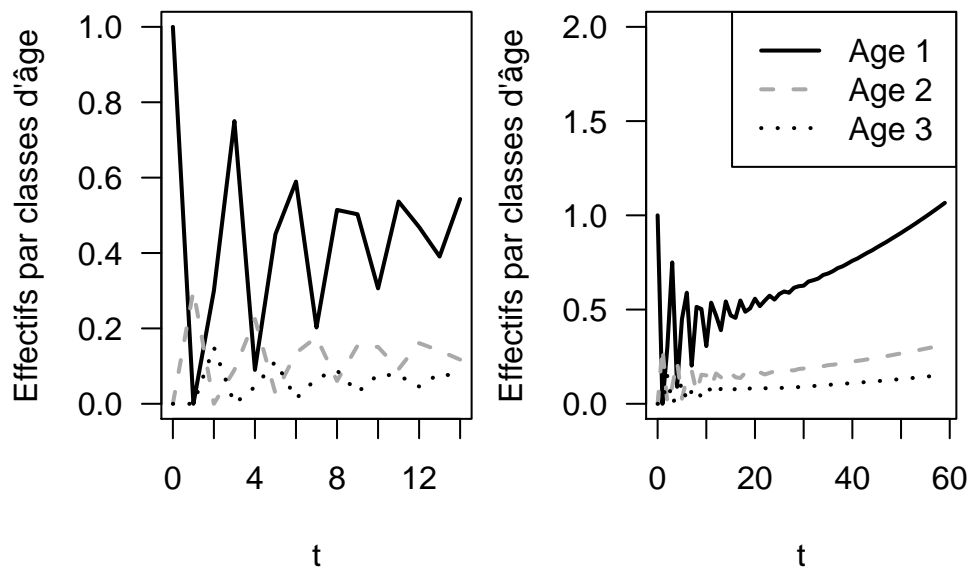


FIGURE 6 – Evolution des effectifs des différentes classes d'âge au cours du temps selon le modèle de Leslie défini par la matrice M : à gauche, pour 15 pas de temps ; à droite, pour 60 pas de temps.

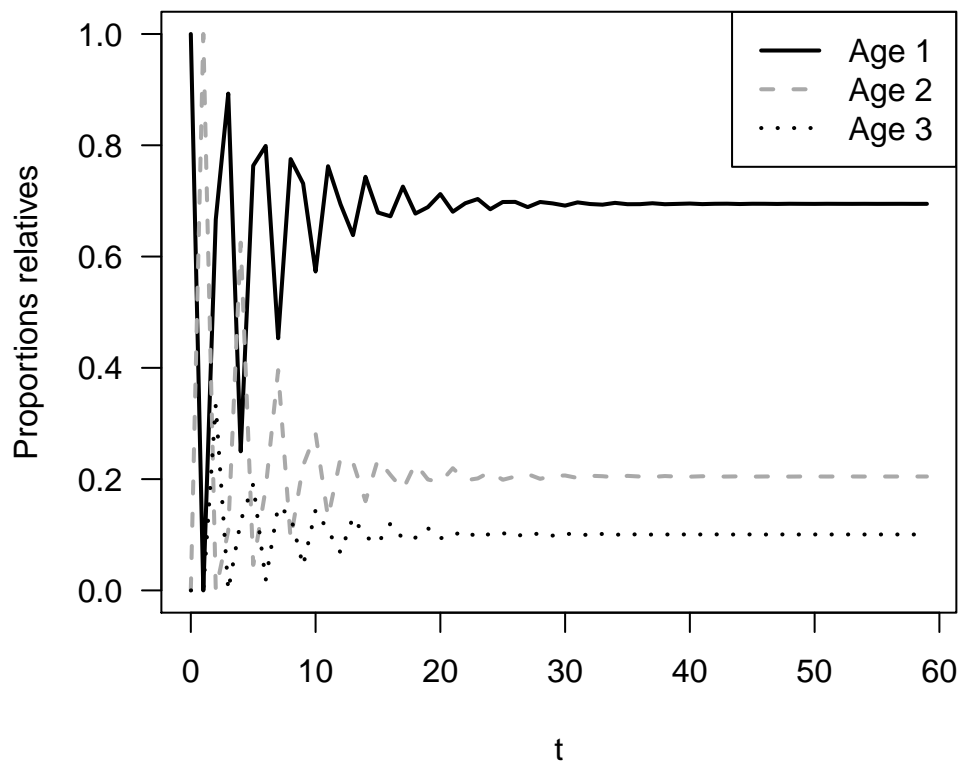


FIGURE 7 – Evolution des proportions relatives des différentes classes d'âge au cours du temps selon le modèle de Leslie défini par la matrice M .

4.2 M constante - Influence de la condition initiale

La matrice M étant toujours constante, on peut aisément constater sur la simulation de la Figure 8 que le choix de la condition initiale n'a aucune influence sur le devenir de la population. En effet, pour 20 conditions initiales tirées aléatoirement, la population suit toujours la même dynamique. En effet, quelle que soit la condition initiale, la population croît à la même vitesse et converge vers les mêmes proportions relatives des différentes classes d'âge.

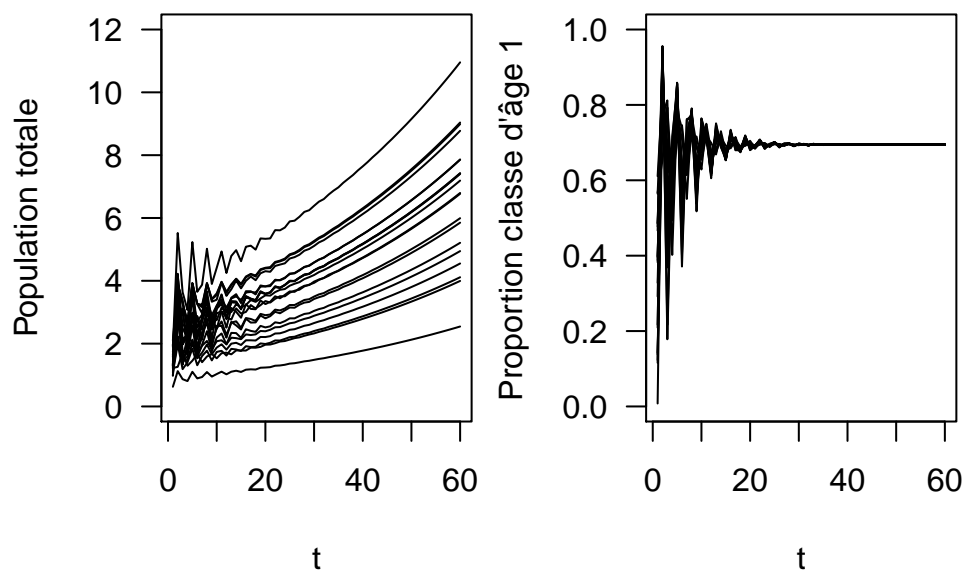


FIGURE 8 — Evolution au cours du temps de la taille totale de la population (à gauche) et de la proportion relative de la classe d'âge 1 (à droite), pour 20 conditions initiales choisies aléatoirement. Le modèle de Leslie utilisé est défini par la matrice M .

4.3 M constante - Influence d'une variation sur ses coefficients

On s'intéresse ici à l'effet d'une perturbation des paramètres démographiques sur la dynamique de la population : que se passe-t-il si on change les coefficients de la matrice M ? On peut par exemple supposer que les variations environnementales réduisent la survie ou la reproduction de chaque classe d'âge de 10%. La question qui vient alors à l'esprit est : pour quel paramètre cette réduction de 10% a-t-elle le plus d'influence sur la dynamique globale de la population ? La Figure 9 donne quelques éléments de réponse.

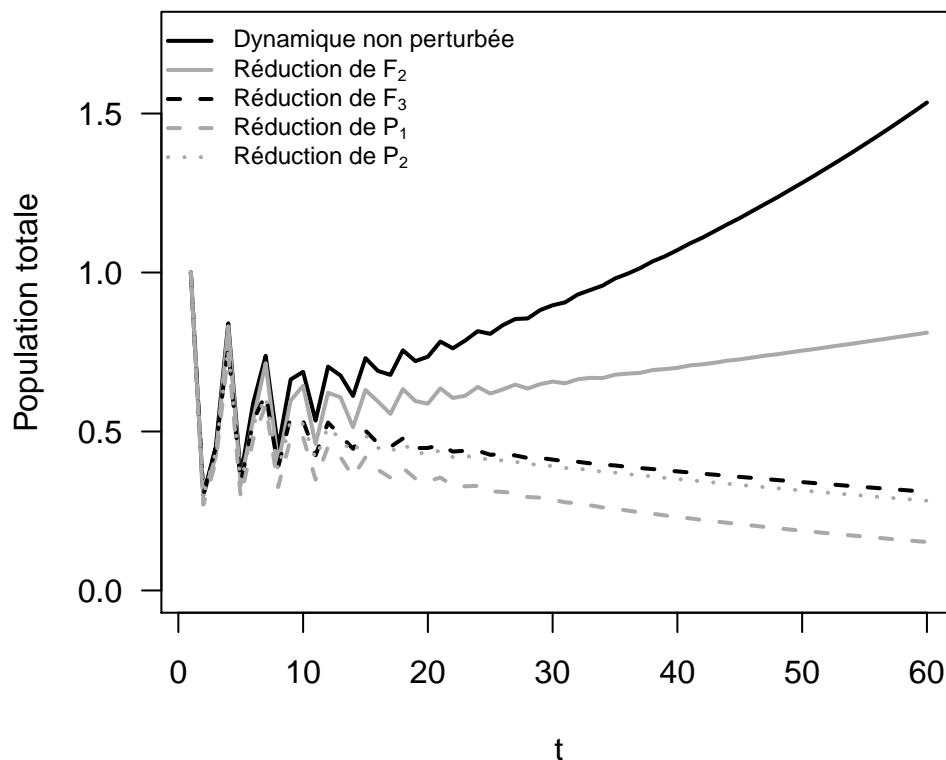


FIGURE 9 – Effet sur l'évolution au cours du temps de la taille totale de la population d'une variation de 10%, successivement sur tous les paramètres d'entrée de la matrice \mathbf{M} .

On constate qu'une réduction de 10% de F_2 entraîne une diminution du taux de croissance de la population, mais la population continue de croître. Une réduction de 10% de F_3 , P_1 ou P_2 conduit en revanche à l'extinction de la population. L'influence d'une réduction de 10% sur F_3 et P_2 est pratiquement la même. C'est la réduction de 10% sur P_1 qui a le plus d'influence sur la dynamique de la population.

4.4 Variations stochastiques

Supposons maintenant que la fécondité varie aléatoirement au cours du temps, à cause d'une variation aléatoire des conditions environnementales. Cette variation conduit à une matrice de Leslie stochastique \mathbf{M}_t qui varie au cours du temps.

Prenons par exemple :

$$\mathbf{M}_t = \begin{pmatrix} 0 & 1 \times h(t) & 5 \times h(t) \\ 0.3 & 0 & 0 \\ 0 & 0.5 & 0 \end{pmatrix}$$

$h(t)$ traduit la façon dont la fécondité varie en fonction des bonnes ou des mauvaises années. Pour faire simple, on peut considérer qu'il y a de très bonnes années avec une forte fécondité ($h(t) = 2$) et de très mauvaises années avec une faible fécondité ($h(t) = 0.5$). On considère par ailleurs que les bonnes et les mauvaises années se succèdent aléatoirement et de manière indépendante dans le temps avec une probabilité $1/2$.

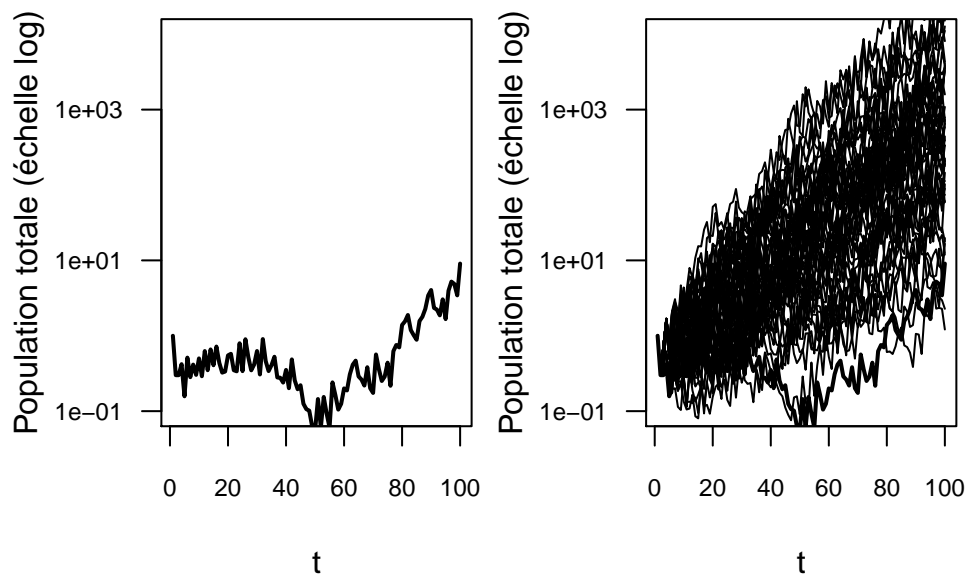


FIGURE 10 – Effet sur l'évolution au cours du temps de la taille totale de la population d'une variation stochastique de la matrice de Leslie selon le processus stochastique défini par la matrice \mathbf{M}_t fonction de $h(t)$. A gauche, évolution au cours du temps de la taille totale de la population pour 1 réalisation du processus ; à droite, évolution au cours du temps de la taille totale de la population pour 50 réalisations du processus.

Du fait de ce processus aléatoire d'enchaînement des bonnes et mauvaises années, à chaque pas de temps, la matrice \mathbf{M}_t change. Que l'on fasse une ou 50 réalisations du processus aléatoire, il est difficile de prévoir le devenir de la population (Figure 10). Selon l'enchaînement des bonnes et des mauvaises années, la population peut soit s'éteindre, soit exploser, et chaque fois le devenir est différent en termes d'amplitude de variation depuis la condition initiale.

Question : *Peut-on tout de même déceler une tendance ?* En fait, **oui**, si on s'intéresse à la moyenne et à la variance du logarithme de la taille totale de la population en fonction du temps (Figure 11), par exemple pour 1000 réalisations du processus stochastique.

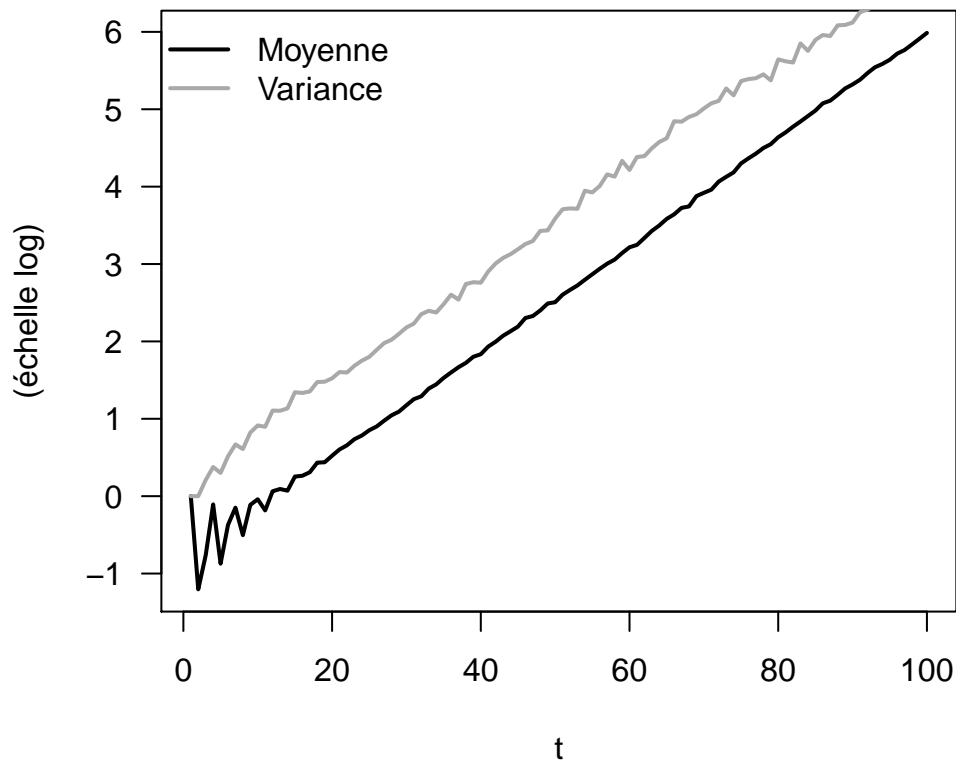


FIGURE 11 – Moyenne et variance du logarithme de la taille totale de la population en fonction du temps pour 1000 réalisations du processus stochastique.

On constate que la valeur moyenne (Figure 11, courbe noire) et la variance (Figure 11, courbe grise) augmentent au cours du temps : il y a donc bien une tendance à la croissance, cachée au sein de la variabilité stochastique.

Ce résultat est directement lié aux 1000 réalisations du processus ; 1000 autres réalisations donneraient des résultats différents, et il est difficile d'évaluer le nombre de réalisations à faire pour que le résultat de la Figure 11 reste stable.

4.5 M densité-dépendante

Les taux vitaux peuvent varier en réponse à des changements de la densité de population, soit à cause d'actions directes entre individus (compétition intra-spécifique), soit à cause

d'une régulation contrôlée par l'accessibilité de la ressource. Supposons par exemple que la fécondité diminue avec l'augmentation de la densité.

On écrit alors :

$$\mathbf{M}_N = \begin{pmatrix} 0 & 1 \times g(N) & 5 \times g(N) \\ 0.3 & 0 & 0 \\ 0 & 0.5 & 0 \end{pmatrix}$$

où $N = n_1 + n_2 + n_3$ est la population totale.

On peut par exemple supposer que la fécondité décroît exponentiellement avec la densité, ce qui conduit à :

$$g(N) = e^{-bN}$$

où b mesure l'importance de la densité-dépendance. Puisque N change à chaque pas de temps, \mathbf{M}_N aussi (Figure 12).

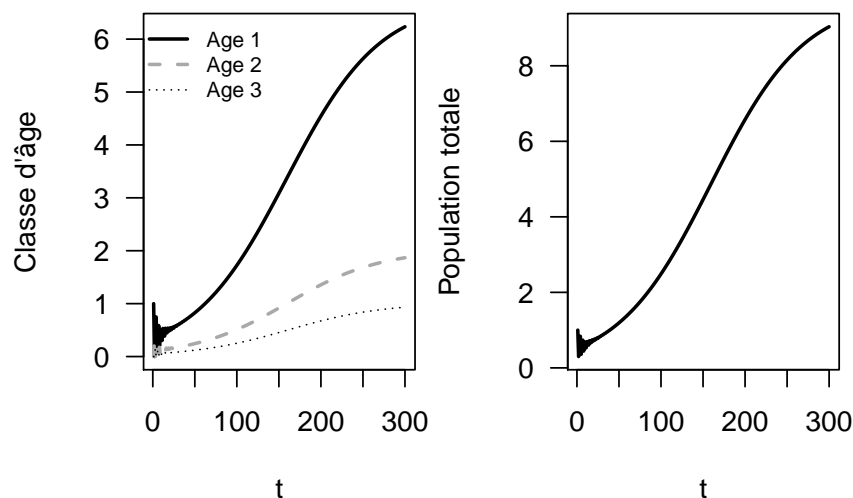


FIGURE 12 – Simulation du modèle de Leslie densité-dépendant selon la matrice \mathbf{M}_N sur 300 pas de temps : à gauche, évolution au cours du temps des effectifs des trois classes d'âge ; à droite, évolution au cours du temps de la taille totale de la population.

On constate qu'après un régime transitoire de fluctuations, chaque classe d'âge et donc la population totale converge vers un équilibre asymptotiquement stable.

D'autre part, pour 20 conditions initiales choisies aléatoirement, il y a toujours convergence vers ce même équilibre (Figure 13), ce qui suggère dans ce cas une indépendance de la

dynamique à long terme vis-à-vis des conditions initiales.

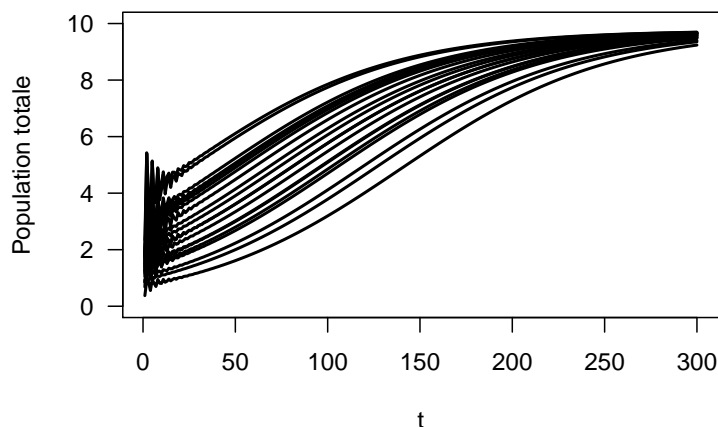


FIGURE 13 – Evolution au cours du temps de la taille totale de la population pour 20 conditions initiales différentes choisies aléatoirement dans le cadre du modèle de Leslie densité-dépendant défini par la matrice M_N .

Toutefois, si on modifie légèrement la fonction $g(N)$, il n'y a pas nécessairement convergence vers un équilibre. Prenons par exemple $g(N) = Re^{-bN}$ avec $R = 2, 20, 100, 500$ (Figure 14).

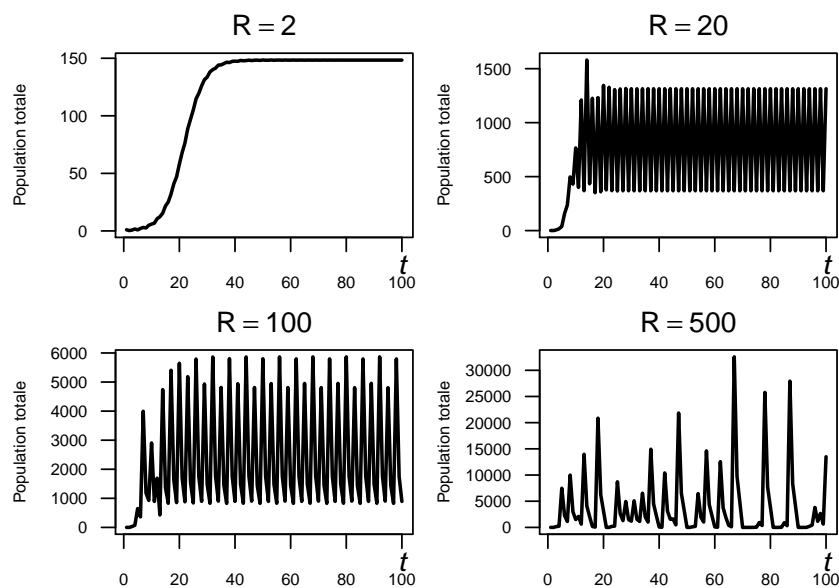


FIGURE 14 – Simulation du modèle de Leslie densité-dépendant selon la matrice M_N sur 100 pas de temps avec $g(N) = Re^{-bN}$: $R = 2$, la population converge encore vers un équilibre, plus grand que le précédent car multiplié par R ; $R = 20$, la population converge vers un cycle de période 2; $R = 100$, la population converge encore vers un cycle, de période à peu près 12; $R = 500$, les oscillations sont remplacées par des fluctuations irrégulières, on a une dynamique chaotique.

5 Quelques réponses à quelques questions

Les exemples précédents ont permis de soulever un certain nombre de questions que permettra de résoudre la section suivante.

5.1 Analyse asymptotique

Un modèle de Leslie décrit la dynamique temporelle de la dynamique d'une population. L'analyse en régime asymptotique permet de savoir ce qui se passe *sur le long terme*. On est alors en droit de se demander : quel est le comportement à long terme de la population ? Est-ce que la population croît ou bien est-ce qu'elle décroît ? Est-ce que la population se maintient ou bien est-ce qu'elle s'éteint ? Y a-t-il convergence vers un équilibre, oscillations périodiques (et de quelle période), ou bien des fluctuations chaotiques ?

5.2 Ergodicité

La dynamique d'une population dépend non seulement du modèle choisi, mais aussi *a priori* des conditions initiales. Un modèle (et donc la population qu'il décrit) est dit **ergodique** (*ergodic* en anglais) si les dynamiques asymptotiques sont *indépendantes des conditions initiales*. Des résultats ergodiques sont intéressants car ils laissent sous-entendre que les dynamiques observées sont le résultat des processus biologiques que le modèle prend en compte, et non pas d'artéfacts liés au choix des conditions initiales.

5.3 Analyse des régimes transitoires

Les dynamiques sur une *courte échelle de temps* peuvent être très différentes les unes des autres et pourtant conduire à une même dynamique asymptotique. L'analyse des régimes transitoires est un bon outil pour étudier l'effet de perturbations environnementales sur la dynamique d'une population, comme par exemple la réintroduction massive d'individus dans le milieu après quelques pas de temps (cas de la pisciculture).

5.4 Analyse de sensibilité

Un modèle est généralement construit à partir de valeurs uniques des paramètres. Aussi est-il légitime de vouloir regarder les conséquences d'un choix de valeurs, en particulier lorsque l'on veut extrapoler des résultats à d'autres populations, d'autres espèces et/ou d'autres environnements, ou bien lorsque l'on a de l'incertitude sur l'estimation des paramètres ou encore pour dimensionner l'effort expérimental en vue de l'acquisition des estimations de ces paramètres. Ce type d'approche est appelé analyse de sensibilité. C'est ce que nous avons fait dans la section 4.3 lorsque l'on a réduit successivement les coefficients de \mathbf{M} de 10%.

6 Généralisation

Les modèles matriciels de population sont un cas plus général que les modèles de Leslie, sans restriction sur la structuration interne de la population en classes d'âge. Il est en effet souvent plus pertinent de considérer des classes de taille ou des regroupements d'individus par stades de développement.

Plus généralement, les modèles matriciels de population permettent de prendre compte des structurations en classe d'âge, de taille, de sexe, de degré de maturité, de stade de développement, de condition physiologique,... (Caswell, 2001).

Grâce entre autres aux premiers travaux de Lefkovitch⁸, la théorie de Leslie s'est généralisée, permettant de considérer une quelconque population quel que soit le découpage en classes choisi. Dans le cas d'un découpage en classes de taille (Figure 15), on peut par exemple inclure dans le modèle le fait que seule une certaine proportion d'individus change de classe d'un pas de temps au suivant. D'un pas de temps au suivant, un individu de la classe i peut soit passer dans la classe de taille suivante avec une probabilité G_i , soit rester dans la même classe de taille avec une probabilité P_i .

8. Lefkovitch, L. (1965). The study of population growth in organisms grouped by stages. *Biometrics*, 21 : 1-18.

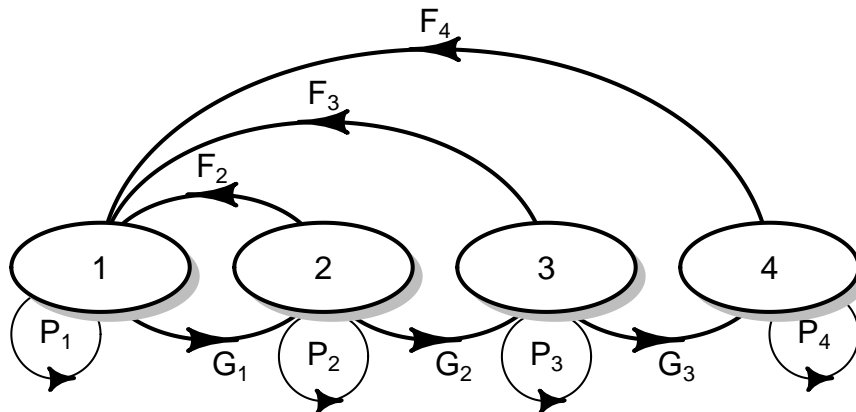
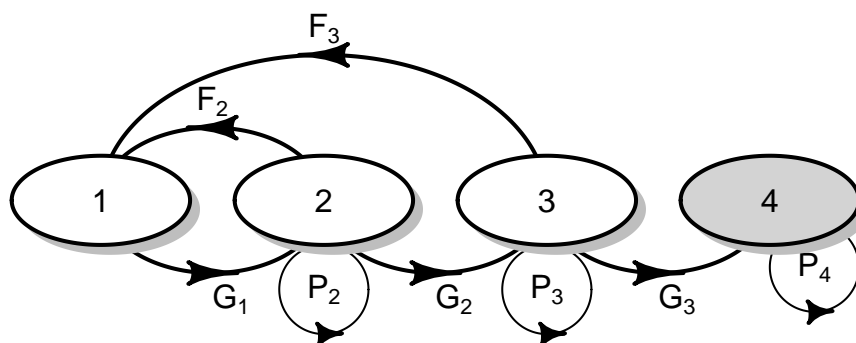


FIGURE 15 – Graphe de cycle de vie d'une population découpée en classes de taille.

La matrice correspondante s'écrit alors :

$$\mathbf{M} = \begin{pmatrix} P_1 & F_2 & F_3 & F_4 \\ G_1 & P_2 & 0 & 0 \\ 0 & G_2 & P_3 & 0 \\ 0 & 0 & G_3 & P_4 \end{pmatrix}$$

Si nous prenons l'exemple de l'orque *Orcinus orca* (Figure 16), l'intervalle de projection est l'année et les individus sont divisés en quatre stades de développement : les jeunes de l'année, les juvéniles, les femelles matures, et les femelles qui ne se reproduisent plus (stade 4 en grisé sur la Figure 16). Le paramètre G_i est la probabilité de survivre et de grandir du stade i au stade $(i + 1)$; tandis que P_i est la probabilité de survivre en restant dans le stade i . Puisque le premier stade dure un an comme l'intervalle de projection, on a $P_1 = 0$.

FIGURE 16 – Graphe de cycle de vie de l'orque *Orcinus orca*.

La matrice du modèle s'écrit alors :

$$\mathbf{M} = \begin{pmatrix} 0 & F_2 & F_3 & 0 \\ G_1 & P_2 & 0 & 0 \\ 0 & G_2 & P_3 & 0 \\ 0 & 0 & G_3 & P_4 \end{pmatrix}$$

6.1 Résolution exacte d'un modèle matriciel

Revenons sur le cas général des modèles matriciels de la forme $\vec{N}_{t+1} = \mathbf{A}\vec{N}_t$ (eq. 1) avec :

$$\mathbf{A} = [a_{ij}]_{1 \leq i, j \leq \omega}$$

et ω le nombre de classes. On suppose également que \mathbf{A} est toujours **diagonalisable**⁹, et que \mathbf{A} est une matrice non-négative :

$$\forall i, j \quad a_{ij} \geq 0$$

Cette dernière hypothèse est tout-à-fait raisonnable dans le cadre de la dynamique des populations (effectifs).

9. Cette hypothèse est raisonnable compte-tenu de la structure des matrices de type Leslie.

Dans ce qui suit, nous allons voir comment résoudre explicitement le modèle (eq. 1), afin d'énoncer des résultats généraux sur le devenir de N_t lorsque t devient grand (régime asymptotique), et d'en déduire des résultats quant à la dynamique de la population considérée.

Soient \vec{w}_i les vecteurs propres **à droite** de \mathbf{A} , associés aux valeurs propres λ_i :

$$\mathbf{A}\vec{w}_i = \lambda_i\vec{w}_i$$

Soient \vec{v}_i les vecteurs propres **à gauche** de \mathbf{A} , associés aux valeurs propres λ_i :

$$\vec{v}_i^T \mathbf{A} = \lambda_i \vec{v}_i^T$$

avec T qui désigne la transposition. Au passage, rappelons que les vecteurs propres à gauche de \mathbf{A} sont également les vecteurs propres à droite de \mathbf{A}^T (on a donc $\mathbf{A}^T \tilde{\mathbf{v}}_i = \lambda_i \tilde{\mathbf{v}}_i$).

Les valeurs propres sont solutions de l'équation caractéristique¹⁰ :

$$\det(\mathbf{A} - \lambda\mathbf{I}) = 0$$

Puisque les \vec{w}_i forment une base, on peut donc toujours décomposer la condition initiale de façon unique dans cette base :

$$\vec{N}_0 = \sum_{i=1}^{\omega} c_i \vec{w}_i$$

Si l'on connaît la condition initiale, on peut déterminer les coefficients c_i en résolvant :

$$\vec{N}_0 = \begin{pmatrix} \vec{w}_1 & \vec{w}_2 & \dots & \vec{w}_\omega \end{pmatrix} \begin{pmatrix} c_1 \\ c_2 \\ \vdots \\ c_\omega \end{pmatrix} = \mathbf{W}\mathbf{C}$$

où \mathbf{W} est la matrice de passage de la base canonique dans la base des vecteurs propres, *i.e.*, que ses colonnes sont précisément les vecteurs propres \vec{w}_i .

\mathbf{W} est donc inversible ce qui conduit à :

$$\mathbf{C} = \mathbf{W}^{-1}\vec{N}_0$$

10. \mathbf{I} est la matrice identité de dimension ω .

6.1.1 Premier point de vue

Il est possible d'obtenir \vec{N}_t en fonction de t :

$$\vec{N}_1 = \mathbf{A}\vec{N}_0 = \sum_{i=1}^{\omega} c_i \mathbf{A}\vec{w}_i = \sum_{i=1}^{\omega} c_i \lambda_i \vec{w}_i$$

En multipliant par \mathbf{A} de nouveau :

$$\vec{N}_2 = \mathbf{A}\vec{N}_1 = \sum_{i=1}^{\omega} c_i \lambda_i \mathbf{A}\vec{w}_i = \sum_{i=1}^{\omega} c_i \lambda_i^2 \vec{w}_i$$

Ainsi, par récurrence, on montre aisément que : $\vec{N}_t = \sum_{i=1}^{\omega} c_i \lambda_i^t \vec{w}_i$.

6.1.2 Deuxième point de vue

On sait d'après le modèle (eq. 1) que :

$$\vec{N}_t = \mathbf{A}\vec{N}_{t-1} = \mathbf{A}\mathbf{A}\vec{N}_{t-2} = \mathbf{A}^2\vec{N}_{t-2} = \mathbf{A}^t\vec{N}_0$$

La question maintenant est d'obtenir \mathbf{A}^t .

On a supposé que la matrice \mathbf{A} devient une matrice \mathbf{D} diagonale dans la base des vecteurs propres :

$$\mathbf{D} = \mathbf{W}^{-1}\mathbf{A}\mathbf{W} \Leftrightarrow \mathbf{A} = \mathbf{W}\mathbf{D}\mathbf{W}^{-1} \quad \text{avec} \quad \mathbf{D} = \begin{pmatrix} \lambda_1 & & 0 \\ & \ddots & \\ 0 & & \lambda_{\omega} \end{pmatrix}$$

$$\text{Ainsi } \mathbf{A}^t = \mathbf{W}\mathbf{D}^t\mathbf{W}^{-1} \quad \text{avec} \quad \mathbf{D}^t = \begin{pmatrix} \lambda_1^t & & 0 \\ & \ddots & \\ 0 & & \lambda_{\omega}^t \end{pmatrix}$$

Par ailleurs, $\mathbf{A}\mathbf{W} = \mathbf{W}\mathbf{D}$ ce qui implique que les colonnes de \mathbf{W} sont les \vec{w}_i (déjà vu plus haut). Or $\mathbf{W}^{-1}\mathbf{A} = \mathbf{D}\mathbf{W}^{-1}$ ce qui implique que les lignes de \mathbf{W}^{-1} sont les \vec{v}_i^T . Ainsi, on obtient :

$$\begin{aligned} \vec{N}_t &= \mathbf{A}^t\vec{N}_0 = \mathbf{W}\mathbf{D}^t\mathbf{W}^{-1}\vec{N}_0 \\ \vec{N}_t &= \sum_{i=1}^{\omega} \lambda_i^t \vec{w}_i \vec{v}_i^T \vec{N}_0 \end{aligned}$$

De ces calculs, on tire finalement que $c_i = \vec{v}_i^T \vec{N}_0$ ce qui équivaut bien à $\mathbf{C} = \mathbf{W}^{-1} \vec{N}_0$.

D'après la dernière formule établie pour \vec{N}_t , on remarque qu'en théorie, la dynamique de la population dépend de toutes les valeurs propres, puisque la dynamique de la population est décomposée en une somme de contributions exponentielles, croissantes ou décroissantes (selon que λ_i est réelle, positive ou négative), ou de contributions sinusoïdales si λ_i est complexe. L'ensemble des valeurs propres de la matrice de projection \mathbf{A} (*i.e.*, le spectre des valeurs propres de \mathbf{A}) détermine donc entièrement la dynamique de la population. Ainsi, il y a indépendance par rapport aux conditions initiales, qui n'affectent que les coefficients c_i .

Cependant, sous certaines conditions sur la matrice \mathbf{A} , nous allons voir dans le paragraphe suivant que la dynamique de la population ne dépend en fait que d'une seule valeur propre bien particulière.

6.2 Le théorème de Perron-Frobenius

Le théorème de Perron-Frobenius permet d'énoncer des propriétés sur les valeurs propres des matrices non-négatives, comme \mathbf{A} ici. Mais ces propriétés sont d'autant plus faciles à interpréter en termes de dynamique de population que la matrice \mathbf{A} possède elle-même des propriétés, en particulier celles d'*irréductibilité* et de *primitivité*.

En fait, les matrices non-négatives peuvent être divisées en matrices réductibles et irréductibles ; les matrices irréductibles pouvant à leur tour être divisées en matrices imprimitives et primitives (Figure 17).

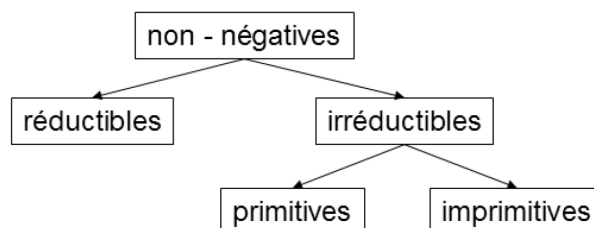


FIGURE 17 – Les différentes matrices non-négatives.

6.2.1 Matrice irréductible

Une matrice irréductible est une matrice non-négative dont le graphe associé est tel qu'il existe un chemin ("flèche"), direct ou indirect, reliant n'importe quel noeud (classe) à n'importe quel autre noeud du graphe (Figure 18).

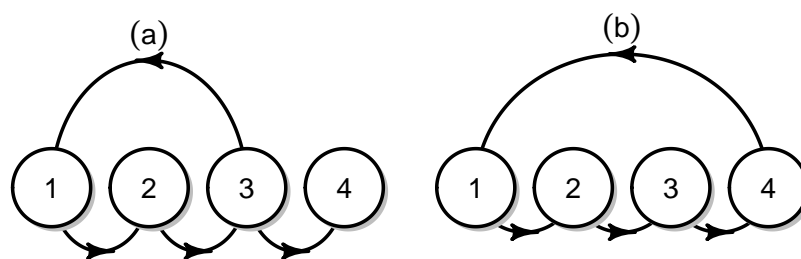


FIGURE 18 – (a) Graphe d'une matrice réductible (classe 4 isolée); (b) Graphe d'une matrice irréductible.

6.2.2 Matrice primitive

Une matrice primitive est une matrice irréductible dont le graphe est tel que le plus grand commun diviseur (PGCD) de ses boucles est 1 (Figure 19).

Sans donner de règle générale, on peut tout de même dire que si dans un graphe deux classes consécutives se reproduisent, alors la matrice correspondante est primitive. Ceci n'est bien sûr pas une condition nécessaire.

Il est également possible, mathématiquement, de donner une définition de ces différentes matrices. Cette définition devient d'ailleurs très utile dès lors que l'on veut identifier des matrices de grandes tailles, l'examen du graphe de cycle de vie devenant alors difficile. Cette méthode, proposée par Caswell (2001, p82), fournit une méthode d'évaluation numérique des propriétés d'une matrice non-négative quelconque \mathbf{A} .

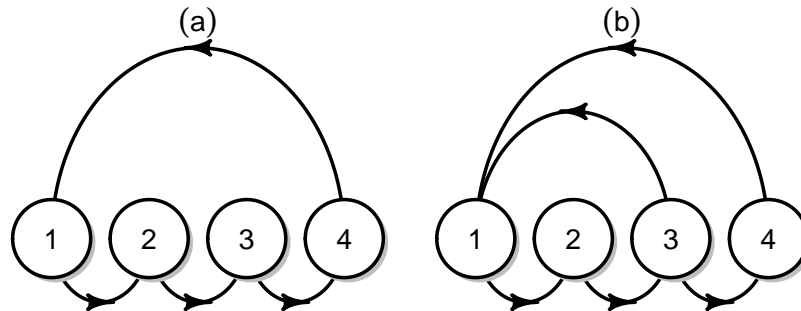


FIGURE 19 – (a) Graphe d'une matrice irréductible mais imprimitive : il y a une boucle 4, PGCD = 4; (b) Graphe d'une matrice primitive; il y a une boucle 4 et une boucle 3, PGCD = 1.

Supposons que \mathbf{A} soit une matrice non-négative de dimension $\omega \times \omega$. Alors :

- \mathbf{A} est irréductible si et seulement si $(\mathbf{I} + \mathbf{A})^{\omega-1}$ est une matrice positive.
- Si on désigne par b la longueur de la boucle la plus courte du graphe de cycle de vie correspondant à \mathbf{A} , alors \mathbf{A} est primitive si et seulement si $\mathbf{A}^{\omega+b(\omega-2)}$ est positive.
- Si on ne connaît pas la longueur des boucles, alors on dira que \mathbf{A} est primitive si et seulement si $\mathbf{A}^{\omega^2-2\omega+2}$ est positive.

Il existe plusieurs énoncés du théorème de Perron-Frobenius, pour les matrices primitives (Théorème 6.1), imprimitives (Théorème 6.2), voire réductibles (Théorème 6.3). Les énoncés 2 et 3 seront brièvement illustrés dans ce paragraphe, l'énoncé 1 fera l'objet d'une illustration plus complète dans la section suivante.

Théorème 6.1. *Si \mathbf{A} est une matrice **primitive**, il existe une valeur propre réelle strictement positive λ_1 , racine simple de l'équation caractéristique. Cette valeur propre est strictement plus grande que toutes les autres en module. Les vecteurs propres à droite et à gauche \vec{w}_1 et \vec{v}_1 associés à λ_1 ont des composantes réelles et strictement positives.*

Il peut exister d'autres valeurs propres réelles, mais $|\lambda_1| > |\lambda_i|$, $\forall i \in [2; \omega]$, et λ_1 est la seule valeur propre associée à des vecteurs propres strictement positifs :

$$\forall i > 1, \quad \lambda_1 > 0 \quad \vec{w}_1 > 0 \quad \vec{v}_1 > 0 \quad |\lambda_1| > |\lambda_i|$$

Nous verrons au § 6.3 quelles sont les conséquences sur la dynamique de la population.

Théorème 6.2. *Si \mathbf{A} est une matrice **irréductible** mais non primitive, avec un indice d'imprimitivité d , alors il existe une valeur propre réelle strictement positive λ_1 , racine de l'équation caractéristique. Le module de cette valeur propre est plus grand **ou égal** à celui de toutes les autres. Les vecteurs propres à droite et à gauche \vec{w}_1 et \vec{v}_1 associés à λ_1 ont des composantes réelles et strictement positives.*

Pour $i = 2, \dots, d$: $\lambda_1 > 0$, $\vec{w}_1 > 0$, $\vec{v}_1 > 0$, $|\lambda_1| = |\lambda_i|$

Pour $i > d$: $|\lambda_1| > |\lambda_i|$

Exemple :

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 5 \\ 0.5 & 0 & 0 \\ 0 & 0.5 & 0 \end{pmatrix}$$

L'indice d'imprimitivité est $d = 3$. Les valeurs propres sont :

$$\lambda_1 = 1.077$$

$$\lambda_{2,3} = -0.539 + 0.933i$$

Soit en module : $|\lambda_1| = |\lambda_{2,3}| = 1.077$.

Théorème 6.3. *Si \mathbf{A} est une matrice **réductible**, alors il existe une valeur propre réelle positive λ_1 et ses vecteurs propres associés à droite et à gauche \vec{w}_1 et \vec{v}_1 tels que : $\lambda_1 \geq 0$, $\vec{w}_1 \geq 0$, $\vec{v}_1 \geq 0$, et $|\lambda_1| \geq |\lambda_i|$, pour $i > 1$.*

Exemple :

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} 0 & 5 & 0 \\ 0.5 & 0 & 0 \\ 0 & 0.5 & 0 \end{pmatrix}$$

La matrice est réductible (la classe 3 est isolée des deux autres), et les valeurs propres sont 0, 1.581 (λ_1) et -1.581.

6.3 Les caractéristiques démographiques de la population

Nous nous plaçons ici dans le cas d'une matrice \mathbf{A} primitive.

6.3.1 Le taux de croissance et les distributions relatives des classes

Nous avons vu plus haut que $\vec{N}_t = \sum_{i=1}^{\omega} c_i \lambda_i^t \vec{w}_i$, ce que nous pouvons réécrire :

$$\vec{N}_t = c_1 \lambda_1^t \vec{w}_1 + \sum_{i=2}^{\omega} c_i \lambda_i^t \vec{w}_i$$

$$\frac{\vec{N}_t}{\lambda_1^t} = c_1 \vec{w}_1 + \sum_{i=2}^{\omega} c_i \left(\frac{\lambda_i}{\lambda_1} \right)^t \vec{w}_i$$

Or

$$\left(\frac{\lambda_i}{\lambda_1} \right)^t \rightarrow 0 \text{ lorsque } t \rightarrow +\infty$$

Car

$$\lambda_1 > |\lambda_i|$$

Donc

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{\vec{N}_t}{\lambda_1^t} = c_1 \vec{w}_1$$

Finalement, pour un t suffisamment grand, on obtient l'équation suivante (eq. 2) :

$$\vec{N}_t \simeq c_1 \lambda_1^t \vec{w}_1$$

Ainsi, la dynamique à long terme de la population est de type exponentiel, avec un **taux d'accroissement** λ_1 , et une **structure en classes stable** et proportionnelle à \vec{w}_1 . Par

mesure de lisibilité, on exprime d'ailleurs souvent sous forme de pourcentage les composantes de \vec{w}_1 .

Selon la valeur de λ_1 , on obtient une dynamique différente :

- Si $|\lambda_1| > 1$, alors la population croît effectivement, de manière exponentielle ;
- Si $|\lambda_1| = 1$, alors la population reste stable et $\forall t, \vec{N}_t \approx c_1 \vec{w}_1$;
- Si $|\lambda_1| < 1$, alors la population décroît et tend vers l'extinction.

Ces derniers résultats confirment ce que nous avons déjà souligné lors des simulations de la section 4.

6.3.2 La vitesse de convergence

La vitesse de convergence (*damping ratio* en anglais) vers la structure stable de la population est donnée par :

$$\rho = \frac{\lambda_1}{|\lambda_2|}$$

Cette vitesse de convergence correspond à la durée des oscillations du régime transitoire dues aux les valeurs propres sub-dominantes λ_i pour $i = 2 \dots \omega$. Il est même possible de montrer (Caswell, 2001) que la convergence vers la structure stable de la population se fait de manière asymptotiquement exponentielle, à une vitesse au moins égale à $\ln \rho$.

6.3.3 Les valeurs reproductives

Nous avons vu précédemment que $\vec{N}_t \simeq c_1 \lambda_1^t \vec{w}_1$ (eq. 2) pour un t suffisamment grand, avec $c_i = \vec{v}_i^T \vec{N}_0$. La constante c_1 s'écrit donc :

$$c_1 = \vec{v}_1^T \vec{N}_0$$

Par conséquent, la taille de la population, pour t grand, est décrite par $\vec{N}_t \simeq \lambda_1^t \vec{v}_1^T \vec{N}_0 \vec{w}_1$, c'est-à-dire qu'elle devient proportionnelle à une somme pondérée de la population initiale, les poids étant donnés par les composantes de \vec{v}_1 .

Les composantes de \vec{v}_1 représentent donc l'importance des individus des différentes classes dans la population initiale sur la structure stable des classes dans la population en régime

asymptotique. Les composantes de \vec{v}_1 sont appelées les *valeurs reproductives* des différentes classes.

Par ailleurs, il est toujours possible de choisir \vec{v}_1 normalisé, *i.e.*, tel que $\langle \vec{v}_1, \vec{w}_1 \rangle = 1$, ou bien tel que sa première composante soit 1.

L'interprétation biologique des valeurs reproductives, que l'on doit initialement à Fisher (1930)¹¹, reste cependant assez confuse. Typiquement, les valeurs reproductives sont faibles pour les premières classes, atteignent un maximum autour de l'âge à la première reproduction, puis diminuent.

6.3.4 Le taux de reproduction net

Le taux de reproduction net R_0 est égal au nombre moyen de descendants par lequel un individu nouveau-né sera remplacé d'ici la fin de sa vie. Autrement dit, R_0 correspond au taux d'accroissement de la population d'une génération à la suivante.

Puisque la probabilité de survivre de la naissance à l'âge x est égale à $\ell(x)$, et que le taux de fécondité à l'âge x est égal à $m(x)$, il vient :

$$R_0 = \int_0^{\infty} \ell(x)m(x)dx$$

Lorsque la population est structurée *en classes d'âge*, on obtient facilement une expression simplifiée de R_0 :

$$R_0 = \sum_{i=1}^{\omega} F_i \prod_{j=1}^{i-1} P_j$$

On peut alors en déduire que :

$$R_0 < 1 \Leftrightarrow \lambda_1 < 1$$

$$R_0 = 1 \Leftrightarrow \lambda_1 = 1$$

$$R_0 > 1 \Leftrightarrow \lambda_1 > 1$$

Lorsque la structuration de la population est quelconque, il faut passer par une décomposition de la matrice de projection \mathbf{A} , en la somme d'une matrice \mathbf{F} qui décrit la reproduction, et d'une matrice \mathbf{T} qui décrit la survie selon un processus de Markov. Je renvoie au chapitre 5 du livre de Caswell (2001) pour de plus amples détails.

11. Fisher, R. (1930). *The genetical theory of natural selection*. Clarendon Press, Oxford, England.

6.3.5 Le temps de génération

Il existe plusieurs définitions du temps de génération (Caswell, 2001, p128). La plus fréquemment utilisée (et la plus intuitive) est que le temps de génération T correspond au temps nécessaire à la population pour croître d'un facteur R_0 . Autrement dit, le temps de génération satisfait l'équation $\lambda_1^T = R_0$, ce qui conduit à l'expression suivante :

$$T = \frac{\ln R_0}{\ln \lambda_1}$$

Cette définition du temps de génération convient quelle que soit la structuration choisie pour la population étudiée.

6.3.6 Les sensibilités et les élasticités

Les analyses de sensibilité et d'élasticité permettent de quantifier les effets de perturbations des valeurs des coefficients a_{ij} de la matrice de projection \mathbf{A} sur l'estimation du taux d'accroissement asymptotique de la population λ_1 .

L'effet de ces perturbations peut être mesuré de façon absolue, c'est l'analyse des sensibilités, ou de manière relative pour tenir compte d'ordres de grandeur différents des coefficients a_{ij} , c'est l'analyse des élasticités.

Soit \mathbf{S} la matrice des sensibilités :

$$\mathbf{S} = \left(\frac{\partial \lambda_1}{\partial a_{ij}} \right) \text{ avec } \left(\frac{\partial \lambda_1}{\partial a_{ij}} \right) = \frac{\vec{v}_1 \vec{w}_1^T}{\vec{v}_1^T \vec{w}_1}$$

où \vec{v}_1 et \vec{w}_1 sont respectivement les vecteurs propres à gauche et à droite associés à la valeur propre dominante λ_1 de la matrice de projection \mathbf{A} . Ainsi, la sensibilité de λ_1 à l'un des coefficients a_{ij} est égale à :

$$\frac{\partial \lambda_1}{\partial a_{ij}} = \frac{v_{1i} w_{1j}}{\vec{v}_1^T \vec{w}_1}$$

où v_{1i} est la i^{eme} coordonnée de \vec{v}_1 et w_{1j} la j^{eme} coordonnée de \vec{w}_1 . D'un point de vue géométrique, la sensibilité correspond à la pente de la tangente à la courbe λ_1 au point de valeur a_{ij} .

Pour tenir compte du fait que les fécondités (comprises entre 0 et $+\infty$) et les taux de survie (compris entre 0 et 1) ne sont généralement pas du même ordre de grandeur, il est souvent plus judicieux de considérer la réponse de λ_1 à des perturbations proportionnelles des coefficients a_{ij} . Par exemple, on peut s'intéresser à l'effet sur λ_1 d'une variation de 10% sur un taux de survie ou une fécondité. La mesure de ces variations relatives sur λ_1 est donnée par la matrice des élasticités :

$$\mathbf{E} = \left(\frac{a_{ij}}{\lambda_1} \frac{\partial \lambda_1}{\partial a_{ij}} \right) = \frac{1}{\lambda_1} \mathbf{S} \circ \mathbf{A}$$

où \circ correspond au produit d'Hadamard¹².

Si on note $\mathbf{E} = (e_{ij})$, il vient :

$$e_{ij} = \frac{a_{ij}}{\lambda_1} \frac{\partial \lambda_1}{\partial a_{ij}} = \frac{\partial \ln \lambda_1}{\partial \ln a_{ij}}$$

ce qui signifie que e_{ij} est la pente de la tangente à la courbe $\ln \lambda_1$ au point de valeur $\ln a_{ij}$. Ainsi, si $e_{ij} = 0.35$, alors une variation de 10% sur a_{ij} correspondra à une variation de 3.5% sur λ_1 .

Par ailleurs, les élasticités possèdent certaines propriétés intéressantes :

$$\mathbf{E} \geq 0$$

$$a_{ij} = 0 \Rightarrow e_{ij} = 0$$

$$\sum_{i,j} e_{ij} = 1$$

12. Le produit d'Hadamard de deux matrices, noté $\mathbf{A} \circ \mathbf{B}$, s'obtient par multiplication élément par élément des coefficients de chaque matrice :

$$\begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{pmatrix} \circ \begin{pmatrix} b_{11} & b_{12} \\ b_{21} & b_{22} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a_{11}b_{11} & a_{12}b_{12} \\ a_{21}b_{21} & a_{22}b_{22} \end{pmatrix}$$

6.4 Exemple : les États-Unis des années 70

Afin d'illustrer toutes les notions introduites précédemment, faisons l'étude de la dynamique de la population des États-Unis autour des années 70 (Figure 20, <http://www.carte-du-monde.net/>) à l'aide d'un modèle matriciel et une structuration *en classes d'âge* de la population (Keyfitz et Flieger, 1971)¹³.



FIGURE 20 – Les états-unis d'Amérique.

L'intervalle de projection considéré est égal à **5 ans**.

13. Keyfitz, N. et Flieger, W. (1971). *Population : facts and methods of demography*. W.H. Freeman (ed.), San Francisco, California, USA.

La matrice de projection est la suivante¹⁴ :

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} 0 & 0.00102 & 0.08515 & 0.30574 & 0.40002 & 0.28061 & 0.15260 & 0.06420 & 0.01483 & 0.00089 \\ 0.99670 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.99837 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.99780 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.99672 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0.99607 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.99472 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.99240 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.98867 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.98274 & 0 \end{pmatrix}$$

Le taux d'accroissement asymptotique de la population des États-Unis est $\lambda_1 = 1.05$, avec $\rho = 1.3$. La valeur 1.05 du taux d'accroissement correspond à une population en croissance de 5% tous les 5 ans (puisque l'intervalle de projection est égal à 5 ans). La valeur de 1.3 pour ρ rend compte d'une convergence relativement rapide vers le régime asymptotique (Figure 21).

La Figure 22 montre la distribution d'âge stable et les valeurs reproductives. Comme on s'y attend pour des populations structurées en classes d'âge, la distribution d'âge stable montre des proportions décroissantes pour les classes d'âge successives.

Le calcul de R_0 donne une valeur de 1.29, ce qui corrobore le fait que la population croît ($R_0 > 1 \Leftrightarrow \lambda_1 > 1$). Enfin, la valeur du temps de génération est $T = 5.23$ unités de temps, soit $T = 26.15$ ans.

L'analyse des sensibilités et des élasticités fournit les résultats de la Figure 23. On peut d'ailleurs constater que l'effet de perturbations additives ou proportionnelles est le plus élevé pour les survies des plus jeunes classes d'âge (S_1, S_2, S_3). Les patrons de sensibilités et d'élasticités sont pratiquement les mêmes pour toutes les survies. Par contre, on constate une nette différence en ce qui concerne les fécondités. Ainsi, si on s'intéresse aux effets

14. Les coefficients ont été estimés à partir de données de recensement collectées en 1966. Certaines valeurs sont sujettes à discussion, notamment $F_2 \neq 0$ et $P_{10} = 0$

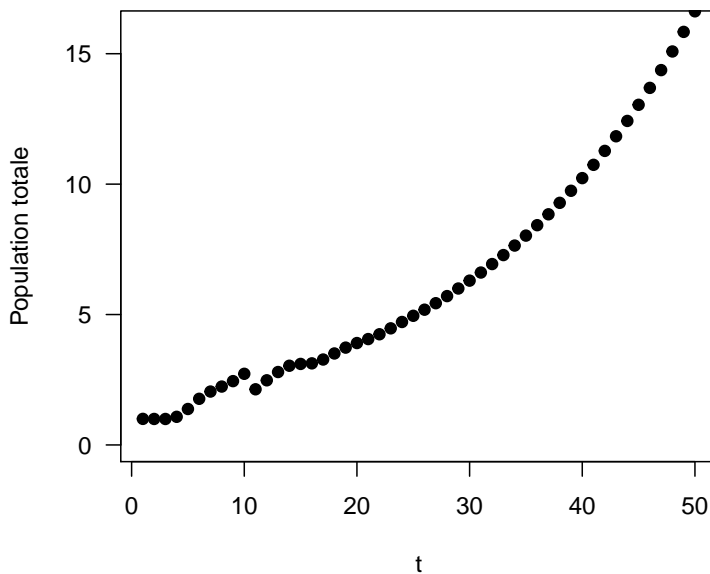


FIGURE 21 – Projection dans le temps de la dynamique de la population des États-Unis d'Amérique.

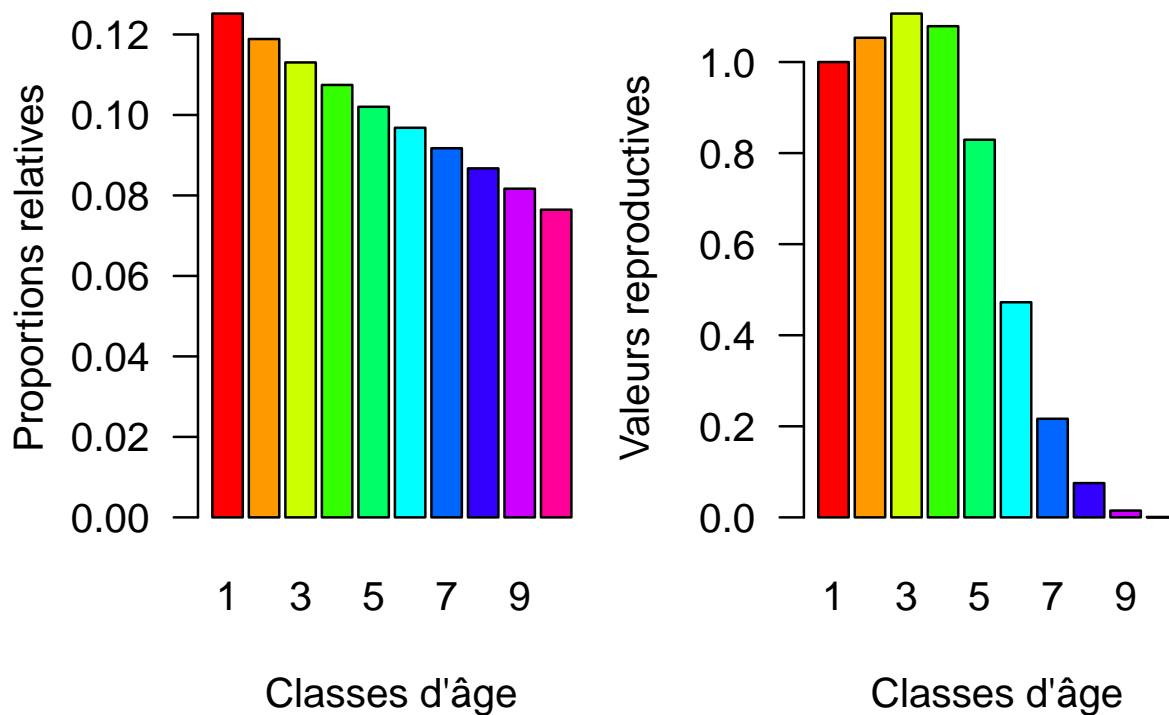
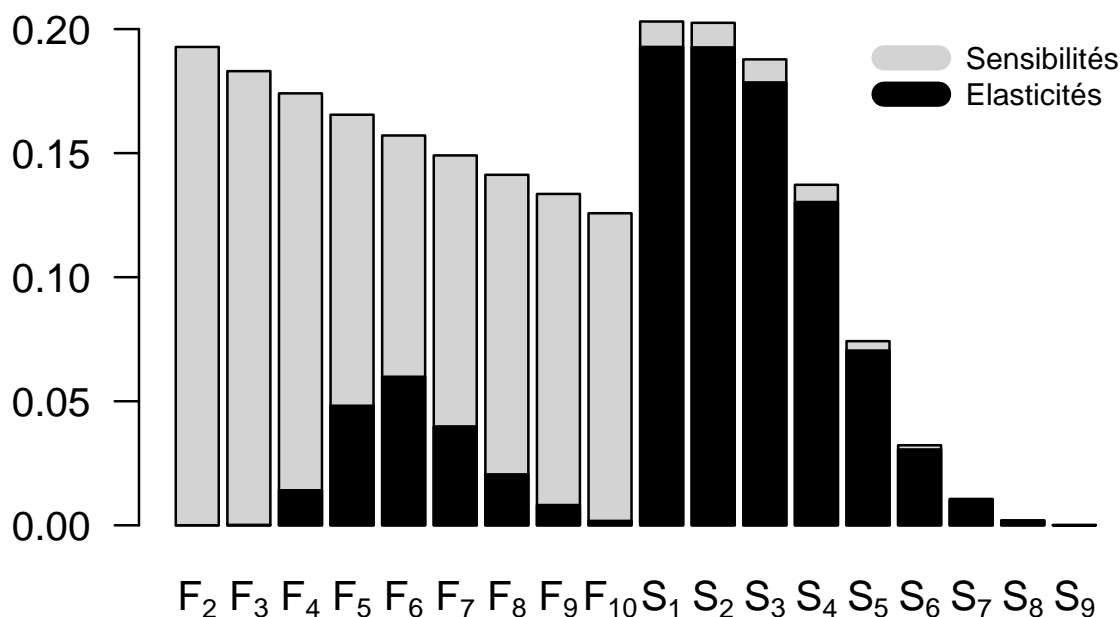


FIGURE 22 – Distribution d'âge stable (à gauche) et valeurs reproductives (à droite) de la population des États-Unis d'Amérique.

additifs de perturbations sur les paramètres, ce sont les fécondités des premières classes d'âge qui ont le plus d'effet. Par contre, l'effet de perturbations proportionnelles est le plus

marqué pour la classe d'âge 5, qui est celle à partir de laquelle les valeurs reproductives commencent à décroître (Figure 22, à droite).



Taux vitaux

FIGURE 23 — Résultats de l'analyse des sensibilités et des élasticités pour la population des États-Unis d'Amérique ; F_i : fécondité des femmes de la classe d'âge i ; S_i : probabilité de survie des femmes de la classe d'âge i .

En conclusion, cet exemple très simple permet de se rendre compte de l'intérêt de chacune des caractéristiques démographiques qu'il est possible de calculer à l'aide d'un modèle matriciel de population. L'information est d'autant plus riche que la dimension du modèle est grande (ce qui correspond à un nombre élevé de classes), mais sa mise en oeuvre nécessite alors un nombre conséquent de paramètres à estimer.

Le rôle du modélisateur, en fonction de la situation biologique considérée, sera donc d'identifier une possible structuration interne de la population, puis d'appliquer le principe de parcimonie (Pavé, 2012) afin de trouver le meilleur compromis entre un modèle aisément soluble d'un point de vue mathématique mais suffisamment réaliste d'un point de vue biologique¹⁵.

15. Pavé A. 2012. *Modélisation des systèmes vivants*. Lavoisier (eds). 634p.

7 Les modèles multirégionaux

Il est parfois nécessaire, en plus de la démographie, de pouvoir décrire les processus de dispersion des individus, voire même les interactions entre dispersion et démographie. Dans ce paragraphe, à partir d'un exemple simple, nous allons voir comment les modèles matriciels de population permettent de prendre en compte des variations spatiales des taux vitaux et les processus de transfert des individus d'un lieu géographique à un autre, en considérant une même échelle de temps pour les processus démographique et de dispersion. En démographie humaine, ces modèles dits *modèles multirégionaux* sont très largement utilisés. Sous l'impulsion de Levin (1989)¹⁶ puis plus tard de Hanski et Gilpin (1997)¹⁷, les écologues se sont appropriés la méthodologie mais parlent plutôt de *modèles de métapopulation*. On trouve des exemples d'utilisation des modèles de métapopulation chez la souris *Peromyscus leucopus*, chez les copépodes dont les mouvements sont influencés par ceux des océans ou pour des populations d'herbacées pérennes.

Nous considérons ici un exemple tiré de (Caswell, 2001) dans lequel la population est subdivisée en trois classes avec des individus se déplacent d'une région 1 vers une région 2 (Figures 24 et 25). L'examen des deux Figures 24 et 25 permet de remarquer que seuls les individus de la région 1 se déplacent. De plus, ce type de relation spatiale source/puits peut poser problème quant à l'*irréductibilité* de la matrice associée au cycle de vie. Par ailleurs, lorsque les individus des classes 1 et 2 vont de la région 1 à la région 2, ils changent de classe, ce qui signifie que les paramètres a_{51} et a_{62} (Figure 25) correspondent en fait à des taux de survie-dispersion. Enfin, les a_{42} et a_{43} (Figure 25) indiquent qu'une partie des individus de la classe 3 se reproduit dans la région 2.

16. Levin S. 1989. *Applied Mathematical Ecology*. Springer (ed). 491p.

17. Hanski, I. et Gilpin, M. (1997). *Metapopulation dynamics : ecology, genetics and evolution*. Academic Press, San Diego (eds).

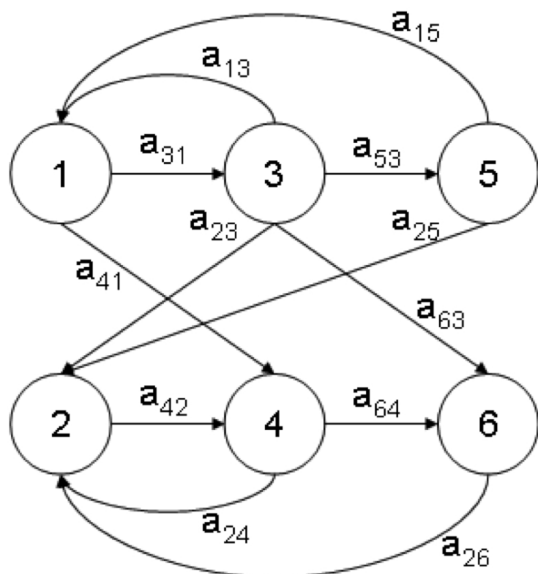


FIGURE 24 – Regroupement par région (I)

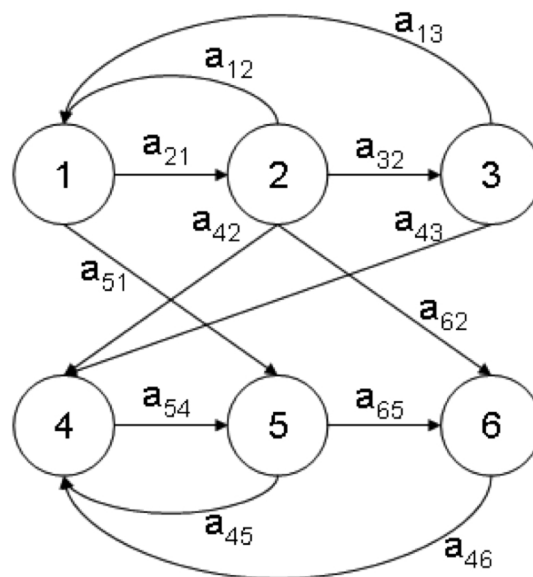


FIGURE 25 – Regroupement par âge (II)

Les coefficients a_{ji} indiquent des flux d'individus de la classe d'âge i à la classe d'âge j : à l'intérieur d'une région, il s'agit de taux de fécondité ou de survie ; entre région, il s'agit de taux de dispersion.

On peut aborder ce problème de deux manières.

Soit $\vec{N} = \begin{pmatrix} n_1 & n_2 & n_3 & n_4 & n_5 & n_6 \end{pmatrix}^T$ le vecteur population.

Ainsi dans le cas (I) d'un regroupement par région, on aura :

$$\vec{N} = \begin{pmatrix} \text{region1} \\ \text{region2} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} n_1 \\ n_2 \\ n_3 \\ n_4 \\ n_5 \\ n_6 \end{pmatrix}$$

Tandis que dans le cas **(II)** d'un regroupement par âge, on aura :

$$\vec{N} = \begin{pmatrix} \hat{\text{age1}} \\ \hat{\text{age2}} \\ \hat{\text{age3}} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} n_1 \\ n_2 \\ n_3 \\ n_4 \\ n_5 \\ n_6 \end{pmatrix}$$

Bien sûr dans les deux cas **(I)** et **(II)**, la matrice ne s'écrira pas de la même manière.

Cas (I)

$$\mathbf{A} = \left(\begin{array}{ccc|ccc} 0 & a_{12} & a_{13} & 0 & 0 & 0 \\ a_{21} & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & a_{32} & 0 & 0 & 0 & 0 \\ \hline 0 & a_{42} & a_{43} & 0 & a_{45} & a_{46} \\ a_{51} & 0 & 0 & a_{54} & 0 & 0 \\ 0 & a_{62} & 0 & 0 & a_{65} & 0 \end{array} \right) = \left(\begin{array}{c|c} \mathbf{L}_1 & \mathbf{P}_{2 \rightarrow 1} \\ \hline \mathbf{P}_{1 \rightarrow 2} & \mathbf{L}_2 \end{array} \right)$$

où a_{ij} représente le taux de dispersion du site j vers le site i . Les sous-matrices \mathbf{L}_1 et \mathbf{L}_2 sont les matrices de Leslie décrivant la dynamique des classes d'âge à l'intérieur des deux régions, tandis que $\mathbf{P}_{1 \rightarrow 2}$ et $\mathbf{P}_{2 \rightarrow 1}$ décrivent le processus de dispersion des individus entre les régions 1 et 2.

Cas (II)

$$\mathbf{A} = \left(\begin{array}{cc|cc|cc} 0 & 0 & a_{13} & 0 & a_{15} & 0 \\ 0 & 0 & a_{23} & a_{24} & a_{25} & a_{26} \\ \hline a_{31} & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ a_{41} & a_{42} & 0 & 0 & 0 & 0 \\ \hline 0 & 0 & a_{53} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & a_{63} & a_{64} & 0 & 0 \end{array} \right) = \left(\begin{array}{c|c|c} \mathbf{0} & \mathbf{F}_1 & \mathbf{F}_2 \\ \hline \mathbf{P}_1 & \mathbf{0} & \mathbf{0} \\ \hline \mathbf{0} & \mathbf{P}_2 & \mathbf{0} \end{array} \right)$$

Les prédictions des deux modèles **(I)** et **(II)** seront les mêmes du point de vue de la dynamique de la population, et la théorie des modèles matriciels, comme nous l'avons vue précédemment, s'applique pour les matrices \mathbf{A} écrites selon l'une ou l'autre des formulations.

Pour mieux comprendre l'effet de l'introduction des processus de dispersion dans les modèles matriciels, je renvoie à l'article de Lebreton et Gonzales-Davila (1993)¹⁸, tout à fait remarquable d'un point de vue didactique. Enfin, pour un point de vue original sur les modèles multirégionaux, on pourra prendre l'article de Lebreton (1996)¹⁹ qui propose de résumer l'information contenue dans ce type de modèle au moyen de l'équation de renouvellement.

18. Lebreton, J. D. et Gonzales-Davila, G. (1993). An introduction to models of subdivided populations. *Journal of Biological Systems*, 1 : 389–423.

19. Lebreton, J. D. (1996). Demographic models for subdivided populations : the renewal equation approach. *Theoretical Population Biology*, 49(3) : 291–313.