Chapitre 4

Dynamiques d'une population structurée en ages

Les modèles malthusiens et logistiques ont un défaut qui n'a pas encore été souligné : ils supposent que le taux de reproduction (différence entre les taux de natalité et de mortalité) est identique pour tous les individus de la population. En réalité ces taux dépendent évidemment de l'age des individus (ou de leur stade de développement). Ainsi dans une population de saumons par exemple, oeufs, larves et poissons adultes n'ont pas le même taux de natalité ni le même taux de mortalité. Nous allons étudier dans cette leçon le plus simple des modèles dynamiques qui tient compte de cette hétérogénéité, le *modèle linéaire* ou *modèle structuré en ages*. Pour rester le plus élémentaire possible, on supposera que la population étudiée dispose de ressources illimitées, c'est-à-dire que l'on généralise ici le cas malthusien, qui ne tient pas compte des limites environnementales, et non le cas logistique. Bien entendu, il est possible de concevoir des modèles plus élaborés qui prennent en compte à la fois la structure en age et les limitations environnementales mais nous ne le ferons pas ici. Enfin cette étude sera aussi l'occasion de développer l'outils mathématique du calcul matriciel, déjà abordé pour l'étude des chaines de Markov, notamment par l'introduction des notions de valeurs propres et de vecteurs propres d'une matrice.

4.1 Exemple introductif

Le modèle présenté ici est dû à Sir Paul Leslie (1945) et il est l'un des plus utilisé en dynamique des populations et en démographie. Il suppose que la population étudiée est constituée de plusieurs groupes d'individus à des stades différents ou classes d'ages différentes (oeufs, oisillons, oiseaux, par exemple ou bien graines, rosettes, plantes en fleurs, etc...). Les effectifs de chacune des classes évoluent de façons différentes mais pas indépendemment les unes des autres. On va étudier la dynamique de ce type de modèle et notamment chercher à répondre aux deux questions suivantes :

1. l'effectif total, somme des effectifs des différentes classes, a-t-il, comme dans le cas malthusien d'une classe unique, une croissance exponentielle avec un taux de croissance constant, et dans ce cas, comment calculer ce taux ?
2. La répartition des individus dans les différentes classes, la *distribution initiale*, se maintient-elle au cours du temps ou bien se modifie-t-elle et de quelle façon ?

Exemple : Pour commencer examinons un exemple. Il s'agit d'une population de rongeurs ayant un cycle de reproduction de 3 ans. On ne considère ici que la sous population formée des individus femelles. On suppose que chaque femelle donne en moyenne naissance à 6 femelles durant sa deuxième année et à 10 femelles durant sa troisième année. Cependant, seul un rongeur sur deux survit au dela de sa première année et seul 40% de ceux qui survivent la deuxième année survivront jusqu'à la troisième année.

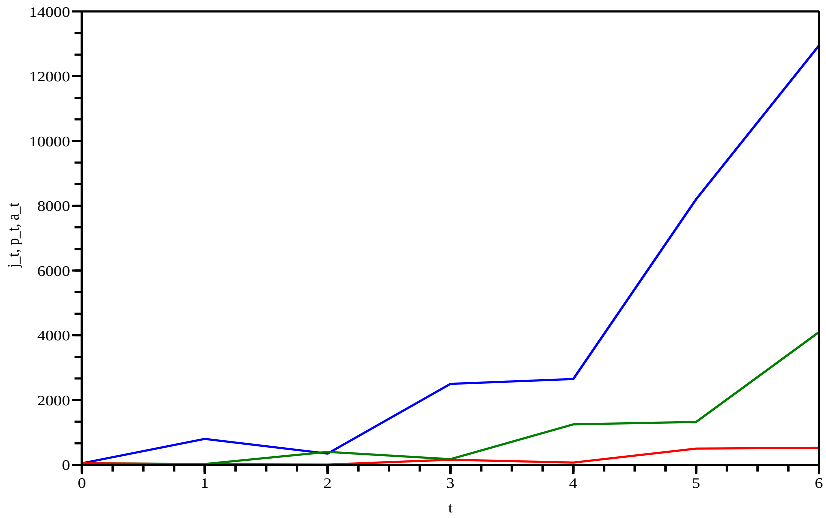

FIG. 4.1 – Evolution des trois classes d'ages de la population de rongeurs décrite par la dynamique (4.1) correspondant à la condition initiale $(30, 50, 50)$.

Si l'on désigne respectivement par j_t, p_t et a_t les effectifs à l'instant t des femelles juvéniles, des femelles préadultes (rongeurs de 1 an) et des femelles adultes (rongeurs de 2 ans), les informations précédentes peuvent s'écrire :

$$\left\{\begin{array}{lcl} j_{t+1} & = & 6p_t + 10a_t \\ p_{t+1} & = & 0,5j_t \\ a_{t+1} & = & 0,4p_t \end{array}\right. \tag{4.1}$$

Ces formules (4.1) permettent, à partir des effectifs initiaux des trois classes, (j_0, p_0, a_0), de calculer les effectifs (j_1, p_1, a_1) à l'instant suivant $t = 1$, puis, (j_2, p_2, a_2) à l'instant $t = 2$ et ainsi de suite. Si $(j_0, p_0, a_0) = (30, 50, 50)$, on obtient par exemple :

t	0	1	2	3	4	5	6
j_t	30	800	290	2460	2470	7960	12330
p_t	50	15	400	145	1230	1235	3980
a_t	50	20	6	160	58	492	494

On peut voir la dynamique des trois classes sur la figure (4.1) qui montre les premiers termes des trois suites (j_t), (p_t) et (a_t) pour $0 \leq t \leq 6$.

Si l'on désigne par $N_t = j_t + p_t + a_t$ l'effectif total de la population à l'instant t (et donc N_0 l'effectif initial), on peut également calculer à partir de (4.1) les termes successifs de la suite (N_t), ce qui permet d'apréhender aussi la dynamique de cette population dans son ensemble. On a ici :

t	0	1	2	3	4	5	6
N_t	130	835	696	2765	3758	8687	16804

Pour avoir une idée du taux de croissance de chacune des classes, on peut calculer les quotients $\frac{j_{t+1}}{j_t}$, $\frac{p_{t+1}}{p_t}$ et $\frac{a_{t+1}}{a_t}$ pour $t = 0, 1, 2, \ldots$ mais le résultat est très irrégulier et on voit mal sur ces premiers termes quel taux de croissance on pourrait retenir pour rendre compte de la dynamique de ces différentes classes d'age. Et si l'on considère la population dans son ensemble, les quotients $\frac{N_{t+1}}{N_t}$ ne sont pas plus réguliers.

t	0	1	2	3	...	31	32	33	34	35
$\frac{j_{t+1}}{j_t}$	$26,66$	$0,3625$	$8,4827$	$1,004$	...	$2,000$	2	2	2	2
$\frac{a_{t+1}}{a_t}$	$0,3$	$26,66$	$0,3625$	$8,4827$	...	$1,999$	$2,000$	2	2	2
$\frac{p_{t+1}}{p_t}$	$0,4$	$0,3$	$26,66$	$0,3625$	...	$2,000$	$1,999$	$2,000$	2	2

Par contre si on laisse le temps augmenter, on constate que ces taux tendent tous vers la même valeur λ, ici $\lambda = 2$, c'est-à-dire qu'après un certain temps, la dynamique considérée consiste simplement en une multiplication par un facteur 2 des effectifs de chaque classe d'une période à la suivante. Ce facteur multiplicatif, qui correspond à un *taux de croissance asymptotique* s'appelle la *valeur propre dominante* et peut être calculé facilement comme nous allons le voir.

Si l'on s'intéresse maintenant non plus à la dynamique des effectifs mais à l'évolution au cours du temps de la répartition des individus entre les diverses classes, on peut calculer, à partir de la répartition initiale des individus selon ces trois classes $v_0 = (j_0/N_0, p_0/N_0, a_0/N_0)$ l'évolution de cette répartition au cours du temps $v_t = (j_t/N_t, p_t/N_t, a_t/N_t)$. On constate que, cette répartition tend vers une répartition asymptotique qui est celle du vecteur $v = (100, 25, 5)$, c'est-à-dire la répartition $(\frac{100}{130}, \frac{25}{130}, \frac{5}{130}) \simeq (0.77, 0.192, 0.038)$. Cette répartition particulière a en outre la propriété remarquable que, sur une population initiale répartie de cette façon, la dynamique est exactement le comportement asymptotique indiqué plus haut, à savoir une multiplication des effectifs par 2.

4.2 Le modèle de Leslie

On peut écrire le modèle précédent en utilisant une *notation matricielle* de la façon suivante :

$$\begin{pmatrix} j_{t+1} \\ p_{t+1} \\ a_{t+1} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & 6 & 10 \\ 0,5 & 0 & 0 \\ 0 & 0,4 & 0 \end{pmatrix} \cdot \begin{pmatrix} j_t \\ p_t \\ a_t \end{pmatrix}$$

Si l'on introduit une notation vectorielle X_t pour le vecteur colonne des effectifs des trois classes à l'instant t, et un nom L pour cette matrice, la dynamique peut donc se réécrire d'une façon qui est très semblable aux dynamiques malthusiennes d'une population à une seule classe :

$$X_{t+1} = L \cdot X_t. \tag{4.2}$$

Ainsi le vecteur des effectifs initiaux X_0 se transforme à l'instant $t = 1$ en $X_1 = L \cdot X_0$, qui lui même se transforme en $X_2 = L \cdot X_1$ et ainsi de suite. La matrice L est un exemple de matrice de Leslie.

On appelle *matrice de Leslie* une matrice de la forme

$$\begin{pmatrix} f_1 & f_2 & f_3 & \dots & f_n \\ p_1 & 0 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & p_2 & 0 & \dots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & \dots & \dots & p_{n-1} & 0 \end{pmatrix}$$

Elle permet de modéliser par la dynamique (4.2) une population structurée en n classes d'age : la première ligne contient les coeficients de fertilité de chaque classe d'age f_2, f_3, ...f_n et la sous diagonale les probabilités (ou taux) de survie p_1, p_2, ...,p_{n-1} d'une classe d'age à la suivante. Les matrices de Leslie ont tous leurs coefficients positifs ou nuls (mais elles ne sont pas pour autant des matrices stochastiques car elles n'ont pas généralement la somme des coefficients de leurs lignes égale à 1).

4.3 Valeurs propres, vecteurs propres

Soit L une matrice $n \times n$ et X un vecteur $n \times 1$. Un nombre λ qui vérifie

$$L \cdot X = \lambda X$$

s'appelle une *valeur propre* de la matrice L. Une matrice $n \times n$ possède soit n valeurs propres, soit moins de n lorsque certaines sont confondues ou parfois égales à des nombres complexes. A chaque valeurs propres est associé au moins un vecteur X dont l'image par L est égal à λ fois lui-même. On l'appelle le *vecteur propre associé à* λ. La plupart des logiciels de calcul mathématique permettent de calculer les valeurs propres et les vecteurs propres d'une matrice L donnée. Ainsi par exemple la matrice L de l'exemple précédent possède deux valeurs propres $\lambda = 2$ et $\lambda = 1$ et $X^* = (100 \;\; 25 \;\; 5)$ est un vecteur propre associé à $\lambda = 2$ puisque l'on a :

$$\begin{pmatrix} 0 & 6 & 10 \\ 0,5 & 0 & 0 \\ 0 & 0,4 & 0 \end{pmatrix} \cdot \begin{pmatrix} 100 \\ 25 \\ 5 \end{pmatrix} = 2 \begin{pmatrix} 100 \\ 25 \\ 5 \end{pmatrix}$$

Notons que tout multiple d'un vecteur propre est un vecteur propre (le vérifier !) ce qui explique que l'on choisisse souvent pour vecteur propre un vecteur dont la somme des coefficients vaut 1.

Si l'effectif initial de la population X_0 est égal à un vecteur propre de la matrice L associé à la valeur propre λ, alors on aura pour tout $t \geq 0$ la dynamique suivante : $X_t = \lambda^t X_0$. Il est facile d'en déduire qu'on aura alors également cette dynamique pour l'effectif total N_t. En d'autres termes, lorsque la répartition de la population entre les diverses classes d'age forme un vecteur propre de L associé à la valeur propre λ, alors la dynamique de la population dans son ensemble et de chaque classe d'age en particulier est tout simplement une dynamique malthusienne de taux de croissance $\ln(\lambda)$ (puisque l'on a $\lambda^t = e^{t \ln(\lambda)}$). Ce résultat est déjà très intéressant mais il ne permet pas de décrire la dynamique dans le cas où la répartition initiale est différente de cette répartition idéale.

4.4 Le théorème de Perron Frobenius

C'est le théorème de Perron Frobenius qui va nous permettre dans la plupart des cas de décrire la dynamique lorsqu'on ne part pas de cette répartition particulière. On dit qu'une matrice de Leslie est *régulière* lorsque l'une de ses puissances L, L^2, L^3, L^4, etc...a tous ses coefficients strictement positifs. C'est le cas de la matrice de l'exemple puisque sa puissance L^5 est à coefficients strictement positifs comme on peut le vérifier facilement.

Le théorème de Perron Frobenius affirme qu'une matrice régulière possède une valeur propre positive strictement plus grande que toutes les autres valeurs propres que l'on appelle *valeur propre dominante* λ à laquelle est associé un vecteur propre X^* dit *vecteur propre dominant* dont tous les coefficients sont positifs. De plus si $X(0)$ est un vecteur initial dont tous les coefficients sont strictement positifs, si $X(t) = (x_1(t), x_2(t), \ldots, x_n(t)$ est sa dynamique et $N(t) = x_1(t) + x_2(t) + \ldots + x_n(t))$ la somme de ses coefficients, on a les propriétés suivantes :

1. pour tout $i = 1..n$, $\frac{x_i(t+1)}{x_i(t)} \rightarrow_{t \rightarrow \infty} \lambda^*$
2. $\frac{X(t)}{N(t)} \rightarrow_{t \rightarrow \infty} X^*$ si l'on a choisi le vecteur X^* tel que la somme de ses coefficients fasse 1.

Ce résultat important permet d'affirmer que si la matrice de Leslie d'un modèle dynamique (4.2) est régulière, alors cette dynamique présentera lorsque t augmente, un comportement asymptotique de croissance exponentielle (de type malthusienne comme dans l'exemple) et la population se répartira selon une répartition particulière qui ensuite sera invariante au cours du temps. De plus le calcul de ce taux de croissance malthusien et de cette répartition asymptotique se fait simplement en recherchant la valeur propre dominante λ^* de la matrice de Leslie et un vecteur propre X^* associé de somme 1.

4.5 Exercices

Exercice 1 : Considérons une population de saumons en limitant nos observations aux seules femelles. Supposons qu'elles vivent au maximum 3 ans, avec un taux de survie de 5% la première année et 10% la seconde, et enfin supposons que chaque femelle donne naissance à 2000 juveniles au cours de sa troisième année.

1. Ecrire le système dynamique modélisant l'évolution de cette population de saumons.
2. Indiquer quelle est la matrice de Leslie L de ce système.
3. Si l'on suppose que la population initiale comporte 1000 femelles dans chaque classes d'age, combien y en aura-t-il de chaque classe l'année suivante ? Combien l'année d'après ?
4. Calculer les effectifs l'année 4 et en déduire, sans nouveaux calculs, les effectifs des années suivantes.
5. Représenter les effectifs des différentes classes d'age en fonction du temps.

Exercice 2 : Même exercice mais en supposant cette fois que la population de saumons femelles présente 4 classes d'age (d'une année chacune) avec des taux de survie de $0,5\%$, 7% et 15% respectivement et une reproduction uniquement durant la $4e$ année de 5000 juveniles par femelle.

Exercice 3 : On considère un modèle de Leslie de matrice

$$L = \begin{pmatrix} 2,25 & 9 \\ 0,25 & 0 \end{pmatrix}$$

1. A quoi correspondent les trois coefficients non nuls de L par rapport à la population que l'on modélise ?
2. Vérifier que 3 et $-0,75$ sont deux valeurs propres de L de vecteurs propres respectifs $(3\ ;\ 0,25)$ et $(-3\ ;\ 1)$.
3. En déduire la valeur propre dominante λ^* et un vecteur propre dominant X^* de somme 1.
4. Pour une population initiale égale à $X_0 = (10\ ;\ 10)$, calculer les premiers termes de la dynamique X_1, X_2, X_3 puis l'évolution de la répartition $\frac{X_1}{N_1}$, $\frac{X_2}{N_2}$, $\frac{X_3}{N_3}$. Qu'en concluez-vous ?

Exercice 4 : Même exercice pour

$$L = \begin{pmatrix} 0,25 & 2 \\ 0,375 & 0 \end{pmatrix}$$

avec les valeurs propres 1 et $-0,75$ et les vecteurs propres respectifs $(1\ ;\ 0,375)$ et $(-1\ ;\ 0,5)$.

Exercice 5 : Un modèle de Leslie a été proposé pour représenter la dynamique de la population d'un pays. Ne prenant en compte que les individu de sexe féminin, c'est-à-dire en ignorant les naissances masculines dans les taux de fécondités des classes, on a choisi dix classes d'age d'une durée de 5 ans et un pas de temps de 5 an également. On a obtenu les coefficients suivants sur la première ligne de la matrice

$$\begin{pmatrix} 0,000 & 0,0010 & 0,878 & 0,3487 & 0,4761 & 0,3377 & 0,1833 & 0,0761 & 0,174 & 0,0010 \end{pmatrix}$$

et les coefficients suivants sur la sous diagonale

$$\begin{pmatrix} 0,9966 & 0,9983 & 0,9979 & 0,9968 & 0,9961 & 0,9947 & 0,9923 & 0,9987 & 0,9831 \end{pmatrix}$$

1. Comment expliquer que les coefficients de la première ligne sont croissants puis décroissants ?
2. Pourquoi le premier coefficient de la sous diagonale est-il inférieur au suivant ?
3. Pourquoi n'a-t-on pas tenu compte des individus de plus de 50 ans dans ce modèle ?

.