Université de Nice
Département de Mathématiques

Année 2011-2012
Systèmes Dynamiques

Cours 5 : Dynamiques de populations structurées en ages

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 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.

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 :

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

Ces formules (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 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 (1) les termes successifs de la suite (N_t), ce qui permet d'apréhender aussi la dynamique de cette population dans son ensemble. 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 $t = 0, 1, 2, ...$ 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.

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* 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 aussi 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.

1 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 linéaires d'une population à une seule classe :

$$X_{t+1} = L \cdot X_t. \tag{2}$$

La matrice L est un exemple de matrice de Leslie.

On appelle plus généralement *matrice de Leslie* toute 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 (2) une population structurée en n classes d'age : la première ligne contient les coefficients 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).

Théorème de Perron Frobenius

C'est le théorème de Perron Frobenius qui va nous permettre dans la plupart des cas de décrire les dynamiques de Leslie. On dit qu'une matrice de Leslie est *primitive* 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 primitive 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 $X(t) = (x_1(t), x_2(t), \dots, x_n(t)$ est sa dynamique et $N(t) = x_1(t) + x_2(t) + \dots + x_n(t))$ la somme de ses coefficients, on a les propriétés suivantes :

1. pour tout $i = 1..n$, $\frac{x_i(t+1)}{x_i(t)} \to_{t\to\infty} \lambda^*$
2. $\frac{X(t)}{N(t)} \to_{t\to\infty} X^*$ 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 (2) est primitive, alors cette dynamique présente lorsque t augmente, un comportement asymptotique de croissance exponentielle et la population se répartit selon une répartition particulière qui ensuite sera invariante au cours du temps. De plus le calcul de ce taux de croissance 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.

Exercice 1 : Une scientifique étudie une colonie de souris. Elle note qu'elles produisent en moyenne une fille par femelle pendant leur première année de vie et 8 pendant leur seconde année. Elle note aussi qu'elles sont seulement 25% à survivre une seconde année et aucune ne survivra au delà.

1. Ecrire le système dynamique modélisant cette population de souris en indiquant quelle est la matrice de Leslie L du système. Cette matrice est-elle primitive ?
2. Pour une population initiale de 10 souris, toutes de la première classe d'âge, que pouvez-vous dire de l'évolution du système ?

Exercice 2 : Pour la matrice suivante, calculer L^2 et L^3 et en déduire qu'elle n'est pas primitive. Calculer les images successives $L^n V$ d'un vecteur V quelconque par cette matrice.

$$L = \begin{pmatrix} 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 1 \\ 1 & 0 & 0 \end{pmatrix}$$