

Cours 4 : Dynamique d'une population structurée en âges

Dans cette leçon on s'intéresse à modéliser l'évolution au cours du temps de la taille d'une population (insectes, bactéries, algues, poissons, ...) afin de prévoir ou d'expliquer cette évolution (extinction, explosion ...). Au contraire des chaînes de Markov qui sont des modèles *aléatoires* (ou *stochastiques*), les deux modèles étudiés ici sont des modèles *déterministes* en ce sens que leur évolution future est entièrement déterminée par leur état présent (alors que pour une chaîne de Markov, il y a plusieurs états possibles que l'on peut atteindre à partir d'un état présent).

1 Modèle malthusien

Ce modèle, très rudimentaire, a été proposé par Thomas Malthus en 1798. Il suppose que la population possède un taux de reproduction r constant, simple différence du taux de natalité et du taux de mortalité (la population est supposée isolée c'est-à-dire qu'aucune migration n'est envisagée). Si N_t désigne la taille de la population à l'instant t et N_{t+1} sa taille après une génération, on a donc, pour l'accroissement $N_{t+1} - N_t$ de la population entre les instants t et $t + 1$, la formule $N_{t+1} - N_t = rN_t$, ce qui signifie que la population croît entre les instants t et $t + 1$ d'une proportion r de N_t égale à rN_t . On peut réécrire cette formule en exprimant l'effectif à l'instant $t + 1$ en fonction de l'effectif à l'instant t sous la forme d'une relation de récurrence $N_{t+1} = N_t + rN_t$ ou bien encore

$$N_{t+1} = (1 + r)N_t. \quad (1)$$

Sous cette forme, on voit que l'on peut calculer l'effectif N_{t+1} en fonction de N_t et lui-même en fonction de N_{t-1} et ainsi de suite et donc calculer l'effectif N_t à tout instant t en fonction de l'effectif initial N_0 . Par exemple, $N_2 = N_1(1 + r) = N_0(1 + r)(1 + r) = N_0(1 + r)^2$, et plus généralement, pour tout t ,

$$N_t = N_0(1 + r)^t.$$

Si l'on connaît la *condition initiale* N_0 , on peut donc calculer les valeurs suivantes $N_1, N_2 \dots$ et même directement la valeur de N_t à tout instant $t > 0$. La figure 1 montre deux exemples de trajectoires d'une dynamique malthusienne, pour deux conditions initiales différentes.

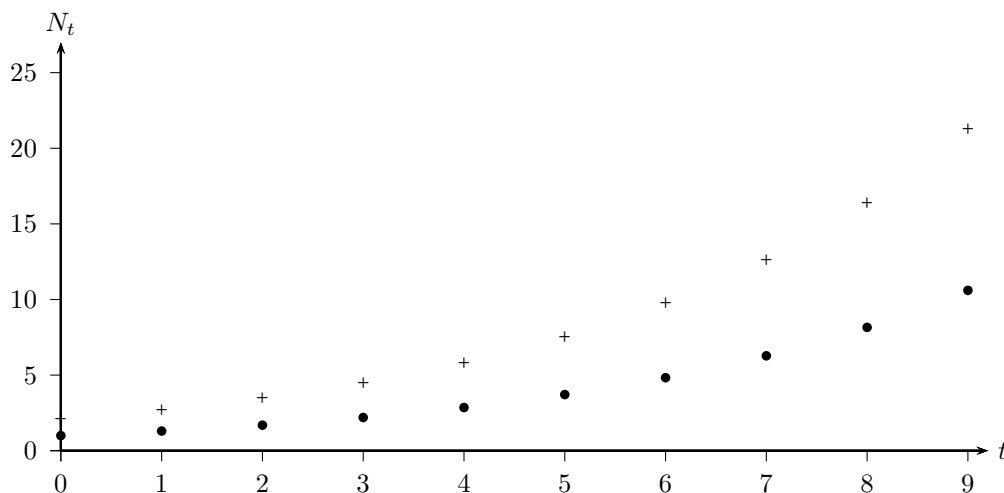


FIGURE 1 – Deux trajectoires particulières d'une dynamique malthusienne correspondant aux deux conditions initiales $N_0 = 1$ et $N_0 = 2$, pour un choix du paramètre r égal à 0,3.

Remarque : De la formule $N_t = N_0(1 + r)^t$, on déduit que la suite des valeurs de N_t est une *suite géométrique* de raison $(1 + r)$ qui est donc supérieure à 1 si $r > 0$.

Ce modèle correspond donc à une *croissance exponentielle* de la population lorsque $r > 0$ puisque $(1 + r)^t = e^{t \ln(1+r)}$, d'où son nom de *modèle exponentiel* parfois utilisé à la place de *modèle malthusien*. Si r est négatif notons que $(1 + r)$ est néanmoins positif car N_{t+1} est une population, donc positive, la suite N_t est une suite géométrique de raison comprise entre 0 et 1 donc à *décroissance exponentielle*.

On retiendra donc qu'un *modèle malthusien prévoit une croissance (ou décroissance) exponentielle de la population modélisée*. Il n'est donc pas valable sur la longue durée.

2 Population structurée en âges : un exemple

L'un des défauts du modèle malthusien est qu'il suppose que le taux de reproduction r (différence entre les taux de natalité et de mortalité) est identique pour tous les individus de la population. En réalité ce taux dépend bien évidemment de l'âge 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 à présent un modèle qui tient compte de cette hétérogénéité, le *modèle linéaire* ou *modèle structuré en âges* qui est dû à Sir Paul Leslie (1945). On suppose que la population étudiée est constituée de plusieurs groupes d'individus à des *stades différents* ou *classes d'âge différentes* (œufs, oisillons, oiseaux par exemple, ou bien graines, rosettes, plantes en fleurs, etc...) et que les effectifs de chaque classe évoluent de façon différente mais pas indépendamment les unes des autres. On cherche à répondre aux deux questions suivantes :

1. L'effectif total, somme des effectifs des différentes classes, a-t-il, comme dans le cas malthusien, 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 ?

Prenons un exemple. Il s'agit d'une population de rongeurs ayant un cycle de reproduction de 3 ans. On ne considère que la sous-population formée des individus femelles et 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 delà 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 :

$$\begin{cases} j_{t+1} = & 6p_t + 10a_t \\ p_{t+1} = & 0,5j_t \\ a_{t+1} = & 0,4p_t \end{cases} \quad (2)$$

Ces formules (2) permettent de calculer, à partir des effectifs initiaux des trois classes (j_0, p_0, a_0), les effectifs (j_1, p_1, a_1) à l'instant suivant $t = 1$, puis les effectifs (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 les valeurs et les graphiques suivants :

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

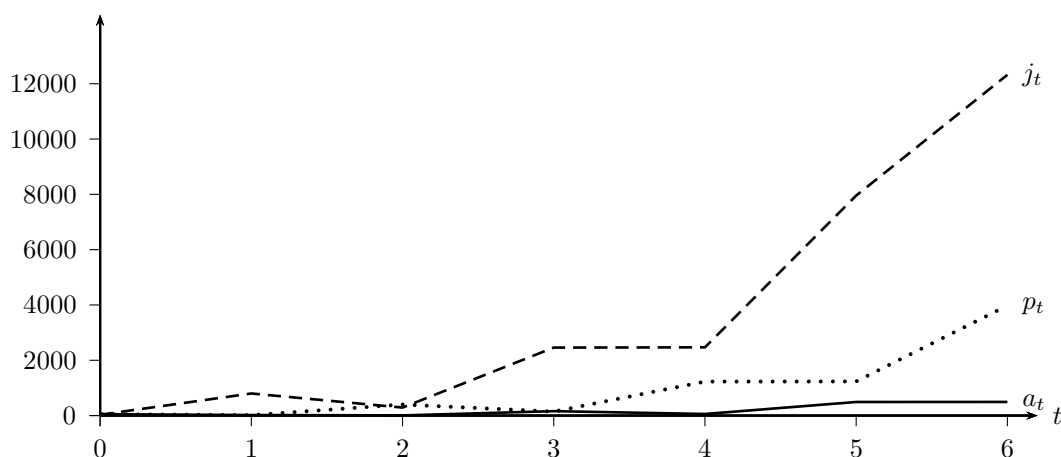


FIGURE 2 – Évolution des trois classes d'âge de la population de rongeurs décrite par la dynamique (2) correspondant à la condition initiale $(30, 50, 50)$. On notera que l'échelle de valeurs sur l'axe vertical est telle que les trois trajectoires semblent toutes issues de 0.

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 (2) les termes successifs de la suite (N_t) , ce qui permet d'appréhender 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	9687	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 $t = 0, 1, 2 \dots$ 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'âge 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
$\frac{p_{t+1}}{p_t}$	0,4	0,3	26,66	0,3625	...	2,000	1,999	2,000	2	2
$\frac{a_{t+1}}{a_t}$	0,3	26,66	0,3625	8,4827	...	1,999	2,000	2	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 tend vers une multiplication par 2 des effectifs de chaque classe d'une période à la suivante. Ce facteur multiplicatif, qui correspond au coefficient $(1 + r)$ du modèle malthusien, est un coefficient de *croissance asymptotique* qui 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 différentes classes*, on peut calculer, à partir de la répartition initiale des individus selon ces trois classes $v_0 = (j_0/N_0, p_0/N_0, a_0/N_0)$ la répartition $v_t = (j_t/N_t, p_t/N_t, a_t/N_t)$ pour des t de plus en plus grands. On constate que cette répartition tend vers une *répartition asymptotique* $v \simeq (0,77 \ 0,192 \ 0,038)$. Cette répartition particulière a en outre la propriété remarquable suivante : si la population initiale est d'emblée répartie de cette façon, la dynamique de ce modèle a exactement le comportement asymptotique indiqué plus haut, à savoir une multiplication des effectifs par 2 à chaque étape.

3 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 X_t désigne le vecteur colonne des effectifs des trois classes à l'instant t , et L la matrice¹ du système, la dynamique peut donc s'écrire d'une façon très semblable à une dynamique malthusienne (équation (1) ci-dessus) :

$$X_{t+1} = L \cdot X_t. \quad (3)$$

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 à l'instant $t = 2$ en $X_2 = L \cdot X_1$ et ainsi de suite. La matrice L est une matrice de Leslie.

Plus généralement, on appelle *matrice de Leslie* une matrice de la forme

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

dont la première ligne contient les *coefficients de fertilité* de chaque classe d'âge $f_1, f_2, f_3, \dots, f_n$ et dont la sous diagonale contient les *probabilités de survie* $p_1, p_2, \dots, p_{n-1}$ d'une classe d'âge à la suivante. Les matrices de Leslie sont des matrices positives (car elles ont tous leurs coefficients positifs ou nuls) mais elles ne sont pas pour autant des matrices stochastiques (car elles n'ont pas généralement tous leurs coefficients inférieurs à 1 ni la somme des coefficients de chacune de leurs lignes égale à 1).

1. Introduite par Leslie, la tradition a consacré la notation L pour cette matrice carrée. À ne pas confondre avec les vecteurs ligne L des leçons précédentes.

4 Évolution vers une répartition asymptotique et un taux de croissance asymptotique

C'est encore la théorie de Perron-Frobenius qui va permettre de décrire le comportement asymptotique des modèles de Leslie.

Notons d'abord qu'une matrice L possède le nombre λ comme *valeur propre à droite* s'il existe un vecteur non nul V , appelé *vecteur propre à droite associé* à λ , qui vérifie

$$L \cdot V = \lambda V.$$

Dans le cas de l'exemple des rongeurs, on peut s'assurer que le vecteur $(100, 25, 5)$ est un vecteur propre de la matrice de Leslie associé à la valeur propre $\lambda = 2$:

$$\begin{pmatrix} 0 & 6 & 10 \\ 0,5 & 0 & 0 \\ 0 & 0,4 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 100 \\ 25 \\ 5 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 200 \\ 50 \\ 10 \end{pmatrix} = 2 \begin{pmatrix} 100 \\ 25 \\ 5 \end{pmatrix}$$

Dans le cas général, si l'effectif initial X_0 est égal à un vecteur propre V 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'âge 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'âge en particulier est tout simplement une dynamique malthusienne consistant en la multiplication par λ des effectifs à chaque étape.

Mais on voudrait aussi décrire la dynamique dans le cas où la répartition initiale est différente de cette répartition idéale V . Ce sera possible si la matrice de Leslie est primitive (c'est-à-dire si elle possède une puissance strictement positive). C'est le cas de la matrice de l'exemple des rongeurs car $L^5 > 0$.

Le théorème de Perron-Frobenius affirme en effet que si L est une matrice primitive, alors elle possède une valeur propre positive qui est strictement plus grande que toutes les autres valeurs propres que l'on appelle pour cette raison la *valeur propre dominante* λ à laquelle est associé un vecteur propre V , 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 deux propriétés suivantes :

1. $\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{N(t+1)}{N(t)} = \lambda$ et pour tout $i = 1, \dots, n$, $\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{x_i(t+1)}{x_i(t)} = \lambda$.
2. $\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{X_t}{N(t)} = V$ où V est un vecteur propre à droite de L associé à λ et 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 (3) est primitive alors cette dynamique présentera, lorsque t augmente, un comportement asymptotique de croissance (ou décroissance) exponentielle de type malthusien, comme dans l'exemple des rongeurs, et la répartition de la population en classes d'âge tendra vers une répartition particulière au fil du temps. De plus le calcul de ce coefficient de croissance asymptotique λ se fait simplement en recherchant la valeur propre dominante λ de la matrice de Leslie et le vecteur propre associé V dont la somme des composantes vaut 1 donne la répartition particulière limite.