LES MODÈLES EN DYNAMIQUE DES POPULATIONS

Marc Girondot

Les diapos avec un ⚡ ne seront pas abordées dans le cours et ne sont mises qu'à titre d'information.

université PARIS-SACLAY

1

MODÈLE EN ÉCOLOGIE

- Tout écosystème réel contient beaucoup trop de composantes qui interagissent de beaucoup trop de façons pour pouvoir être décrit de façon exhaustive. On utilisera donc un modèle de cet écosystème qui est une représentation simplifiée dont la formulation dépend de l'objectif de connaissance.
- Dans l'analyse de tout système complexe, la décision cruciale réside dans le choix des variables pertinentes.
- Les descriptions d'un système écologique peuvent être réalisées à deux fins très différentes, l'une théorique permettant de généraliser le comportement d'un système et l'autre pratique pour établir un comportement particulier du système.
- La modélisation est fondamentalement la construction d'un modèle mais est souvent utilisé comme synonyme de simulation.

Girondot, M. (2013) Importance of modeling in sea turtle studies. *Munibe Monographs. Nature series,* **1,** 83-87.
Maynard-Smith, J. (1974) *Models in ecology*. Cambridge, UK.

2

MODÉLISATION, SIMULATION

- Modélisation et simulation sont souvent utilisés comme des synonymes. Ce sont des réalisations particulières d'un modèle qui utilisent des outils de formalisme mathématique analytique ou numérique.
  - On utilisera un formalisme mathématique analytique lorsque le modèle s'y prête et qu'on a les compétences.
  - Un formalisme numérique permettra d'étudier des systèmes très complexes ou quand on n'a pas les compétences pour résoudre d'un point de vue analytique le système.

3

AUTRES CATÉGORIES

- D'autres auteurs ont établi différents types de catégories dans le modèle ou la simulation utilisés en écologie, par exemple en tenant compte du type d'outils mathématiques utilisés (modèles statistiques, équations différentielles) ou si le modèle est déterministe ou stochastique.
- La manière exacte dont le modèle ou la simulation est réalisée peut également dépendre de contraintes extérieures au système biologique étudié : les connaissances ou les habitudes du chercheur, la limitation du temps de calcul, les données disponibles dans la littérature.

McCallum, H. (2000) *Population parameters: estimation for ecological models*. Blackwell Science LTD, Victoria, Australia.

4

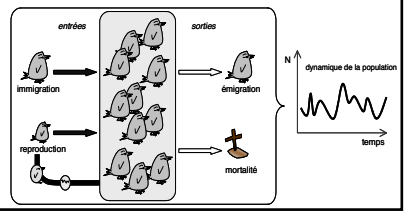
DYNAMIQUE DES POPULATIONS

5

QUATRE PROCESSUS MODIFIENT LA DYNAMIQUE D'UNE POPULATION: LE MODÈLE BIDE

- Naissance, B = nombre de nouveaux-nés dans une population par unité de temps
- Morts, D = Nombre de morts dans une population par unité de temps
- Immigration, I = Nombre d'individus arrivant dans une population par unité de temps
- Emigration, E = Nombre d'individus sortant d'une population par unité de temps

$\Delta N = B + I - D - E$



6

DYNAMIQUE D'UNE POPULATION EN RESSOURCES ILLIMITÉES

7

An Essay on the Principle of Population

An Essay on the Principle of Population, as it Affects the Future Improvement of Society with Remarks on the Speculations of Mr. Godwin, M. Condorcet, and Other Writers.

Thomas Malthus

London

Printed for J. Johnson, in St. Paul's Church-Yard

1798.

Thomas Malthus

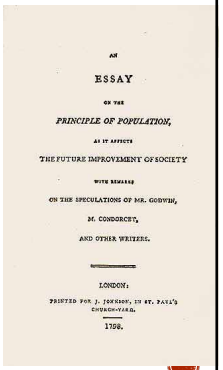
1766-1834

Chapelle de Okewood

8

Taking the population of the world at any number, a thousand millions, for instance, the human species would increase in the ratio of -- 1, 2, 4, 8, 16, 32, 64, 128, 256, 512, etc. and subsistence as -- 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, etc. In two centuries and a quarter, the population would be to the means of subsistence as 512 to 10: in three centuries as 4096 to 13, and in two thousand years the difference would be almost incalculable, though the produce in that time would have increased to an immense extent.

« Prenez la population du monde à n'importe quel nombre, un milliard par exemple, le nombre d'humain augmentera selon un ratio de _1, 2, 4, 8, 16, 32, 64, 128, 256, 512, etc. et les ressources comme _1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, etc. En 225 ans, la population en comparaison des ressources sera de 512 pour 10; en 300 ans comme 4096 pour 13 et en 2000 ans la différence sera pratiquement incalculable même si les ressources à cette époque auront augmenté énormément. »


AN

ESSAY

ON THE

PRINCIPLE OF POPULATION,

AS IT AFFECTS

THE FUTURE IMPROVEMENT OF SOCIETY

WITH REMARKS

ON THE SPECULATIONS OF MR. GODWIN,

M. CONDORCET,

AND OTHER WRITERS.

LONDON:

PRINTED FOR J. JOHNSON, IN ST. PAUL'S CHURCH-YARD.

1798.

9

MODÈLE DISCRET DE CROISSANCE

- La plupart des organismes se reproduisent de façon annuelle.
- Donc la croissance de la population s'effectue durant la saison de reproduction.
- Une telle croissance ou décroissance dans les populations pendant un intervalle de temps discret produit une croissance géométrique.

10

Croissance géométrique: lien avec la démographie

$$N_{t+1} = N_t + B + I - D - E$$

$$N_{t+1} = N_t + N_t.T_B + N_t.T_I - N_t.T_D - N_t.T_E$$

$$N_{t+1} = N_t(1 + T_B + T_I - T_D - T_E)$$

$N_{t+1} = N_t.\lambda$ avec $\lambda = 1 + T_B + T_I - T_D - T_E = 1 + \mu$

μ est le taux de croissance *per capita* par unité de temps

11

CROISSANCE GÉOMÉTRIQUE

La fraction de la taille de la population d'une année par rapport à celle de l'année précédente (ou du pas de temps précédent) est = λ

$\lambda = N_{t+1} / N_t$ t est une unité arbitraire de temps

Donc $N_{t+1} = N_t \lambda$

$$N_t = N_0 \lambda^t$$

12

MODÈLE CONTINU DE LA CROISSANCE

Pour les populations qui se reproduisent de façon continue, des équations différentielles sont utilisées.

On appelle r = $T_B + T_I - T_D - T_E$ le taux intrinsèque d'accroissement aussi appelé paramètre malthuséen.

L'équation est: $\frac{dN}{dt} = rN$

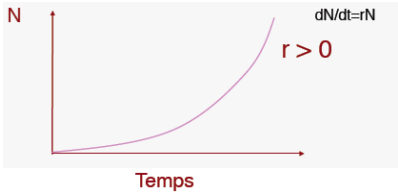
La solution de cette équation est:

$$N_t = N_0 e^{rt}$$

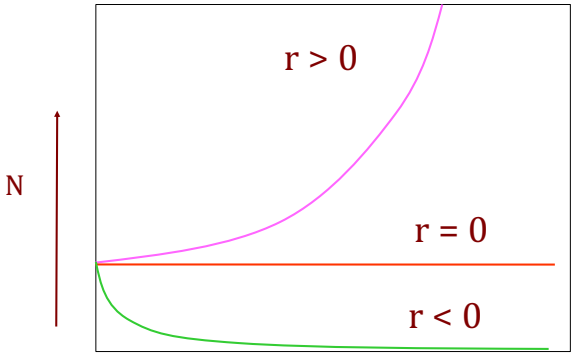
13

CROISSANCE EXPONENTIELLE

- Une croissance exponentielle résulte d'une accélération continue de la courbe du nombre d'individus dont la pente varie directement en fonction de la taille de la population.



14



15

COMMENT COMPARER CES DEUX MODÈLES?

- On a deux formulations

$N_t = N_0 e^{rt}$ et $N_t = N_0 \lambda^t = N_0 (1+\mu)^t$

- Le taux de croissance par unité de temps μ (temps discret) et le taux de croissance intrinsèque r (temps continu) sont liés par la relation:
- $\lambda = (1+\mu) = e^r$

Pour une population stable: $\lambda = 1$, $\mu = 0$ et $r = 0$

16

EST-CE QUE LA CROISSANCE EXPONENTIELLE EST RÉALISTE ?

- Comme Darwin et avant lui Malthus l'avaient noté, les croissances exponentielles ou géométriques produisent rapidement un nombre astronomique d'individus.
- Il doit donc exister des facteurs qui limitent ou arrêtent la croissance.
- En particulier, les ressources et l'espace sont de tailles finies.
- Une population à très forte densité a aussi une augmentation de transmission de pathogènes.
  - Mais là on entre dans un modèle à deux espèces…

17

DYNAMIQUE D'UNE POPULATION EN RESSOURCES LIMITÉES

18

Lambert Adolphe Jacques Quetelet né à Gand le 22 février 1796 et mort à Bruxelles le 17 février 1874.

LA CROISSANCE LOGISTIQUE

- Adolphe Quételet connait bien les travaux de Malthus et la croissance géométrique des populations.
  - Il faut noter que Malthus discute déjà des mécanismes écologiques qui doivent freiner la croissance. Mais il ne fournit pas d'équation.
- « j'ai tenté depuis longtemps de déterminer par l'analyse, la loi probable de la population ; mais j'ai abandonné ce genre de recherches parce que les données de l'observation sont trop peu nombreuses pour que les formules puissent être vérifiées, de manière à ne laisser aucun doute sur leur exactitude » (*in* Quetelet, 1850)

19

Pierre-François Verhulst, né le 28 octobre 1804 et mort le 15 février 1849 à Bruxelles

LA CROISSANCE LOGISTIQUE

- P. F. Verhulst est élève d'Adolphe Quetelet, un des fondateurs des statistiques.
- Quetelet propose à Verhulst de trouver une fonction de freinage en s'inspirant de la résistance de l'air en aérodynamique:
  - La résistance aérodynamique s'écrit : $Ra = 1/2 \cdot \mu \cdot k \cdot v^2$ où μ représente la masse volumique de l'air, k un coefficient dépendant de la surface frontale du véhicule et de sa résistance aérodynamique et v sa vitesse.
- Il recherche donc une fonction de freinage $\varphi(N)$

$$\frac{dN}{dt} = (r\ N)\ -\ \varphi(N)$$

N est la taille de la population
r est le taux d'accroissement

20

LES FONCTIONS DE FREINAGE

$$\frac{dN}{dt} = (r\,N) - \varphi(N)$$

N est la taille de la population
r est le taux d'accroissement

Verhulst, dans ses cahiers de laboratoire, indique ainsi avoir testé successivement quatre fonctions retardatrices :

$$\varphi(N) = n\,.\,N^2 \qquad \varphi(N) = n\,.\,N^3$$

$$\varphi(N) = n\,.\,N^4 \qquad \varphi(N) = n\,.\log(N)$$

Il choisit la première car c'est la plus simple et il n'avait pas d'argument pour choisir les autres: argument de parcimonie.

21

LOI D'ACCROISSEMENT

- En 1838, Pierre François Verhulst publie le modèle de Malthus pour limiter l'accroissement de la population.
- Il utilise donc une modification de l'équation décrivant la croissance exponentielle pour décrire l'effet de la densité de la population, *p* étant la taille de la population.
- $\frac{dN}{dt} = r\,N - n\,N^2$
- A noter que la valeur *n* introduite dans ce modèle n'a pas de signification intrinsèque mais elle permet de déterminer la limite supérieure *N=P* quand $t \longrightarrow \infty$:
- $P = \frac{r}{n}$

22

Pierre François Verhulst
28 octobre 1804 - 15 février 1849
Bruxelles

Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement, par P.-F. Verhulst.

On sait que le célèbre *Malthus* a établi comme principe que la population humaine *tend* à croître en progression géométrique, de manière à se doubler après une certaine période, par exemple, tous les vingt-cinq ans. Cette proposition est incontestable, si l'on fait abstraction de la difficulté toujours croissante de se procurer des subsistances lorsque la population a acquis un certain degré d'agglomération, ou des ressources que la population puise dans son accroissement, même lorsque la société est encore naissante, telles qu'une plus grande division du travail, l'existence d'un gouvernement régulier et de moyens de défense qui assurent la tranquillité publique, etc.

23

CROISSANCE LOGISTIQUE

- Le modèle de Verhulst a été réécrit pour permettre aux paramètres d'avoir une signification biologique:

$$\frac{dN}{dt} = r\,N\left(1 - \frac{N}{K}\right)$$

où *K* est la capacité de charge de l'environnement et *r* le taux d'accroissement maximal.

24

CROISSANCE LOGISTIQUE

$$\frac{dN}{dt} = r\,N\left(1-\frac{N}{K}\right)$$

- Si N→0 alors N/K→0 et 1-N/K→1 alors $\frac{dN}{dt} \rightarrow r\,N$
- Si N=K alors N/K=1 et 1-N/K=0 alors $\frac{dN}{dt} = 0$
- Si N>K alors N/K>1 et 1-N/K<0 alors $\frac{dN}{dt} < 0$

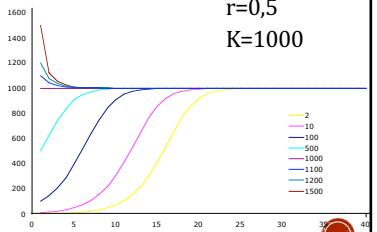
$$N_t = \frac{N_0 K}{N_0 + (K - N_0)e^{-rt}}$$

25

CROISSANCE LOGISTIQUE.

- Lors d'une croissance logistique, la taille de la population tend vers la capacité de charge, K.
- Tant que la taille de la population ne dépasse pas K, la population continue de croître.
- Quand N excède K, la population décroît.
- Donc K est la situation d'équilibre d'une population sous l'effet d'une croissance logistique.

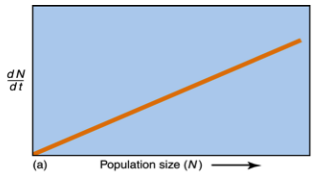
r=0,5
K=1000



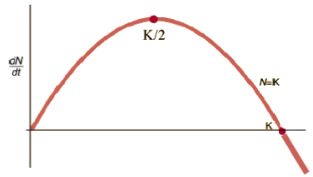
26

COMPARAISON D'UNE CROISSANCE EXPONENTIELLE & ET D'UNE CROISSANCE LOGISTIQUE

Croissance exponentielle



Croissance logistique

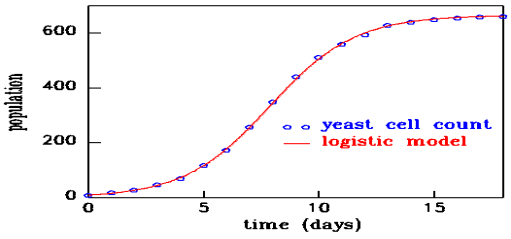


Taille de la population (N)

27

EST-CE QUE CE MODÈLE EST RÉALISTE?

- Des études en laboratoire et *in natura* d'animaux ou de plantes ont montré qu'il existe bien des effets dépendant de la densité dans la croissance des organismes.



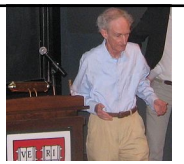
28

CONDITIONS REQUISES POUR QUE LE MODÈLE DE VERHULST PUISSE ÊTRE UTILISÉ

- Ressources limitées
- Identité des individus composant la population
- Pas de migration
- Constance des paramètres r et K
- Pas d'effet stochastique
- Pas d'interaction avec d'autres espèces.
  - Car là on entre dans un modèle à plus d'une espèce…

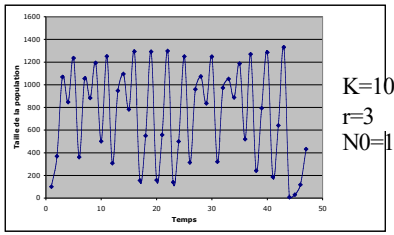
29

CAS PARTICULIER QUE PENSER DE CETTE DYNAMIQUE ?



Robert M. May (1938-2020)

Soit un modèle logistique où K est la capacité de charge de l'environnement



$$\Delta N = r\,N\left(1-\frac{N}{K}\right)\Delta t$$

K=1000
r=3
N0=100

Dynamique chaotique: Ne peut se produire que dans les modèles en temps discret.

May RM, 1976. Simple mathematical models with very complicated dynamics. Nature **261**: 459-467.

30

UN MODÈLE PHÉNOMÉNOLOGIQUE

- Ce modèle est phénoménologique dans le sens où il décrit un phénomène sans préciser le mécanisme qui le cause.
- Le terme phénoménologie appliqué à la science est utilisé pour décrire un corps de connaissance reliant de nombreuses observations empiriques entre elles, de façon cohérente avec la théorie fondamentale, mais n'en étant pas issu.
- Ainsi, il a l'avantage de pouvoir être utilisé comme approximation pour de nombreux systèmes plus complexes, mais son pouvoir prédictif est assez faible.

31

DÉMONSTRATION MÉCANISTE

- En 2002, Ludek Berec a démontré de façon élégante que le modèle logistique était bien une approximation mécaniste de la dynamique d'une population.

Ecological Modelling 150 (2002) 55–81

Techniques of spatially explicit individual-based models: construction, simulation, and mean-field analysis

Luděk Berec *

32

INTERACTION DE DEUX ESPÈCES

- Un couple d'équations différentielles non linéaires du premier ordre est couramment utilisé pour décrire la dynamique de systèmes biologiques dans lesquels deux espèces interagissent.

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt}(t) = x(t)\, f(y(t)) \\ \frac{dy}{dt}(t) = y(t)\, g(x(t)) \end{cases}$$

- Ce modèle dit de Lotka-Volterra a été initialement proposé par Alfred J. Lotka "dans la théorie des réactions chimiques autocatalytiques" en 1910.
- En 1920, Lotka a étendu le modèle aux "systèmes organiques" en prenant pour exemple une espèce végétale et une espèce animale herbivore.

33

LE MODÈLE PROIE-PRÉDATEUR

- En 1925, Lotka a utilisé ces équations pour analyser les interactions prédateur-proie dans son livre sur les biomathématiques, aboutissant aux équations que nous connaissons aujourd'hui
- Vito Volterra, qui a effectué une analyse statistique des prises de poissons dans l'Adriatique, a étudié les équations de manière indépendante en 1926.

Proies / Prédateurs

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt}(t) = x(t)\,(\alpha - \beta\, y(t)) \\ \frac{dy}{dt}(t) = y(t)\,(\delta x(t) - \gamma) \end{cases}$$

α, taux de reproduction intrinsèque des proies (constant, indépendant du nombre de prédateurs) ;
β, taux de mortalité des proies dû aux prédateurs rencontrés ;
δ, taux de reproduction des prédateurs en fonction des proies rencontrées et mangées ;
γ, taux de mortalité intrinsèque des prédateurs (constant, indépendant du nombre de proies) ;

34

LE MODÈLE DE COMPÉTITION INTERSPÉCIFIQUE

- On peut utiliser le modèle de Lotka-Volterra pour décrire la compétition entre espèces. Seule change la formulation du modèle et la définition biologique des paramètres. La composante mathématique est la même.

35

COMPÉTITION INTERSPÉCIFIQUE – MODÉLISATION

- Soient deux populations d'espèces différentes 1 et 2
- N_1 et N_2 : les effectifs des populations 1 et 2
- K_1 et K_2 : les capacités biotiques du milieu pour les populations 1 et 2
- r_1 et r_2 : les taux intrinsèques d'accroissement maximum pour l'espèce 1 et 2

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left(\frac{K_1 - N_1}{K_1}\right) \qquad \frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left(\frac{K_2 - N_2}{K_2}\right)$$

36

COMPÉTITION INTERSPÉCIFIQUE – MODÉLISATION

- Soient deux populations d'espèces différentes 1 et 2 qui interagissent dans le même milieu
- α12 et α21 : les coefficients de compétition interspécifique

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left(\frac{K_1 - [N_1 + \alpha_{12} N_2]}{K_1}\right) \\ \frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left(\frac{K_2 - [N_2 + \alpha_{21} N_1]}{K_2}\right) \end{cases}$$

Équations de Lotka-Volterra

Taux de croissance affecté négativement par compétition intra et inter spécifique

37

COMPÉTITION INTERSPÉCIFIQUE – MODÉLISATION

Effet pour l'espèce 1

Si α_{12} et α_{21}= 0	Croissance logistique
Si α_{12} et α_{21}= 1	Compétition interspécifique = Compétition intraspécifique
Si α_{12} <1	Compétition interspécifique < Compétition intraspécifique
Si α_{12} >1	Compétition interspécifique > Compétition intraspécifique

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left(\frac{K_1 - [N_1 + \alpha_{12} N_2]}{K_1}\right) \\ \frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left(\frac{K_2 - [N_2 + \alpha_{21} N_1]}{K_2}\right) \end{cases}$$

Équations de Lotka-Volterra

38

COMPÉTITION INTERSPÉCIFIQUE – MODÉLISATION

- Conditions requises pour que les équations de Lotka-Volterra puissent représenter une situation réelle
- Comme pour les modèles de compétition intraspécifique :
  - Ressource limitante
  - Identité des individus composant la population
  - Pas de migration
  - Pas de délai dans la réponse
  - Constance des paramètres r, K et coefficients de compétition
  - Caractère linéaire des relations intra- et interspécifiques
  - Pas d'effets stochastiques

39

Compétition interspécifique – modélisation

Le système est en équilibre quand la croissance des deux populations est nulle
Soit deux solutions triviales $r_1=r_2=0$ ou $N_1=N_2=0$ ou alors:

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left(\frac{K_1 - N_1 - \alpha_{12} N_2}{K_1}\right) = 0 \\ \frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left(\frac{K_2 - N_2 - \alpha_{21} N_1}{K_2}\right) = 0 \end{cases}$$

40

Compétition interspécifique – modélisation

On a donc deux équations de droite $N_2=N_1$ a +b

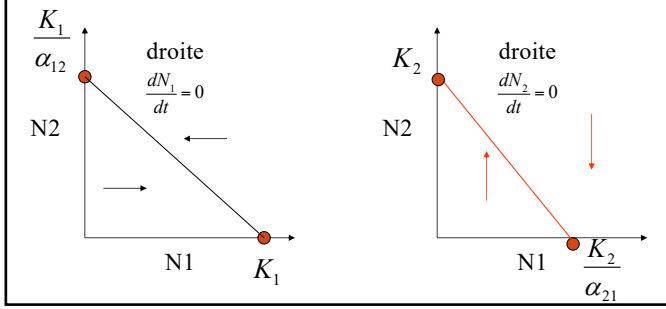
$$\begin{cases} K_1 - N_1 - \alpha_{12} N_2 = 0 \\ K_2 - N_2 - \alpha_{21} N_1 = 0 \end{cases}$$

41

Compétition interspécifique – modélisation

$\frac{dN_1}{dt} = 0$ $\quad K_1 - N_1 - \alpha_{12} N_2 = 0$

$\frac{dN_2}{dt} = 0$ $\quad K_2 - N_2 - \alpha_{21} N_1 = 0$

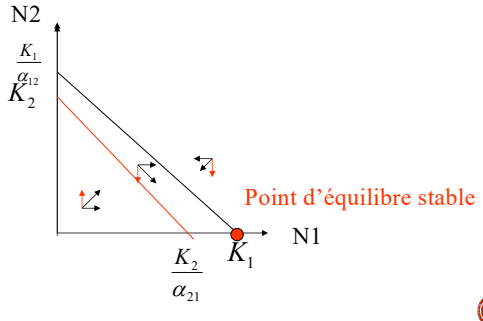


42

Compétition interspécifique – modélisation

Cas $K_1 > K_2 / \alpha_{21}$ et $K_2 < K_1 / \alpha_{12}$

Exclusion compétitive de 2 par 1

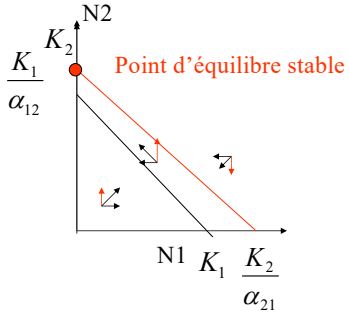


43

Compétition interspécifique – modélisation

Cas $K_1 < K_2 / \alpha_{21}$ et $K_2 > K_1 / \alpha_{12}$

Exclusion compétitive de 1 par 2

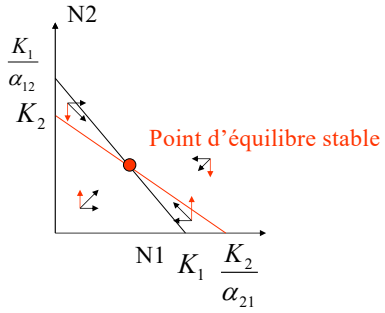


44

Compétition interspécifique – modélisation

Cas $K_1 < K_2 / \alpha_{21}$ et $K_2 < K_1 / \alpha_{12}$

Coexistence de 1 et 2

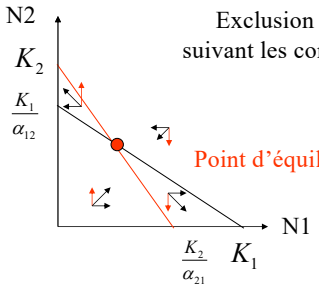


45

Compétition interspécifique – modélisation

Cas $K_1 > K_2 / \alpha_{21}$ et $K_2 > K_1 / \alpha_{12}$

Exclusion de 1 ou de 2 suivant les conditions initiales



46

GÉNÉRALISATION

- Sur la base de ce modèle, de nombreux autres modèles ont été proposés.
- Sur l'île de Santa Cruz, au large de la Californie, les autorités cherchent à sauver le renard insulaire.

Omnivore

47

GÉNÉRALISATION

- Il faut prendre en compte aussi les interactions avec les renards (F), aigles (E) et cochons (P):

Renard: Omnivore

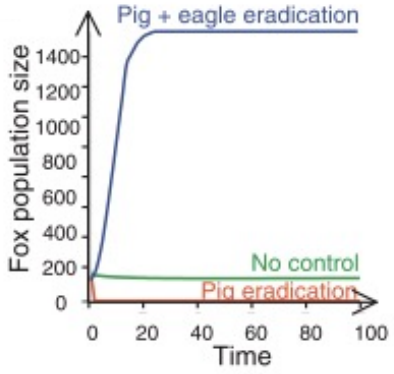
Aigle: Carnivore

Cochon: Omnivore

Courchamp, F., Woodroffe, R. & Roemer, G. (2004) Removing protected populations to save endangered species. *Science,* **302,** 1532.

48

CONCLUSIONS



- En première analyse, on aurait pu penser qu'il fallait contrôler le compétiteur omnivore, les cochons. Par ailleurs les aigles sont protégés… donc on n'y touche pas !

Mais alors la population de renard s'éteint car la prédation par les aigles sur les renards augmente !

Il faut éradiquer à la fois les aigles (espèce protégée) et les cochons pour préserver les renards !

49

N'OUBLIONS PAS LES MOUFFETTES !

- Il faut prendre en compte aussi les interactions des renards (F), mouffettes (S), Aigles (E) et cochons (P):

Carnivore | Omnivore | Carnivore | Omnivore

50

TOUJOURS PLUS LOIN !

- Foxes, Skunks, Eagles and Pigs:

$$\begin{cases} \dfrac{dF}{dt} = r_f F\left(1 - \dfrac{F + \beta_{fs} S}{K_f}\right) - \mu_f \dfrac{\phi F}{\phi F + \sigma S + P} EF \\ \dfrac{dS}{dt} = r_s S\left(1 - \dfrac{S + \beta_{sf} F}{K_s}\right) - \mu_s \dfrac{\sigma S}{\phi F + \sigma S + P} ES \\ \dfrac{dP}{dt} = r_p P\left(1 - \dfrac{P}{K_p}\right) - \mu_p \dfrac{P}{\phi F + \sigma S + P} EP \\ \dfrac{dE}{dt} = \dfrac{(\lambda_f \mu_f \phi F^2 + \lambda_s \mu_s \sigma S^2 + \lambda_p \mu_p P^2) E}{\phi F + \sigma S + P} - \nu E. \end{cases} \quad (1)$$

Caut, S., Roemer, G.W., Donlan, C.J. & Courchamp, F. (2006) Coupling stable isotopes with bioenergetics to estimate interspecific interactions. *Ecological Applications,* **16,** 1893-1900.

51

MAIS JUSQU'OÙ ?

- Il y a de très fortes hypothèses sur l'estimation de chacun des paramètres de ces équations.
- Par ailleurs le modèle est purement déterministe et ne prend pas compte la démographie réelle des espèces.

52

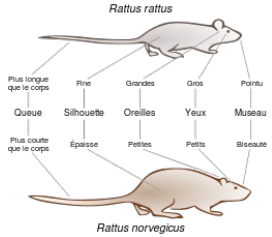
TABLES D'HISTOIRE DE VIE

Permet de représenter les classes d'âge ou de taille et leur devenir

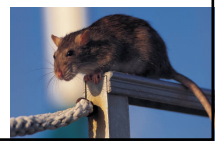
53

EXEMPLE DE *RATTUS NORVEGICUS*

- Considérons le taux de croissance d'une population de rats bruns, *Rattus norvegicus*.
- Il est appelé rat brun, surmulot ou rat surmulot, rat d'égout, rat de Norvège ou encore rat gris pour le distinguer du rat noir. Le rat noir (*Rattus rattus*), appelé aussi rat des greniers ou rat des champs, est un rongeur commun à longue queue.



La durée de vie maximale est de 18 mois. Ils ont leur première portée à 3 mois et continuent à se reproduire tous les 3 mois jusqu'à l'âge de 15 mois.



54

DONNÉES

- Le tableau 1 donne les taux de natalité et les taux de survie par âge.
- Supposons que les taux de natalité de femelles par les femelles et de survie restent constants dans le temps, et ne considérons que la population femelle.

Age (mois)	Taux de natalité	Taux de survie
0-3	0	0,6
3-6	0,3	0,9
6-9	0,8	0,9
9-12	0,7	0,8
12-15	0,4	0,6
15-18	0,1	0

- C'est donc une dynamique des populations guidée par le nombre de femelles.
- Notez la sénescence reproductive

55

NOMBRE DE NAISSANCES FEMELLES

- Pour calculer le nombre de naissances de femelles dans un groupe d'âge particulier, nous devons multiplier le taux de natalité par le nombre de femelles dans le groupe.
- La population initiale de rongeurs femelles est de 42 animaux avec la répartition par âge suivante.

Âge (mois)	0-3	3-6	6-9	9-12	12-15	15-18
Nombre	15	9	1 3	5	0	0

56

NOUVELLES NAISSANCES APRÈS UN CYCLE

- Nous pouvons trouver le nombre de nouvelles naissances à chaque cycle en multipliant le nombre de femelles par les taux de natalité correspondants, puis en trouvant la somme:

$$15(0) + 9(0,3)+13(0,8)+5(0,7)+0(0,4)+0(0,1)$$
$$=0+2,7+10,4+3,5+0+0$$
$$=16,6$$

- Par conséquent, le nombre de femelles dans le groupe d'âge 0-3 ans après 3 mois est de 16,6.

57

TAUX DE SURVIE APRÈS 3 MOIS

- Le taux de survie est le nombre de rongeurs qui survivent dans chaque groupe d'âge et passent au suivant.
- Pour trouver le nombre de rongeurs qui survivent au temps suivant, il faut multiplier le nombre de rongeurs dans chaque groupe d'âge par le taux de survie.

58

AGE	#	SURVIE	NOMBRE PASSANT À LA LIGNE SUIVANTE
0-3	15	0,6	(15)(0,6)=9
3-6	9	0,9	(9)(0,9)=8,1
6-9	13	0,9	(13)(0,9)=11,7
9-12	5	0,8	(5)(0,8)=4
12-15	0	0,6	(0)(0,6)=0
15-18	0	0	(0)(0)=0 Pas de survivant après 18 mois

NOMBRE DE SURVIVANTS

59

- Ainsi, après 3 mois, la population femelle est passée de 42 à environ 50, avec la répartition suivante :

Age	0-3	3-6	6-9	9-12	12-15	15-18
Nombre	16,6	9,0	8,1	11,7	4,0	0

TAILLE DE POPULATION APRÈS 3 MOIS

60

POPULATION APRÈS 6 MOIS

- Pour calculer la population de rongeurs femelles après 6 mois (deux cycles), ce processus peut être répété en utilisant les chiffres du dernier tableau.
- On voit que faire l'arithmétique pour des cycles successifs devient un peu lourd.

Age	0-3	3-6	6-9	9-12	12-15	15-18
Nombre	18,97	9,96	8,10	7,29	9,36	2,40

61

MODÈLE MATRICIEL

Permet de représenter les classes d'âge ou de taille et leur devenir

62

LE MODÈLE DE LESLIE

- La matrice de Leslie (également appelée modèle de Leslie) permet de décrire la croissance des populations (et leur distribution d'âge dans le futur), dans laquelle une population est fermée donc sans migration et où seul un sexe, généralement la femelle, est considéré.
- Patrick Holt Leslie est né à Edinburgh, Ecosse en 1900. Il a développé ce qui s'appelle maintenant le modèle de Leslie en 1945. Il est décédé en 1972.

63

LE MODÈLE DE LESLIE COMME UN OUTIL EN ÉCOLOGIE

- La matrice de Leslie est utilisée en écologie pour modéliser les changements dans une population d'organismes sur une période de temps. Dans un modèle de Leslie, la population est divisée en groupes basés sur les classes d'âge qui se comportent de façon semblable pour la reproduction et la survie.
- A chaque pas de temps, la population est représentée par une valeur pour chaque classe d'âge qui indique le nombre d'individus actuellement dans cette classe.

64

LES INDIVIDUS REPRÉSENTÉS DANS UNE MATRICE

- La distribution de la population originale est représentée dans une matrice P_0

$$P_0 = \begin{bmatrix} 15 \\ 9 \\ 13 \\ 5 \\ 0 \\ 0 \end{bmatrix} \quad \begin{matrix} 0-3\ mois \\ 3-6\ mois \\ 6-9\ mois \\ 9-12\ mois \\ 12-15\ mois \\ 15-18\ mois \end{matrix}$$

65

LA MATRICE DE LESLIE

- La matrice L est appelée matrice de Leslie.
- C'est une matrice carrée de côté n.
- Elle est formée en augmentant ou en joignant un vecteurs ligne contenant les taux de natalité de chaque groupe d'âge et une série de vecteurs lignes qui contiennent le taux de survie des colonnes et des zéros partout ailleurs.

	Âge 0	1	2	3	4	5	
	0	f_1	f_2	f_3	f_4	f_5	← Taux de fécondité par âge
âge 0 *vers* 1	s_0	0	0	0	0	0	
âge 1 *vers* 2	0	s_1	0	0	0	0	
âge 2 *vers* 3	0	0	s_2	0	0	0	Taux de survie par âge
âge 3 *vers* 4	0	0	0	s_3	0	0	
âge 4 *vers* 5	0	0	0	0	s_4	0	

66

LA MATRICE DE LESLIE

- Remarquez que les taux de survie se situent le long de la sous-diagonale, c'est-à-dire immédiatement au-dessous de la diagonale principale de la matrice.
- L'élément en bas à droite est souvent à 0 pour indiquer l'âge maximum. Ici la probabilité de survie des individus de la catégorie 5 (15-18 mois) est de 0 et donc aucun ne passe dans la catégorie 18-21 mois. L'âge maximal est de 18 mois.

	0	f_1	f_2	f_3	f_4	f_5	← Taux de fécondité par âge
âge 0 *vers* 1	s_0	0	0	0	0	0	
âge 1 *vers* 2	0	s_1	0	0	0	0	
âge 2 *vers* 3	0	0	s_2	0	0	0	Taux de survie par âge
âge 3 *vers* 4	0	0	0	s_3	0	0	
âge 4 *vers* 5	0	0	0	0	s_4	0	

Sous-diagonale

67

LA MATRICE DE LESLIE

- Si l'élément en bas à droite ne vaut pas 0, il n'y a d'âge maximum. La valeur de p_5 permet d'indiquer que la dernière catégorie (15-18 mois) devient une catégorie (plus de 15 mois).

	0	f_1	f_2	f_3	f_4	f_5	← Taux de fécondité par âge
âge 0 *vers* 1	s_0	0	0	0	0	0	
âge 1 *vers* 2	0	s_1	0	0	0	0	
âge 2 *vers* 3	0	0	s_2	0	0	0	Taux de survie par âge
âge 3 *vers* 4	0	0	0	s_3	0	0	
âge 4 *vers* 5	0	0	0	0	s_4	p_5	

Sous-diagonale

68

MODÈLE PRÉ-REPRODUCTIF

- Dans cette formulation du modèle, la catégorie 0 ne se reproduit pas car elle désigne le devenir des individus présents au début de l'intervalle de temps. Ceux qui viennent de naître ne se reproduisent pas encore. C'est un modèle dit pré-reproductif.

$$\begin{array}{l} \\ \text{âge 0 vers 1} \\ \text{âge 1 vers 2} \\ \text{âge 2 vers 3} \\ \text{âge 3 vers 4} \\ \text{âge 4 vers 5} \end{array} \begin{bmatrix} 0 & f_1 & f_2 & f_3 & f_4 & f_5 \\ s_0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & s_1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & s_2 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & s_3 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & s_4 & p_5 \end{bmatrix}$$

Taux de fécondité par âge au début de la catégorie

Taux de survie par âge

Sous-diagonale

69

MODÈLE POST-REPRODUCTIF

- Dans cette formulation du modèle, on regarde ce qui se passe à la fin de l'intervalle de temps de chaque catégorie. Donc les individus de la première catégorie ont pu se reproduire.

$$\begin{array}{l} \\ \text{âge 1 vers 2} \\ \text{âge 2 vers 3} \\ \text{âge 3 vers 4} \\ \text{âge 4 vers 5} \\ \text{âge 5 vers 6} \end{array} \begin{bmatrix} s_0f_1 & s_0f_2 & s_0f_3 & s_0f_4 & s_0f_5 & s_0f_6 \\ s_1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & s_2 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & s_3 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & s_4 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & s_5 & 0 \end{bmatrix}$$

Taux de fécondité par âge à la fin de la catégorie multiplié par la survie de la naissance à l'âge 1: s_0

Taux de survie par âge

Sous-diagonale

70

LA MATRICE DE LESLIE POUR *Rattus norvegicus*

$$\begin{bmatrix} 0 & 0{,}3 & 0{,}8 & 0{,}7 & 0{,}4 & 0{,}1 \\ 0{,}6 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0{,}9 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0{,}9 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0{,}8 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0{,}6 & 0 \end{bmatrix}$$

Taux de fécondité par âge

Taux de survie par âge

Sous-diagonale

71

CONVERSION DU PROBLÈME EN UN PRODUIT MATRICIEL

- Nous pouvons calculer la distribution de la population à la fin du premier cycle (P_1) en multipliant la matrice de Leslie (L) par la matrice de la distribution de la population originale (P_0).

$$L.P_0 = \begin{bmatrix} 0 & 0{,}3 & 0{,}8 & 0{,}7 & 0{,}4 & 0{,}1 \\ 0{,}6 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0{,}9 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0{,}9 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0{,}8 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0{,}6 & 0 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} 15 \\ 9 \\ 13 \\ 5 \\ 0 \\ 0 \end{bmatrix}$$

Notez que la multiplication de matrice n'est pas commutative et la matrice de Leslie doit toujours être le premier terme :

```
> L <- matrix(sample(x = 1:20, 16, replace = TRUE), nrow=4)
> P0 <- matrix(sample(x = 1:20, 4, replace = TRUE), nrow=4)
```

```
> L %*% P0
     [,1]
[1,]  504
[2,]  516
[3,]  248
[4,]  111
> P0 %*% L
Error in P0 %*% L : non-conformable arguments
```

72

UN PEU D'ALGÈBRE SUR LES MATRICES

Le produit matriciel se fait comme suit:
le produit de la matrice A (n × m) par la matrice B (m × p) est la matrice C (n × p) telle que l'élément C_{ij} est égal au produit scalaire de la ligne i de la matrice A par la colonne j de la matrice B.

$$C_{ij} = \sum_{k=1}^{m} A_{ik} B_{kj} \qquad i = 1 \cdots n \quad j = 1 \cdots p$$

Prenons A (1 × 2) et B (2 × 2) donc n = 1, m = 2, p=2

$$\begin{bmatrix} B_{11} & B_{21} \\ B_{12} & B_{22} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} A_{11} \\ A_{12} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} A_{11}B_{11} + A_{12}B_{21} \\ A_{11}B_{12} + A_{12}B_{22} \end{bmatrix}$$

$$\begin{bmatrix} 0 & f1 \\ s1 & 0 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} n1 \\ n2 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} n2 \times f1 \\ n1 \times s1 \end{bmatrix}$$

← Les nouveau-nés
← Les survivants

73

PRODUIT DE LA MATRICE DE LESLIE ET P_0

$$L.P_0 = \begin{bmatrix} 0 & 0{,}3 & 0{,}8 & 0{,}7 & 0{,}4 & 0{,}1 \\ 0{,}6 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0{,}9 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0{,}9 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0{,}8 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0{,}6 & 0 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} 15 \\ 9 \\ 13 \\ 5 \\ 0 \\ 0 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 16{,}6 \\ 9 \\ 8{,}10 \\ 11{,}7 \\ 4 \\ 0 \end{bmatrix} = P_1$$

74

POPULATION TOTALE APRÈS 3 MOIS

$$L.P_0 = \begin{bmatrix} 0 & 0{,}3 & 0{,}8 & 0{,}7 & 0{,}4 & 0{,}1 \\ 0{,}6 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0{,}9 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0{,}9 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0{,}8 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0{,}6 & 0 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} 15 \\ 9 \\ 13 \\ 5 \\ 0 \\ 0 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 16{,}6 \\ 9 \\ 8{,}10 \\ 11{,}7 \\ 4 \\ 0 \end{bmatrix} = P_1$$

- Population totale : 16,6+9,0+8,1+11,7+4,0+0+0 = 49,4

75

SUIVI DE LA POPULATION

- Lorsque la matrice L est multipliée par une distribution de population P_k, une nouvelle distribution de population P_{k+1} en résulte. Pour trouver les distributions de population à la fin d'autres cycles, le processus peut être poursuivi.
- $P_1 = L.P_0$
- $P_2 = L.P_1 = L(L.P_0) = (L.L)\ P_0 = L^2.P_0$
- Généralisation, $P_k = L^k.P_0$

76

POPULATION APRÈS 24 MOIS SOIT 8 PÉRIODES DE 3 MOIS

- En utilisant cette formule, nous pouvons trouver la distribution de la population des rongeurs après 24 mois (huit cycles) et la population totale des rongeurs nous avons

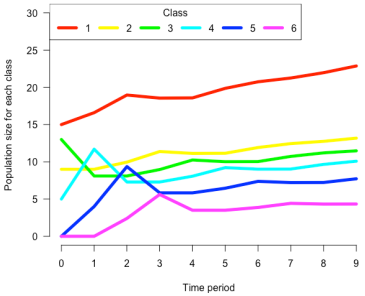
$$L^8.P_0 = \begin{bmatrix} 0 & 0{,}3 & 0{,}8 & 0{,}7 & 0{,}4 & 0{,}1 \\ 0{,}6 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0{,}9 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0{,}9 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0{,}8 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0{,}6 & 0 \end{bmatrix}^8 \begin{bmatrix} 15 \\ 9 \\ 13 \\ 5 \\ 0 \\ 0 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 21{,}96 \\ 12{,}75 \\ 11{,}20 \\ 9{,}65 \\ 7{,}22 \\ 4{,}32 \end{bmatrix} = P_8$$

77

DISTRIBUTION APRÈS 24 MOIS

$$P_8 = \begin{bmatrix} 21{,}96 \\ 12{,}75 \\ 11{,}20 \\ 9{,}65 \\ 7{,}22 \\ 4{,}32 \end{bmatrix}$$

Notez que la structure en âge de la population n'est pas stable au début.



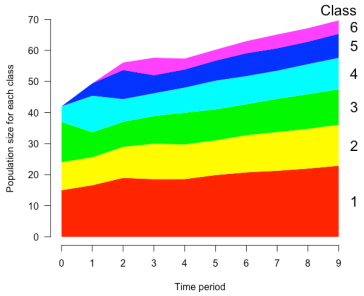
La représentation graphique n'est pas très lisible.

78

DISTRIBUTION APRÈS 24 MOIS

$$P_8 = \begin{bmatrix} 21{,}96 \\ 12{,}75 \\ 11{,}20 \\ 9{,}65 \\ 7{,}22 \\ 4{,}32 \end{bmatrix}$$

Notez que la structure en âge de la population n'est pas stable au début.

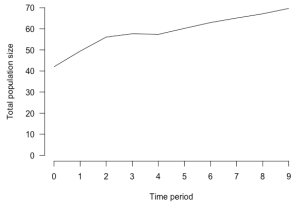


79

POPULATION TOTALE APRÈS 24 MOIS

- Population totale = 21,9 + 12,7 + 11,2 + 9,6 + 7,2 + 4,3

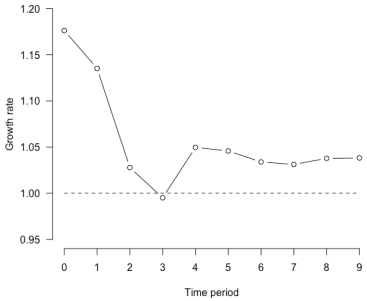
Soit environ 67 individus.



80

TAUX D'ACCROISSEMENT

$$\lambda = \frac{N_{t+1}}{N_t}$$

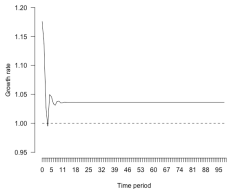


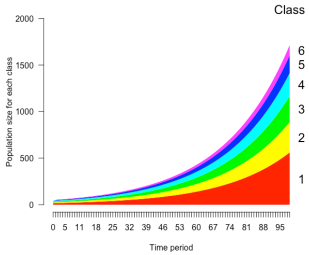
Notez que λ n'est pas stable au début car la structure en âge de la population n'est elle-même pas stable.
λ passe même sous 1 à la génération 3.

81

DISTRIBUTION ASYMPTOTIQUE

L'étude du régime asymptotique consiste à étudier le comportement de la population pour des temps très grands.



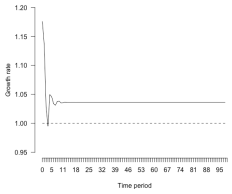


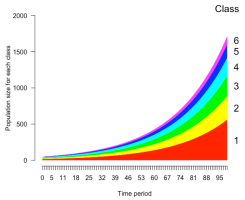
λ= 1,036217
3.62% d'augmentation à chaque pas de temps.

Une fois la distribution d'âge stable atteinte, une population subit une croissance géométrique (temps discret) au taux λ.

82

DISTRIBUTION ASYMPTOTIQUE





La valeur propre dominante de L, λ, donne le taux de croissance asymptotique de la population (taux de croissance à la distribution d'âge stable).
Le vecteur propre correspondant fournit la distribution d'âge stable, c'est-à-dire la proportion d'individus de chaque âge au sein de la population, qui reste constante à ce point de croissance asymptotique.

83

VALEUR PROPRE ET VECTEUR PROPRE

- La notion de valeur propre et vecteur propre est très importante en analyse matricielle mais dépasse largement les notions nécessaires pour ce cours. Mais quand même…
- Essayons de faire simple: Une matrice L possède le nombre λ comme valeur propre s'il existe un vecteur non nul $\vec{v}$, appelé vecteur propre associé à λ, qui vérifie
- $L \cdot \vec{v} = \lambda \cdot \vec{v}$
- C'est le théorème de Perron-Frobenius qui va permettre de décrire le comportement asymptotique des modèles de Leslie:

La valeur propre dominante λ (celle qui est la plus grande) est le taux d'accroissement asymptotique et le vecteur propre associé $\vec{v}$ est la répartition asymptotique des individus dans les différentes classes.

84

THÉORÈME DE PERRON-FROBENIUS

- Le théorème de Perron-Frobenius, démontré par Oskar Perron (1907) et Georg Frobenius (1912), affirme que si L est une matrice matrice positive (L>0) ou non-négative (L≥0) et primitive (elle possède une puissance k>0 à laquelle elle est positive L^k>0) de type $n \times n$, alors elle possède une valeur propre positive λ qui est strictement plus grande que toutes les autres valeurs propres que l'on appelle pour cette raison la valeur propre dominante à laquelle est associée un vecteur propre $\vec{v}$, dit vecteur propre dominant, dont tous les coefficients sont positifs.

85

THÉORÈME DE PERRON-FROBENIUS

- La matrice $L = \begin{bmatrix} 0 & 0,3 & 0,8 & 0,7 & 0,4 & 0,1 \\ 0,6 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0,9 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0,9 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0,8 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0,6 & 0 \end{bmatrix}$ n'est pas positive.
- Par contre il existe une puissance k=7 (et tout k≥7) qui la rend positive, donc elle est non-négative et primitive:
- $L^7 = \begin{bmatrix} 0,39 & 0,65 & 0,63 & 0,39 & 0,17 & 0,039 \\ 0,23 & 0,39 & 0,35 & 0,21 & 0,09 & 0,020 \\ 0,18 & 0,35 & 0,33 & 0,19 & 0,07 & 0,016 \\ 0,15 & 0,27 & 0,30 & 0,19 & 0,08 & 0,018 \\ 0,14 & 0,20 & 0,19 & 0,13 & 007 & 0,016 \\ 0,10 & 0,14 & 0,10 & 0,04 & 0,01 & 0,004 \end{bmatrix}$

86

THÉORÈME DE PERRON-FROBENIUS

- Si X_0 est un vecteur initial dont tous les coefficients sont strictement positifs, si $X_t = (x_t^1, x_t^2, \cdots, x_t^n)$ est sa dynamique et $N_t = (x_t^1 + x_t^2 + \cdots + x_t^n)$ la somme de ses coefficients, on a les deux propriétés suivantes :

1) $\lim_{t\to\infty} \frac{N_{t+1}}{N_t} = \lambda$ et pour tout $i = 1 \cdots n$, $\lim_{t\to\infty} \frac{x_{t+1}^i}{x_t^i} = \lambda$

2) $\lim_{t\to\infty} \frac{X_t}{N_t} = \vec{v}$ où $\vec{v}$ est un vecteur propre de L associé à λ dont la somme vaut 1.

La propriété 1 indique que le comportement de chaque classe est une suite géométrique de *raison* k et il s'en déduit que le total suit aussi une suite géométrique de même *raison*.

La propriété 2 indique que la proportion des classes est $\vec{v}$.

87

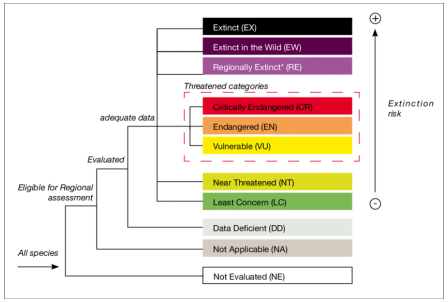
R_0 ET λ

- On pose $R_0 = f_1 + s_1 f_2 + \cdots + s_{p-1} f_p$
- Le paramètre R_0 est appelé taux net de reproduction, ou taux de remplacement, et représente le nombre moyen de descendants femelles par individu femelle.
- Les situations possibles sont les suivantes :
  - Si $R_0 > 1$, alors λ > 1 (croissance de la population) ;
  - Si $R_0 = 1$, alors λ = 1 (population de taille constante) ;
  - Si $R_0 < 1$, alors λ < 1 (décroissance de la population).
- En pratique, R_0 est parfois utilisé comme indicateur démographique en complément du taux de croissance. D'après l'INSEE, en France métropolitaine, R_0 valait 0,956 en 2006.

88

STATUTS UICN, λ ET R_0

- Hal Caswell a proposé une conversion des statuts de l'UICN en fonction du taux de croissance annuel de la population (λ) et du taux de croissance par génération (R_0).



Caswell H (2001) Matrix population models: construction, analysis, and interpretation. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusset, USA

89

EXEMPLE POUR LE CRITÈRE CR

Taille de la population	Déclin	Temps	λ ou R_0
Arbitraire	≥ 80%	10 ans	$\lambda \leq 0{,}851$
	≥ 80%	3 générations	$R_0 \leq 0{,}585$
N<250	≥ 25%	3 ans	$\lambda \leq 0{,}909$
	≥ 25%	1 génération	$R_0 \leq 0{,}750$

Caswell H (2001) Matrix population models: construction, analysis, and interpretation. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusset, USA

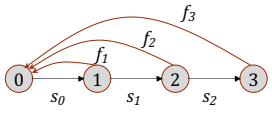
90

AUTRE FORMULATION

91

MATRICE DE LESLIE PAR ÂGE

$$\begin{bmatrix} 0 & f_1 & f_2 & f_3 \\ s_0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & s_1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & s_2 & 0 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} N_1 \\ N_2 \\ N_3 \\ N_4 \end{bmatrix}_t = \begin{bmatrix} N_1 \\ N_2 \\ N_3 \\ N_4 \end{bmatrix}_{t+1}$$

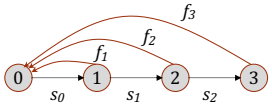


- f est le taux de fécondité par âge.
- s_i est la survie de l'âge i à l'âge i+1

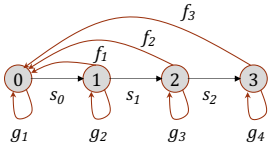
92

MATRICE DE LEFKOVITCH

- Lefkovitch (1965) a proposé que les stades de la population n'aient pas nécessairement la même durée et que certains dans un stade donné survivent et restent dans le même stade après une année (ou un intervalle de temps).



Modèle de Leslie

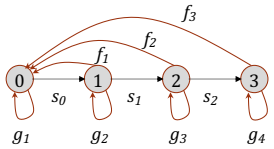


Modèle de Lefkovitch

93

MATRICE PAR STADE

$$\begin{bmatrix} g_1 & f_1 & f_2 & f_3 \\ s_0 & g_2 & 0 & 0 \\ 0 & s_1 & g_3 & 0 \\ 0 & 0 & s_2 & g_4 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} N_1 \\ N_2 \\ N_3 \\ N_4 \end{bmatrix}_t = \begin{bmatrix} N_1 \\ N_2 \\ N_3 \\ N_4 \end{bmatrix}_{t+1}$$



- Dans l'exemple ci-dessus, g_1, g_2, g_3 , g_4 sont les probabilités que les femelles des stades 1 à 4 restent au même stade l'année suivante.

94

LIMITES DES MODÈLES MATRICIELS (1)

- Les modèles matriciels de population ne permettent pas de prendre en compte les interactions entre les individus.
- Il est donc impossible de prendre en compte les interactions entre mâles et femelles. Aussi, on se contente en général de n'étudier qu'un seul sexe. Dans la grande majorité des cas, il s'agit des femelles. Il y a deux raisons importantes à cela :
  - Une raison théorique : les femelles pouvant être définies comme le sexe investissant le plus dans la production d'un nouvel individu donné, elles sont fréquemment en position de sexe limitant : toutes les femelles sont fécondées et c'est leur nombre et leur capacité à produire des individus viables qui limite le nombre de naissance.
  - Une raison pratique : il est souvent plus simple de déterminer le nombre de descendants d'une femelle que d'un mâle, ce qui rend les contributions des femelles plus faciles à obtenir en pratique.

95

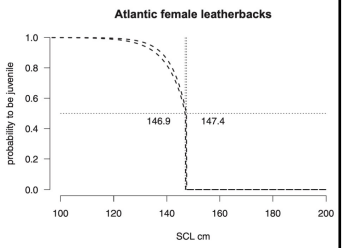
LIMITES DES MODÈLES MATRICIELS (2)

- Les modèles matriciels de population reposent sur deux hypothèses fortes qu'il est important d'avoir à l'esprit car elles sont cruciales pour assurer la validité des résultats obtenus :
  - Les interactions entre les individus n'ont pas d'impact spécifique sur la dynamique de la population.
  - Les traits démographiques des individus sont homogènes au sein des classes du modèle et constants au cours du temps.
- Ces hypothèses conduisent à certaines conclusions absurdes (comportement asymptotique géométrique, obtention d'individus arbitrairement âgés dans des modèles en classes de taille...).
- Même s'il est clair qu'en pratique ces hypothèses ne sont jamais vérifiées exactement, les modèles matriciels restent utiles pour réaliser des prévisions à court terme et pour obtenir des informations sur l'état actuel d'une population.

96

LIMITES DES MODÈLES MATRICIELS (3)

- Un modèle matriciel ne prend pas en compte la variabilité individuelle. Par exemple, si la probabilité d'acquérir la maturité sexuelle est dépendante de la taille (SCL; straight carapace length) :
- On pourrait alors travailler en classe de taille. Mais la croissance dépend des ressources de même que la taille de la ponte qui dépend aussi de la SCL…



Girondot M, Mourrain B, Chevallier D, Godfrey MH (2021) Maturity of a Giant: Age and size reaction norm for sexual maturity for Atlantic leatherback turtles. Marine Ecology 42: e12631 doi 10.1111/maec.12631

97

LA NOTION DE SUPER-INDIVIDUS

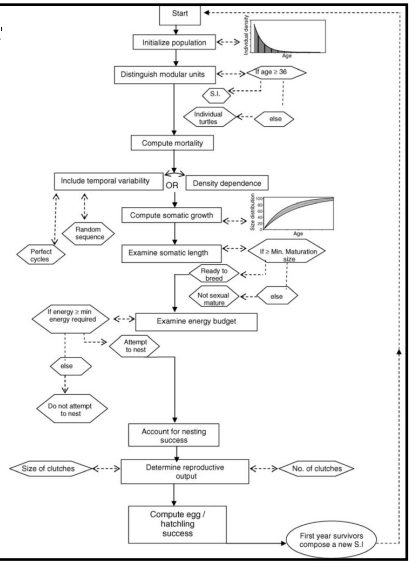
- Il a été proposé de définir des « super-individus » qui sont des groupes d'individus qui ont les mêmes caractéristiques démographiques.
- Un super-individu est décrit par une matrice. Les différentes matrices des super-individus sont reliés par des probabilités de transition entre catégories de super-individus.

Scheffer M, Baveco JM, DeAngelis DL, Rose KA, van Nes EH (1995) Super-individuals a simple solution for modelling large populations on an individual basis. Ecological Modelling 80: 161-170 doi 10.1016/0304-3800(94)00055-m

98

MODÈLE SUPER-INDIVIDU CENTRÉ

- "All animals grouped into the same simulated biological entry were subject to the same developmental and physiological processes. At each time step, each SI as an aggregate of animals, was characterized by its age and its length."
- Mais comment prendre en compte que l'individu est unique dans la population ?



Mazaris AD, Matsinos YG (2006) An individual based model of sea turtles: Investigating the effect of temporal variability on population dynamics. Ecological Modelling 194: 114-124

99

MODÈLE INDIVIDU CENTRÉ (IBM)

- Dans cette catégorie de modèles, l'individu lui-même est une entité. Cela permet de prendre en compte toute la subtilité de ce qui existe comme interactions et notamment des caractéristiques génétiques individuelles.

100

vTurtles

THE VIRTUAL TURTLES PROJECT

Marc Girondot and
Nicolas J. Pilcher

101

WHY THE NEED OF VTURTLES?

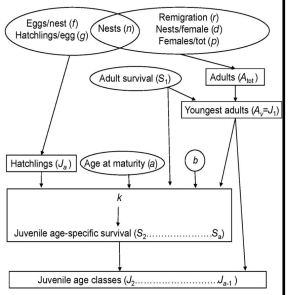
- The biology of marine turtles is studied by over 500 researchers worldwide who published around 500 scientific publications per year.
- All the aspects of the biology of the 7 species of marine turtles is studied
- *A contrario*, the population dynamics of these species is poorly known.

Why?

102

MARINE TURTLES POPULATION DYNAMICS

- The classical tool to study marine turtle population dynamics is to use Leslie (age) or Lefkovitch (stage) matrix. However, many simplifications must be done. The consequences of these simplifications is not understood.
- *« Although many turtles exhibit an increase in dutch size with female body size (Wilbur and Morin, 1988; Congdon and Gibbons, 1990; Van Buskirk and Crowder, 1994), most of the life tables gave an average fecundity for all adults, and all had a constant annual survival rate for adults. »*
  - In Heppell SS (1998) Application of life-history theory and population model analysis to turtle conservation. Copeia 1998: 367-375



Casale P, Heppell SS (2016) How much sea turtle bycatch is too much? A stationary age distribution model for simulating population abundance and potential biological removal in the Mediterranean. Endangered Species Research 29: 239-254 doi 10.3354/esr00714

103

MARINE TURTLES POPULATION DYNAMICS

- An alternative is to model population dynamics at the finest possible level (genet=egg and then individuals) to reproduce the best the subtilities of life-history parameters of the modelled population.
- The time scale is the year except during a nesting season for nesting females where the time scale is the day.
- The basis of the model is to model life-histories as reaction norms.

104

WHY REACTION-NORMS?

- In ecology and genetics, a reaction norm, also called a norm of reaction, describes the pattern of phenotypic expression of a single genotype across a range of environments.
  - The « environments » can be any factor linked with the individual:
    - Habitat quality
    - Temperature of nest
    - Size of female
    - Rank of clutch
    - etc

105

THE REACTION-NORMS

Stage	Life-history	Environment
Egg	Number of eggs	SCL and rank of clutch
	Hatching success	Temperature
	Sex determination	Temperature
Juvenile	Survival	SCL
	Sexual maturity	SCL
	Growth	Habitat and SCL
Male	Survival	SCL
	Growth	Habitat
	Remigration interval	Cumulative effect of habitat
Female	Survival	SCL, nesting status
	Growth	Habitat
	Remigration interval	Cumulative effect of habitat
	Clutch frequency	Cumulative effect of habitat
	Number of eggs	SCL and rank of clutch

106

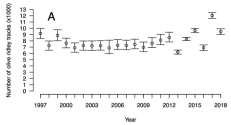
A CASE STUDY

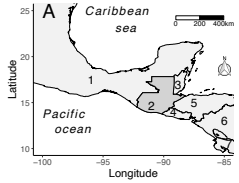
National management of *Lepidochelys olivacea* in Guatemala

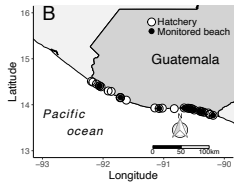
107

SITUATION IN GUATEMALA

- All nests are taken legally by people. They must give 20% of eggs in national hatcheries.
- Eggs are incubated in shaded hatcheries and hatchlings are released. No control on the hatchling performance.
- Trend of nesting is stable for the last 20 years.





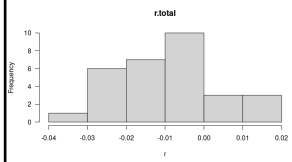


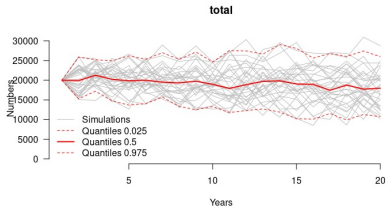
Morales-Mérida BA, Muccio C, Girondot M (2022) Validating trends in olive ridley nesting track counts in Guatemala in the light of a national hatchery protection strategy. Oryx 57(1): 48-54.

108

30 REPLICATES: TOTAL NUMBER OF INDIVIDUALS IN THE POPULATION

Adult annual survival 0.93
CTE = 30°C (SD 2)
20% of eggs are left in incubation



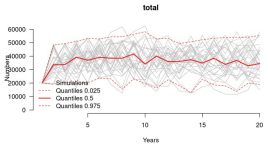


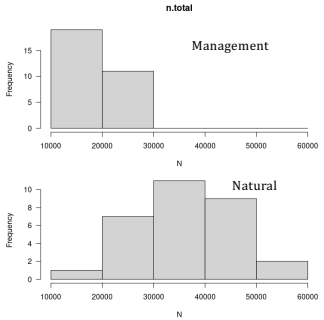
109

30 REPLICATES: TOTAL NUMBER OF INDIVIDUALS IN THE POPULATION WITHOUT MANAGEMENT

Adult annual survival 0.93

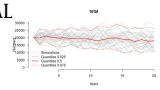
New hypothesis:
CTE = 34°C (SD 2) – No shaded hatcheries
100% of eggs in incubation





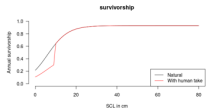
110

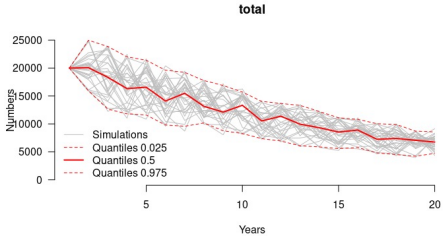
30 REPLICATES: TOTAL NUMBER OF INDIVIDUAL IN THE POPULATION



Adult annual survival 0.93
CTE = 30°C (SD 2)
20% of eggs in incubation

New hypothesis:
Juveniles from hatcheries with lower performance



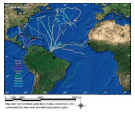


111

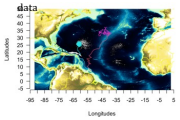
FUTURE

- Monitor neutral genetic markers to estimate effective size of population.
- Sensitivity analysis to better parametrize model (P and S are difficult to tune)
- The time scale is the year except during a nesting season for nesting females where the time scale is the day. But for embryos, the time-scale of the model should be the minutes to not use CTE.
- Model the movement of individuals to better define habitat quality:

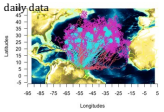
Field observation of adult leatherbacks in the Atlantic



IBM of Atlantic movement of 2 adult leatherbacks for 14 months – daily data



IBM of Atlantic movement of 100 adult leatherbacks for 14 months – daily data



112