

## Modèles de dynamique de population appliqués à la conservation

La biologie de la conservation s'intéresse aux moyens d'empêcher l'extinction à court terme d'une ou plusieurs populations ou espèces. Son développement est donc très lié à ce que certains appellent la "mode écolo". Par ce fait, elle fait parfois l'objet d'une certaine réticence de la part de gens qui lui reprochent de vouloir fixer l'état actuel du monde alors que, par exemple, la paléontologie nous montre qu'à une grande échelle de temps, des espèces se forment et disparaissent sans arrêt. Il faut voir que l'on se situe, en biologie de la conservation, à une toute autre échelle de temps : de l'ordre du millier d'années au grand maximum, le plus souvent de l'ordre de la dizaine d'années.

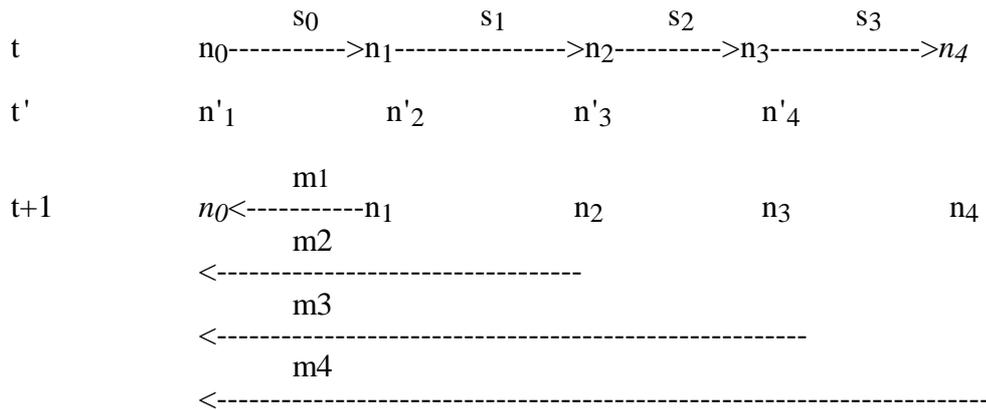
On considère donc ici une espèce-cible dont on a décidé, pour des raisons économiques, affectives, éthiques, politiques, affectives, etc., qu'on souhaitait qu'elle continue d'être présente dans une aire géographique donnée à une échelle de temps donnée. On considère que sa persistance est principalement menacée par une mortalité importante (et non par la diminution de la surface ou de la qualité de l'habitat, autre grand facteur d'extinction). C'est notamment le cas d'espèces chassées ou pêchées.

L'approche traditionnelle de ce genre de question était la suivante. On mesure ou on estime deux ou trois paramètres : l'*effectif*, le *taux de croissance* d'une population donnée sous certaines conditions, et, pour les populations exploitées (chasse, pêche, ...), le *rendement maximum soutenable* ("maximum sustainable yield"), c'est à dire le nombre maximum d'individus qu'on pouvait prélever sans mettre en danger la persistance de la population. C'est sur la base de ces paramètres qu'on définissait généralement les plans de gestion de la faune sauvage et des populations exploitées, avec surtout une bonne dose d'empirisme et de gestion à court terme. Il faut signaler que l'effectif d'une population, ainsi que son taux de croissance annuel sont soumis à des fluctuations inter-annuelles pouvant être très importantes même en l'absence de prélèvement par l'Homme, ou, sous prélèvement constant, en raison de facteurs de l'environnement (climat, nourriture, prédateurs, etc.), de fluctuations stochastiques (important surtout dans le cas de populations à effectif réduit), ... D'autre part, les estimations comportent une certaine incertitude, même pour ce qui concerne le taux de prélèvement : on a seulement des renseignements indirects du style ventes sur les marchés, nombre d'instruments de chasse ou de pêche (mais l'effort peut néanmoins varier), etc. Quoiqu'il en soit, on s'est aperçu qu'il pouvait être intéressant de disposer de modèles plus fins considérant la structure des populations dans l'espace (métapopulations) ou en âge.

Je vous présente aujourd'hui une famille de modèles, parmi beaucoup d'autres : les modèles de dynamique de populations structurés en âge. On ne s'occupe donc pas seulement de connaître  $N$  (l'effectif total de la population), mais la répartition de cet effectif dans différentes classes d'âge. Bien que ces modèles nécessitent d'estimer un plus grand nombre de paramètres, ils permettent des prédictions plus fines sur l'évolution des effectifs d'une population. Une valeur  $\lambda$  calculée à partir de cette modélisation est couramment utilisée comme indicateur de la "bonne santé démographique" d'une population. Il s'agit d'une grandeur assez facile à calculer, mais la pertinence de son utilisation pour la définition de plans de gestion de populations est discutable.

### 1. La structure en âge

On considère que les effectifs sont dénombrés juste après la reproduction, alors qu'aucune mortalité n'est intervenue. Les  $n_x$  représentent les effectifs de la classe d'âge  $x$ , les  $s_x$  les taux de survie des individus de la classe  $x$  pendant leur passage dans la classe d'âge  $x+1$ , les  $m_x$  les taux de fécondité des individus de la classe d'âge  $x$ . On considère que tous les membres de la dernière classe d'âge meurent juste après la période de reproduction.  $t$  : temps.



### Expression matricielle :

Entre la fin de la reproduction de l'année  $t$  et la période juste avant la reproduction de l'année  $t+1$

$$\begin{pmatrix} s_0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & s_1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & s_2 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & s_3 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} n_0 \\ n_1 \\ n_2 \\ n_3 \end{pmatrix}_{t'} = \begin{pmatrix} n_1 \\ n_2 \\ n_3 \\ n_4 \end{pmatrix}_{t+1}$$

Entre juste avant et juste après la reproduction de l'année  $t+1$

$$\begin{pmatrix} m_1 & m_2 & m_3 & m_4 \\ 1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} n_1 \\ n_2 \\ n_3 \\ n_4 \end{pmatrix}_{t+1} = \begin{pmatrix} n_0 \\ n_1 \\ n_2 \\ n_3 \end{pmatrix}_{t'}$$

Soit

$$\begin{pmatrix} m_1 s_0 & m_2 s_1 & m_3 s_2 & m_4 s_3 \\ s_0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & s_1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & s_2 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} n_1 \\ n_2 \\ n_3 \\ n_4 \end{pmatrix}_t = \begin{pmatrix} n_0 \\ n_1 \\ n_2 \\ n_3 \end{pmatrix}_{t+1}$$

ou  $N_{t+1} = L \cdot N_t$ ,  $N$  : matrice des structures en âge,  $L$  : matrice de Leslie.

### 2. Structure en âge stable

Lotka (1924) a montré l'existence d'une distribution en âge stable pour une population donnée, si les paramètres démographiques (survie et fécondité) ne changent pas. Cette distribution est définie en termes de proportions relatives des effectifs des différentes classes d'âge les unes par rapport aux autres, quelque soit l'effectif total de la population. On dit que la structure en âge est stable lorsque ces proportions relatives ne varient pas d'une année sur l'autre, que l'effectif total varie ou non.

Il existe des cas théoriques où la distribution stable n'est jamais atteinte. et où la population oscille indéfiniment (avec ou sans amortissement) autour d'une structure d'équilibre. Ces cas sont

souvent considérés comme biologiquement irréalistes , mais ils pourraient expliquer le fluctuation de certaines populations, fluctuations qui semblent cycliques.

En fait, l'hypothèse d'une absence de variation des paramètres démographiques au cours du temps est forte, et n'est à peu près jamais vérifiée. De plus, la structure d'équilibre est atteinte au bout d'un temps infini. En réalité, aucune population n'est jamais à l'équilibre.

$\lambda = N(t)/N(t-1)$  : rapport entre l'effectif de l'année t et celui de l'année précédente.

= valeur propre dominante de la matrice, c'est à dire scalaire défini par :  $\lambda.U = L.U$

(L : matrice de Leslie ; U : vecteur propre à droite associé à la valeur propre  $\lambda$ . Dans le cas d'une matrice de Leslie, ce vecteur n'est autre que la distribution en âge stable, puisque c'est le vecteur qui ne change pas, à un facteur près, lorsqu'il est multiplié par L). Une matrice peut avoir plusieurs valeurs propres, mais elle en a toujours au moins une. Dans le cas où il y en a plusieurs, la vitesse à laquelle une population va atteindre sa distribution en âge stable dépend de sa distribution initiale, mais aussi du rapport entre  $\lambda$  et la plus grande sous-valeur propre.

N, en revanche, peut varier, et il varie d'un facteur  $\lambda$  d'une année sur l'autre. L'effectif total est donc stable si  $\lambda=1$ , décroissant si  $\lambda<1$ , croissant si  $\lambda>1$ .

Attention :  $\lambda$  ne représente le taux de croissance de la population que si la structure en âge a atteint une structure stable. Or, ce n'est quasiment jamais le cas dans les populations réelles. On a également songé à utiliser  $\lambda$  comme indicateur de la robustesse d'un population vis à vis de l'extinction ou de la proximité de la structure d'équilibre. Mais les facteurs démographiques varient en fonction de facteurs environnementaux et de facteurs internes (ex : densité dépendance), et les facteurs environnementaux sont difficiles, si ce n'est impossible à prévoir.

### 3. Distribution initiale

La plupart des modèles de dynamique de populations qui ont été proposés disent que le taux de croissance asymptotique vers lequel tend une distribution ne dépend pas des conditions initiales (ergodicité).

Ceci implique que :

- dans un environnement constant, presque toute population initiale tend vers une distribution stable.

- si plusieurs populations partent avec des distributions différentes mais ont les mêmes paramètres démographiques, la structure de ces différentes populations va converger.

*Mais* de nombreuses observations contredisent cette prétendue ergodicité du fait d'une certaine fluctuation des paramètres démographiques autour de leur valeur moyenne, chose qui n'est pas incluse dans les modèles.

Exemple :

Si une population a les paramètres démographiques suivants :

|       |      |     |
|-------|------|-----|
| (0    | 10   | 40) |
| (0,05 | 0    | 0)  |
| (0    | 0,01 | 0)  |

(pas de reproduction pendant la première année de la vie, et très faible survie juvénile)

$N_0 = 100$  individus

$\lambda = 0,72632 < 1$

Après une génération, avec les mêmes paramètres démographiques mais avec une distribution initiale différente, la première a un effectif de 5 individus la première année, tandis que la seconde a un effectif de 4 000.

Il suffit dès lors d'envisager une petite intervention du hasard pour faire toute la différence entre une population qui se maintient et une population qui s'éteint. Peu importe le taux de croissance asymptotique de la population en structure d'équilibre s'il faut un temps énorme pour l'atteindre (si long qu'entre temps les paramètres auront changé), et si elle doit s'éteindre l'année prochaine en raison de petites fluctuations stochastiques des paramètres démographiques!

Ceci est important pour mieux orienter les politiques de réintroduction d'une espèce dans un milieu dont elle a disparu, ou de renforcement de populations existante par des lâchers, plus important que de connaître le comportement asymptotique de la matrice après un nombre d'années vertigineux

Il y a donc :

- des fluctuations plutôt à court terme dues au fait que la structure en âge des populations réelles ne correspond pas à un équilibre.

- des fluctuations à plus long terme, en raison du taux d'accroissement  $\lambda$

Des fluctuations environnementales peuvent affecter les deux.

Exemple :

Soit une population à  $\lambda = 1,01095$ , avec la structure en âge suivante :

|     |      |      |
|-----|------|------|
| (0  | 1,5  | 2,2) |
| (p0 | 0    | 0)   |
| (0  | 0,25 | 0)   |

Si  $p$  fluctue de façon aléatoire autour de 0,5. Il a été montré qu'avec un tel bruit, on peut aboutir à un  $\lambda$  constamment inférieur à 1, jusqu'à extinction totale de la population dans certains cas.

#### 4. Valeur sélective

C'est le vecteur propre à gauche de la matrice de Leslie. Il indique le nombre de descendants d'une classe d'âge donnée, jusqu'à sa mort, c'est à dire sa contribution encore à venir au renouvellement de la population.

La valeur reproductive totale d'une population est :

$$v_n(t) = \sum v_x \cdot n_x(t)$$

Contrairement à  $N$  qui n'augmente géométriquement que pour une distribution en âge stable, la valeur reproductive d'une population a la propriété intéressante de pouvoir augmenter ou diminuer géométriquement à chaque pas de temps, indépendamment de la distribution en âge.

Tout comme  $\lambda$ , on a proposé de se fonder sur  $v$  dans les plans de gestion : par exemple, prélever préférentiellement des individus appartenant à des classes d'âge à  $v$  faible, ou introduire préférentiellement des individus à  $v$  important dans les populations dont on souhaite voir croître les effectifs.

Ici aussi, il convient d'être prudent : en faisant des prélèvements ou des introductions préférentiellement dans une certaine classe d'âge, on peut dans certains cas aboutir à des oscillations très importantes de la structure en âge. Ces fluctuations peuvent poser problème, soit parce qu'on dépasse un seuil en dessous duquel la population n'est plus viable (pour des raisons génétiques ou démographiques), soit parce qu'un excès même temporaire d'une catégorie donnée (adultes, juvéniles...) peut épuiser une ressource exploitée préférentiellement par cette catégorie.

Il est donc nécessaire de prendre en compte plusieurs paramètres, sans se placer sous une hypothèse de structure en âge équilibrée, puisque c'est rarement le cas, et encore moins dans des populations que l'on ressent le besoin de gérer.

### 5. Limites du modèle de Leslie, généralisation

Dans certains cas, les matrices de Leslie peuvent ne pas être un descripteur approprié : en particulier lorsque l'âge est difficile ou impossible à estimer, ou quand l'âge n'est pas relié directement aux paramètres démographiques. Par exemple, certains arbres en forêt non gérée, peuvent rester plusieurs années au stade de plantule. Le passage dans la classe des arbres adultes reproducteurs se fait lorsqu'une clairière se crée et permet à la lumière de pénétrer dans le sous bois, et non à un âge fixe de la plantule.

On représente ce genre de situation par une matrice *d'Usher* qui ne considère pas des classes d'âge mais des stades de développement.

$$\begin{pmatrix} p_0 & f_1 & f_2 \dots & f_{w-1} & f_w \\ g_0 & p_1 & 0 \dots & 0 & 0 \\ 0 & g_1 & p_2 \dots & 0 & 0 \\ \dots & & g_2 \dots & & \\ 0 & 0 & 0 \dots & g_{w-1} & p_w \end{pmatrix}$$

$p_x$  : % d'individus de chaque stade qui restent dans le même stade à chaque pas de temps ;  $g_x$  : % d'individus qui passent dans le stade suivant à chaque pas de temps ;  $f_x$  : fécondités ;  $w$  : nombre de classes considérées.

Les matrices d'Usher peuvent également servir à regrouper plusieurs classes d'âge lorsqu'elles sont plus ou moins homogènes du point de vue des paramètres démographiques, de façon à raisonner sur des matrices plus simples.

Enfin, une généralisation des deux modèles précédents est constituée par les matrices *de Lefkovich* (développées initialement pour les insectes, existe aussi chez certains végétaux), qui autorisent des régressions d'un stade de développement à un stade antérieur. Ce modèle peut aussi permettre de voir l'éventuelle influence de l'effectif d'un stade sur un autre, même s'il n'existe pas de transition directe entre eux.

$$\begin{pmatrix} p_{0,0} & p_{0,1} & p_{0,2} \dots & & p_{0,w-1} & p_{0,w} \\ p_{1,0} & & & & & \\ \dots & & & & & \\ \dots & & & & & \\ \dots & & & & & \end{pmatrix}$$

(p<sub>w,o</sub>

p<sub>w,w</sub>)

p<sub>x,y</sub> : probabilité de passer du stade x au stade y pour 1 pas de temps.

Le modèle de Lefkovitch est préférable lorsque :

- la démographie dépend du stade physiologique et que le passage d'un stade à l'autre n'est pas fonction du temps de façon identique pour tous les individus.
- la valeur des paramètres démographiques dépend plus de la taille que de l'âge de l'individu.
- des sous ensembles (tels que des génotypes différents par ex) ont des caractères démographiques différents.
- il est impossible de déterminer l'âge des individus.

Le principal inconvénient de ce modèle est le nombre très important de paramètres à estimer.

Pour les vecteurs propres et les valeurs propres, on a des propriétés similaires, mais  $\lambda$  peut être un peu différent, selon la manière dont il est calculé, pour des raisons mathématiques.

## 6. Sensibilité et élasticité

On dispose de deux mesures pour caractériser la réaction du taux de croissance asymptotique  $\lambda$  à une petite modification des paramètres démographiques :

- la sensibilité  $s_{xy} = d\lambda / dp_{xy} = v_x \cdot u_y / \sum u_z \cdot v_z$

$p_{xy}$  = élément de la  $x$ ème ligne de la  $y$ ème colonne de la matrice d'Usher. Un grand  $s_{xy}$  signifie qu'un petit changement du paramètre  $p_{xy}$  induit un fort changement de  $\lambda$ . On peut ainsi savoir sur quel(s) paramètre(s) il est le plus efficace d'agir, ou quels paramètres il est le plus important d'estimer avec beaucoup de précision.

Attention : parfois, la sensibilité du taux de croissance asymptotique à un paramètre démographique donné peut être très importante bien que cet élément soit nul : si tous les nouveau-nés étaient capables de se reproduire immédiatement, le taux de croissance en serait énormément augmenté! D'où l'idée de s'intéresser à l'élasticité.

- l'élasticité. C'est la sensibilité relative :  $p_{xy} \cdot s_{xy} / \lambda$ .

On a signalé les limites du paramètre  $\lambda$  comme indicateur de "santé" démographique des populations. Le calcul de sensibilité et d'élasticité peut aussi s'appliquer à des paramètres définis à partir de ceux mentionnés ici, tels que :

- le risque d'extinction à un certain horizon de temps
- le temps jusqu'à ce que l'extinction soit probable à plus de x%.

Des complexifications possibles de cette famille de modèles sont la prise en compte de la densité-dépendance de certains paramètres démographiques (p, m ou s dépendant de N), ou la structure spatiale des populations en tenant compte de phénomènes migratoires.

## Biblio :

Risk Assessment in Conservation Biology, Burgman et al., Chapman&Hall, 1992.