(*Public2014-B3*)

Résumé : On s'intéresse à des modèles linéaires et non-linéaires de dynamique des populations, à travers une optique de structuration par tranches d'âge.

Mots clefs : Algèbre linéaire. Éléments propres de matrices. Systèmes dynamiques discrets.

► *Il est rappelé que le jury n'exige pas une compréhension exhaustive du texte. Vous êtes laissé(e) libre d'organiser votre discussion comme vous l'entendez. Des suggestions de développement, largement indépendantes les unes des autres, vous sont proposées en fin de texte. Vous n'êtes pas tenu(e) de les suivre. Il vous est conseillé de mettre en lumière vos connaissances à partir du fil conducteur constitué par le texte. Le jury appréciera que la discussion soit accompagnée d'exemples traités sur ordinateur.*

Définitions et notations

On dira qu'une matrice réelle M est positive, et on notera $M \geq 0$, si tous les coefficients de M sont positifs ou nuls. Si de plus $M \neq 0$, on notera $M \gneq 0$. Si enfin tous les coefficients de M sont strictement positifs, on notera $M > 0$. Pour deux matrices M et N, on écrira $M \geq N$ (resp. $M \gneq N$, $M > N$) si $M - N \geq 0$ (resp. $M - N \gneq 0$, $M - N > 0$).

On notera $\rho(M) \geq 0$ le rayon spectral d'une matrice réelle carrée M et on dira qu'une telle matrice est **primitive** s'il existe un entier $k > 0$ tel que $M^k > 0$.

1. Introduction

On s'intéresse dans ce texte à la *dynamique discrète* d'une *population structurée par classes*. Expliquons chacun des deux termes :

- ***dynamique discrète :*** La variable d'évolution (le temps) est discrète et sera notée $n \in \mathbb{N}$ dans tout le texte. On s'intéresse donc à l'état de la population seulement à intervalles de temps réguliers (par exemple une année).
- ***population structurée par classes :*** Notre population est divisée en un nombre fini m de classes $(C_i)_{1 \leq i \leq m}$ de sorte que chaque individu de la population étudiée entre dans une et une seule classe.

Ainsi, à un instant n donné, l'état de la population étudiée est représenté par un vecteur $x^n \in \mathbb{R}^m$ dont la i-ième composante x_i^n est le nombre d'individus qui sont dans la classe C_i à l'instant n.

Construire un tel modèle revient donc à choisir un découpage en classes de la population, un intervalle de temps et ensuite à prescrire une loi

$$x^{n+1} = \Phi(x^n), \tag{1}$$

qui décrit comment les effectifs de chaque classe varient de l'instant n à l'instant $n+1$. En toute généralité la loi Φ pourrait aussi dépendre de n mais nous supposerons ici que ce n'est pas le cas.

2. Le modèle à une seule classe

Étudions un premier exemple simple. On considère dans ce modèle une seule classe (i.e. $m = 1$) qui correspond à la population toute entière. Si on note $0 \leq \tau < 1$ le taux moyen de survie d'une année sur l'autre et $f \geq 0$ le taux de fécondité alors l'effectif global de la population x^n évolue, lorsque $x_0 > 0$, selon la loi

$$x^{n+1} = \tau x^n + f x^n. \tag{2}$$

On distingue aisément trois régimes de comportements quand $n \to \infty$ dans ce modèle :

a) Si $\tau + f > 1$, alors l'effectif de la population croît vers l'infini.
b) Si $\tau + f = 1$, alors l'effectif de la population est stable.
c) Si $\tau + f < 1$, alors l'effectif de la population décroît vers 0.

Si l'on définit le nombre $R = \frac{f}{1-\tau}$, on voit que les trois cas ci-dessus sont aussi discriminés par les conditions $R > 1$, $R = 1$ et $R < 1$. Ce nombre R s'écrit également

$$R = f + f\tau + f\tau^2 + \ldots + f\tau^n + \ldots, \tag{3}$$

ce qui permet de l'interpréter, du point de vue biologique, comme le nombre moyen d'enfants qu'aura chaque individu au cours de sa vie.

3. Le modèle structuré en âge

Un premier découpage en classes non trivial que nous nous proposons d'étudier est celui des classes d'âge. On suppose ainsi que m est l'âge maximal que peut atteindre un individu de la population étudiée. L'intervalle de temps de l'étude est donc l'année et la classe C_i est l'ensemble des individus dont l'âge est compris entre $i-1$ (au sens large) et i au sens strict, par exemple au premier janvier de l'année en cours.

3.1. *Mortalité. Fertilité*

Dans un premier temps, on va seulement prendre en compte deux phénomènes dans le modèle :

- La fertilité : On notera $f_i \geq 0$ pour $1 \leq i \leq m$ le taux de fertilité des individus de la classe i. Autrement dit, un individu de cette classe aura environ f_i enfants durant une année.
- La mortalité : On notera $\tau_{i+1,i} > 0$ pour $1 \leq i \leq m-1$ le taux de survie des individus de la classe i durant une année. La mortalité est donc donnée par $1 - \tau_{i+1,i}$.

Dans ces conditions le modèle général de population s'écrit $x^{n+1} = Px^n$ où P est la matrice donnée par $P = F + T$ avec

$$F = \begin{pmatrix} f_1 & f_2 & \cdots & f_m \\ 0 & 0 & \cdots & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & \cdots & 0 \end{pmatrix} \quad \text{et} \quad T = \begin{pmatrix} 0 & \cdots & \cdots & 0 \\ \tau_{2,1} & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & \ddots & 0 & \vdots \\ 0 & \cdots & \tau_{m,m-1} & 0 \end{pmatrix}. \tag{4}$$

La donnée initiale x^0 est bien entendu supposée positive dans toute la suite.

On va supposer que toutes les classes d'âge sont fertiles, c'est-à-dire que $\forall 1 \leq i \leq m, f_i > 0$. Dans ces conditions, la matrice P satisfait les hypothèses du théorème de Perron-Frobenius que l'on ne cherchera pas à démontrer :

Théorème 1 (Perron-Frobenius)**.** *Si A est une matrice carrée telle que $A \geq 0$, alors $\rho(A)$ est une valeur propre de A et il existe un vecteur propre $e \gneq 0$ pour cette valeur propre.*

Si, de plus, A est primitive alors :
- *La valeur propre $\rho(A)$ est strictement positive et algébriquement simple.*
- *Il existe un vecteur propre associé e tel que $e > 0$.*
- *La matrice A n'a pas d'autres vecteurs propres $x \gneq 0$ que les multiples positifs de e.*
- *Toutes les autres valeurs propres λ de A vérifient $|\lambda| < \rho(A)$.*

Grâce à ces propriétés, on peut décrire comme dans le paragraphe 2 le comportement des effectifs de la population, pour toute donnée initiale $x^0 \gneq 0$, de la façon suivante :

a) Si $\rho(P) > 1$, la population totale $N^n = \sum_i x_i^n$ croît vers l'infini.
b) Si $\rho(P) = 1$, la population totale N^n converge vers une valeur strictement positive.
c) Si $\rho(P) < 1$, la population totale N^n décroît vers 0.

De plus, dans les trois cas, on a convergence des **proportions** des différentes classes dans la population totale (exprimées par exemple en pourcentages). En d'autres termes, la suite $(x^n/N^n)_n$ converge.

3.2. *Calcul du seuil*

Le problème auquel on est confronté maintenant est le fait qu'on ne peut pas exprimer aisément le rayon spectral de P en fonction des paramètres du modèle et donc comprendre l'influence de ces paramètres sur le comportement du système. On va décrire un moyen de contourner cette difficulté.

Tout d'abord on remarque que si une matrice est positive et primitive, alors il en est de même de sa transposée. On peut alors déduire du théorème de Perron-Frobenius les propriétés suivantes :

Corollaire 1. *Soit A une matrice positive et primitive.*
- *Si $z \gneq 0$ vérifie $Az \geq \rho(A)z$, alors on a $z > 0$ et $Az = \rho(A)z$.*
- *Pour toute matrice positive B vérifiant $B \lneq A$ (resp. $B \gneq A$), on a $\rho(B) < \rho(A)$ (resp. $\rho(B) > \rho(A)$).*

Dans la section 2, nous avions introduit le nombre R qui permettait de distinguer les trois types de comportement. Un résultat du même genre est disponible pour le modèle multi-classes et se déduit des résultats précédents :

Théorème 2. *Soient F et $T \neq 0$ deux matrices carrées positives telles que $P = F + T$ est primitive et telles que $\rho(T) < 1$.*

Alors $I - T$ est inversible, son inverse est positive et si on définit $R = \rho\big(F(I-T)^{-1}\big)$, alors on est dans l'un des trois cas suivants :

$$0 < R < \rho(P) < 1, \quad ou \quad R = \rho(P) = 1, \quad ou \quad R > \rho(P) > 1.$$

En admettant qu'on a $R > 0$ (la preuve est assez difficile), le théorème se démontre en établissant, grâce au théorème de Perron-Frobenius, la formule

$$\rho\left(T + \frac{F}{R}\right) = 1. \tag{5}$$

Utilisant le théorème 2 pour le modèle linéaire décrit par la matrice $P = F + T$ définie en (4), l'analyse du comportement du système se réduit au calcul du nombre

$$R = f_1 + \tau_{2,1} f_2 + \ldots + \tau_{2,1}\tau_{3,2}\ldots\tau_{m,m-1} f_m. \tag{6}$$

Plus précisément, on obtient que les trois comportements a), b) ou c) décrits au paragraphe précédent se produisent si et seulement si $R < 1$, $R = 1$ ou $R > 1$ respectivement.

3.3. *Exemple : stratégie d'exploitation d'un élevage*

Imaginons un instant que notre modèle décrive l'évolution d'une population de moutons et qu'on s'intéresse à l'influence de l'exploitation agricole de ce troupeau. Plus précisément on se demande quelle doit être la stratégie d'abattage optimale, c'est-à-dire qui permette de produire le plus de viande possible tout en assurant que les effectifs du troupeau ne vont pas exploser (faute de quoi l'exploitant ne pourra plus s'en occuper) et *a contrario* en assurant que les effectifs du troupeau se renouvellent d'année en année pour assurer la pérennité de l'exploitation.

Les différents paramètres du modèle sont donnés comme suit pour cet exemple particulier

Âge	$0-1$	$1-2$	$2-3$	$3-4$	$4-5$	$5-6$	$6-7$	$7-8$	$8-9$	$9-10$	$10-11$	$11-12$
Fécondité	0.000	0.045	0.391	0.472	0.484	0.546	0.511	0.412	0.352	0.122	0.088	0.013
Survie	0.845	0.975	0.965	0.950	0.926	0.895	0.850	0.786	0.691	0.561	0.370	0.000

On remarquera que dans ce cas $f_1 = 0$ contrairement aux hypothèses précédentes.
On se pose maintenant la question de savoir à quel âge il est plus rentable d'abattre les moutons et combien on doit en abattre.

Pour cela, on choisit une classe C_i dans laquelle on va procéder à l'abattage et on introduit un taux d'abattage annuel φ dans le modèle en remplaçant dans la matrice T le taux de survie naturel $\tau_{i+1,i}$ de la classe considérée i par un taux $\tau_{i+1,i} - \varphi \geq 0$. On note $T_{i,\varphi}$ la nouvelle matrice ainsi construite. Les calculs ci-dessus montrent qu'il existe une valeur de φ optimale (qui se calcule explicitement en fonction des autres paramètres du modèle) qui permet d'obtenir la stabilité asymptotique des effectifs du troupeau, c'est-à-dire telle que $\rho(F+T_{i,\varphi})=1$.

Ce taux optimal φ étant obtenu, on peut calculer l'effectif du troupeau pour n grand (qui dépend de la classe i considérée) et en déduire la quantité de moutons de la classe i que l'on va effectivement abattre chaque année.

On peut enfin effectuer ce calcul pour toutes les classes i possibles (sachant par exemple que l'on ne peut commercialiser que de la viande de mouton âgé de moins de 5 ans) et vérifier qu'il y a une classe C_i pour laquelle la quantité de viande obtenue est maximale, ce qui encourage donc à orienter la stratégie d'abattage sur cette classe d'âge particulière.

4. Le modèle structuré en taille

Dans certaines circonstances, il peut s'avérer plus judicieux d'établir plutôt un modèle structuré non pas par les âges des individus mais plutôt par leur taille (c'est par exemple le cas pour l'étude d'une population de poissons pour lesquels il est plus facile de mesurer leur taille que leur âge). On peut dès lors mettre le modèle sous une forme semblable à la précédente $x^{n+1}=(T+F)x^n$, où maintenant la matrice T est de la forme

$$T=\begin{pmatrix}\tau_{1,1} & \cdots & \cdots & \cdots & 0\\ \tau_{2,1} & \tau_{2,2} & \cdots & \cdots & 0\\ 0 & \ddots & \ddots & \cdots & \vdots\\ 0 & \cdots & \ddots & \tau_{m-1,m-1} & \vdots\\ 0 & \cdots & \cdots & \tau_{m,m-1} & \tau_{m,m}\end{pmatrix}, \tag{7}$$

avec l'hypothèse que les $\tau_{i,j}$ sont positifs et vérifient $\tau_{i,i}+\tau_{i+1,i}\leq 1$ pour tout i. Le modèle peut ensuite être analysé de façon similaire au précédent.

5. Un modèle non-linéaire. Cannibalisme

Jusqu'à présent, nous avons considéré des modèles *linéaires* de la forme $x^{n+1}=Px^n$ où P est une matrice donnée et constante. Un certain nombre de situations ne relèvent pas de ce cadre. Illustrons cela par l'exemple suivant. On considère une population d'insectes parasites du blé que l'on partage en trois classes : les larves, les jeunes et les adultes. Il a été observé qu'en plus des phénomènes usuels de mortalité et fécondité étudiés précédemment, cette espèce d'insectes se livrait au cannibalisme. Le modèle proposé dans ces conditions s'écrit (en notant l^n, j^n et a^n les trois composantes du vecteur x^n)

$$x^{n+1}=\begin{pmatrix}l^{n+1}\\ j^{n+1}\\ a^{n+1}\end{pmatrix}=\begin{pmatrix}0 & 0 & f_3\exp(-c_1a^n)\\ \tau_{2,1} & 0 & 0\\ 0 & \tau_{3,2}\exp(-c_2a^n) & \tau_{3,3}\end{pmatrix}\begin{pmatrix}l^n\\ j^n\\ a^n\end{pmatrix}, \tag{8}$$

où tous les paramètres sont strictement positifs et de plus $\tau_{3,3}<1$. Les facteurs exponentiels rendent compte du cannibalisme des adultes envers les larves et les jeunes.

La dynamique de ce modèle pour une donnée initiale ${}^t(l^0, j^0, a^0) \gneq 0$ est bien entendu bien plus complexe que celle des modèles linéaires. Essayons d'établir quelques unes de ses propriétés. Pour comprendre si la population va décroître et s'éteindre à l'infini, il est clair que le linéarisé du système en ${}^t(l, j, a) = {}^t(0, 0, 0)$ joue un rôle crucial. Celui-ci est décrit par la matrice $P = \begin{pmatrix} 0 & 0 & f_3 \\ \tau_{2,1} & 0 & 0 \\ 0 & \tau_{3,2} & \tau_{3,3} \end{pmatrix}$. On a vu que la quantité pertinente pour décrire le comportement du système linéarisé en 0 est donnée par $R = \rho(F(I-T)^{-1}) = \frac{f_3 \tau_{2,1} \tau_{3,2}}{1-\tau_{3,3}}$. On peut ainsi observer les comportements suivants :

i) Pour toute donnée initiale positive, la suite $(x^n)_n$ est bornée et même mieux : il existe un compact K de $\mathbb{R}^3_+$ tel que $x^n \in K$ pour tout n assez grand **et pour toute donnée intiale positive**.

ii) Si $R < 1$, on définit la suite $(y^n)_n$ par $y^{n+1} = Py^n$ et $y^0 = x^0$. On montre alors que pour tout n, on a $x^n \leq y^n$, de sorte qu'on obtient dans ce cas, que toutes les solutions à donnée initiale positive du système non-linéaire (8) tendent exponentiellement vers 0 quand $n \to \infty$.

iii) Si $R > 1$, alors l'origine est instable et même mieux : il existe $\delta > 0$ tel que $l^n + j^n + a^n \geq \delta$ pour tout n assez grand et pour toute donnée initiale positive non nulle.

De plus, il existe un unique point fixe (l^*, j^*, a^*) positif et non nul pour le système (8). Celui-ci est stable si R est suffisamment proche de 1.

Suggestions pour le développement

► *Soulignons qu'il s'agit d'un menu à la carte et que vous pouvez choisir d'étudier certains points, pas tous, pas nécessairement dans l'ordre, et de façon plus ou moins fouillée. Vous pouvez aussi vous poser d'autres questions que celles indiquées plus bas. Il est très vivement souhaité que vos investigations comportent une partie traitée sur ordinateur et, si possible, des représentations graphiques de vos résultats.*

- Établir les différents comportements du système décrits à la fin du paragraphe 3.1. Illustrer ces comportements sur des exemples numériques.
- Démontrer le corollaire 1 et/ou le théorème 2. Détailler l'application de ces résultats à la détermination du comportement du système en fonction des paramètres du modèle. On pourra illustrer numériquement ces résultats et vérifier en particulier que la quantité $\rho(P)$ est une fonction compliquée d'un des paramètres du système alors que R est une quantité linéaire en tous les paramètres.
- Étudier en détail l'exemple proposé concernant les stratégies d'exploitation agricole.
- Commenter, analyser et illustrer le comportement du modèle structuré en taille.
- Détailler quelques aspects de l'analyse du modèle non-linéaire proposé. On pourra illustrer sur ordinateur les différents comportements annoncés en faisant varier certains paramètres du système. Qu'observe-t-on si R est grand devant 1 ?