

ACADÉMIE DE MONTPELLIER

UNIVERSITÉ MONTPELLIER II
SCIENCES ET TECHNIQUES DU LANGUEDOC

THÈSE

présentée à l'Université de Montpellier II Sciences et Techniques du Languedoc
pour obtenir le diplôme de DOCTORAT (Arrêté du 30 mars 1992)

SPÉCIALITÉ :

FORMATION DOCTORALE :

ÉCOLE DOCTORALE :

BIOLOGIE DES POPULATIONS ET ÉCOLOGIE

Évolution et Écologie

Biologie des systèmes intégrés, Agronomie, Environnement



**Démographie animale
et biologie des populations**

modélisation et applications à la gestion d'espèces sauvages

par

Germán González-Dávila

Soutenue le 27 octobre 1994 devant le Jury composé de :

M. THALER Louis, Professeur, Montpellier II

M. BERNSTEIN Carlos, Directeur de Recherche, CNRS, Lyon I

M. DANCHIN Etienne, Directeur de Recherche, CNRS, Paris VI

Mlle OLIVIERI Isabelle, Professeur, Montpellier II

M. LEBRETON Jean-Dominique, Directeur de Recherche, CNRS, Montpellier

Président

Examineur

Examineur

Examinatrice

Directeur de Thèse

Rapporteurs :

Mme PONTIER Dominique, Maître de Conférence, Lyon I

M. DANCHIN Etienne, Directeur de Recherche, CNRS, Paris VI



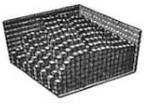
1

Modèles démographiques fondamentaux

1.1. Rappel des modèles démographiques de base

1.1.1. Historique

Au XVII^e siècle, lorsque John Graunt a publié (1662 rééd. 1964) des estimations sur la population de Londres à partir des rapports de mortalité, la **démographie** émerge conçue comme une science quantitative. Il s'agit de l'étude mathématique des populations humaines, leur structure (distribution, âges, sexes, condition sociale, etc.) et leurs aspects dynamiques (natalité, mortalité, migrations, etc.). Une acception plus large fait intervenir la démographie dans l'histoire, dans l'économie, dans la sociologie, dans la psychologie et, plus récemment, dans la biologie et dans la génétique. Historiquement, les tableaux d'espérance de vie attribués au romain Ulpian pour la gestion des taxes, élaborés pendant le troisième siècle a.J. et utilisés dans le nord de l'Italie jusqu'au XVIII^e siècle (Trenerry 1926, Smith & Keyfitz 1977), constituent l'antécédent significatif le plus ancien.



Le développement de la démographie est décisif pour fonder le concept moderne de *population*. A l'heure actuelle, ce concept apparaît comme évident, mais il est l'une des grandes révolutions conceptuelles de l'histoire de la biologie (Mayr 1963:21), comme en témoigne l'actuelle discussion épistémologique à propos des unités de sélection (le gène, le germoplasme, l'individu, la population, l'espèce) et l'*Origine des espèces* (Gayon 1989a, b), où Darwin utilise le concept de population bien qu'encore vide du contenu apporté par la génétique évolutive de notre temps (e.g. Gayon 1989a dit : « Darwin ignorait ce qu'était une 'population' »). Le concept d'espèce fondé sur la notion de populations (et non de « *types* », version moderne de l'*eidos* platonique, comme l'explique Mayr 1988) a conduit à reconnaître la réalité de la variation concrétisée chez les individus (la *moyenne* n'est qu'une abstraction statistique, seule la variation est réelle). On met donc l'accent sur l'analyse des variations entre individus.

La biologie évolutive, fondée sur la « théorie de la descendance avec modification par la variation et par la sélection naturelle » (Darwin 1872), considère les populations comme les unités évolutives par excellence. L'approche démographique explique, de façon particulière et très puissante, le développement des individus au long de leur cycle de vie. Les recherches en matière d'évolution, d'écologie, de génétique, d'embryologie, de physiologie et de démographie convergent au niveau de l'étude du cycle de vie (Caswell 1989).

La capacité intrinsèque de croissance exponentielle est une propriété fondamentale des populations. En 1798, Malthus proposa cette hypothèse (rééd. Hardin 1966) exprimée par le modèle couramment noté $dN/dt = rN$. Celui-ci n'est pas valable à long terme car l'inévitable « lutte pour l'existence » freine ou inverse la croissance des populations. On trouve par conséquent plusieurs modèles de freinage dans la littérature, qu'on peut noter en général comme une fonction de la densité $dN/dt = f(N)$, le modèle parabolique de Verhulst (1838) $dN/dt = r\left(N - \left(N^2/K\right)\right)$ étant le plus courant et le plus simple.

Il existe un important corollaire à partir de cette capacité de croissance intrinsèque des populations : si les paramètres démographiques dépendent uniquement de l'âge et restent constants au cours du temps, la croissance des populations est *asymptotiquement stable*, ce que veut dire que, quelles que soient les proportions du nombre d'individus entre les classes d'âge d'une population à un moment donné, si la fécondité et la survie restent constantes, la population atteindra une *structure* à proportions constantes entre les classes d'âge. Cette



ergodicité démographique (Figures 1.11–1.14 & 1.17) est reconnue depuis Euler (1760 rééd. 1970), étudiée mathématiquement par Lotka en temps continu (Sharpe & Lotka 1919, Lotka 1924 rééd. 1956), et en temps discret par Bernardelli (1941), Lewis (1942) et surtout Leslie (1945, 1948, ...). Cette tradition démographique se consacre à l'étude des populations de grande taille.

Une autre tradition démographique se consacre à l'étude de la probabilité d'extinction des lignées familiales. Cette tradition est développée par Bienaymé, Galton et Watson (Galton & Watson 1875), qui étudient les probabilités d'extinction des lignées familiales (Jagers 1975).

1.1.2. Tradition Euler–Lotka–Leslie

1.1.2.1. Equation d'Euler, le taux de multiplication

EULER (1760, rééd. 1970) modélise la dynamique des populations humaines sur la base de données tirées des tableaux de vie (voir Section 1.2), déjà courants à son époque. Euler suppose l'indépendance entre individus et établit alors deux hypothèses : la "loi de mortalité", et "l'hypothèse de multiplication", c'est-à-dire survie et fertilité constantes. Sur cette base, il exprime l'effectif total d'une population P au présent comme :

$$P = B \sum_i \lambda^{-i} l_i \quad (1.1)$$

où B est le nombre annuel de naissances au temps actuel, l_i est la survie ou fraction d'individus atteignant l'âge i et λ le **taux annuel de multiplication**. Autrement dit, $B\lambda^{-i}$ est le nombre de naissances en $t-i$.

1.1.2.2. Equation de Lotka, le taux intrinsèque d'accroissement

L'équation en temps *continu* d'Alfred LOTKA (1924, rééd. 1956) est en fait la même, en précisant le rapport entre le nombre annuel de naissances et l'effectif de la population, B/P , par classe d'âge. On peut définir l'approche de Lotka comme une **relation de récurrence unidimensionnelle fondée sur plusieurs pas de temps successifs** (Figure 1.1).

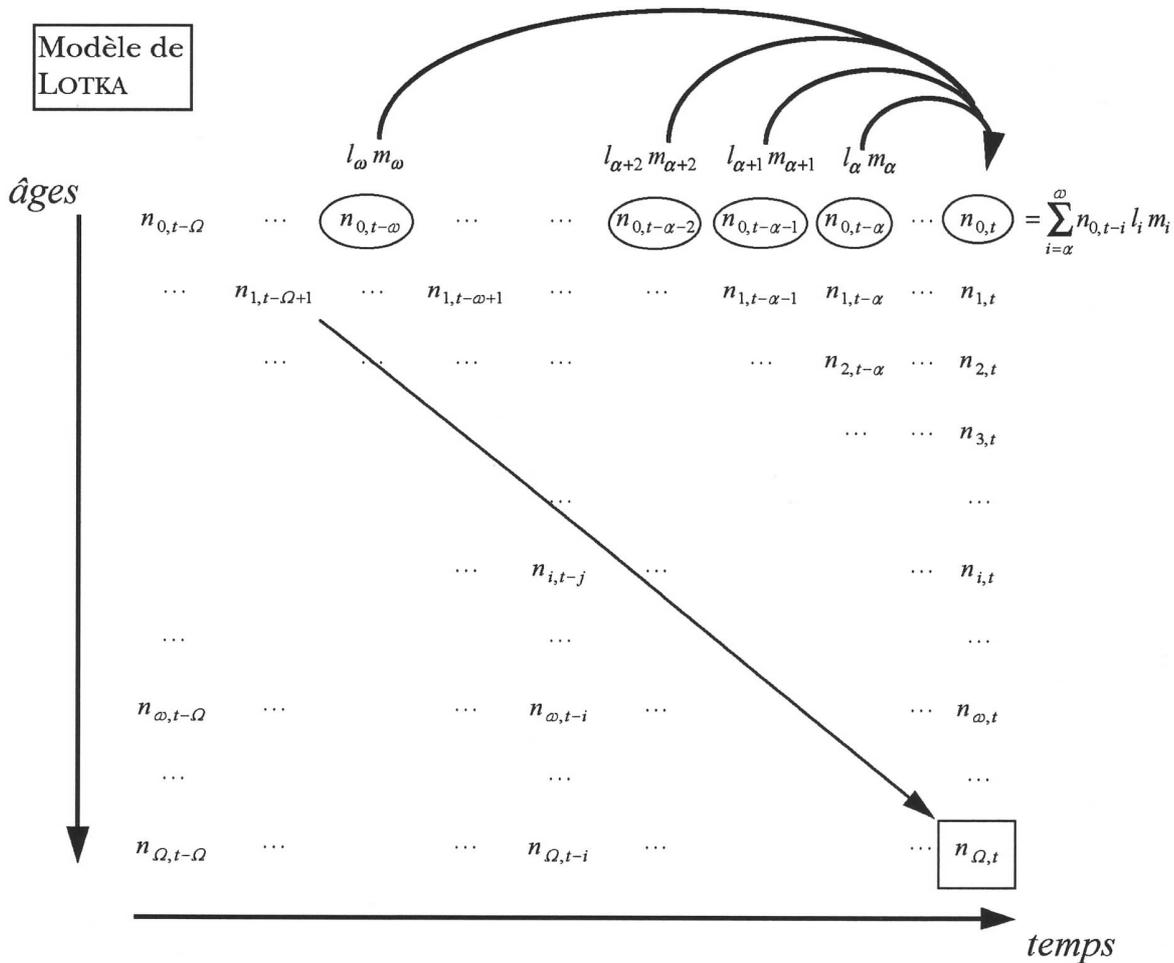


FIGURE 1.1. Modèle de Lotka.

Relation de récurrence unidimensionnelle basée sur plusieurs pas de temps successifs.

Diagramme type Lexis (1875) montrant les éléments (dans les ellipses) qui interviennent dans l'équation de Lotka (1925). Les arceaux indiquent qu'une fraction parmi les survivants des individus nés $t-i$ temps avant, génère les nouveaux nés au temps t (équation). Les lignes correspondent aux classes d'âge, les colonnes aux pas de temps, et la flèche diagonale indique donc le sens des cohortes.

L'objectif de l'équation de Lotka est d'expliquer le nombre de naissances $n_{0,t} = B_t$ (où n et B correspondent aux notations usuelles des modèles matriciel et continu, respectivement) d'une population au temps t en fonction du nombre de naissances au temps $t-i$, soit la somme des contributions maternelles m_i (la *maternity function*) de celles nées aux temps $t-i$, et qui au temps t sont en nombre $n_{0,t-i} l_i = B_{t-i} l_i$:

$$B_t = \sum_{i=\alpha}^{\omega} B_{t-i} l_i m_i \tag{1.2}$$



écrite ici en temps discret par souci de simplicité. α est l'âge de première reproduction, ω est l'âge de dernière reproduction et m_i est la fonction de maternité –produit de a_i la fraction de femelles qui, ayant atteint l'âge de première reproduction, se reproduisent *effectivement*, et F_i la fécondité moyenne brute à l'âge i . Sous l'hypothèse de croissance exponentielle à certain taux r à partir du temps zéro, on peut écrire pour le temps t : $B_t = B_0 e^{rt}$ et pour le temps $t-i$: $B_{t-i} = B_0 e^{r(t-i)} = B_0 e^{rt} e^{-ri} = B_t e^{-ri}$, ce qui permet de réécrire l'équation d'Euler comme l'équation de renouvellement de Lotka :

$$1 = \sum_{\alpha}^{\omega} e^{-ri} l_i m_i = \sum_{\alpha}^{\omega} e^{-ri} \phi_i = \psi(r) \tag{1.3}$$

où $m_i = B_i/P_i$, $e^{-ri} = \lambda^{-i}$ et $\phi_i = l_i m_i$ est la fonction de fertilité nette (Keyfitz 1968, Charlesworth 1980, Caswell 1989).

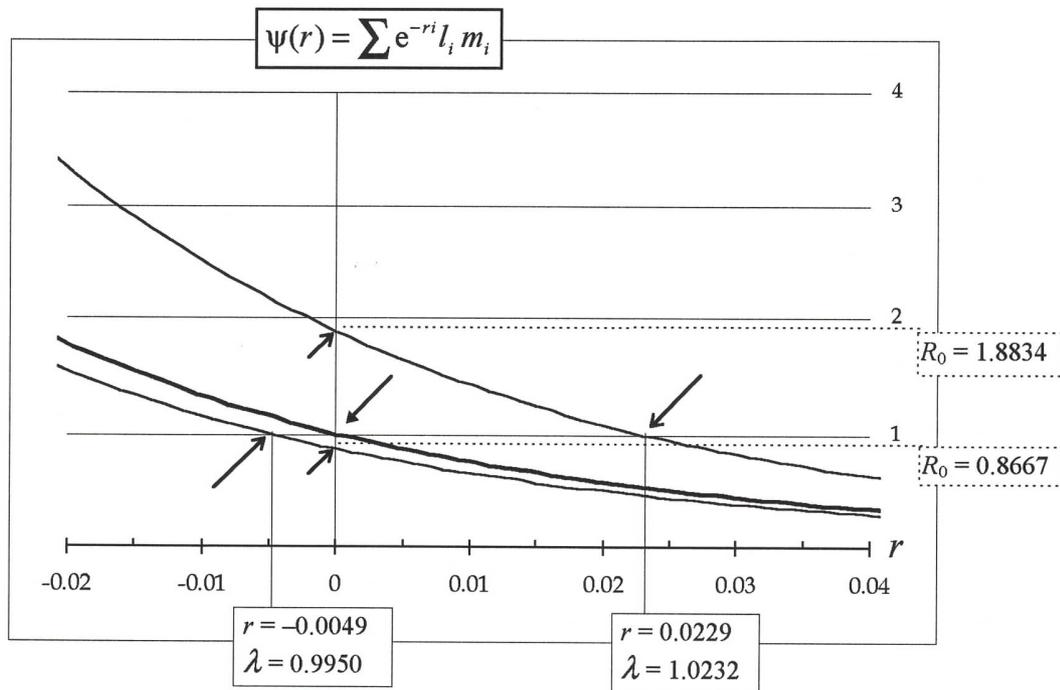


FIGURE 1.2. Courbe $\psi(r)$ tracée contre r pour deux populations humaines (femmes mexicaines 1985 –courbe à haut–, et femmes françaises 1990 –courbe en bas).

Les courbes croisent la droite $\psi(r) = 1$ coïncidant avec la plus grande racine de l'équation, qui correspond au r_1 (fléchettes grandes), le taux intrinsèque de croissance. Le point où chaque courbe croise l'axe des ordonnées correspond à $\psi(0) = R_0$ (fléchettes petites). La population mexicaine augmentait alors 2.3% par an, tandis que la française diminuait –0.5% par an. Au milieu, la courbe épaisse croise la droite $\psi(r) = 1$ et l'axe des ordonnées dans le même point, ce que correspond à une population stationnaire pour laquelle $r = 0$ et $R_0 = 1$ (fléchette à pointe remplie).



$\psi(r)$ est une fonction positive réelle décroissante de r telle que, lorsqu'elle vaut 1, la seule racine réelle r_1 correspond au taux intrinsèque de croissance (*intrinsic rate of increase*) (Figure 1.2). On connaît cette fonction comme l'équation d'Euler-Lotka (Charlesworth 1980) et r_1 simplement comme r .

La quantité $\psi(0) = R_0$ correspond à un paramètre démographique très significatif et surtout très simple à calculer ($\sum l_i m_i$ = nombre de remplaçants dans la génération suivante) : le taux de remplacement (« the ratio R of the total births in two successive generations » de Lotka 1956:87) ou **taux de reproduction nette** (« net reproduction rate », Keyfitz 1968:102). Récemment devenu à la mode grâce à l'école **LRS** ("Lifetime Reproductive Success", plusieurs exemples dans Clutton-Brock éd. 1988 et Newton éd. 1989 ; voir Chapitre 3). Si chaque individu se remplace, ni plus ni moins, la population reste *stationnaire*, $R_0 = 1$ et $r = 0$. Si les individus sont au-dessus du remplacement, la population augmente, $R_0 > 1$ et $r > 0$. Si les individus se maintiennent en dessous du remplacement, la population diminue, $R_0 < 1$ et $r < 0$ (Figure 1.2).

1.1.2.3. Durée de génération

On peut donc se demander combien de temps il faut à une génération pour réaliser son taux de remplacement R_0 . Autrement dit, si le nombre de naissances B_t est une fonction exponentielle de t , et T satisfait :

$$\begin{aligned} \frac{B_t}{B_{t-T}} &= e^{rT} = \lambda^T = R_0 \\ \Rightarrow T &= \frac{\ln R_0}{r} = \frac{\ln R_0}{\ln \lambda} \end{aligned} \quad (1.4)$$

On obtient ainsi une première mesure de **durée de génération**. Mais T ne se définit que pour les populations croissantes et décroissantes car, pour les populations stationnaires, $r = 0$ et $\ln(R_0 = 1) = 0$.

Alternativement, on calcule la **durée moyenne d'une génération** \bar{T} (Leslie 1966) ou, selon Keyfitz (1968:126) et Caswell (1989:110), l'âge moyen des parents d'une population qui atteint sa structure stable \bar{A} , tirée des fractions $\phi_i = l_i m_i$ des classes d'âge :



$$\bar{A} = \bar{T} = \frac{\sum_{\alpha}^{\omega} i e^{-ri} l_i m_i}{\sum_{\alpha}^{\omega} e^{-ri} l_i m_i} = \sum_{\alpha}^{\omega} i e^{-ri} l_i m_i = \frac{\alpha l_{\alpha} m_{\alpha}}{e^{r\alpha}} + \frac{(\alpha+1) l_{\alpha+1} m_{\alpha+1}}{e^{r(\alpha+1)}} + \frac{(\alpha+2) l_{\alpha+2} m_{\alpha+2}}{e^{r(\alpha+2)}} + \dots \quad (1.5)$$

équation dans laquelle le dénominateur n'est autre que $\psi(r)$ qui vaut 1, de sorte qu'elle se simplifie à la seule somme des fractions ϕ_i des âges i , corrigées par $e^{-ri} = \lambda^{-i}$.

Une autre alternative consiste à estimer la durée de génération comme l'**âge moyen des mères appartenant à chaque cohorte** T_c (Leslie 1966), où μ_1 (Keyfitz 1968, Caswell 1989), dont la valeur est indépendant de r en tant que tel (donc constante si la population augmente ou diminue son effectif) :

$$\mu_1 = T_c = \frac{\sum_{\alpha}^{\omega} i l_i m_i}{\sum_{\alpha}^{\omega} l_i m_i} = \frac{\sum_{\alpha}^{\omega} i l_i m_i}{R_0} = \frac{\alpha l_{\alpha} m_{\alpha}}{R_0} + \frac{(\alpha+1) l_{\alpha+1} m_{\alpha+1}}{R_0} + \frac{(\alpha+2) l_{\alpha+2} m_{\alpha+2}}{R_0} + \dots \quad (1.6)$$

Il convient de remarquer que pour une population stationnaire, \bar{T} (éq. 1.5) est égal à T_c (éq. 1.6). T_c n'est donc pas sensible aux variations du taux d'accroissement.

La non-stationnarité des populations change les vitesses auxquelles augmente le nombre de générations chevauchantes chez les espèces itéropares. \bar{T} tient compte de chaque nouvelle vague générationnelle qui s'introduit dans le régime d'une population (Figure 1.3). En fait, $1/\bar{T}$ correspond au taux auquel le numéro de la génération moyenne, parmi les présentes et à partir d'une génération « zéro », augmente à chaque pas de temps (Leslie 1966).

Selon l'histoire d'une population –augmentation, diminution, stationnarité– on a les rapports suivants entre les trois durées de générations :

$$\text{stationnaire (Figures 1.12 \& 1.14)} \quad r = 0, e^r = \lambda = 1, \Rightarrow \bar{T} = T_c \quad (1.7a)$$

$$\text{croissante (Figures 1.11 \& 1.15)} \quad r > 0, e^r = \lambda > 1, \Rightarrow T_c > T > \bar{T} \quad (1.7b)$$

$$\text{décroissante (Figure 1.13 \& 1.16)} \quad r < 0, e^r = \lambda < 1, \Rightarrow T_c < T < \bar{T} \quad (1.7c)$$

En général, plus les taux de mortalité ou de croissance sont élevés, plus les différences entre ces estimateurs de la durée de génération sont importantes (Caswell 1989). Pour les populations humaines, en revanche, elles sont très proches, avec $T \approx (T_c + \bar{T})/2$ (Coale 1972).

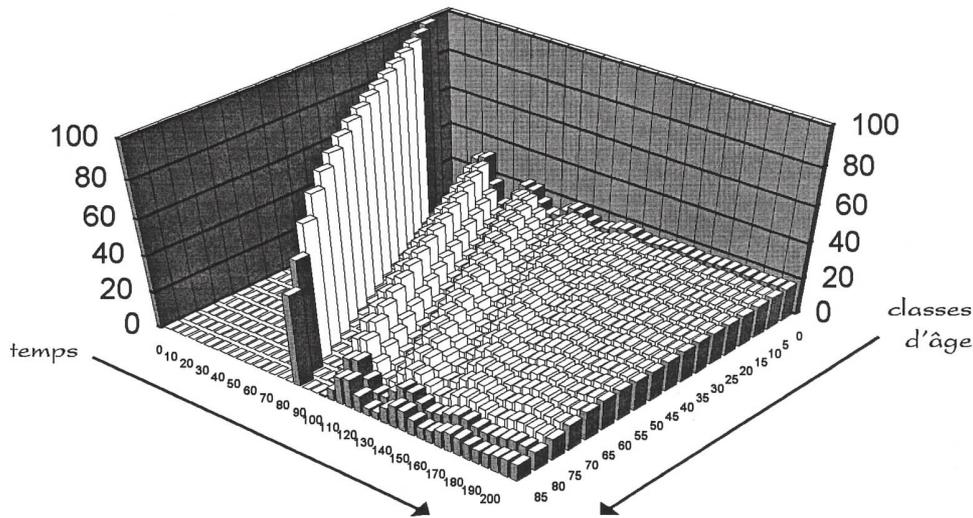


FIGURE 1.3. *Vagues démographiques.*

Répartition au cours du temps des cohortes successives d'une *population stationnaire* originaire d'une seule cohorte (à partir uniquement de nouveaux-nés au temps zéro). La première vague de naissances s'amorce quand les individus de cette génération zéro atteignent α , l'âge de première reproduction. Une seconde vague apparaît quand leurs enfants commencent à se reproduire. Les vagues continuent une pour chaque nouvelle génération, mais sont amorties, de plus en plus, les unes par les autres.

1.1.2.4. Equation de Leslie, projection matricielle

Bernardelli en 1941 et Lewis en 1942, publient les premières approches discrètes, mais c'est **P.H. LESLIE** qui développe le modèle à partir de 1945. On peut définir l'approche de Leslie comme une **relation de récurrence multidimensionnelle liant deux pas successifs de temps** (Figure 1.4). On peut ainsi exprimer les changements en nombre d'individus de chaque classe d'âge —ou classe de taille-poids, ou stade, selon l'extension proposée par Lefkovich (1965)— du temps $t-1$ au temps t comme un système d'équations linéaires :

$$\begin{aligned}
 n_1(t) &= \sum_{i=\alpha}^{\omega} f_i n_i(t-1) \\
 n_2(t) &= S_2 n_1(t-1) \\
 n_3(t) &= S_3 n_2(t-1) \\
 &\dots \\
 n_{\omega}(t) &= S_{\omega} n_{\omega-1}(t-1)
 \end{aligned}
 \tag{1.8a}$$

ou en syntaxe matricielle :



$$\begin{bmatrix} n_1 \\ n_2 \\ n_3 \\ \dots \\ n_\omega \\ \dots \\ n_\Omega \end{bmatrix}_t = \begin{bmatrix} f_1 & f_2 & f_3 & \dots & \dots & f_\omega & \dots & 0 \\ S_2 & 0 & \dots & \dots & \dots & 0 & \dots & \dots \\ 0 & S_3 & 0 & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ \dots & 0 & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ \dots & \dots & \dots & \dots & 0 & 0 & \dots & \dots \\ \dots & \dots & \dots & \dots & 0 & 0 & 0 & \dots \\ 0 & \dots & \dots & \dots & 0 & 0 & 0 & \dots \\ 0 & \dots & \dots & \dots & 0 & S_\Omega & 0 & \dots \end{bmatrix} \begin{bmatrix} n_1 \\ n_2 \\ n_3 \\ \dots \\ n_\omega \\ \dots \\ n_\Omega \end{bmatrix}_{t-1}$$

$$\Leftrightarrow \mathbf{N}_t = \mathbf{L} \mathbf{N}_{t-1} \quad (1.8b)$$

où \mathbf{L} est la matrice de Leslie contenant les paramètres de fécondité et de survie par classe d'âge, \mathbf{N} le vecteur des classes d'âge (caractères gras dénotant matrices et vecteurs), n_i le nombre d'individus (couramment on ne tient pas compte que des femelles) de chaque classe

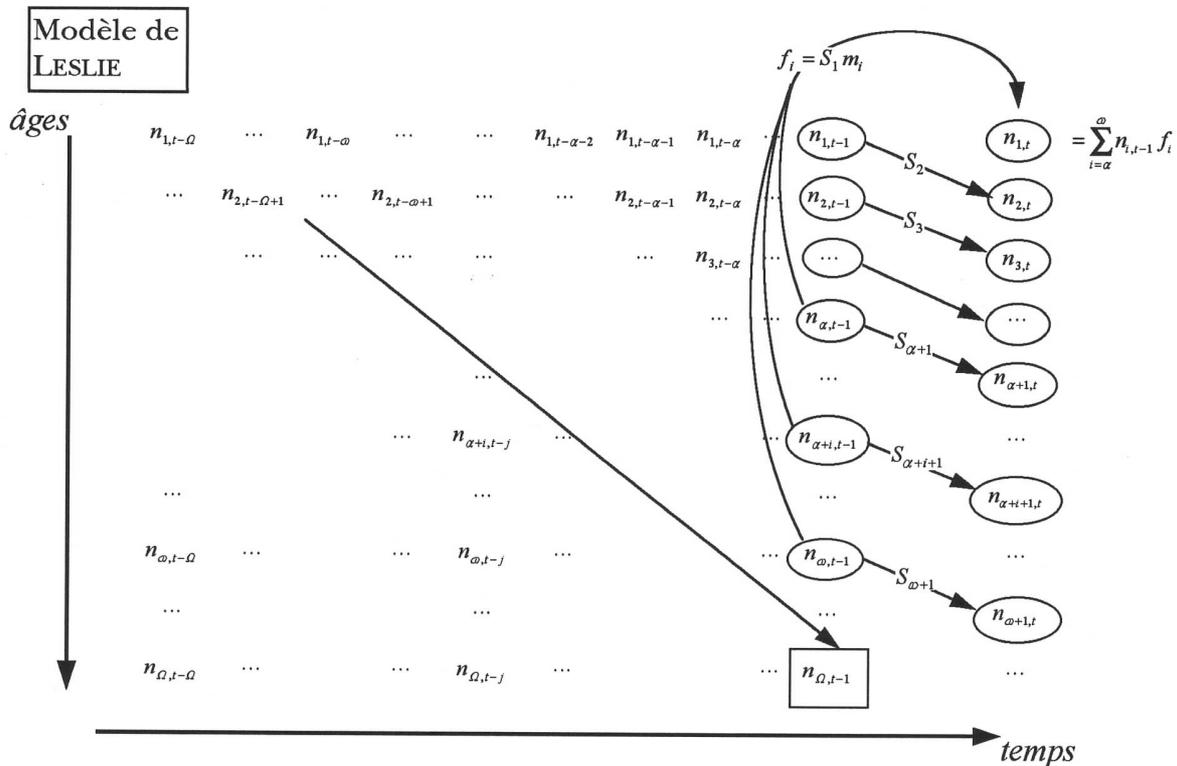


FIGURE 1.4. Modèle de Leslie.

Relation de récurrence multidimensionnelle liant les effectifs à deux temps successifs.

Diagramme type Lexis (1875) montrant les éléments (dans les ellipses) qui interviennent dans l'équation de Leslie (1945). Les lignes correspondent aux classes d'âge, les colonnes aux vecteurs successifs dans le temps des structures d'âges et la grande flèche diagonale indique les cohortes. Les arceaux indiquent les classes d'âge générant les nouveaux-nés au temps t (équation). Les petites flèches indiquent les fractions qui, pour chaque classe d'âge, survivent entre $t-1$ et t .



d'âge au cours du temps, f_i est la fécondité nette et $f_i = m_i S_1$ les nouveaux-nés au $t-1$ qui survivent jusqu'à t , α l'âge de la première reproduction, ω de la dernière reproduction et Ω l'âge maximal. Dans le cas de l'extension proposée par Usher (1966, 1972), la matrice et les vecteurs se réduisent à ω classes d'âge (vecteurs et sous-matrice entre les lignes pointillées), ω devient l'âge de stabilisation de paramètres à survie et fécondité constantes, et le zéro à droite de S_ω est remplacé par $S_{\omega+1} > 0$, placé dans la même colonne que $f_\omega > 0$, qui deviennent dernière valeur de la première ligne et dernière de la matrice, respectivement.

Si les paramètres démographiques restent constants au cours du temps, on obtient :

$$\mathbf{N}_t = \mathbf{L} \mathbf{N}_{t-1} = \mathbf{L}^2 \mathbf{N}_{t-2} = \mathbf{L}^3 \mathbf{N}_{t-3} = \dots = \mathbf{L}^t \mathbf{N}_0 \quad (1.8c)$$

ce qui rappelle l'équation classique de croissance exponentielle $N_t = N_0 e^{rt}$.

Le théorème de Perron-Frobenius (Cull & Vogt 1973, Caswell 1989:57 et suiv.) démontre que pour ce type de matrices carrées non-négatives, il existe un ensemble de racines (ou valeurs propres) du polynôme. Un vecteur propre à droite et un vecteur propre à gauche, avec tous leurs termes non-négatifs, sont associés à la valeur propre λ_1 (notée couramment λ) de plus grande valeur absolue. λ représente le taux de multiplication et peut correspondre à la *fitness* d'un groupe homogène de phénotypes. *Son* vecteur propre à droite \mathbf{w} représente la structure stable d'âges et *son* vecteur propre à gauche \mathbf{v} représente la valeur reproductive par classe d'âge.

Pour ce qui est de la structure d'âges, les équations (1.8b) et (1.8c) peuvent se réécrire :

$$\mathbf{N}_t = \lambda \mathbf{N}_{t-1} = \lambda^t \mathbf{N}_0 \quad (1.8d)$$

Des équations (1.8b) et (1.8d) découle le **polynôme caractéristique** $\phi(\lambda)$ de la matrice de Leslie, écrit ici uniquement pour les vecteurs \mathbf{w}_i (ici notés \mathbf{N}) associés à la droite des valeurs propres λ_i :

$$\begin{aligned} \mathbf{L} \mathbf{N} - \lambda \mathbf{N} &= (\mathbf{L} - \lambda \mathbf{I}) \mathbf{N} = 0 \\ \Leftrightarrow \det(\mathbf{L} - \lambda \mathbf{I}) &= |\mathbf{L} - \lambda \mathbf{I}| = 0 = \phi(\lambda) \end{aligned} \quad (1.9a)$$

dont l'expansion est :



$$\phi(\lambda) = \lambda^\omega - f_1 \lambda^{\omega-1} - \sum_{i=2}^{\omega} f_i S_2 S_3 \cdots S_i \lambda^{\omega-i} = 0 \quad (1.9b)$$

Considérant la matrice d'Usher d'ordre ω , il convient de noter que l'expansion du polynôme est plus complexe car ω termes s'ajoutent à l'équation :

$$\begin{aligned} \phi(\lambda) = & (-1)^\omega \left[\lambda^\omega + \lambda^{\omega-1} (-S_{\omega+1} - f_1) \right. \\ & + \lambda^{\omega-2} (f_1 S_{\omega+1} - f_2 S_2) \\ & + \lambda^{\omega-3} (f_2 S_2 S_{\omega+1} - f_3 S_2 S_3) \\ & + \lambda^{\omega-4} (f_3 S_2 S_3 S_{\omega+1} - f_4 S_2 S_3 S_4) \\ & \dots \\ & + \lambda^{\omega-(\omega-2)} (f_{\omega-3} S_2 S_3 \cdots S_{\omega-3} S_{\omega+1} - f_{\omega-2} S_2 S_3 \cdots S_{\omega-2}) \\ & + \lambda^{\omega-(\omega-1)} (f_{\omega-2} S_2 S_3 \cdots S_{\omega-2} S_{\omega+1} - f_{\omega-1} S_2 S_3 \cdots S_{\omega-1}) \\ & \left. + \lambda^0 (f_{\omega-1} S_2 S_3 \cdots S_{\omega-1} S_{\omega+1} - f_\omega S_2 S_3 \cdots S_\omega) \right] \end{aligned}$$

$$\phi(\lambda) = \sum_{i=0}^{\omega} \lambda^{\omega-i} \text{tr}_i \{\mathbf{L}\} \quad (1.9c)$$

où $\text{tr}_i \{\mathbf{L}\}$ est l' i ème trace de la matrice, $\text{tr}_0 \{\mathbf{L}\} = 1$, $\text{tr}_1 \{\mathbf{L}\}$ la somme des mineurs principaux d'ordre un (composantes diagonales) de \mathbf{L} , $\text{tr}_2 \{\mathbf{L}\}$ la somme des mineurs principaux d'ordre deux de \mathbf{L} , $\text{tr}_3 \{\mathbf{L}\}$ la somme des mineurs principaux d'ordre trois de \mathbf{L} , ..., et $\text{tr}_\omega \{\mathbf{L}\} = \det(\mathbf{L})$ (Pearl 1967).

Un chemin de traverse pour retrouver l'équation (1.3) de Lotka plus directement consiste à réécrire la première des équations (1.8a) : $n_1(t) = \sum_{\alpha}^{\omega} f_i n_i(t-1) = \sum_{\alpha}^{\omega} \left[f_i n_1(t-i) \prod_{j \geq 2}^i S_j \right]$ laquelle, sous l'hypothèse de croissance exponentielle devient $\lambda^i n_1 = \sum_{\alpha}^{\omega} \left[f_i \lambda^{t-i} n_1 \prod_{j \geq 2}^i S_j \right]$ et se simplifie :

$$1 = \sum_i \lambda^{-i} f_i \prod_{j \geq 2}^i S_j = \psi(\lambda) \quad (1.10)$$

où $\lambda^{-i} = e^{-ri}$, $\prod_{j=2}^i S_j = l_{i \geq 2}$ et $f_i = m_i S_1$. $\psi(\lambda)$ est telle que, lorsqu'elle vaut 1, la plus grande racine λ_1 correspond au taux asymptotique de multiplication. On peut donc établir à partir de



cette équation (1.10), les mêmes équations que celles pour R_0 (avec $\lambda = 1$) et pour les durées de génération (éq. 1.4, 1.5 et 1.6).

La relation entre le polynôme caractéristique de Leslie (éq. 1.9) et l'équation de renouvellement de Lotka (éq. 1.3) peut s'exprimer formellement comme suit :

$$\phi(\lambda) = (-1)^\omega [1 - \psi(r)] \quad (1.11)$$

1.1.2.5. Vitesse d'approche vers la structure stable

Puisque les modèles démographiques permettent d'obtenir le taux de multiplication, les valeurs reproductives et la structure asymptotiques, on se pose la question : à quel point une population est éloignée de *son* structure *stable* ? Pour y répondre, réécrivons l'équation (1.8d) comme une combinaison linéaire des vecteurs propres à droite considérant l'ensemble des valeurs propres :

$$\begin{aligned} \mathbf{N}_0 &= c_1 \mathbf{w}_1 + c_2 \mathbf{w}_2 + \dots + c_\Omega \mathbf{w}_\Omega = \mathbf{W} \mathbf{c} \\ \text{et } \mathbf{N}_1 &= \mathbf{L} \mathbf{N}_0 = \lambda \mathbf{N}_0 \\ \Rightarrow \mathbf{N}_1 &= \lambda_1 c_1 \mathbf{w}_1 + \lambda_2 c_2 \mathbf{w}_2 + \dots + \lambda_\Omega c_\Omega \mathbf{w}_\Omega \\ \Rightarrow \mathbf{N}_2 &= \lambda_1^2 c_1 \mathbf{w}_1 + \lambda_2^2 c_2 \mathbf{w}_2 + \dots + \lambda_\Omega^2 c_\Omega \mathbf{w}_\Omega \\ &\dots \\ \Rightarrow \mathbf{N}_t &= \sum_{i=1}^{\Omega} \lambda_i^t c_i \mathbf{w}_i \end{aligned} \quad (1.12a)$$

où \mathbf{W} est la matrice des vecteurs propres \mathbf{w}_i à droite et \mathbf{c} un vecteur de constantes c_i dont les valeurs dépendent du vecteur initial \mathbf{N}_0 (Caswell 1989). Considérant que $\lambda_1 \geq |\lambda_i|$ pour $i = 2, 3, \dots, \Omega$, on divise l'équation précédente par λ_1^t :

$$\begin{aligned} \frac{\mathbf{N}_t}{\lambda_1^t} &= c_1 \mathbf{w}_1 + \left(\frac{\lambda_2}{\lambda_1}\right)^t c_2 \mathbf{w}_2 + \dots + \left(\frac{\lambda_\Omega}{\lambda_1}\right)^t c_\Omega \mathbf{w}_\Omega \\ \Rightarrow \lim_{t \rightarrow \infty} \left[\frac{\mathbf{N}_t}{\lambda_1^t} \right] &= c_1 \mathbf{w}_1 \end{aligned} \quad (1.12b)$$

et on montre que la dynamique à long terme d'une population est dominée par la plus grande valeur propre λ_1 et par *ses* vecteurs propres à droite et à gauche, résultat connu comme le



théorème ergodique fort (Cohen 1979). Par conséquent, plus la valeur de λ_1 est élevée par rapport aux λ_i , plus la population atteint rapidement sa structure stable. D'où la définition du *damping ratio*:

$$\rho = \frac{\lambda_1}{|\lambda_2|} \quad (1.13a)$$

qui permet d'écrire que $\lim_{t \rightarrow \infty} \left[\frac{\mathbf{N}_t}{\lambda_1^t} - c_1 \mathbf{w}_1 \right] \rightarrow c_2 \rho^{-t} \mathbf{w}_2$ et par conséquent :

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \left\| \frac{\mathbf{N}_t}{\lambda_1^t} - c_1 \mathbf{w}_1 \right\| = C e^{-t \ln \rho} \quad (1.13b)$$

où C est une constante. La **convergence** est donc géométrique avec un taux $\ln \rho$ (Caswell 1989:69-70)

1.1.2.6. Sensibilité de λ aux variations des éléments de la matrice

Un aspect important de l'analyse des modèles matriciels est de savoir le degré d'influence des variations des valeurs des éléments a_{ij} de la matrice sur la valeur de λ . Des variations de la fécondité et/ou de la survie peuvent se produire par des variations environnementales, ou bien on peut souhaiter les induire pour de raisons de gestion. Par ailleurs, des erreurs dans les estimations de la survie et/ou de la fécondité entraînent des erreurs dans l'estimation de λ . Il convient donc de savoir l'importance relative de chacun des paramètres à l'intérieur de la matrice dans la détermination de la valeur de λ .

Les vecteurs propres, en plus de renseigner sur les valeurs reproductives et la structure stable d'une population, offrent information sur la sensibilité du taux asymptotique de multiplication λ aux variations des éléments a_{ij} de la matrice. Réécrivons donc l'équation (1.8d) en considérant tous les vecteurs propres à droite (comme dans les équations 1.12) : $\mathbf{L} \mathbf{w}_i = \lambda_i \mathbf{w}_i$. Ensuite, enlevant le sous-indice par souci de simplicité, calculons les produits scalaires des dérivées de cette équation du vecteur propre à droite par le vecteur propre à gauche (Caswell 1989:120-121) :

$$\langle \mathbf{L}(d\mathbf{w}), \mathbf{v} \rangle + \langle (d\mathbf{L})\mathbf{w}, \mathbf{v} \rangle = \lambda \langle (d\mathbf{w}), \mathbf{v} \rangle + \langle (d\lambda)\mathbf{w}, \mathbf{v} \rangle \quad (1.14a)$$



que l'on peut simplifier comme :

$$d\lambda = \frac{\langle (d\mathbf{L})\mathbf{w}, \mathbf{v} \rangle}{\langle \mathbf{w}, \mathbf{v} \rangle} \quad (1.14b)$$

Si l'on considère uniquement l'élément a_{ij} de la matrice –pendant que tous les autres restent constants– et en divisant de deux cotés par ∂a_{ij} on obtient les dérivées partielles:

$$\frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}} = \frac{v_i w_j}{\langle \mathbf{w}, \mathbf{v} \rangle} = \delta_{ij} \quad (1.14c)$$

C'est-à-dire que les sensibilités δ_{ij} de la valeur propre λ aux variations des a_{ij} sont proportionnelles au produit de la i -ème valeur reproductive et le j -ème élément de la structure stable (si l'on considère les vecteurs propres mises à l'échelle, le produit scalaire $\langle \mathbf{w}, \mathbf{v} \rangle = 1$ et le dénominateur peut être ignoré). Par conséquent, lorsque l'un des éléments de la matrice varie à $a_{ij} \pm \varepsilon$, la valeur propre change à $\lambda \pm \delta_{ij} \varepsilon$.

1.1.2.6. Bilan de la tradition démographique Euler-Lotka-Leslie

L'équation (1.3) est devenue la clef de voûte en biologie de populations et occupe une place prépondérante dans tous les textes d'écologie (Odum 1971, Krebs 1972, Margalef 1977). En 1930, Ronald FISHER identifie r , le paramètre malthusien, comme un estimateur efficace de la *fitness*. Depuis lors, $\psi(r)$ est l'équation de référence (e.g. Charlesworth 1980, Futuyma 1986, Maynard-Smith 1989, Charnov 1992, Stearns 1992, Rohf 1993).

Par ailleurs, comme on a pu le constater, la démographie développe d'abord ses modèles en temps continu (Keyfitz 1968), ce qui présente un intérêt certain pour l'étude des populations de grande taille (e.g. bactéries, levures, etc.). Mais les modèles en temps discret ont fini par s'imposer (Henny *et al.* 1970, Lebreton 1973, Eberhardt 1985) par la souplesse du cadre formel aux diverses extensions possibles y compris la gestion sur ordinateur, aux éventuelles méthodes d'ajustement pour l'estimation des paramètres nécessitant des algorithmes matriciels et des intervalles d'âge (généralement de cinq ans pour les populations humaines, voir Section 1.2) et à la nature discontinue dans le temps des données de terrain des populations non humaines.



De nombreuses extensions du modèle discret ont été proposées (voir Caswell 1989 pour une revue générale). Les plus connues sont la matrice de Lefkovitch (1965) qui utilise des classements autres que d'âges et la matrice d'Usher (1966, 1972) avec le dernier élément de la matrice supérieur à zéro. Mais on peut distinguer entre les approches déterministes (la plupart d'entre elles) et les approches stochastiques, entre les densité-indépendantes (la plupart d'entre elles) et les densité-dépendantes et enfin, entre les approches mono-sites (la plupart) et multi-sites (voir Tableau I pour un échantillonnage bibliographique classé).

Tableau 1.1
Bibliographie sélectionnée de modèles en temps discret

Type de modèle	Populations		Métapopulations
	Mono-site	Deux-sites	Multi-sites
Déterministe	1	2	3
Stochastique	1S	2S	3S
Dépendant de la densité	1D	2D	3D

Les références respectives se trouvent dans l'annexe A de ce Chapitre. L'annexe est divisé en trois groupes : 1 pour les modèles mono-site, 2 pour les modèles à deux sites, et 3 pour les modèles multi-sites ; certaines références sont répétées dans deux groupes.

1.1.3. Processus de ramification

1.1.3.1. Processus de ramification et probabilité d'extinction

L'origine de cette tradition semble avoir débuté (Jagers 1975) avec des mathématiciens français du XVII^e siècle, comme Benoiston de Châteauneuf qui a étudié le destin des familles nobles du X au XII siècles. Bienaymé a effectué la première approche mathématique au XIX^e siècle. Dans la seconde moitié de ce siècle, Galton, ayant considéré la possibilité d'interpréter l'extinction de lignées familiales de façon probabiliste, a posé en 1873 le problème à son ami le Révérend Watson, qui l'a envisagé à partir d'une itération de *fonctions génératrices*.

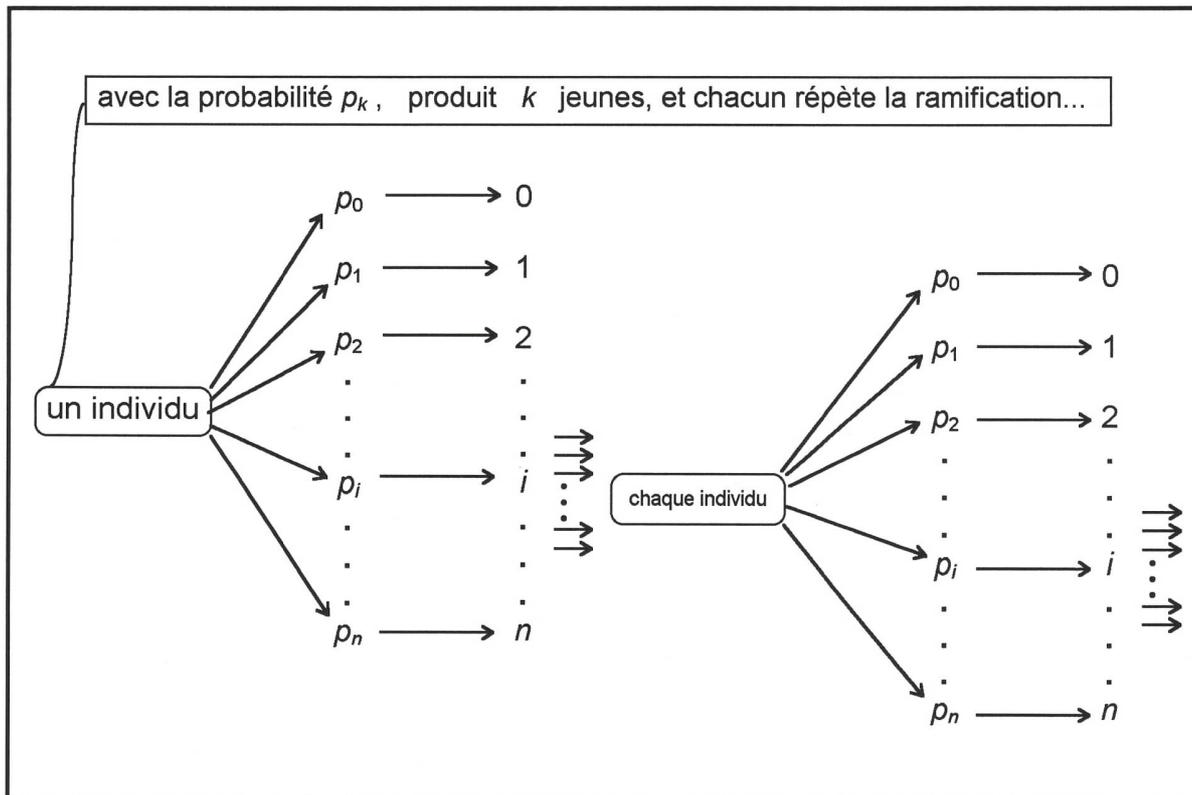


FIGURE 1.5. Processus de ramification généré par chaque individu reproducteur ou gène qui, avec une probabilité p_k , produit $k = 0, 1, 2, \dots$ individus ou copies, chacun(e) desquels(elles) produit encore k individus ou copies avec une probabilité p_k , continuant la ramification...

Plus tard, en 1922, Ronald Fisher a posé aussi ce problème dans son étude de la descendance d'un gène mutant. Haldane a trouvé la réponse correcte en 1927 : pour que la probabilité d'extinction q soit inférieure à 1, l'effectif moyen de la population doit augmenter. Ceci veut dire que les populations stationnaires, et à fortiori celles en décroissance, ont une probabilité d'extinction égale à 1.

Steffensen a publié en 1930 la première analyse complète de probabilités d'extinction, en réponse à un défi publié par Erlang en 1929 ; leurs notations sont encore utilisées. Considérant l'indépendance entre individus et supposant que chaque individu (ou gène) peut produire k descendants avec une probabilité p_k (Figure 1.5), on modélise la probabilité q qu'une lignée s'éteigne comme *la plus petite racine non-négative* de l'équation :

$$f(s) = \sum_k p_k s^k = s \tag{1.15a}$$

q serait inférieur à 1 si, et seulement si, $\lambda = f'(1) > 1$.



1.1.3.2. Fonctions génératrices

Les fonctions génératrices constituent un outil mathématique très puissant et souple. Elles sont largement utilisées dans la théorie des équations intégrales et différentielles et dans le calcul des probabilités par DeMoivre et Laplace (Feller 1968:264 et suiv.), ou comme génératrices des moments factoriels (Mood *et al.* 1974:79-80). Par différentiation, elles permettent d'obtenir sous forme condensée l'espérance et la variance d'une variable aléatoire discrète.

Soit X une variable aléatoire discrète qui prend les valeurs $k = 0, 1, 2, \dots$, avec une probabilité $P[X=k] = p_k$. Alors, on a une séquence p_k et on appelle *fonction génératrice de probabilité (pgf)* de X la fonction :

$$\begin{aligned} f(s) &= p_0 + p_1s + p_2s^2 + p_3s^3 + \dots \\ &= \sum_{k=0}^{\infty} p_k s^k \end{aligned} \tag{1.15b}$$

avec $0 \leq s \leq 1$ et $f(1) = 1$.

Lorsque l'on a deux variables aléatoires discrètes indépendantes X et Y , c'est-à-dire deux séquences p_k et q_k ayant respectivement pour fonctions génératrices $f(s)$ et $g(s)$, alors $X + Y$ a pour fonction génératrice $f(s) \times g(s)$ (Feller 1968:266-267). Soit $\mathcal{C}(s)$ cette pgf :

$$\mathcal{C}(s) = f(s) \times g(s) = \sum_{k=0}^{\infty} c_k s^k = \left(\sum_{k=0}^{\infty} p_k s^k \right) \times \left(\sum_{k=0}^{\infty} q_k s^k \right) \tag{1.15c}$$

Si l'on a une somme de n variables aléatoires indépendantes équidistribuées X_1, X_2, \dots, X_n , chacune de pgf $f(s)$, alors la pgf de la somme –à partir du théorème des probabilités composées– est $[f(s)]^n$. Mais si n est aussi lui-même une variable aléatoire de pgf $h(s)$, la somme $X_1 + X_2 + \dots + X_n$ a donc pour pgf une **composition** (*convolution* en anglais) de fonctions génératrices $h(f(s))$ (Lebreton 1981:191).

La variable s n'a pas d'intérêt en soi ni aucune signification particulière. Elle est un artefact et ne joue qu'un rôle technique. Si l'on dérive l'équation (1.15b) en $s = 1$, on obtient l'espérance de la variable aléatoire :

$$f'(s) = \sum_{k \geq 0} k p_k s^{k-1}$$



$$f'(1) = \sum_{k \geq 0} k p_k = E[X] \quad (1.16a)$$

Ensuite, sachant que la variance d'une variable aléatoire peut s'exprimer en termes d'espérances comme $Var[X] = E[X^2] - E^2[X]$, on calcule la dérivée seconde de l'équation (1.15b) en $s = 1$ pour obtenir la variance en termes de $f(s)$:

$$f''(s) = \sum_{k \geq 2} (k-1)k p_k s^{k-2} = \sum_{k \geq 2} k^2 p_k s^{k-2} - \sum_{k \geq 2} k p_k s^{k-2}$$

$$f''(1) = \sum_{k \geq 1} k^2 p_k - \sum_{k \geq 1} k p_k = E[X^2] - E[X]^2$$

d'où $Var[X] = f''(1) + f'(1) - (f'(1))^2 \quad (1.16b)$

1.1.3.3 Matrice de Leslie et fonctions génératrices

On peut modéliser les probabilités de survie et de fécondité à rentrer dans la matrice de Leslie –supposant que les individus sont indépendants les uns des autres–, à l'aide des fonctions génératrices. Ces fonctions permettent ainsi de modéliser, dans les populations itéropares, les transitions d'une classe d'âge vers la suivante –ou d'un stade donné vers le suivant dans le cas de populations structurées en stades–, ainsi que les contributions de chaque classe à la croissance de la population (Lebreton 1981:39-50).

Si chaque individu s de classe d'âge i est représenté par une variable aléatoire de fonction génératrice $f(s_i)$, alors n individus sont représentés par $[f(s_i)]^n$. Et selon la règle de composition des fonctions génératrices, si le nombre n d'individus s de classe d'âge i est lui-même une variable aléatoire qui suit une loi de probabilité de fonction génératrice $h(s_i)$, l'effectif de ce type d'individus suit une loi de fonction génératrice $h(f(s_i))$.

Il suffit donc d'exprimer les probabilités de transition d'une classe d'âge à la suivante –en tenant compte des nouveaux-nés–, ainsi que les probabilités de se reproduire les individus de chaque classe, à l'aide de fonctions génératrices. Si l'effectif de départ des classes d'âge est k_1, k_2, \dots, k_n , sa fonction génératrice est $s_1^{k_1} \times s_2^{k_2} \times \dots \times s_n^{k_n}$. Une saison de reproduction et une



saison interuptiale ayant passé, après avoir subi toutes les probabilités de transition exprimés par les compositions adéquates de fonctions génératrices, qu'on note $\varphi_i^{k_i}$, la distribution des effectifs a pour *pgf* $\varphi_1^{k_1} \times \varphi_2^{k_2} \times \dots \times \varphi_n^{k_n}$. Et en général, entre deux pas de temps successifs, si l'effectif au temps $t-1$ a pour *pgf* $\mathcal{F}_{t-1}(s_1, s_2, \dots, s_n)$, au temps t on a donc (Lebreton 1981:43, Heyde & Schuh 1978) :

$$\mathcal{F}_t(s_1, s_2, \dots, s_n) = \mathcal{F}_{t-1}(\varphi_1, \varphi_2, \dots, \varphi_n) \quad (1.17)$$

modèle connu des mathématiciens comme un processus multi-type Bienaymé–Galton–Watson ou *processus de ramification en temps discret à nombre fini de types* (Lebreton 1981:43, Jagers 1975).

Finalement, si l'on définit Z_1, Z_2, \dots, Z_n variables aléatoires représentant l'effectif d'une population pour chaque classe d'âge 1, 2, ..., n , ayant pour fonction génératrice $\mathcal{F}(s_1, s_2, \dots, s_n)$, alors l'espérance $E[Z_1, Z_2, \dots, Z_n]$ des variables aléatoires est $\mathcal{F}'(1, 1, \dots, 1)$ et on peut retrouver l'équation de la matrice de Leslie (éq. 1.8b) :

$$\begin{bmatrix} E[Z_1] \\ E[Z_2] \\ \vdots \\ E[Z_{n-1}] \\ E[Z_n] \end{bmatrix}_t = \begin{bmatrix} \Theta_1 \Phi_1 q & \Theta_2 \Phi_2 q & \dots & \dots & \Theta_n \Phi_n q \\ p_1 & 0 & \dots & \dots & 0 \\ 0 & p_2 & \ddots & \vdots & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & 0 & 0 \\ 0 & \dots & 0 & p_{n-1} & p_n \end{bmatrix} \begin{bmatrix} E[Z_1] \\ E[Z_2] \\ \vdots \\ E[Z_{n-1}] \\ E[Z_n] \end{bmatrix}_{t-1} \quad (1.18)$$

où Θ_i est la probabilité de transition vers la maturité sexuelle, Φ_i est la probabilité de succès reproductif, q est la survie des jeunes, et p_i est la probabilité de transition d'une classe d'âge vers la suivante. Ce modèle a été développé par Lebreton (1978 et 1981, Ch. 3) pour étudier la probabilité d'extinction de la population de cigogne blanche *Ciconia ciconia* d'Alsace. Ses résultats sont forts intéressants car, la prédiction selon laquelle « la souche naturelle de Cigogne blanche en Alsace serait donc très probablement éteinte en 1988 » (*ibid.* p. 47) ne s'est pas vérifiée car des individus reproducteurs obtenus à partir d'élevage ont été introduits. Cette introduction artificielle a donnée un aspect de stabilité apparente au niveau des effectifs, mais pas au niveau des paramètres démographiques (Kanyamibwa *et al.* 1990, Kanyamibwa 1991) ☆



Annexe bibliographique pour le Tableau 1.1

Groupe 1 : Monosite (1 – déterministe, 1S – stochastique, 1D – dépendant de la densité)

Bailey N.T.J. 1964. *The Elements of Stochastic Processes with Applications to the Natural Sciences.* New York: John Wiley & Sons.

1S – Stochastique, mono-site, un classique en processus de ramification et markoviens.

Beddington J. 1974. Age distribution and the stability of simple discrete time population models. *Journal of Theoretical Biology* 47: 65-74.

1 – Déterministe, mono-site, stabilité des modèles.

Bernardelli H. 1941. Population waves. *Journal of the Burma Research Society*, 31,2: 1-18.

1 – Déterministe, mono-site, vagues démographiques périodiques.

Byers R.E. & Hansell R.I.C. 1992. Stability-like Properties of Population Models. *Theor.Pop.Biol.* 42: 10-34.

1D – Attracteurs et repousseurs, mono-site, densité dépendant.

Caswell H. 1989. *Matrix Populations Models.* Massachusetts. Sin.Ass.Inc.Publ. USA.

1,1S, 1D – Déterministe, mono-site, stochastique, densité dépendant, histoires de vie, démographie évolutive.

Cooke D. & León J.A. 1976. Stability of Population Growth Determined by 2'2 Leslie Matrix with Density-Dependent Elements. *Biometrics* 32:435-442.

1D – Mono-site, densité-dépendant.

De Roos A.M., Dekmann O. & Metz J.A.J. 1992. Studying the dynamics of structured population models: a versatile technique and its application to *Daphnia*. *The American Naturalist*, 139, 1: 123-147.

1 – Déterministe, modèle matriciel en temps continu *escalator boxcar train*, mono-site, pour environnements fluctuants.

Gabriel W. & Bürger R. 1992. Survival of Small Populations under Demographic Stochasticity. *Theor.Pop.Biol.* 41: 44-71.

1S, 1D – Stochastique (Markov et Monte-Carlo), mono-site, densité dépendant, temps d'extinction pour populations de petite taille.

Goodman L.A. 1968. Stochastic models for the population growth of the sexes. *Biometrika* 55, 3:469-487.

1S – Stochastique, mono-site, taux vitaux structurés.

Groënendael J., Kroon H. & Caswell H. 1988. Projection Matrices in Population Biology. *TREE* 3-10:264-269.

1 – Déterministe, mono-site, histoires de vie.

Holt R.D. 1983. Models for Peripheral Populations: the Role of Immigration. In LEVIN, S. (Ed). *Population Biology, Lecture Notes in Biomathematics* 52:25-32.

1D – Déterministe, mono-site, densité dépendant, composante génétique.

Lebreton J.D. 1981 *Contribution à la dynamique des populations d'oiseaux. Modèles mathématiques en temps discret.* Thèse d'état ès sciences, Université Claude Bernard-Lyon I, France.

1, 1S, 1D – Modèles discrets, mono-site, déterministes et stochastiques dépendantes de la densité, processus de ramification multitype.

Lefkovich L.P. 1965. The study of population growth in organisms grouped by stages. *Biometrics* 21: 1-18.

1 – Déterministe, mono-site, extension du modèle matriciel pour populations structurées en stages.

Leslie P.H. 1945. On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika* 33: 183-212.

1 – Déterministe mono-site, modèle matriciel de base.

Leslie P.H. 1948a. Some further notes on the use of matrices in population mathematics. *Biometrika* 35: 213-245.

1 – Déterministe, mono-site.



- Leslie P.H. 1948b.** Distribution in time of the births in successive generations. *Journal of the Royal Statistical Society, Ser. A*, 91: 44-53.
1 –Déterministe, mono-site.
- Leslie P.H. 1966.** The intrinsic rate of increase and the overlap of successive generations in a population of gillemons (*Uria aalge* Pont.). *Journal of Animal Ecology*, 35: 291-301.
1 –Déterministe, mono-site, durées de génération pour les populations à générations chevauchées.
- Leslie P.H. 1959.** The properties of a certain lag type of population growth and the influence of an external random factor on a number of such populations. *Physiological Zoölogy*, 32,3: 151-159.
1D –Déterministe, mono-site, densité dépendant en environnements variables.
- Lewis E.G. 1942.** On the generation and growth of a population. *Sankhya*, 6: 93-96.
1 –Déterministe mono-site (précédent au modèle de Leslie).
- Liaw K.L. 1976.** Sensitivity analysis of discrete-time interregional population systems. *Demography* V.13,4: 521-539.
1 –Déterministe, mono-site, sensibilité des paramètres par rapport à la survie et la natalité.
- May R.M. 1973.** Stability in randomly fluctuating versus deterministic environments. *The American Naturalist* V.107, 957 : 621-650.
1S –Stochastique, mono-site, environnements variables.
- Piñeiro D., Martínez-Ramos M. & Sarukhán J. 1984.** A population model of *Astrocaryum mexicanum* and a sensitivity analysis of its finite rate of increase. *Journal of Ecology* 72,3: 977-991.
1 –Déterministe, mono-site, structuré en stages (type Lefkovitch).
- Pollard J.H. 1966.** On the use of the direct matrix product in analysing certain stochastic population models. *Biometrika* 53: 397-415.
1S –Stochastique, mono-site, processus de ramification Galton-Watson multi-type.
- Roughgarden J., Iwasa Y. & Baxter C. 1985.** Demographic theory for an open marine population with space-limited recruitment. *Ecology* 66(1): 54-67.
1D –Déterministe, mono-site, accroissement densité-dépendant pour une population marine ouverte.
- Sarukhán J. & Gadgil M. 1974.** Studies on plant demography: *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L. and *R. acris* L. III. A mathematical model incorporating multiple modes of reproduction. *Journal of Ecology* 62,3: 921-936.
1 –Déterministe, mono-site, extension du modèle type Lefkovitch pour inclure simultanément production de graines et propagation végétative.
- Shiao-Yen Wu L. & Botkin D.B. 1980.** Of elephants and men: a discrete, stochastic model for long-lived species with complex life histories. *The American Naturalist* 116, 6: 831-849.
1S –Stochastique, mono-site, multi-stages.
- Smouse P.E. & Weiss K.M. 1975.** Discrete demographic models with density-dependent vital rates. *Oecologia* (Berl.) 21:205-218.
1 –Déterministe, mono-site, à taux vitaux densité-dépendants.
- Söndgerath D. & Ritcher O. 1990.** An extension of the Leslie Matrix Model for describing population dynamics of species with several development stages. *Biometrics* 46: 595-607.
1 –Déterministe, mono-site, multi-stages, processus multi Leslie.
- Sykes Z.M. 1969.** On discrete stable population theory. *Biometrics* 25: 285-293.
1 –Déterministe, mono-site, fécondité périodique, comportement asymptotique.
- Tuljapurkar S. 1989.** An uncertain life: Demography in random environments. *Theoretical Population Biology* 35: 227-294.
1, 1S –Déterministe et stochastique, mono-site, à taux vitaux aléatoires.
- Usher M.B. 1966.** A matrix approach to the management of renewable resources, with special reference to selection forests. *J. Appl. Ecol.* 3: 355-367.
1 –Déterministe, mono-site, gestion de ressources. (Avec un terme comparable à l'âge de stabilisation des paramètres).
- Usher M.B. 1969.** A matrix model for forest management. *Biometrics* 25: 309-315.
1 –Déterministe, mono-site, structuré en tailles, gestion de ressources.



Usher M.B. 1972. Developments in the Leslie Matrix Model. In JEFFERS, J.N.R. (Ed) *Mathematical Models in Ecology*: 26-60. Oxford: Blackwell Scientific Publications.

1 –Déterministe, mono-site, extension du modèle de Leslie considérant l'âge de stabilisation des paramètres, revue générale des modèles matriciels, réponses des populations à l'exploitation.

Van de Pol F. & Langeheine R. 1989. Mixed Markov Models, Mover-Stayer Models and the EM Algorithm. In R. Coppi & S. Bolasco (éds) *Multiway Data Analysis* 485-495. Elsevier Sc.Pub. North-Holland.

1S –Stochastique, mono-site, probabilités de transition entre *movers* et *stayers*, estimation des paramètres.

Williamson M.H. 1959. Some extensions in the use of matrices in population theory. *Bull. Math. Biophys.* 21: 13-17.

1 –Déterministe, modèle de base incluant les deux sexes.

Groupe 2 : Deux-sites (2– déterministe, 2S– stochastique, 2D– dépendent de la densité)

Brown J.L. 1969. The buffer effect and productivity in tit populations. *The American Naturalist* 103: 347-354.
2 –Déterministe, source-puits ("buffer effect"), deux-sites.

Davis G.J. & Howe R.W. 1992. Juvenile Dispersal, Limited Breeding Sites, and the Dynamics of Metapopulations. *Theor.Pop.Biol.* 41: 184-207.

2, (3) –Déterministe, modèles BIDE (*birth-immigration-death-emmigration*), source-puits, multi-sites, dynamique de métapopulations.

Lebreton J.D. & González-Dávila G. 1993. An Introduction of Models of Subdivided Populations. *Journal of Biological Systems*, 1,4:389-423.

2D, (3D) –Déterministe, deux-sites à multi-sites, dépendant de la densité, rôle de la migration dans la stabilité démographique.

Pulliam H.R. 1988. Sources, sinks, and populations regulation. *American Naturalist* 132: 652-661.

2, (3) –Déterministe, source-puits, BIDE, multi-sites.

Pulliam H.R. & Danielson B.J. 1991. Sources, sinks, and habitat selection: a landscape perspective on population dynamics. *American Naturalist* 137: S50-S66.

2 –Déterministe, deux-sites, source-puits, *ideal free distribution*.

Groupe 3 : Multi-sites (3– déterministe, 3S– stochastique, 3D– dépendent de la densité)

Álvarez-Buylla E.R. 1994. Density dependence and patch dynamics in tropical rain forests: matrix models and applications to a tree species. *The American Naturalist* 143,1:155-191.

3, 3S, 3S –Déterministe, dépendant de la densité, stochastique, et multi-site.

Álvarez-Buylla E.R. & García-Barrios R. 1991. Seed and forest dynamics: a theoretical framework and an example from the neotropics. *The American Naturalist* 137,2: 133-154.

3, 3S –Déterministe, stochastique, et multi-site.

Auger P. 1985. Stability of interacting populations with age-class distributions. *Journal of Theoretical Biology* 112: 595-605

3 –Déterministe, multi-sites, inter espèces, entropie

Bailey N.T.J. 1968. Stochastic birth, death and migration processes for spatially distributed populations. *Biometrika* 55: 189-198.

3S –Stochastique, multi-sites, *random-walks* ou *stepping-stone* en une, deux et trois dimensions, à populations placées sur les entiers d'une, deux ou trois coordonnées.



- Caswell H. & Cohen J.E. 1991.** Disturbance, interspecific interaction, and diversity in metapopulations. *Biological Journal of the Linnean Society*, 42: 193-218.
3S –Généralisation du modèle de Levins, à transitions markoviennes, pour méta-communautés et des interactions hôte parasite, multi-sites.
- Cohen J.E. 1982.** Multiregional age-structured populations with changing vital rates: Weak and stochastic ergodic theorems. In K.C. Land & A. Rogers (éds), *Multiregional Mathematical Demography*: 477-503. Academic Press New York, USA.
3S –Stochastique, multi-site, taux vitaux variables.
- Davis G.J. & Howe R.W. 1992.** Juvenile Dispersal, Limited Breeding Sites, and the Dynamics of Metapopulations. *Theor.Pop.Biol.* 41: 184-207.
3 (2) –Déterministe, modèles BIDE (*birth-immigration-death-emmigration*), source-puits, multi-sites, dynamique de métapopulations.
- Land K.C. & Rogers A. (Eds) 1982.** *Multiregional Mathematical Demography*. Academic Press, New York.
3, 3S –Déterministe et stochastique, multi-sites, à taux vitaux aléatoires.
- Lebreton J.D. & González-Dávila G. 1993.** An Introduction of Models of Subdivided Populations. *Journal of Biological Systems*, 1,4:389-423.
3D, (2D) –Déterministe, deux-sites à multi-sites, dépendant de la densité, rôle de la migration dans la stabilité démographique.
- Lefkovich L.P. & Fahrig L. 1985.** Spatial characteristics of habitat patches and population survival. *Ecological Modelling* 30: 297-308.
3, 3S –Stochastique, multi-sites, gestion de ressources.
- Plane D.A. & Rogerson P.A. 1986.** Dynamic flow modelling with interregional dependency effects: an application to structural change in the U.S. migration system. *Demography* V.23,1:91-104.
3 –Déterministe, multi-sites, inter-régional, *core-peripheral migration model*, avec attractivité différentielle par région (à l'aide de matrices de probabilités de migration).
- Pulliam H.R. 1988.** Sources, sinks, and populations regulation. *American Naturalist* 132: 652-661.
3, (2) –Déterministe, source-puits, BIDE, multi-sites.
- Renshaw E. 1986.** A survey of stepping-stone models in population dynamics. *Advances in Applied Probability* 18: 581-627.
3S –Stochastique, multi-site, *stepping-stone, random walks*.
- Rogers A. & Castro L.J. 1976.** Model multiregional life tables and stable populations. *International Institute for Applied Systems Analysis*. Lanxenbutg, Austria.
3, 3D –Déterministe, multi sites, migration densité indépendante.
- Roughgarden J. & Iwasa Y. 1986.** Dynamics of a Metapopulation with Space-Limited Subpopulations. *Theor.Pop.Biol.* 29: 235-261.
3D –Déterministe, multi-site, accroissement densité-dépendant pour populations marines ouvertes.
- Usher M.B. & Williamson M.H. 1970.** A deterministic matrix model for handling the birth, death, and migration processes of spatially distributed populations. *Biometrics* 26: 1-12.
3 –Déterministe, BIDE, populations subdivisées, multi-sites, *stepping-stone, random walks*.
- Verboom J., Lankester K. & Metz J.A. 1991.** Linking local and regional dynamics in stochastic metapopulation models. *Biological Journal of the Linnean Society*, 42: 39-55.
3S –Stochastique, chaîne de Markov, mono-site, multi-site, métapopulation.



1.2. Tableaux de vie et projections matricielles étude de deux populations humaines (Mexique 1985 et France 1990)

1.2.1. Introduction

La construction de tableaux de vie des populations animales, notamment de vertébrés, requiert généralement des études à long terme afin de réunir les données nécessaires et suffisantes. En revanche, les données concernant les populations humaines, issues des recensements périodiques, permettent de montrer l'ensemble des résultats des modèles démographiques et offrent l'occasion de remarquer que la démographie humaine reste un point central de l'étude des interactions homme-environnement. Le choix des populations mexicaine et française se fonde sur le fait que la présente thèse est faite par un mexicain en France, mais aussi parce que l'une est en croissance et l'autre en décroissance, ce qui offre l'occasion d'apprécier des résultats contrastants.

Nous construisons donc les tableaux de vie pour deux populations humaines, celles du Mexique et de la France, à partir de données publiées par les Nations Unies dans le dernier Annuaire démographique 1991 (ONU 1992). Ceci nous permet de comparer deux régimes démographiques différents, notamment λ , r , R_0 , T , T_c , \bar{T} , l'espérance de vie \hat{e}_i , les valeurs reproductives v par classe d'individus et la structure stable \mathbf{N} de la population. A partir des colonnes 7 et 8 des tableaux des données (1.2 & 1.3) on estime la *fécondité* et à partir des tableaux de vie (1.4–1.7) on estime la *survie*, à inclure toutes deux dans la matrice de Leslie.

L'importance des tableaux de vie s'est généralisée dans le domaine de l'analyse des survies, notamment pour l'assurance vie, la santé publique, l'économie, la sociologie et l'histoire, la démographie et la biologie des populations. A partir des années 1950, les statisticiens réalisant des études de suivi médical ont attiré l'attention des biostatisticiens sur leurs méthodes, devenues un chapitre à part entière des méthodes statistiques (Chiang 1984).



Les méthodes se sont développées à partir du tableau de vie relatif à la population de Breslau (Pologne) publié au XVII^e siècle par l'astronome anglais Edmund Halley (1693). Antoine Deparcieux (1746) et Joshua Milne (1815) publient et comparent des tableaux de vie à régimes de mortalité différents. William Farr (1864) et George King (1902) uniformisent les méthodes. Lowell Reed et Margaret Merrel (1939) développent les techniques permettant d'élaborer les tableaux de vie abrégés (par groupe d'âge de 10 ou, plus couramment, de 5 ans). Enfin, Edward Deevey (1947) réalise la première évaluation des méthodes permettant de construire des tableaux de vie pour les populations animales. Aujourd'hui, parmi les méthodes les plus courantes, il convient citer celles standardisées par l'ONU (e.g. 1967) couramment utilisées par les organismes gouvernementaux chargés des études démographiques, celle de Keyfitz (1968), particulièrement précise grâce à une procédure itérative permettant d'estimer les taux de mortalité et celle de Chiang (1984) qui est peut-être la plus parcimonieuse.

1.2.2. Matériels

Dans l'Annuaire démographique 1991 (ONU 1992) on obtient les données sur la population totale, le nombre de naissances vivantes et par classe d'âge des mères, le nombre de décès d'enfants de moins d'un an par nombre de semaines de vie, le nombre total des décès dans la population et par classe d'âge. Pour la population mexicaine, les données complètes du recensement de 1990 n'étant pas encore disponibles, l'ONU publie les données relatives aux années 1985 de la population totale, 1986 des naissances et 1987 des décès (Tableau 1.2). Dans le cas de la population française toutes les données correspondent à l'année 1990 (Tableau 1.3).

1.2.3. Méthodes

1.2.3.1. Tableaux de vie

Les tableaux de vie (Tableaux 1.4–1.7) ont pour objectif de représenter les probabilités de décès ${}_nq_i$ des individus dans chaque intervalle d'âge $[i, i+n)$ (fermé à gauche, ouvert à droite), à partir des effectifs et du nombre de décès (Tableaux 1.2 et 1.3). On peut ainsi estimer la fonction de survie \widehat{l}_i de la population (Figure 1.6). Nous utilisons la méthode de Chiang (1984) car elle constitue une excellente simplification sans perte d'efficacité.

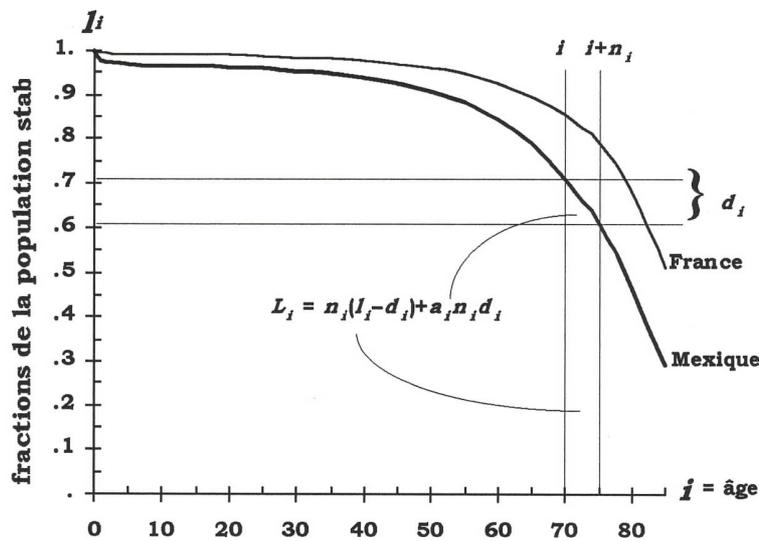


FIGURE 1.6. Courbes de survie des populations mexicaine (1985) et française (1990). Il apparaît la représentation graphique des diverses colonnes du tableau de vie.

Même si en général on s'intéresse uniquement aux femelles, les tableaux de vie concernent les 2 sexes (notés K et K' dans les Tableaux 1.2 et 1.3). Abrégés, ils sont constitués par groupes d'âge de cinq ans (sauf les deux premiers groupes, de un et quatre ans respectivement), à partir des rapports entre le nombre annuel de décès ${}_n D_i$ et la population vivante ${}_n K_i$ (notation usuelle où i correspond au groupe et n à la longueur de l'intervalle) Ces rapports constituent les taux de mortalité observés ${}_n M_i$. A partir de ceux-ci et du nombre moyen d'années vécues par ceux qui décèdent dans le intervalle d'âge ${}_n a_i$ (King 1902, Chiang 1984), on estime les probabilités de décès ${}_n \hat{q}_i$ du tableau de vie (Keyfitz 1968, Chiang *ibid.*). Les probabilités de décès ${}_n \hat{q}_i$ constituent les pivots servant de base aux calculs des autres colonnes du tableau de vie. Par souci de simplicité, nous n'écrirons désormais plus le sous-indice n , sauf s'il est nécessaire de le souligner.

La première colonne du tableau de vie (voir Tableaux 1.4–1.7) M_i est estimée par :

$$M_i = \frac{D_i}{K_i} \quad (1.19a)$$

Pour estimer la variance de M_i , il convient de rappeler que la variance d'un produit est le produit des variances et que $D_i \sim \text{Bin}(N_i, q_i)$ avec une espérance $E[D_i] = N_i q_i$ et une variance



$\sigma_{D_i}^2 = N_i q_i (1 - q_i)$. La population courante N_i et la probabilité de décès q_i étant inconnus, on peut estimer $E[D_i]$ par D_i et q_i par \hat{q}_i (Chiang 1967, et voir éq. 1.21a), d'où :

$$\begin{aligned} S_{M_i}^2 &= S_{K_i}^2 S_{D_i}^2 = \frac{1}{K_i^2} S_{D_i}^2 = \frac{1}{K_i^2} D_i (1 - \hat{q}_i) \\ \Rightarrow S_{M_i}^2 &= \frac{1}{K_i} M_i (1 - \hat{q}_i) \end{aligned} \quad (1.19b)$$

Pour la seconde colonne a_i , à l'heure actuelle il existe des estimations par type de pays (Chiang 1984, que nous utilisons) puisqu'il a été démontré qu'avec des régimes de mortalité semblables il est acceptable d'utiliser le même ensemble de valeurs (*ibid.*). Pour estimer directement les a_i il faudrait disposer des données classées par groupes d'âge de 1 an. En revanche, nous disposons des données (ONU 1992) pour estimer le temps moyen vécu par les enfants de moins de 1 an qui décèdent au cours de la première année de vie a_0 :

$$a_0 = \frac{\sum j}{365 \times \sum d} \quad (1.20)$$

soit le rapport entre la somme des jours vécus par les enfants décédés, et le total jours×enfants décédés pendant la période.

Pour la troisième colonne \hat{q}_i , la probabilité de décès dans la période :

$$\hat{q}_i = \frac{n_i M_i}{1 + (1 - a_i) n_i M_i} \quad (1.21a)$$

La variance de \hat{q}_i peut s'écrire $\sigma_{\hat{q}_i}^2 = q_i (1 - q_i) / N_i$ (Chiang 1967), et en estimant N_i par D_i / \hat{q}_i et q_i par \hat{q}_i on a :

$$S_{\hat{q}_i}^2 = \frac{1}{D_i} \hat{q}_i^2 (1 - \hat{q}_i) \quad (1.21b)$$

A partir de a_i , \hat{q}_i et une « racine » l_0 pour la fonction de survie (couramment $l_0 = 100\,000$), la quatrième colonne, c'est-à-dire le nombre d'individus vivants à chaque âge \hat{l}_i , est estimée comme :

$$l_{i+1} = l_i - d_i \quad (1.22)$$

La cinquième colonne, le nombre d'individus décédés dans la période :

$$d_i = l_i \hat{q}_i \quad (1.23)$$



La sixième colonne, à savoir le nombre d'années vécues par les survivants dans chaque période :

$$L_i = n_i (l_i - d_i) + a_i n_i d_i \quad (1.24a)$$

sauf pour le dernier intervalle d'âge, ouvert, que l'on peut calculer exactement :

$$L_\Omega = \frac{l_\Omega}{M_\Omega} \quad (1.24b)$$

La septième colonne correspond au nombre total d'années vécues au-delà de l'âge i :

$$T_i = L_i + L_{i+1} + \dots + L_\Omega \quad (1.25)$$

Enfin, l'espérance de vie à chaque âge est le rapport entre ce total et le nombre d'individus d'âge i dans la population :

$$\hat{e}_i = \frac{T_i}{l_i} \quad (1.26)$$

1.2.3.2. Projections démographiques

Les colonnes des tableaux de projection contiennent les paramètres de la *survie* S_i et de la *fécondité* f_i à inclure dans la matrice de Leslie. La survie est simplement le rapport des années-personnes entre deux intervalles d'âge successifs (Keyfitz 1968) (première colonne des Tableaux 1.8 & 1.9):

$$S_i = L_{i+1}/L_i \quad (1.27)$$

On calcule alors la fécondité brute directement à partir des tableaux de données (1.2 & 1.3) :

$$F_i = \frac{B_i}{K_i} \quad (1.28)$$

La fécondité nette f_i des femelles vivantes dans chaque intervalle d'âge $[i, i+5)$ doit tenir compte des variations du nombre d'individus pendant l'intervalle. Au cours des 5 années de l'intervalle de temps $[t, t+5)$, une quantité donnée de femmes y rentrent (les moins âgées) ou en sortent (les plus âgées). Quelques unes décèdent pendant la première année, d'autres pendant la seconde, la troisième... etc. Sous l'hypothèse selon laquelle la force de la mortalité agit uniformément, on utilise la moyenne arithmétique de cette population $K_i^{(t)}$ au début et à la fin de la période de cinq ans (il faut donc multiplier cette moyenne par 5). Puis, ce sont les femelles âgées de 15 à 50 ans, $K_{i \geq 15}^{(t)}$, qui donneront lieu à la population $K_0^{(t+1)}$ de nouvelles-nées (et de nouveaux-nés) au temps $t+1$. En effectuant la somme des contributions sur tous les âges, on obtient :



$$\frac{5}{2} \sum_{\alpha=5}^{\omega-5} \left(F_i + \frac{L_{i+5}}{L_i} F_{i+5} \right) K_i^{(t)} \quad (1.29a)$$

Simultanément, il faut tenir compte de la survie des nouvelles-nées (groupées dans l'intervalle $0 \leq \text{âge} < 5$), vers l'intervalle d'âge suivant $5 \leq \text{âge} < 10$, survie que l'on peut estimer au moyen du rapport entre ${}_5L_0$ le nombre d'années-enfants vécues dans l'intervalle $[0, 5)$ et l_0 le nombre de filles à l'origine multiplié par cinq car le premier intervalle est d'un an uniquement :

$$S_0 = \frac{{}_5L_0}{5l_0} \quad (1.29b)$$

Le produit des équations (1.29a) et (1.29b) donne $K_0^{(t+1)}$ (Keyfitz 1968) :

$$K_0^{(t+1)} = \frac{{}_5L_0}{2l_0} \sum_{\alpha=5}^{\omega-5} \left(F_i + \frac{L_{i+5}}{L_i} F_{i+5} \right) K_i^{(t)} \quad (1.29c)$$

La fécondité nette (troisième colonne) est donc estimée comme :

$$f_i = \frac{{}_5L_0}{2l_0} \left(F_i + \frac{L_{i+5}}{L_i} F_{i+5} \right) \quad (1.30)$$

La matrice de projection est d'ordre 18, de l'âge « zéro » à l'âge « au-delà de 85 » (comme indiqué dans les Tableaux 1.3–1.10). Elle est donc définie comme dans les équations (1.8a) et (1.8b) :

$$\begin{bmatrix} K_0^{t+1} \\ K_5^{t+1} \\ K_{10}^{t+1} \\ \dots \\ K_{50}^{t+1} \\ \dots \\ K_{85}^{t+1} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0 & \frac{{}_5L_0}{2l_0} \left(\frac{L_{10}}{L_5} F_{10} \right) & \frac{{}_5L_0}{2l_0} \left(F_{10} + \frac{L_{15}}{L_{10}} F_{15} \right) & \dots & \frac{{}_5L_0}{2l_0} F_{50} & 0 & \dots & 0 \\ \frac{L_5}{L_0} & 0 & \dots & \dots & 0 & \dots & \dots & \dots \\ 0 & \frac{L_{10}}{L_5} & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ \dots & 0 & \dots & \dots & 0 & \dots & \dots & \dots \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \frac{L_{55}}{L_{50}} & 0 & \dots & \dots \\ \dots & \dots & \dots & \dots & 0 & \dots & \dots & \dots \\ \dots & \dots \\ 0 & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \frac{L_{85}}{L_{80}} & 0 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} K_0^t \\ K_5^t \\ K_{10}^t \\ \dots \\ K_{50}^t \\ \dots \\ K_{85}^t \end{bmatrix} \quad (1.31)$$

Par conséquent, selon les équations (1.9b), (1.27), (1.30) et (1.31), le polynôme caractéristique de la matrice de projection est :



$$\phi(\lambda) = \lambda^{18} - \sum_{i=2}^{18} f_i S_2 S_3 \dots S_i \lambda^{18-i} \quad (1.32)$$

La solution du polynôme (1.32) et le calcul matriciel nous l'avons effectué à l'aide du logiciel ULM (Unified Life Models) (Legendre *et al.* 1993). Pour les deux populations, le Mexique et la France, nous présentons séparément les projections pour les populations féminine et masculine.

1.2.4. Résultats

1.2.4.1. Tableaux de vie

Les tableaux de vie des populations mexicaine et française, féminine (Tableaux 1.4 et 1.6) et masculine (Tableaux 1.5 et 1.7), indiquent les différences entre les régimes de mortalité \hat{q}_i (Figure 1.7) et entre les espérances de vie, e_i (Figure 1.8), selon le pays et le sexe. Les mâles présentent une probabilité de décès supérieure à celle des femelles, voire le double dans le cas de la France (Tableaux 1.4–1.7, colonne \hat{q}_i), et une longévité inférieure à celle des femelles (mêmes Tableaux, colonne e_i).

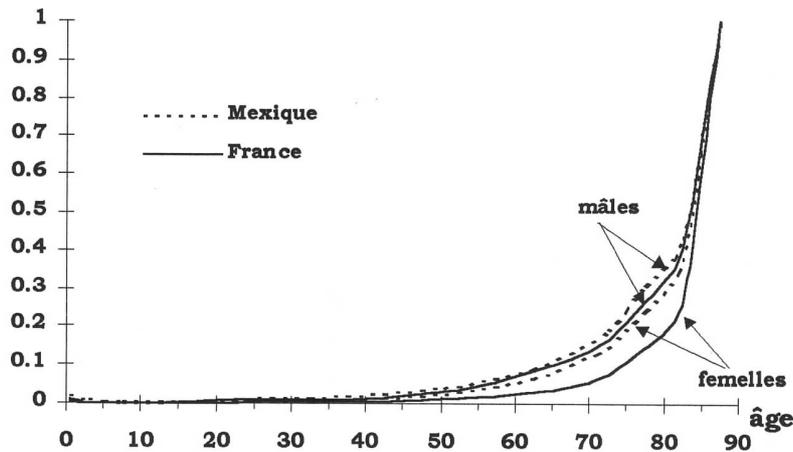


FIGURE 1.7. Courbes de mortalité pour le Mexique et pour la France. Etant donné que les hommes subissent une plus forte mortalité que les femmes, dans chaque cas, la courbe des hommes se situe au-dessus de celle des femmes.

Entre les deux pays, sexe à sexe, les valeurs des courbes de mortalité de la population française sont en-dessous de celles de la population mexicaine, alors que celles des espérances de vie sont au-dessus (mêmes Tableaux, Figures 1.7 & 1.8).

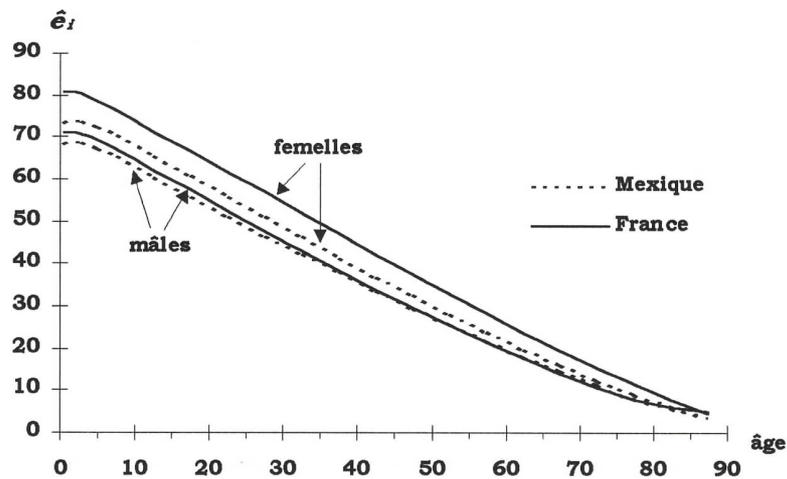


FIGURE 1.8. Les femmes sont plus longévives que les hommes. Courbes d'espérance de vie pour le Mexique et pour la France. Dans chaque cas, la courbe des femmes se situe au-dessus de celle des hommes.

1.2.4.2. Taux d'accroissement, valeur reproductive et durée de génération

A partir de la solution à l'équation (1.32), on obtient le taux asymptotique de multiplication λ_1 (première valeur propre de la matrice de projection) qui permet l'obtention d'autres paramètres (Tableaux 1.10).

La population mexicaine présente un régime de croissance avec $r > 0$, $R_0 > \lambda > 1$ et $T_c > T > \bar{T}$; en revanche, la française présente une décroissance avec $r < 0$, $R_0 < \lambda < 1$ et $T_c < T < \bar{T}$. Alors que pour la population mexicaine $\lambda = 1.023197$, $R_0 = 1.8816$ et $\bar{T} = 26.9$ (ajoutant 0.037 générations par année), pour la population française $\lambda = 0.995038$, $R_0 = 0.8663$ et $\bar{T} = 29.9$ (ajoutant uniquement 0.033 générations par année, Tableau 1.10).

Il existe une autre différence importante entre ces populations : celle en croissance atteint sa structure *stable* plus rapidement que celle en décroissance, comme l'indique la valeur de leurs *taux (annuel) de convergence* vers la stabilité : $\ln \rho = 0.0602$ et $\ln \rho = 0.0277$ respectivement (Tableau 1.10). En outre, la première population présente une structure stable avec plus d'individus dans les classes moins âgées, alors que dans la seconde la quantité la plus importante d'individus se situe dans les classes plus âgées (Tableau 1.10). Au niveau des valeurs reproductives, elles sont croissantes jusqu'à la classe de 20–25 ans dans la première



population, mais toutes décroissantes dans la seconde (même Tableau, Figure 1.9) ; il s'agit d'une caractéristique des populations en décroissance.

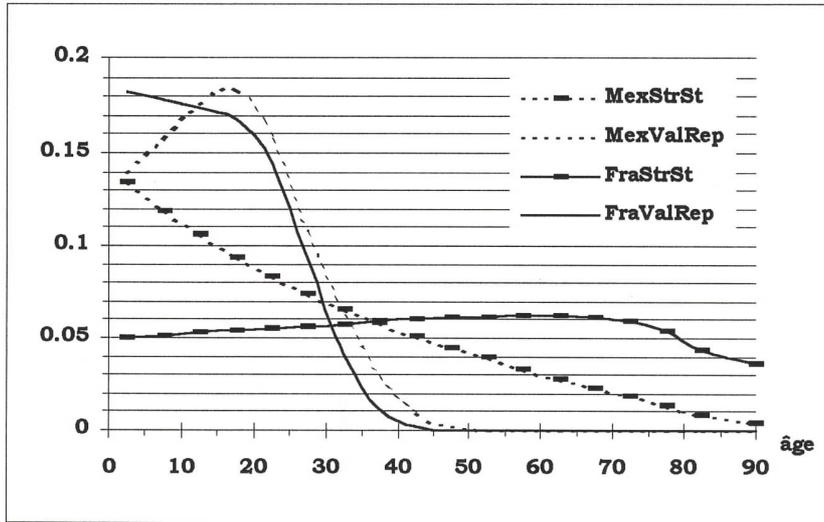


FIGURE 1.9. Structures stables et valeurs reproductives des populations mexicaine et française

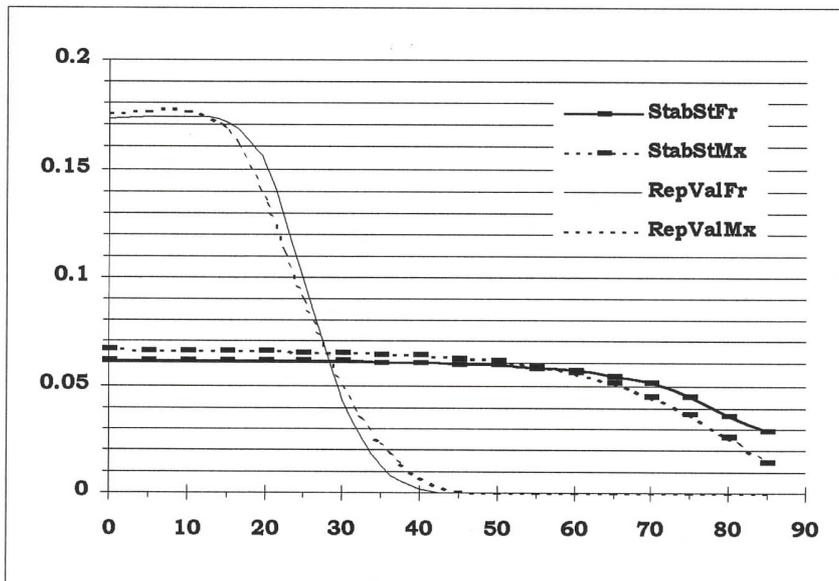


FIGURE 1.10. Si les populations mexicaine et française devenaient stationnaires tout en gardant leurs régimes de survie, la structure stable de la population mexicaine contiendrait des fractions supérieure de jeunes et inférieure de vieux par rapport à la française. Par conséquent, les individus de la population la plus longévive ont plus de *fitness* tardivement alors que les individus de la population la moins longévive ont plus de *fitness* précocement.

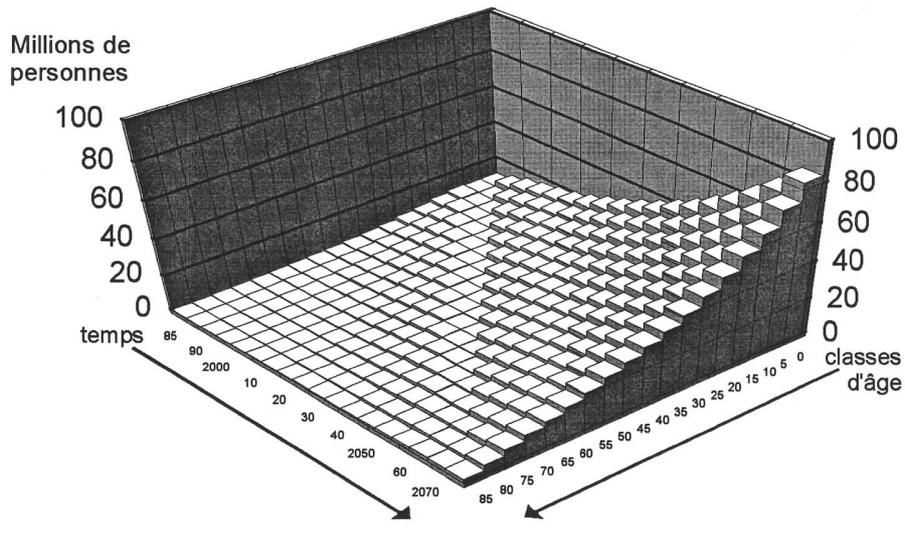


FIGURE 1.11. Projection 1985–2070 population mexicaine.

Sur le panneau temps–personnes (x, z) la courbe de natalité au cours du temps, correspond à l'évolution de la classe d'âge zéro. Le panneau classes d'âge–personnes (y, z) présente la structure d'âge observée en 1985, à partir de laquelle on effectue la projection en tenant compte des régimes de survie et de fécondité (Tableau 1.8). Le dernier histogramme au long de l'axe des classes d'âge est très proche de la structure stable asymptotique.

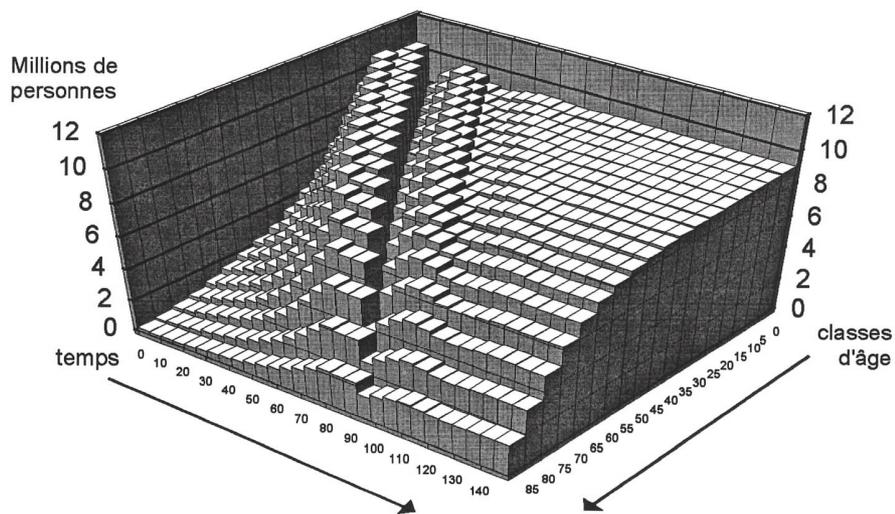


FIGURE 1.12. Population mexicaine ramenée à la stationnarité.

A partir de la structure et du régime de survie observés en 1985, projection de la population mexicaine considérant uniquement le 53.1% de la fécondité observée pour la ramener vers la stationnarité. A comparer avec la Figure 1.14 d'une population stationnaire avec régime de survie supérieur.



1.2.4.3. Projections matricielles

Pour montrer la façon d'obtenir certains paramètres, la cinquième colonne des Tableaux 1.8 et 1.9 affiche les termes ϕ_i (éq. 1.3) dont la somme donne R_0 , la sixième colonne les termes $\lambda^{-i}\phi_i$ dont la somme donne $\psi(\lambda)$ (éq. 1.11), et la septième colonne les termes $i\lambda^{-i}\phi_i$ dont la somme divisée par R_0 donne l'estimation de l'âge moyen des parents appartenant à une cohorte T_c (éq. 1.6). Nous avons réalisé les projections à l'aide du logiciel ULM (Figures 1.11 et 1.13).

La population mexicaine augmente (Figures 1.2 & 1.11) à un taux asymptotique annuel de multiplication $\lambda = 1.023197$, soit 2.3% par an. La population française en revanche diminue doucement (Figure 1.2 & 1.13) proche à la stationnarité avec $\lambda = 0.995038$, soit -0.5% par an. En termes de taux de remplacement ou de reproduction nette R_0 , les mexicaines ont en moyenne 1.88 filles, ou 3.78 enfants, pendant une durée de génération de 26.9 années, alors que les françaises ont 0.87 filles, ou 1.69 enfants, pendant une durée de génération de 29.9 (Tableau 1.10). L'effet de « vague » à la hausse ou à la baisse que produit chaque cohorte est clairement illustré avec une projection, pour chaque population, à partir d'une seule cohorte (Figures 1.15 & 1.16).

1.2.5. Discussion et conclusions

1.2.5.1. Taux asymptotique de multiplication

La population mexicaine est une « vague » qui continue à monter (Figure 1.11). Fondée sur son régime actuel de survie-fécondité, chaque nouvelle cohorte qui s'ajoute à la population produit des vagues populationnelles croissantes (Figure 1.15). La population française en revanche diminue doucement (Figure 1.13) non loin de la stationnarité, et chaque nouvelle cohorte, fondée sur son régime actuel de survie-fécondité, produit des vagues populationnelles décroissantes (Figure 1.16).

Rétrospectivement, il est intéressant d'observer les traces de l'histoire démographique de la population française dans le premier histogramme tridimensionnel de structure d'âge (panneau gauche de la Figure 1.13) : une chute de la survie il y a 75 ans (première guerre) et une autre il y a 50 ans (deuxième guerre). Après, il apparaît clairement que la natalité ralentit et commence même à diminuer.

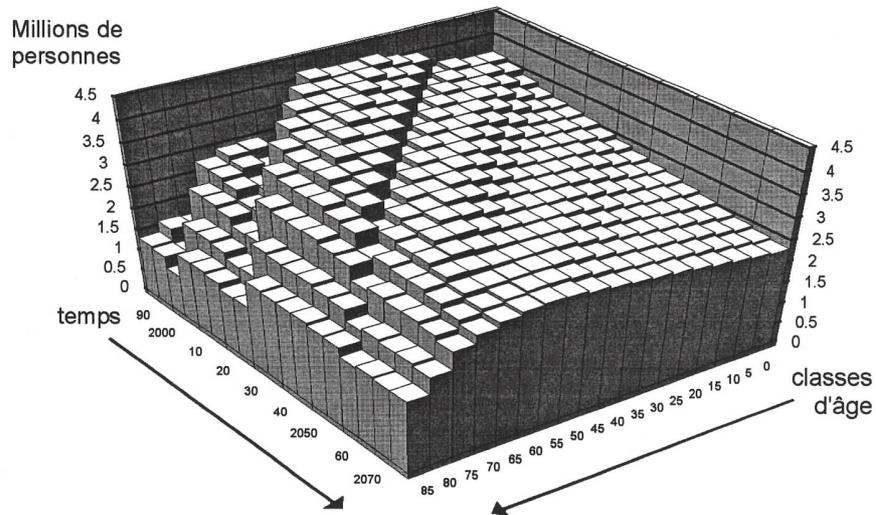
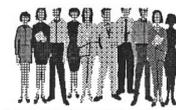


FIGURE 1.13. Projection 1990–2075 population française.

Sur le plan temps–personnes (x, z) la courbe de natalité (décroissante) au cours du temps, correspond à la classe d'âge « zéro ». Le plan classes d'âge–personnes (y, z) présente la structure d'âge observée en 1990, à partir de laquelle on effectue la projection en tenant compte des régimes de survie et de fécondité (Tableau 1.9). Le dernier histogramme le long de l'axe des classes d'âge est très proche de la structure d'âge asymptotiquement stable. Les bosses sur la surface de projection indiquent des changements importants dans la fécondité (donc des cohortes plus et moins nombreuses) au cours des décennies.

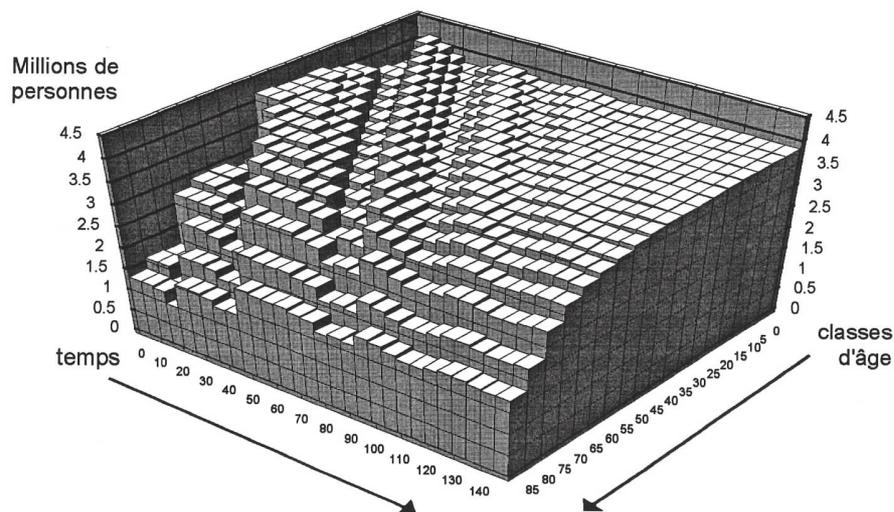


FIGURE 1.14. Population française ramenée à la stationarité.

A partir de la structure et du régime de survie observés en 1990, projection de la population française considérant 115.4% de la fécondité observée pour la ramener vers la stationarité. A comparer avec la Figure 1.12 d'une population stationnaire avec régime de survie inférieur.

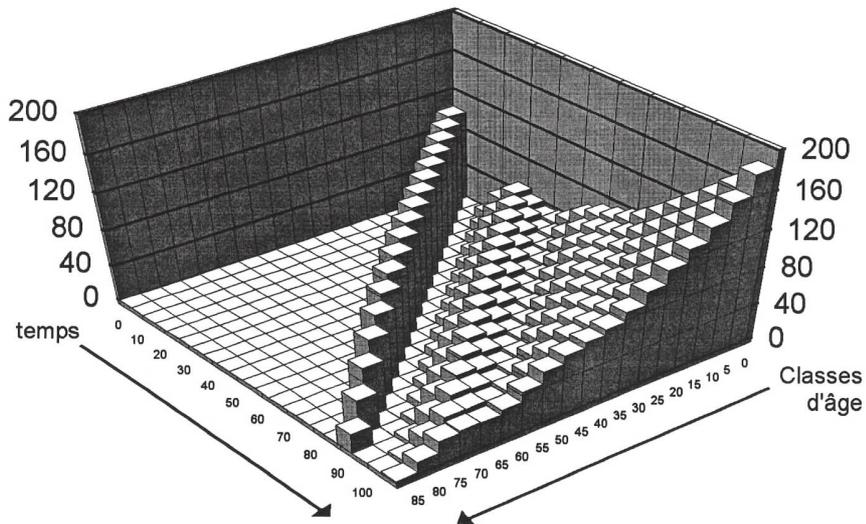


FIGURE 1.15. « Vagues » démographiques mexicaines.

100 ans de projection à partir d'une seule cohorte avec les régimes de survie et de fécondité de la population mexicaine de 1985. Dans la population mexicaine, chaque cohorte comporte une « vague » qui pousse vers le haut car $\lambda > 1$.

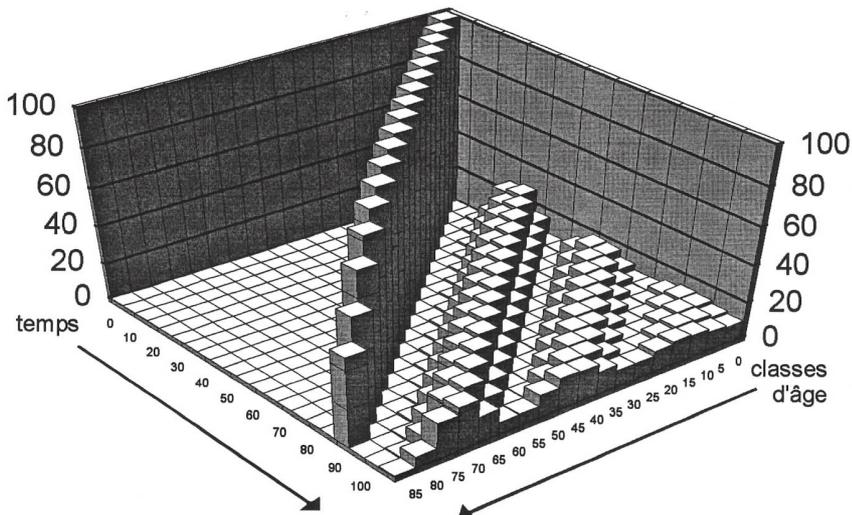


FIGURE 1.16. Vagues démographiques françaises.

100 ans de projection à partir d'une seule cohorte avec les régimes de survie et de fécondité de la population française de 1990. Dans la population française chaque cohorte comporte une « vague » qui descend car $\lambda < 1$.



Prospectivement, il convient de souligner que le taux de multiplication asymptotique λ ne coïncide en général pas avec le taux de multiplication observé GGR (*gross growth rate*) à court terme. Dans le cas de la population française, à partir de la génération 1990, les projections (le long de l'axe du temps) oscillent d'abord à la hausse et la population augmente $>1\%$ en moyenne pendant 20 ans avant de commencer à diminuer. En effet, les fractions de la structure observée font augmenter encore pendant quelques années une population à forte survie, même avec une natalité à la baisse. Ensuite, il lui faudra ~ 75 ans pour atteindre son taux de multiplication asymptotique. Cela est dû à l'importance relative des valeurs propres $\lambda_{i \geq 2}$ et des vecteurs associés $\mathbf{w}_{i \geq 2}$ à court terme qui expriment le degré de différence entre la structure observée et la structure *asymptotique stable*.

Le cas de la population mexicaine est particulièrement notable car il s'agit d'une population dont la natalité a diminué sensiblement au cours des deux dernières décennies (Figure 1.17). Nous avons estimé un taux *asymptotique* $\lambda = 1.0232$ soit 2.3% par an. Cette projection de la population à partir des paramètres estimés S_i et f_i , appliqués à la structure d'âges de l'effectif observé en 1985 prédit un effectif de 89.7×10^6 habitants pour 1990, équivalent à un $GGR = 2.9\%$ par an. Les Nations Unies ont pour leur part estimé à 86.2×10^6 cet effectif, considérant un $\overline{GGR} = 2.2\%$ pendant les années 1980 (ONU 1992). Cependant, les résultats du recensement de 1990 indiquent 81.1×10^6 habitants (INEGI 1990). La natalité a diminué donc plus que prévu, ce qui est un résultat très positif du point de vue de la politique démographique mise en place depuis deux décennies au Mexique. En effet, si le taux d'accroissement des espèces plus longévives est plus sensible aux variations de la survie que de la fécondité, pour réussir à le tempérer il faut réduire la natalité significativement (Figure 1.18).

Malheureusement, les données du recensement de 1980 ont été perdues dans le tremblement de terre de 1985. Le recensement de 1970 a indiqué 48.2×10^6 habitants (INEGI, bulletin daté 1992). Ceci suppose un $\overline{GGR} = 2.6\%$ par an pendant 20 ans pour atteindre les 81.1×10^6 de 1990. Sachant que la population mexicaine présentait un $GGR = 3.3\%$ pendant les années 1970 (coïncidant avec les taux plus élevés de l'Amérique Latine à l'époque, WRI 1990), il aurait fallu un $GGR \leq 2\%$ pendant les années 1980. Cela démontre que la natalité a diminué au Mexique beaucoup plus que prévu, particulièrement à partir de 1980 (Figure 1.17). Il semblerait que les chiffres de la population auraient été surestimés (par l'INEGI et par l'ONU) au cours des années 1980. Pour obtenir le taux d'accroissement de la population mexicaine de nos jours, il sera question de confirmer les données des années 1990, particulièrement celles relatives à la natalité.

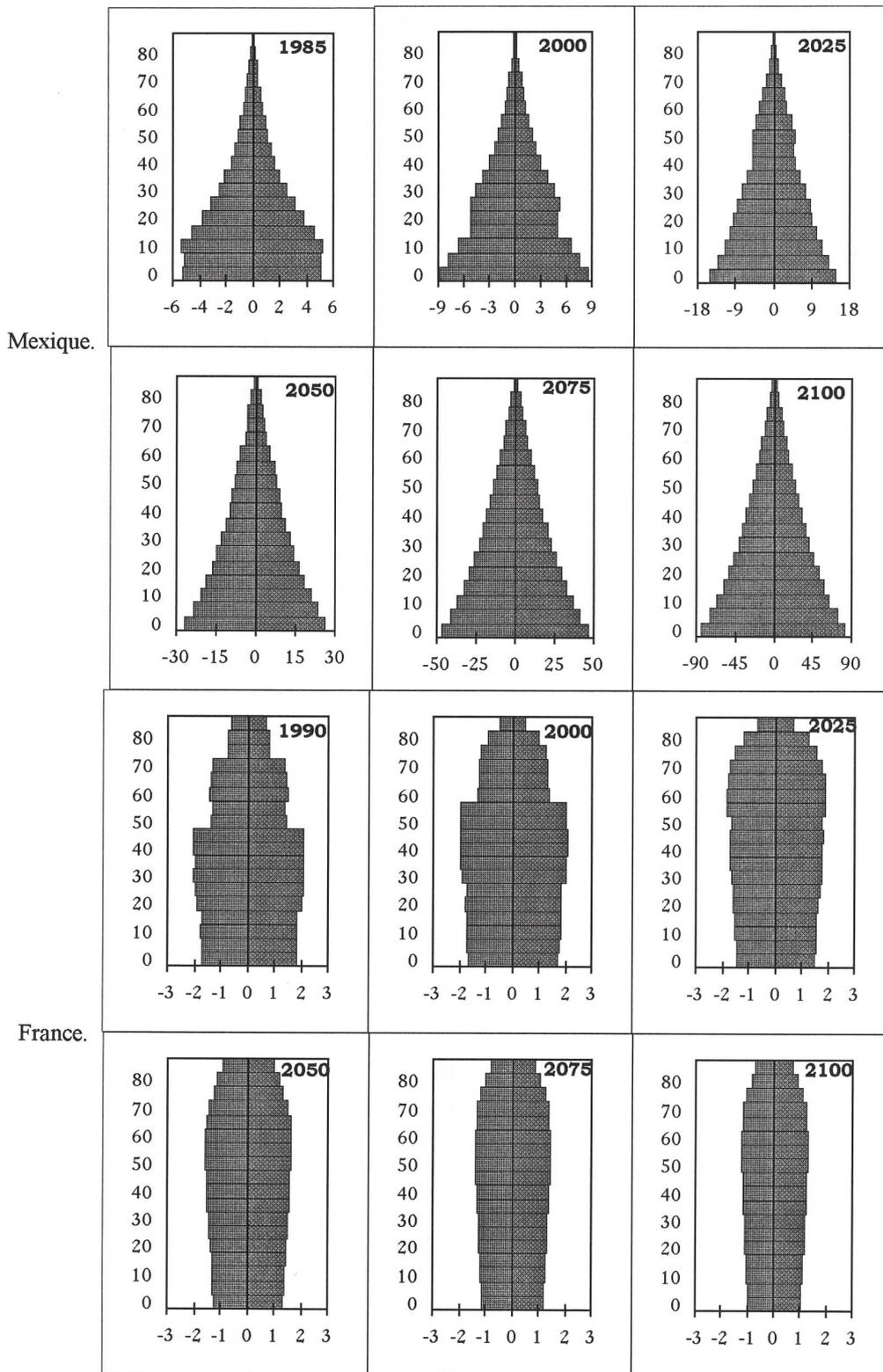


FIGURE 1.17. Progression vers la structure *stable* d'âges de deux populations. Mâles à gauche, femmes à droite. La projection pour la population mexicaine, vraie pyramide, montre le dessin typique des populations stationnaires ou en accroissement ; la population française suit un dessin en pyramide inversée, typique des populations en décroissement, montrant un déficit systématique de la base à la base de la pyramide. Il convient de noter que la natalité au Mexique a diminué, au moins pendant la dernière décennie, comme l'indiquent la première et la seconde barres à la base du cadre « 1985 ».

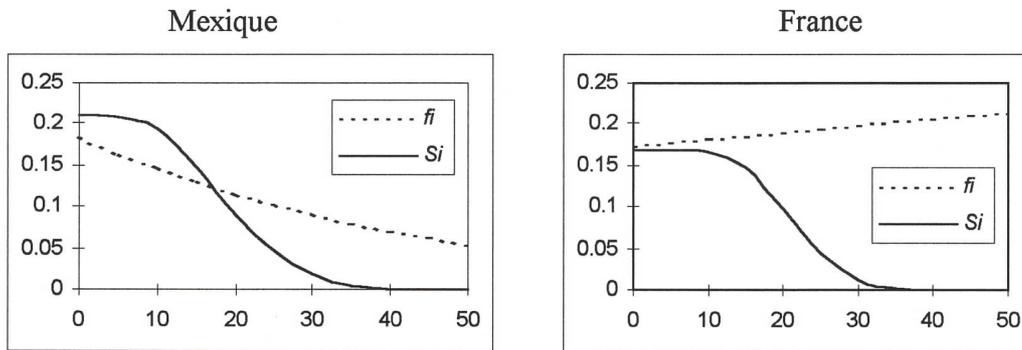


FIGURE 1.18. Sensibilités du taux d'accroissement λ aux variations des fécondités et des survies par classe d'âge. Pour une population longévive en croissance –le Mexique–, la fécondité a plus d'influence précocement sur λ ; pour une population longévive en décroissance, en revanche –la France–, la fécondité a plus d'influence tardivement. Ceci constitue une façon de montrer que dans une population en croissance les individus que se reproduisent précocement ont une meilleur *fitness*, le contraire est vrai dans une population en décroissance. La survie joue plus fortement dans une population en croissance que dans une en décroissance.

1.2.5.2. Durée de génération

Il est fort intéressante d'observer l'inversion des inégalités entre les trois estimateurs de la durée de génération, en fonction d'un régime de croissance ou de décroissance. Etant donné que la durée moyenne d'une génération \bar{T} est liée au taux d'augmentation $1/\bar{T}$ du numéro moyen des générations présentes par unité de temps (Leslie 1966), \bar{T} sera inférieure pour une population qui augmente par rapport au \bar{T} d'une population qui diminue, car le numéro moyen de générations présentes augmente plus rapidement dans une population que grandit (\bar{T} réduite, implique $1/\bar{T}$ élevée). En chiffres, la population mexicaine a $\bar{T} = 26.9$ ajoutant 0.037 générations par année, alors que la population française a $\bar{T} = 29.9$ en ajoutant uniquement 0.033 générations par année (Tableau 1.10 Figures 1.15 & 1.16).

Une autre approche de la durée de génération consiste à observer qu'une population en croissance est une population de « jeunes », où les mères sont plus jeunes en moyenne (T_c de la population mexicaine) que dans une population de « vieux », en décroissance, où en moyenne les mères sont plus âgées (T_c de la population française, Tableau 1.10).



1.2.5.36. Valeurs reproductives et structure stable

Parmi les classes d'âge pleinement mûres, une population qui grandit présente des valeurs reproductives supérieures à celles d'une population stationnaire (cfr. Figures 1.9 & 1.10) car, à chaque pas de temps, chaque nouvelle cohorte est plus nombreuse que la précédente (diagonales Figure 1.11 et pyramides Figure 1.17). En revanche, une population qui diminue présente des valeurs reproductives diminuant avec tous les âges car les cohortes sont moins nombreuses à chaque pas de temps (diagonales Figure 1.13 et pyramides inversées Figure 1.17).

La différence de structure entre deux populations stationnaires réside donc dans leur régime de survie (Figures 1.9, 1.10, 1.12 & 1.14). La population, dont le régime de survie est supérieur, présentera les courbes de sa structure stable et de ses valeurs sélectives plus plates et « décalées » vers la droite (Figure 1.10). Lorsqu'on représente la structure d'âges à l'aide des « pyramides » classiques (Figure 1.17), la population qui grandit présente une structure pyramidale véritable (Figures 1.11 & 1.17 Mexique) alors qu'une population qui diminue présente une pyramide inversée (Figures 1.13 & 1.17 France). Une population qui a subi des changements importants dans ses régimes de mortalité et natalité présente une structure non pyramidale « concavo-convexe » 𐀀

**TABLEAU 1.2.** Données 1985-1987 de la population mexicaine par intervalle d'âge

1 Classe d'âge i	2 Population P_i	3 Femmes K K_i	4 Hommes K'_i	5 Décédées D_i	6 Décédés D'_i	7 Nées B_i	8 Nés B'_i
< 1	2 787 636	1 212 045	1 575 591	26 665	34 021	0	0
1 - 4	7 601 004	3 911 375	3 689 629	9 122	10 100	0	0
5 - 9	10 376 182	5 110 290	5 265 892	2 556	3 512	0	0
10 - 14	10 667 339	5 251 043	5 416 296	1 971	3 361	5 052	5 132
15 - 19	9 318 298	4 593 797	4 724 501	2 591	6 586	195 686	203 644
20 - 24	7 659 437	3 794 238	3 865 199	3 098	9 126	394 180	409 393
25 - 29	6 250 820	3 110 129	3 140 691	3 202	9 223	311 245	320 947
30 - 34	4 966 081	2 474 959	2 491 122	3 318	8 438	180 546	184 896
35 - 39	4 115 467	2 045 921	2 069 546	4 023	8 625	100 331	101 573
40 - 44	3 321 373	1 659 489	1 661 884	4 325	8 472	33 418	33 708
45 - 49	2 696 350	1 354 734	1 341 616	5 388	9 418	6 723	6 680
50 - 54	2 232 542	1 129 087	1 103 455	6 616	10 182	443	471
55 - 59	1 820 431	932 211	888 220	8 268	11 605	0	0
60 - 64	1 432 266	746 852	685 414	9 994	12 868	0	0
65 - 69	1 025 997	542 541	483 456	11 345	13 430	0	0
70 - 74	715 859	384 997	330 862	12 002	13 770	0	0
75 - 79	499 050	274 845	224 205	14 754	16 005	0	0
80 - 84	284 994	161 019	123 975	14 837	13 732	0	0
85 +	167 156	96 496	70 660	27 123	19 464	0	0
Total	77 938 282	38 786 068	39 152 214	171 198	221 938	1 227 624	1 266 444

Source : ONU, Annuaire démographique 1991.

Les colonnes 2, 3 et 4 correspondent à 1985, les 5 et 6 à 1987, et les 7 et 8 à 1986.

TABLEAU 1.3. Données 1990 de la population française par intervalle d'âge

Classe d'âge i	Population P_i	Femmes K K_i	Hommes K'_i	Décédées D_i	Décédés D'_i	Nées B_i	Nés B'_i
< 1	757 523	369 896	387 627	2 315	3 284	0	0
1 - 4	2 991 564	1 461 197	1 530 367	463	696	0	0
5 - 9	3 819 252	1 863 561	1 955 691	276	363	0	0
10 - 14	3 746 245	1 820 755	1 925 490	292	426	28	28
15 - 19	4 168 249	2 036 296	2 131 953	678	1 700	9 273	9 679
20 - 24	4 201 574	2 070 099	2 131 475	903	3 264	76 906	80 592
25 - 29	4 277 486	2 129 806	2 147 680	1 168	3 504	145 073	152 954
30 - 34	4 213 914	2 112 046	2 101 868	1 421	3 947	94 789	100 407
35 - 39	4 228 231	2 116 190	2 112 041	2 092	5 114	37 101	39 197
40 - 44	4 341 725	2 145 011	2 196 714	2 896	7 225	7 571	8 090
45 - 49	2 973 564	1 465 353	1 508 211	3 019	7 299	335	347
50 - 54	2 867 043	1 432 270	1 434 773	4 354	10 677	19	18
55 - 59	2 993 737	1 533 302	1 460 435	6 783	16 863	0	0
60 - 64	2 910 380	1 537 292	1 373 088	9 843	23 842	0	0
65 - 69	2 687 494	1 483 879	1 203 615	14 179	29 513	0	0
70 - 74	1 553 939	888 569	665 370	14 385	24 049	0	0
75 - 79	1 634 116	1 008 801	625 315	31 554	38 393	0	0
80 - 84	1 253 239	836 150	417 089	50 378	43 216	0	0
85 +	916 900	671 820	245 080	106 538	49 289	0	0
Total	56 536 175	28 982 293	27 553 882	253 537	272 664	371 095	391 312

Source : ONU, Annuaire démographique 1991.



TABLEAU 1.4
Nouveau Tableau de Vie pour la population féminine mexicaine 1985

Groupe d'âge	M_i	a_i	q_i	l_i	d_i	L_i	T_i	\hat{e}_i
< 1	0.022000	0.271754	0.021653	100 000	2 165.309	98 423.122	7 319 505.236	73.195
1 - 4	0.002332	0.39	0.009276	97 834.691	907.505	389 124.449	7 221 082.115	73.809
5 - 9	0.000500	0.45	0.002497	96 927.185	242.066	483 970.245	6 831 957.665	70.485
10 - 14	0.000375	0.53	0.001875	96 685.119	181.296	482 999.551	6 347 987.421	65.656
15 - 19	0.000564	0.53	0.002816	96 503.823	271.791	481 880.408	5 864 987.870	60.775
20 - 24	0.000817	0.52	0.004075	96 232.033	392.100	480 219.124	5 383 107.462	55.939
25 - 29	0.001030	0.52	0.005135	95 839.933	492.139	478 018.532	4 902 888.338	51.157
30 - 34	0.001341	0.53	0.006682	95 347.794	637.123	475 241.733	4 424 869.806	46.408
35 - 39	0.001966	0.53	0.009787	94 710.672	926.889	471 375.168	3 949 628.073	41.702
40 - 44	0.002606	0.53	0.012952	93 783.782	1 214.668	466 064.441	3 478 252.905	37.088
45 - 49	0.003977	0.53	0.019702	92 569.114	1 823.767	458 559.717	3 012 188.464	32.540
50 - 54	0.005860	0.53	0.028900	90 745.347	2 622.545	447 563.751	2 553 628.747	28.141
55 - 59	0.008869	0.53	0.043441	88 122.801	3 828.121	431 617.921	2 106 064.996	23.899
60 - 64	0.013381	0.53	0.064868	84 294.680	5 467.997	408 623.607	1 674 447.075	19.864
65 - 69	0.020911	0.53	0.099657	78 826.683	7 855.639	375 672.663	1 265 823.468	16.058
70 - 74	0.031174	0.53	0.145232	70 971.044	10 307.248	330 633.187	890 150.805	12.542
75 - 79	0.053681	0.52	0.237772	60 663.796	14 424.180	268 700.947	559 517.619	9.223
80 - 84	0.092144	0.5	0.374461	46 239.616	17 314.926	187 910.765	290 816.671	6.289
85 +	0.281079	-	1	28 924.690	28 924.690	102 905.906	102 905.906	3.558

$a_{i \geq 1}$ extrait du tableau USA-1970 de Chiang (1984)



TABLEAU 1.5
Nouveau Tableau de Vie pour la population masculine mexicaine 1985

Groupe d'âge	M_i	a_i	q_i	l_i	d_i	L_i	T_i	\hat{e}_i
< 1	0.021593	0.257808	0.021252	100 000	2125.195	98 422.696	6 823 948.334	68.239
1 - 4	0.002737	0.4	0.010878	97 874.805	1064.696	388 943.948	6 725 525.638	68.716
5 - 9	0.000667	0.47	0.003329	96 810.109	322.260	483 196.554	6 336 581.690	65.454
10 - 14	0.000621	0.56	0.003098	96 487.849	298.962	481 781.526	5 853 385.136	60.664
15 - 19	0.001394	0.55	0.006948	96 188.886	668.345	479 440.656	5 371 603.610	55.844
20 - 24	0.002361	0.51	0.011737	95 520.541	1 121.167	474 855.848	4 892 162.954	51.216
25 - 29	0.002937	0.5	0.014576	94 399.374	1 375.971	468 556.943	4 417 307.107	46.794
30 - 34	0.003387	0.52	0.016800	93 023.403	1 562.754	461 366.406	3 948 750.164	42.449
35 - 39	0.004168	0.53	0.020636	91 460.649	1 887.364	452 867.942	3 487 383.758	38.130
40 - 44	0.005098	0.54	0.025194	89 573.286	2 256.687	442 676.049	3 034 515.815	33.877
45 - 49	0.007020	0.54	0.034542	87 316.599	3 016.069	429 646.036	2 591 839.766	29.683
50 - 54	0.009227	0.53	0.045158	84 300.530	3 806.817	412 556.630	2 162 193.730	25.649
55 - 59	0.013065	0.53	0.063381	80 493.713	5 101.791	390 479.355	1 749 637.100	21.736
60 - 64	0.018774	0.52	0.089823	75 391.922	6 771.932	360 706.970	1 359 157.746	18.028
65 - 69	0.027779	0.51	0.130045	68 619.989	8 923.690	321 236.905	998 450.776	14.550
70 - 74	0.041619	0.51	0.188838	59 696.299	11 272.921	270 862.837	677 213.871	11.344
75 - 79	0.071386	0.5	0.302875	48 423.378	14 666.253	205 451.255	406 351.034	8.392
80 - 84	0.110764	0.48	0.429990	33 757.124	14 515.220	131 046.050	200 899.779	5.951
85 +	0.275460	-	1	19 241.905	19 241.905	69 853.729	69 853.729	3.630

$a_{i \geq 1}$ extrait du tableau USA-1970 de Chiang (1984)



TABLEAU 1.6
Nouveau Tableau de Vie pour la population féminine française 1990

Groupe d'âge	M_i	a_i	q_i	l_i	d_i	L_i	T_i	\hat{e}_i
< 1	0.006259	0.90	0.006255	100 000	625.460	99 937.454	8 061 610.440	80.616
1 - 4	0.000317	0.36	0.001266	99 374.540	125.851	397 175.982	7 961 672.986	80.118
5 - 9	0.000148	0.45	0.000740	99 248.689	73.465	496 041.416	7 564 497.004	76.218
10 - 14	0.000160	0.52	0.000802	99 175.224	79.495	495 685.332	7 068 455.588	71.272
15 - 19	0.000333	0.55	0.001664	99 095.729	164.850	495 107.734	6 572 770.256	66.327
20 - 24	0.000436	0.51	0.002179	98 930.879	215.543	494 126.316	6 077 662.522	61.433
25 - 29	0.000548	0.52	0.002738	98 715.336	270.325	492 927.900	5 583 536.206	56.562
30 - 34	0.000673	0.54	0.003359	98 445.011	330.661	491 464.535	5 090 608.306	51.710
35 - 39	0.000989	0.52	0.004931	98 114.350	483.816	489 410.592	4 599 143.771	46.875
40 - 44	0.001350	0.53	0.006729	97 630.534	656.975	486 608.778	4 109 733.179	42.095
45 - 49	0.002060	0.54	0.010253	96 973.559	994.240	482 581.042	3 623 124.401	37.362
50 - 54	0.003040	0.52	0.015090	95 979.319	1 448.285	476 420.710	3 140 543.358	32.721
55 - 59	0.004424	0.53	0.021891	94 531.034	2 069.412	467 792.050	2 664 122.648	28.183
60 - 64	0.006403	0.53	0.031540	92 461.622	2 916.196	455 455.049	2 196 330.598	23.754
65 - 69	0.009555	0.54	0.046749	89 545.426	4 186.193	438 098.886	1 740 875.549	19.441
70 - 74	0.016189	0.53	0.077978	85 359.233	6 656.155	411 154.200	1 302 776.663	15.262
75 - 79	0.031279	0.52	0.145473	78 703.078	11 449.179	366 037.360	891 622.463	11.329
80 - 84	0.060250	0.5	0.261814	67 253.899	17 608.017	292 249.454	525 585.103	7.815
85 +	0.158581	0.47	1	49 645.883	49 645.883	233 335.648	233 335.648	4.700

a_0 extrait de l'OMS (selon Chiang 1984) ; $a_{i \geq 1}$ extrait du tableau France-1969 de Chiang (1984)



TABLEAU 1.7
Nouveau Tableau de Vie pour la population masculine française, 1990

Groupe d'âge	M_i	a_i	q_i	l_i	d_i	L_i	T_i	\hat{e}_i
< 1	0.008472	0.90	0.008465	100 000	846.489	99 153.511	7 115 977.576	71.160
1 - 4	0.000455	0.39	0.001817	99 153.511	180.177	395 893.335	7 016 824.065	70.767
5 - 9	0.000186	0.47	0.000928	98 973.334	91.808	494 407.628	6 620 930.730	66.896
10 - 14	0.000221	0.55	0.001106	98 881.526	109.329	493 860.980	6 126 523.103	61.958
15 - 19	0.000797	0.56	0.003980	98 772.196	393.111	491 895.427	5 632 662.122	57.027
20 - 24	0.001531	0.5	0.007627	98 379.085	750.383	488 143.510	5 140 766.695	52.255
25 - 29	0.001632	0.51	0.008125	97 628.702	793.249	484 177.265	4 652 623.186	47.656
30 - 34	0.001878	0.53	0.009348	96 835.453	905.219	479 651.169	4 168 445.921	43.047
35 - 39	0.002421	0.53	0.012038	95 930.234	1 154.834	473 876.997	3 688 794.752	38.453
40 - 44	0.003289	0.53	0.016319	94 775.399	1 546.629	466 143.852	3 214 917.755	33.921
45 - 49	0.004840	0.54	0.023931	93 228.770	2 231.073	454 988.486	2 748 773.903	29.484
50 - 54	0.007442	0.52	0.036555	90 997.697	3 326.431	438 356.332	2 293 785.417	25.207
55 - 59	0.011547	0.53	0.056208	87 671.266	4 927.795	413 717.358	1 855 429.085	21.163
60 - 64	0.017364	0.52	0.083346	82 743.472	6 896.307	379 235.821	1 441 711.727	17.424
65 - 69	0.024520	0.52	0.115788	75 847.164	8 782.157	335 325.035	1 062 475.906	14.008
70 - 74	0.036144	0.51	0.166018	67 065.007	11 133.981	279 655.130	727 150.870	10.842
75 - 79	0.061398	0.5	0.266138	55 931.026	14 885.397	205 228.146	447 495.741	8.001
80 - 84	0.103613	0.48	0.408121	41 045.629	16 751.590	121 470.194	242 267.595	5.902
85 +	0.201114	0.45	1	24 294.039	24 294.039	120 797.400	120 797.400	4.972

a_0 extrait de l'OMS (selon Chiang 1984) ; $a_{i \geq 1}$ extrait du tableau France-1969 de Chiang (1984)



TABLEAU 1.8
Paramètres de la projection matricielle, population féminine mexicaine(1985)

Groupe d'âge	S_i	F_i	f_i	$L_i / 10^5$	$\phi_i = (L_i 10^{-5}) F_i$	$\lambda^{-i} \phi_i$	$\bar{i} \phi_i$	\bar{i}
0 - 4	0.992663	0	0		0	0	0	
5 - 9	0.997994	0	0.002340		0	0	0	
10 - 14	0.997683	0.000962	0.105830	4.829996	0.004647	0.003489	0.058086	12.5
15 - 19	0.996553	0.042598	0.355936	4.818804	0.205271	0.137417	3.592239	17.5
20 - 24	0.995418	0.103889	0.495793	4.802191	0.498895	0.297801	11.225146	22.5
25 - 29	0.994191	0.100075	0.420340	4.780185	0.478375	0.254618	13.155320	27.5
30 - 34	0.991864	0.072949	0.296029	4.752417	0.346685	0.164535	11.267247	32.5
35 - 39	0.988734	0.049040	0.167845	4.713752	0.231160	0.097823	8.668506	37.5
40 - 44	0.983898	0.020138	0.060897	4.660644	0.093854	0.035415	3.988788	42.5
45 - 49	0.976021	0.0049626	0.013020	4.585597	0.022756	0.007657	1.080933	47.5
50 - 54	0.964372	0.000392	0.000956	4.475638	0.001756	0.000527	0.092191	52.5
55 - 59	0.946725	0	0		0	0	0	
60 - 64	0.919361	0	0		0	0	0	
65 - 69	0.880110	0	0		0	0	0	
70 - 74	0.812686	0	0		0	0	0	
75 - 79	0.699330	0	0		0	0	0	
80 - 84	0.547632	0	0		0	0	0	
85 +	0	0	0		0	0	0	

Σ	1.883340 = R_0	0.999282 = $\psi(\lambda)$	53.128456 = $\Sigma i \phi_i$
			$T_c = \frac{\Sigma i \phi_i}{R_0} = 28.208810$

S_i , F_i et f_i selon les équations (1.27), (1.28) et (1.30). Les f_i sont les termes de la première ligne de la matrice de projection, alors que les S_i sont les termes de la première sous-diagonale (éq. 1.31). ϕ_i est tout à fait équivalente à celle de l'équation (1.3). En bas, les sommes indiquent le mode de calcul des équations (1.3) et (1.11) pour R_0 et $\psi(\lambda)$ avec $\lambda = 1.023197$ et de l'équation (1.6) pour T_c . Pour estimer R_0 total, on considère la sex ratio : 49.77% de femelles et 50.23% de mâles.





TABLEAU 1.9
Paramètres de la projection matricielle, population féminine française(1990)

Groupe d'âge	S_i	F_i	f_i	$L_i / 10^5$	$\phi_i = (L_i 10^{-5}) F_i$	$\lambda^{-i} \phi_i$	$\bar{i} \phi_i$	\bar{i}
0 - 4	0.997844	0	0		0	0	0	
5 - 9	0.999282	0	0.000038		0	0	0	
10 - 14	0.998835	0.000015	0.011335	4.956853	0.000076	0.000081	0.000953	12.5
15 - 19	0.998018	0.004554	0.103436	4.951077	0.022547	0.024597	0.394564	17.5
20 - 24	0.997575	0.037151	0.261144	4.941263	0.183573	0.205313	4.130376	22.5
25 - 29	0.997031	0.068116	0.280392	4.929279	0.335761	0.384983	9.233421	27.5
30 - 34	0.995821	0.044880	0.154880	4.914645	0.220570	0.259275	7.168530	32.5
35 - 39	0.994275	0.017532	0.052277	4.894106	0.085803	0.103400	3.217626	37.5
40 - 44	0.991723	0.003530	0.009334	4.866088	0.017175	0.021219	0.729949	42.5
45 - 49	0.987235	0.000229	0.000601	4.825810	0.001103	0.001397	0.052404	47.5
50 - 54	0.981889	0.000013	0.000033	4.764207	0.000063	0.000082	0.003318	52.5
55 - 59	0.973627	0	0		0	0	0	
60 - 64	0.961893	0	0		0	0	0	
65 - 69	0.93849634	0	0		0	0	0	
70 - 74	0.89026784	0	0		0	0	0	
75 - 79	0.79841428	0	0		0	0	0	
80 - 84	0.79841261	0	0		0	0	0	
85 +	0	0	0		0	0	0	

Σ	0.866671 = R_0	1.000347 = $\psi(\lambda)$	24.931142 = $\Sigma i \phi_i$
	$T_c = \frac{\Sigma i \phi_i}{R_0} = 28.766558$		

S_i , F_i et f_i selon les équations (1.27), (1.28) et (1.30). Les f_i sont les termes de la première ligne de la matrice de projection, alors que les S_i sont les termes de la première sous-diagonale (éq. 1.31). ϕ_i est tout à fait équivalente à celle de l'équation (1.3). En bas, les sommes indiquent le mode de calcul des équations (1.3) et (1.11) pour R_0 et $\psi(\lambda)$ avec $\lambda = 0.995038$, et de l'équation (1.6) pour T_c . Pour estimer R_0 total, on considère la sex ratio : 51.26% de femelles et 48.74% de mâles.





TABLEAU 1.10
Paramètres estimés à partir des modèles démographiques

	Mexique		France	
	quinquennal	annuel	quinquennal	annuel
λ_1	1.121492	1.023197	0.975434	0.995038
λ_2	0.830306	0.963491	0.849167	0.967829
ρ	1.3507	1.061968	1.1487	1.028113
$\ln \rho$	0.3006	0.0601	0.1386	0.0277
r	0.1147	0.022932	-0.0249	-0.004975
R_0 (femelles) <u>a/</u>	1.8816	—	0.8663	—
R_0 (total) <u>a/ b/</u>	3.7806	—	1.6900	—
T_c	5.6415	28.2075	5.7533	28.7665
T	5.5130	27.5650	5.7702	28.8510
\bar{T}	5.3876	26.9380	5.7871	29.9355
$1/\bar{T}$	0.1856	0.0371	0.1728	0.0334

a/ : L'estimation de R_0 ne correspond pas aux intervalles à 5 ou 1 an, mais à la durée T .

b/ : L'estimation de R_0 total tient compte de la sex ratio : au Mexique 0.4977 femelles et 0.5023 mâles,

en France 0.5126 femelles et 0.4874 mâles.

TABLEAUX 1.11
Fractions de la structure asymptotiquement stable et des valeurs reproductives
(Valeurs propres à droite et à gauche, mises à l'échelle)

Age	Population mexicaine		Population française	
	${}_sK_i$	v_i	${}_sK_i$	v_i
$0 \leq i < 5$	0.1343	0.1361	0.0504	0.1830
$5 \leq i < 10$	0.1189	0.1538	0.0515	0.1789
$10 \leq i < 15$	0.1058	0.1725	0.0528	0.1746
$15 \leq i < 20$	0.0941	0.1795	0.0541	0.1685
$20 \leq i < 25$	0.0837	0.1534	0.0553	0.1457
$25 \leq i < 30$	0.0742	0.1050	0.0566	0.0945
$30 \leq i < 35$	0.0658	0.0609	0.0578	0.0410
$35 \leq i < 40$	0.0582	0.0282	0.0590	0.0117
$40 \leq i < 45$	0.0513	0.0089	0.0602	0.0019
$45 \leq i < 50$	0.0450	0.0017	0.0612	0.0001
$50 \leq i < 55$	0.0392	0.0001	0.0619	0.0000
$55 \leq i < 60$	0.0337	0.0000	0.0623	0.0000
$60 \leq i < 65$	0.0284	0.0000	0.0622	0.0000
$65 \leq i < 70$	0.0233	0.0000	0.0614	0.0000
$70 \leq i < 75$	0.0183	0.0000	0.0590	0.0000
$75 \leq i < 80$	0.0133	0.0000	0.0539	0.0000
$80 \leq i < 85$	0.0083	0.0000	0.0441	0.0000
$85 \leq i$	0.0040	0.0000	0.0361	0.0000
Σ	1	1	1	1



RÉFÉRENCES CHAPITRE 1

- Andrewartha H.G. & L.C. Birch. 1954.** *The Distribution and Abundance of Animals*. University of Chicago Press. Chicago, USA.
- Bernardelli H. 1941.** Population waves. *Journal of the Burma Research Society*, 31,2: 1-18.
- Caswell H. 1989.** *Matrix Populations Models*. Sin.Ass.Inc.Publ. Sunderland Mass., USA.
- Charlesworth B. 1980.** *Evolution in Age-Structured Populations*. Cambridge Univ. Press. Cambridge UK.
- Charnov E.L. 1992.** Allometric aspects of population dynamics: a symmetry approach. *Evolutionary Ecology* 6:307-311.
- Chiang Ch.L. 1967.** Variance and covariance of life table functions estimated from a sample of deaths. *Vital and Health Stat. Ser. 2, Nat.Cent.Health Stat.* 20:1-8.
- Chiang Ch.L. 1984.** *The Life Table and its Applications*. R.E. Krieger Pub. Co., Malabar, Fla. USA.
- Clutton-Brock T.H. (éd) 1988.** *Reproductive Success. Studies of individual variation in contrasting breeding systems*. Univ. Chicago Press, USA.
- Coale A.J. 1972.** *The Growth and Structure of Human Populations: A Mathematical Approach*. Princeton Univ. Press, NJ, USA.
- Cohen J.E. 1979.** Ergodic Theorems in demography. *Bull.Am.Mat.Soc.* 1:275-295.
- Cull P. & Vogt A. 1973.** Mathematical Analysis of the Asymptotic Behavior of the Leslie Population Model. *Bull.Math.Biol.*, 35:645-661.
- Darwin C. 1872.** *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for life*. Enciclopædia Britannica, 24th prt, 1982. London, UK.
- Deparcieux A. 1746.** *Essai sur les Probabilités de la Durée de la Vie Humaine*. Paris (1760).
- Deevey E.S. Jr. 1947.** Life tables for natural populations of animals. *Quarterly Rev.Biol.* 22:283-314.
- Eberhardt L.L. 1985.** Assessing the dynamics of wild populations. *J.Wildl.Manag.* 49:997-1012.
- Erlang A.K. 1929.** Opgave til Løsning. *Matematisk Tidsskrift B.* 36.
- Euler L. 1760.** A General Investigation into the Mortality and Multiplication of the Human Species. Reimp. 1970. *Theor.Pop.Biol.* I: 307-314.
- Farr W. 1864.** *English Life Table*. Longman, London.
- Feller W. 1970.** *An Introduction to Probability Theory and its Applications Vol. I*. John Wiley & Sons, USA.
- Fisher R. 1922.** On the dominance ratio. *Proc.Roy.Soc.* 42:321-341.
- Fisher R. 1958.** *The Genetical Theory of Natural Selection*. Dover, NY. (Second Edition of the 1930 ed. by Clarendon Press, Oxford).
- Futuyma D.J. 1986.** *Evolutionary Biology*. Sinauer Ass., Inc. USA.
- Galton F. & H.W. Watson. 1875.** On the probability of the Extinction of Families. *J.Anthrop.Soc. London* 4: 138-144.
- Gayon J. 1989a.** *La théorie de la sélection : Darwin et l'après-Darwin*. Thèse de Doctorat ès Philosophie, Université de Paris I. Paris, FR.
- Gayon J. 1989b.** Epistémologie du concept de sélection. En Pierre Jacob (éd.) : *L'âge de la Science, Lect. Phil.*, 2 *Epistémologie*. Ed. Odile Jacob. Paris, FR.
- Graunt J. 1662.** Natural and Political Observations Mentioned in a following Index, and Made upon the Bills of Mortality. Republished in 1964, *J. of the Institute of Actuaries* 90:1-61.
- Haldane J.B.S. 1927.** A Mathematical Theory of Natural and Artificial Selection. V: Selection and Mutation. *Proc.Camb.Phil.Soc.* 23:838-844.



- Halley E. 1693.** An estimate of the degrees of the mortality of mankind. *Philosophical Transactions* 17:596-610, 653-656.
- Hardin G. 1969.** *Population, Evolution and Birth Control*. W.H. Freeman & Co. USA.
- Henny C.J., Overton W.S. & Wight H.M. 1970.** Determining parameters for populations by using structural models. *J.Wildl.Manag.* 34:690-703.
- Heyde C.C. & Seneta E. 1977.** *J.J. Bienaymé: Statistical theory anticipated*. Studies in the History of Mathematics and Physical Sciences. Springer-Verlag, Berlin.
- Heyde C.C. & Schuh H.J. 1978.** Uniform bounding of probability generating functions and the evolution of reproduction rates in birds. *J.Appl.Prob.* 15:243-250.
- Hutchinson G.E. 1979.** *An Introduction to Population Ecology*. Yale University Press. London, UK.
- INEGI. 1990.** *Resultados Preliminares, XI Censo General de Población y Vivienda, 1990*. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática, México.
- Jagers P. 1975.** *Branching Processes with Biological Applications*. John Wiley & Sons. U.K.
- Kanyamibwa S., Shierer A, Pradel R & Lebreton J.D. 1990.** Changes in adult survival in a western european population of White Stork *Ciconia ciconia*. *Ibis* 132:27-35.
- Kanyamibwa S. 1991.** *Dynamique des populations de cigogne blanche (Ciconia ciconia L) en Europe Occidentale : Contribution à la conservation des populations naturelles*. Unpublished Thèse de Doctorat, Univ. Montpellier II, France.
- Keyfitz N. 1968.** *Introduction to the mathematics of population*. Addison-Wesley Pub.Co. Mass. USA.
- King G. 1902.** *Institute of Actuaries Textbook, Part II*. Ch. & Ed. Layton, London.
- Krebs C.J. 1972.** *Ecology*. Harper & Row, New York.
- Lebreton J.D. 1973.** *Introduction aux modèles mathématiques de la dynamique des populations*. Informatique et Biosphère, 77-116. Paris.
- Lebreton J.D. 1978.** Un modèle probabiliste de la dynamique des populations de Cigogne blanche *Ciconia ciconia* L. en Europe occidentale. In Legay J.M. & Tomassone R. eds. *Biométrie et Ecologie*:277-343, Soc.Franç.Biom., Paris.
- Labreton J.D. 1981.** *Contribution à la dynamique des populations d'oiseaux. Modèles mathématiques en temps discret*. Thèse d'Etat ès Sciences, Univ. Claude Bernard Lyon I. France.
- Leslie P.H. 1945.** On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika* 33: 183-212.
- Leslie, P.H. 1948a.** Some further notes on the use of matrices in population mathematics. *Biometrika* 35: 213-245.
- Leslie P.H. 1948b.** Distribution in time of the births in successive generations. *Journal of the Royal Statistical Society, Ser. A*, 91: 44-53.
- Leslie P.H. 1959.** The properties of a certain lag type of population growth and the influence of an external random factor on a number of such populaitons. *Physiological Zoölogy*, 32,3: 151-159.
- Leslie P.H. 1966.** The intrinsic rate of increase and the overlap of successive generations in a population of gillelots (*Uria aalge* Pont.). *Journal of Animal Ecology*, 35: 291-301.
- Lefkovitch L.P. 1965.** The study of population growth in organisms grouped by stages. *Biometrika* 21:1-18.
- Lewis E.G. 1942.** On the generation and growth of a population. *Sankhyâ* 6,1:93-96.
- Lexis W. 1875.** *Einleitung in die Theorie der Bevölkerungs-Statistik*. K.J. Trübner, Strasbourg.
- Lotka A.J. 1956.** *Elements of Mathematical Biology*. Rééd. du 1924 *Elements of Physical Biology*, éd. par Williams & Wilkins Co.Inc.Ed., avec notes du Dr. Lotka et une liste de ses publications. Dover Inc. NY, USA.
- Malthus T.R. 1798.** An Essay on the Principle of Population. En G. Hardin, 1969, *Population, Evolution and Birth Control* : 3-70. W.H. Freeman & Co. USA.
- Margalef R. 1977.** *Ecología*. Ed. Omega. Barcelona, España.



- Maynard-Smith J. 1989.** *Evolutionary Genetics*. Oxford Univ. Press. New York, USA.
- Mayr E. 1963.** *Animal Species and Evolution*. Belknap Press. Cambridge Mass., USA.
- Mayr E. 1963.** *TOWARD A NEW PHILOSOPHY OF BIOLOGY. Observations of an Evolutionist*. Belknap Press. Cambridge Mass., USA.
- Milne J. 1815.** *A Treatise on the Valuation of Annuities and Assurances on Lives and Survivorships*. London.
- Mood A.M., Graybill F.A. & Boes D.C. 1974.** *Introduction to the Theory of Statistics*. McGraw-Hill Ser. in Prob.&Stat., USA.
- Newton I. (éd) 1989.** *Lifetime Reproduction in Birds*. Academic Press Inc., San Diego Cal. USA.
- Odum E.P. 1971.** *Fundamentals of Ecology*. W.B. Saunders Co. Philadelphia USA.
- Reed L.J. & Merrel M. 1939.** A short method for constructing an abridged life table. *American J. of Hygiene* 30:33-62.
- Roff D. 1993.** *The Evolution of Life Histories*. Chapman & Hall, New York USA.
- Rogers A. 1985.** *Regional population projection models*. Scientific Geography Ser. Vol. 4. Sage Publications. Cal. USA.
- Searle S.R. 1967.** *Matrix Algebra for the Biological Sciences*. John Wiley & Sons Pub. USA.
- Sharpe F.R. & A.J. Lotka. 1911.** A problem in age distribution. *Phil. Mag.* 21: 435.
- Schoen R. 1988.** *Modeling multigroup populations*. Plenum Press, New York.
- Smith D. & Keyfitz N. 1977.** *Mathematical Demography: Selected Papers. Biomathematics* Vol. 6. Springer-Verlag, Berlin.
- Soulé M.E. [éd.] 1986.** *Conservation Biology: Science of Scarcity and Diversity*. Sinauer Ass. Sunderland Mass. USA.
- Soulé M.E. [éd.] 1987.** *Viable Populations for Conservation*. Cambridge Univ. Press. Cambridge, USA.
- Stearns S.C. 1992.** *The Evolution of Life Histories*. Oxford Univ. Press. NY, USA.
- Steffensen J.F. 1930.** Om Sandsyndligheden for at Afkommet uddør. *Matematisk Tidsskrift* B:19-23.
- Taïb Z. 1992.** *Branching Processes and Neutral Evolution*. Springer-Verlag, Deutschland.
- Trenerry C.F. 1926.** *The Origin and Early History of Insurance*. P.S. King & Son, London, UK.
- Usher M.B. 1966.** A matrix approach to the management of renewable resources, with special reference to selection forests. *J.Appl. Ecology*, 3,2:355-367.
- Usher M.B. 1972.** Developments in the Leslie matrix model. In J.N.R. Jeffers (éd) *Mathematical Models in Ecology, XII Symp.Brit.Ec.Soc.* Blackwell Sci.Pub. Oxford GB.
- United Nations Organisation. 1967.** *U.N. Manual IV: Methods of Estimating Basic Demographic Measures from Incomplete Data*. U.N., New York.
- United Nations Organisation. 1992.** *Demographic Yearbook 1991*. U.N. New York.
- Verhulst P.F. 1838.** Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement. *Corresp.Math. et Phys.* 10:113-121.
- WRI. 1990.** *World Resources 1990-91*. World Resources Institute, in col. w. The UNEP and The UNDP. Oxford Univ. Press, New York.

