Modélisation de la dynamique d'une population de tortues marines

Ce projet vise à construire et analyser un modèle de dynamique de populations menacée d'extinction, la tortue caouanne afin de déterminer quelles sont les meilleures stratégie à mettre en place pour leur conservation. Le projet s'appuie sur le travail publié par [Crouse *et al.*, 1987]. En effet, pour prendre des décisions de gestion efficaces, il est important d'estimer correctement la réponse des espèces à protéger aux différentes alternatives de gestion. Dans les années 80, la tortue caouanne *Caretta caretta* était menacée d'extinction. La technique utilisée pour la conservation de l'espèce visait à protéger les oeufs sur les plages de nidification, sans qu'on sache vraiment si cette méthode permettait la survie de l'espèce, il s'agissait surtout d'une méthode réalisable. Le travail proposé ici vise à savoir si c'est une bonne stratégie ou si d'autres mesures plus efficaces ne pourraient pas être mises en place. Par exemple, la protection d'autres stades de vie de la tortue pourrait avoir plus d'impact et davantage d'efficacité sur la conservation de ces tortues.

1 Modèles en stades de vie

Les tortues caouannes sont des organismes itéropares à longue durée de vie, il est donc possible de supposer que les reproducteurs ont un taux de reproduction moyen constant. La population va ici être structurée en n stades de vie qui seront détaillés plus loin. Nous allons d'abord ici formaliser un modèle général à temps discret (pas de temps d'un an), tenant compte de la proportion d'individus de chaque stade $i \in \{1, \cdots n\}$ qui meurent par unité de temps (m_i), de la proportion d'individus qui passent du stade i au stade $i+1$ par an (v_i), de la fécondité annuelle de chaque stade de vie f_i.

1. Ecrire une équation donnant la dynamique du premier stade de vie : les oeufs.
2. Ecrire une équation donnant la dynamique du deuxième stade de vie.
3. Ecrire une équation donnant la dynamique du troisième stade de vie.
4. En déduire l'équation donnant la dynamique d'un stade de vie quelconque entre le deuxième et l'avant dernier.
5. Ecrire l'équation donnant la dynamique du dernier stade de vie.
6. En notant que le modèle peut se mettre sous la forme $X_{t+1} = MX_t$, expliciter ce que contiennent les vecteurs X_t et X_{t+1} ainsi que la matrice M.
7. Vérifier que la matrice de projection est une matrice irréductible et primitive, en déduire qu'elle admet une plus grande valeur propre.

Remarque 1 *La matrice M est appelée matrice de projection de la population parce qu'elle permet de connaitre la structure en stades de la population à l'instant $t+1$ à partir de celles de l'instant t.*

2 Construction du modèle en stades de vie de la tortue caouanne

L'objectif de cette section est de construire un modèle de Leslie avec des valeurs de paramètres caractérisant la dynamique d'une population de caouanne de *Little Cumberland Island*. Les données disponibles sont fondées sur des estimations de taux de mortalité de chaque stade, de la durée en année et la taille de chaque stade et de la probabilité de survivre d'une année à l'autre dans chacun des stades. Ces données sont regroupées dans le tableau 1.

Ce tableau permet de voir que cette population peut être structurée en 7 stades de vie : les oeufs et nouvaux nés sont regroupés dans le premier stade, les petits juvéniles forment le stade 2 et les gros juvéniles le stade 3, le stade 4 regroupe les pré-adultes. Les reproducteurs sont répartis dans les stades 5, 6 et 7, les jeunes reproducteurs ont la fécondité (mesurée en nombre d'oeufs pondus par femelle et par an) la plus élevée, les remigrantes (femmelles qui ne pondent pas toutes les années) ont une faible fécondité et les autres reproducteurs ont une fécondité autour de 80.

Le sexe ratio est estimé à 1 :1.

Ces données ne sont que des estimations et sont sujettes à une forte variabilité, mais elles donnet un ordre de grandeur. L'article [Crouse *et al.*, 1987] donne des éléments de contexte plus précis sur ces données.

Numéro du stade	Nom du stade	Taille (cm)	Age approximatif (an)	Taux de survie	Fécondité
1	Oeufs, nouveaux nés	< 10	< 1	0.6747	0
2	petits juvéniles	10.1 - 58.0	1 - 7	0.7857	0
3	gros juvéniles	58.1 - 80.0	8 - 15	0.6758	0
4	pré-adultes	80.1 - 87.0	16 - 21	0.7425	0
5	jeunes reproducteurs	> 87.0	22	0.8091	127
6	Remigrantes	> 87.0	23	0.8091	4
7	Reproducteurs	> 87.0	24 - 54	0.8091	80

TABLE 1 – Ce tableau résume les données disponibles pour construire le modèle de Leslie pour la dynamique des tortues caouannes. Les références pour les données sont disponibles dans l'article [Crouse *et al.*, 1987]

.

Une hypothèse importante dans les modèles de Leslie en stades est que les individus d'un stade donné sont supposés avoir les mêmes valeurs de paramètres de traits de vie. Par exemple, dans le stade 2, tous les petits juvéniles, quel que soit leur age, sont supposés avoir le même taux de survie.

1. Notons p_i le taux de survie d'un individu du stade i et d_i la durée de ce stade. En posant égale à 1 la probabilité d'être en vie d'un individu de la première année du stade i et en supposant que la distribution en âge est stable et que la population est à l'équilibre, exprimer l'abondance des individus qui sont dans le stade i depuis j années exactement.
2. Exprimer l'abondance des individus qui sont dans le stade i depuis au moins j années.
3. En déduire la proportion P_i d'individus du stade i qui survivent chaque année.
4. Vérifier l'égalité $\dfrac{1-x^n}{1-x} = 1 + x + x^2 + \cdots + x^{n-1}$.
5. En déduire que $P_i = \Big(\dfrac{1-p_i^{d_{i-1}}}{1-p_i^{d_i}}\Big)p_i$
6. Donner la proportion G_i d'individus de la classe i qui passent à la classe $i+1$ par an et montrer qu'elle peut s'écrire : $G_i = \dfrac{p_i^{d_i}(1-p_i)}{1-p_i^{d_i}}$.
7. Exprimer la matrice de projection L en fonction des paramètres F_i de fécondité et des paramètres P_i et G_i, puis donner une valeur numérique à chaque paramètre en utilisant le tableau 1 et les formules précédentes.

3 Analyse du modèle et interprétation

Cette partie du travail et la suivante se feront au moyen d'un code en Python.

1. Calculer la valeur propre maximale λ_m du modèle construit dans la section précédente et le taux de croissance de la population.
2. Comparer le résultat avec celui de [Frazer, 1983] qui a obtenu $\lambda_m = 0.9719$ et $r = -0.285$. Que peut-on conclure de cette comparaison ?
3. De quel pourcentage la population croit-elle ou décroit-elle par an ?
4. Calculer en pourcentage la répartition asymptotique de la population en fonction des stades de vie et interpréter les résultats.
5. Calculer la valeur reproductive de chaque stade de vie et interpréter les résultats.

4 Analyse de sensibilité

Les valeurs des paramètres utilisés dans la section précédente sont des estimations sujettes à de fortes incertitudes. L'analyse que nous allons faire ici consiste à étudier les effets de modifications de ces paramètres sur le taux de croissance de la population et sur sa structure démographique asymptotique. Les résultats de ces analyses peuvent fournir des arguments solides pour améliorer les modes de gestion de la population en tenant compte des stades de vie qui sont les plus sensibles. Pour cela, plusieurs analyses sont proposées.

4.1 Réduction de la fécondité ou des taux de survie

Dans cette partie, toute chose étant égale par ailleurs, la réduction de 50% des taux de fécondité, ou des taux de survie, sera effectuée et les effets de ces réductions sur le taux de croissance intrinsèque de la population sera analysé.

1. Quel est l'impact d'une réduction des taux de fécondité de 50% sur le taux de croissance de la population ?
2. Quel est l'impact d'une réduction du taux de survie de 50% pour chaque stade pris séparément ?
3. Construire un graphe illustrant ces impacts sous forme d'un diagramme "bâton" où chaque bâton est la valeur du taux de croissance après la réduction choisie, la valeur de référence sans perturbation sera ajoutée à ce graphe.
4. Interpréter le résultat dans le contexte d'une amélioration de la gestion de la population pour sa conservation.

4.2 Augmentation de la fécondité ou des taux de survie

Dans cette partie, toute chose étant égale par ailleurs, le doublement des taux de fécondité, ou l'augmentation des taux de survie, sera effectuée et les effets de ces améliorations sur le taux de croissance intrinsèque de la population sera analysé.

1. Quel est l'impact d'un doublement des taux de fécondité sur le taux de croissance de la population ?
2. Quel est l'impact d'une augmentation du taux de survie à une valeur de 0.99 pour chaque stade pris séparément ?
3. Construire un graphe illustrant ces impacts sous forme d'un diagramme "bâton" où chaque bâton est la valeur du taux de croissance après l'augmentation choisie, la valeur de référence sans perturbation sera ajoutée à ce graphe.
4. Interpréter le résultat dans le contexte d'une amélioration de la gestion de la population pour sa conservation.

4.3 Effet de l'âge à la première reproduction sur le taux de croissance de la population

Dans les données utilisées initialement, le premier âge à la reproduction est de 22 ans. Le taux de croissance est alors négatif et vaut environ $r = -0.05$, ce qui correspond effectivement à une espèce menacée d'extinction. Que deviendrait ce taux si l'âge à la première reproduction était plus faible (16 ans) ou plus élevé (28 ans) ? L'analyse suivante vise à répondre à ce type de question.

1. En diminuant la durée des 3 stades immatures d'un an pour chacun, que devient l'âge à la première reproduction ?
2. En diminuant la durée des 3 stades immatures de deux ans pour chacun, que devient l'âge à la première reproduction ?
3. En augmentant la durée des 3 stades immatures de deux ans pour chacun, que devient l'âge à la première reproduction ?
4. Pour chacune de ces modifications, combien vaut le taux de croissance de la population ?
5. En utilisant ce qui a été fait avant, construire un graphe représentant le taux de croissance de la population en fonction de l'âge à la première reproduction pour ce dernier compris entre 16 ans et 28 ans.
6. Interpréter le résultat dans le contexte d'une amélioration de la gestion de la population pour sa conservation.

4.4 Etude de l'élasticité de la valeur propre dominante par rapport aux coefficients de la matrice de projection L.

L'inconvénient des études précédentes est que les résultats dépendent explicitement des valeurs numériques de chaque paramètre, ce qui limite la compréhension de l'analyse à ces valeurs spécifiques. Dans cette nouvelle analyse, une étude analytique est proposée. Pour cela, définissons ce qu'on appelle l'élasticité d'une grandeur par rapport à une autre.

Définition 2 *Considérons une grandeur Y qui dépend d'autres quantités $X_1, \cdots, X_m$. L'**élasticité** de la grandeur Y par rapport à X_i est :*

$$S_i = \frac{X_i}{Y}\frac{\partial Y}{\partial X_i}$$

Il s'agit d'une grandeur sans dimension. Elle donne une mesure de la sensibilité de la grandeur Y lorsque la quantité X_i varie. Notons a_{ij} le coefficient de la ligne i et de la colonne j de la matrice de projection, notons S_{ij} l'élasticité de la valeur propre dominante de la matrice de projection.

1. Montrer que $\dfrac{\partial \lambda_m}{\partial a_{ij}} = \dfrac{w_i v_j}{{}^T wv}$ où v est un vecteur propre à droite de L associé à λ_m et w est un vecteur propre à gauche. Pourquoi peut-on toujours supposer que ${}^T wv = 1$?
2. Calculer la matrice S des élasticités de λ_m par rapport aux coefficients de L.
3. Représenter sur un même graphique les élasticités de λ_m par rapport aux fécondité, aux probabilité de transition et aux taux de croissance, en fonction des différents stades de vie.
4. Interpréter le résultat dans le contexte d'une amélioration de la gestion de la population pour sa conservation.
5. Représenter les élasticités de λ_m par rapport aux taux de survie de chaque stade, puis par rapport aux durées de stades. Que peut-on en conclure ?

5 Scénarios de gestion

A l'époque où ce travail a été publié, des instruments de protection des tortues pour empêcher leur capture lors de pêches de crevettes ont été développés. Ce sont des grilles placées à l'entrée de filets de pêche, autorisant le passage des crevettes mais empêchant celui des tortues (*"Turtle Excluder Device"*). Ces captures accessoires étaient considérées comme une cause principale de mortalité des stades immatures et des adultes au Sud des Etats-Unis. Pour représenter l'effet de ces outils et déterminer l'impact de cette mesure sur la dynamique de la population, une approche consiste à augmenter les taux de survie de certains stades et à déterminer le taux de croissance de la population.

1. En augmentant le taux de survie à 0.8 pour les stades 2 à 4, calculer la valeur propre dominante de la matrice de projection et le taux de croissance de la population.
2. En augmentant le taux de survie à 0.8 pour les stades 3 et 4 et à 0.85 pour les stades 5 et 6, calculer la valeur propre dominante de la matrice de projection et le taux de croissance de la population.
3. En réduisant le taux de survie des oeufs de 50% et en augmentant celui des stades 3 et 4 à 0.8 et celui des stades 5, 6 et 7 à 0.85, calculer la valeur propre dominante de la matrice de projection et le taux de croissance de la population.
4. Interpréter les différentes modifications et leur conséquence sur le taux de croissance.

Références

[Crouse *et al.*, 1987] D. T. Crouse, L.B. Crowder, H. Caswell, A stage-based population model for loggerhead sea turtles and implication for conservation, *Ecology*, 68, (5), (1987), 1412-1423.

[Frazer, 1983] N.B. Frazer, Demography and life history evolution of the Atlantic loggerhead sea turtle, *Caretta caretta*. Dissertation. University of Georgia, Athens, Georgia, USA.