

Modélisation de la dynamique d'une population de tortues marines

Modélisation avancée en écologie marine

Table des matières

1	Modèles en stades de vie	2
2	Construction du modèle en stades de vie de la tortue caouanne	4
3	Analyse du modèle et interprétation	6
4	Analyse de sensibilité - <i>Étude de l'élasticité de la valeur propre dominante par rapport aux coefficients de la matrice de projection L</i>	8
5	Scénarios de gestion	10

Introduction

Ce projet a pour but de trouver les meilleurs moyens de conservation de la tortue caouanne, *Caretta caretta*, une espèce menacée d'extinction, à travers la construction et l'analyse d'un modèle en temps discret de la dynamique des populations de cette espèce. Pour que la conservation soit efficace, il est nécessaire d'estimer quel stade de vie de la tortue joue le plus grand rôle dans la croissance populationnelle.

Ainsi, ce travail vise à déterminer quelles stratégies de conservation auraient le plus grand impact positif sur la croissance de la population. C'est à dire sur quels stades de vie de la tortue il faudrait concentrer les efforts de protection.

1 Modèles en stades de vie

Interprétation des termes et paramètres du modèle :

- **Temps discret** (pas de temps = 1 an)
- **n stades de vie**, ici $n = 7$
- $N_i(t)$: Abondance de la population du stade de vie i au temps t , avec $i \in \{1, \dots, n\}$
- m_i : Taux de mortalité de chaque stade i , représentant la fraction de la population mourant chaque année à ce stade.
- v_i : Taux de transition du stade i au stade $i + 1$, représentant la proportion d'individus qui passent d'un stade à un autre chaque année.
- f_i : Taux de fécondité annuelle, représentant le nombre moyen de descendants produits par un individu du stade i chaque année. Pour certains stades, ce taux peut être nul.
- $v_i N_i(t)$: Nombre d'individus passant au stade suivant par an.
- $m_i N_i(t)$: Nombre d'individus du stade i qui meurent par an.
- $f_i N_i(t)$: Nombre d'oeuf produit par la classe i par an.

Question 1 - Dynamique du premier stade de vie : les œufs

$$N_1(t+1) = \sum_{k \in [5,7]} (f_k N_k(t)) + N_1(t)(1 - v_1 - m_1)$$

Question 2 - Dynamique du deuxième stade de vie : les petits juvéniles

$$N_2(t+1) = N_2(t)(1 - v_2 - m_2) + v_1 N_1(t)$$

Question 3 - Dynamique du troisième stade de vie : les gros juvéniles

$$N_3(t+1) = N_3(t)(1 - v_3 - m_3) + v_2 N_2(t)$$

Question 4 - Dynamique d'un stade de vie i quelconque

$$N_i(t+1) = N_i(t)(1 - v_i - m_i) + v_{i-1} N_{i-1}(t), \quad i \in [2, 6]$$

Question 5 - Dynamique du dernier stade de vie

$$N_7(t+1) = N_7(t)(1 - m_7) + v_6 N_6(t)$$

Question 6 - Modèle sous la forme $X(t+1) = MX(t)$

$$X(t) = \begin{pmatrix} N_1(t) \\ N_2(t) \\ \vdots \\ N_n(t) \end{pmatrix}$$

Où $X(t)$ est le vecteur des populations des n stades de vie au temps t , et chaque $N_i(t)$ représente la population du stade de vie i à l'instant t .

$$X(t+1) = \begin{pmatrix} N_1(t+1) \\ N_2(t+1) \\ \vdots \\ N_n(t+1) \end{pmatrix}$$

Où $X(t+1)$ est le vecteur des populations des n stades de vie au temps $t+1$, soit $(N_1(t+1), N_2(t+1), \dots, N_n(t+1))$.

La matrice M qui représente la projection de la population d'un instant à l'autre est définie comme suit :

$$M = \begin{pmatrix} 1 - v_1 - m_1 & 0 & 0 & 0 & f_5 & f_6 & f_7 \\ v_1 & 1 - v_2 - m_2 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & v_2 & 1 - v_3 - m_3 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & v_3 & 1 - v_4 - m_4 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & v_4 & 1 - v_5 - m_5 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & v_5 & 1 - v_6 - m_6 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & v_6 & 1 - m_7 \end{pmatrix}$$

Question 7 - Vérification que la matrice de projection est irréductible et primitive

La matrice de projection est irréductible et primitive. Elle est irréductible car, dans le graphe associé (figure 1), il est possible de passer d'une case à une autre. En d'autres termes, il existe un chemin entre toutes les cases du modèle, ce qui garantit qu'il est possible de revenir à toute position à partir de n'importe quel autre stade de vie.

De plus, la matrice est positive (les termes $(m_i + v_i) \leq 1$), ce qui signifie que toutes ses valeurs sont positives ou nulles. M est donc à la fois irréductible et primitive. Par conséquent, elle admet une plus grande valeur propre, qui correspond au taux de croissance maximal de la population.

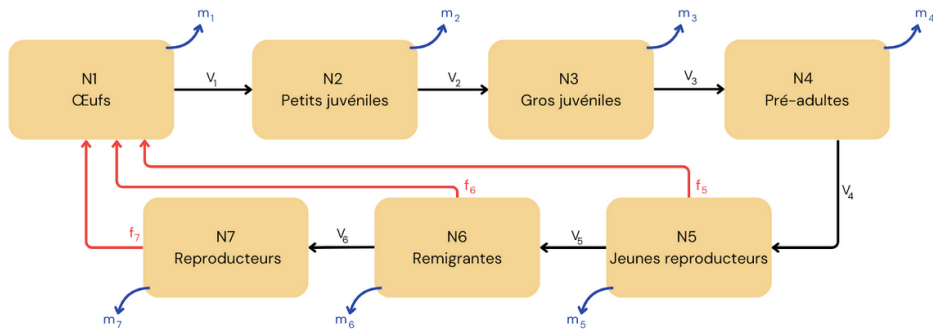


FIGURE 1 – Graphe du système défini par la matrice M

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

Question 1 - Abondance des individus qui sont dans le stade i depuis j années exactement

C'est la probabilité de survivre dans le stade i jusqu'à l'année j .

$$Ni(j) = N(0)pi^j$$

Avec :

- Ni = abondance du stade i
- di = durée du stade i
- pi = taux de survie au bout d'un an dans le stade i
- j = années

Question 2 - Abondance des individus qui sont dans le stade i depuis au moins j années

C'est la probabilité de survivre **au moins** j années.

$$Ni(k \geq j) = \sum_{k=j}^{di-1} Ni(k) = Ni(0) \sum_{k=j}^{di-1} pi^k$$

Question 3 - La proportion Pi d'individus du stade i qui survivent chaque année

On en déduit :

$$Pi = \frac{Ni(j \geq 1)}{NiT} = \frac{\sum_{k=1}^{di-1} pi^k}{\sum_{j=0}^{di-1} pi^j}$$

Avec :

$$NiT = \sum_{j=0}^{di-1} Ni(j) = Ni(0) \sum_{j=0}^{di-1} pi^j$$

Question 4 - Vérification d'égalité

On test que :

$$\frac{1-x^n}{1-x} = 1+x+x^2+\dots+x^{n-1}$$

$$1-x^n = (1-x)(1+x+x^2+\dots+x^{n-1})$$

$$1-x^n = 1+x+x^2+\dots+x^{n-1}-x-x^2-\dots-x^n$$

On soustrait terme à terme l'équation ci-dessus, les deux seuls termes restant non communs aux deux parties sont alors :

$$1-x^n = 1-x^n$$

Alors

$$\frac{1-x^n}{1-x} = 1+x+x^2+\dots+x^{n-1}$$

$$\frac{1-x^n}{1-x} = \sum_{i=0}^{n-1} x^i$$

Question 5 - Dédution de la proportion P_i

On a défini P_i dans la question 3 telle que :

$$P_i = \frac{\sum_{k=j}^{di-1} p_i^k}{\sum_{j=0}^{di-1} p_i^k}$$

avec $j = 1$ au numérateur

On pose :

$$\sum_{k=j}^{di-1} p_i^k = \frac{X}{1 - p_i}$$

On cherche à connaître l'expression de X en appliquant le même procédé que dans la question 4 tel que :

$$X = (1 - p_i)(p_i^j + p_i^{j+1} + \dots + p_i^{di-1})$$

$$X = p_i^j + p_i^{j+1} + \dots + p_i^{di-1} - p_i^{j+1} - p_i^{j+2} - \dots - p_i^{di}$$

$$X = p_i^j - p_i^{di}$$

$$X = p_i^j(1 - p_i^{di-j})$$

Alors

$$\sum_{k=j}^{di-1} p_i^k = \frac{p_i^j(1 - p_i^{di-j})}{1 - p_i}$$

En appliquant la formule citée précédemment et celle de la question 4 on pose alors :

$$P_i = \frac{\sum_{k=j}^{di-1} p_i^k}{\sum_{j=0}^{di-1} p_i^k}$$

$$P_i = \frac{\frac{p_i^j(1 - p_i^{di-j})}{1 - p_i}}{\frac{1 - p_i^{di}}{1 - p_i}}$$

$$P_i = \frac{p_i^j(1 - p_i^{di-j})}{1 - p_i^{di}}$$

Or comme on considère P_i comme la proportion d'individus qui survivent chaque année au stade i on a donc $j = 1$ soit :

$$P_i = \frac{p_i(1 - p_i^{di-1})}{1 - p_i^{di}}$$

Question 6 - La proportion G_i d'individus de la classe i qui passent à la classe $i+1$ par an
C'est équivalent à la proportion d'individus de la dernière année qui survivent encore un an. On a vu précédemment que :

$$P_i = \frac{p_i^j(1 - p_i^{di-j})}{1 - p_i^{di}}$$

La probabilité d'être en vie la dernière année du stade i ($j=di-1$) est :

$$P_i = \frac{p_i^{di-1}(1 - p_i^{di-(di-1)})}{1 - p_i^{di}} = \frac{p_i^{di-1}(1 - p_i)}{1 - p_i^{di}}$$

Enfin, la probabilité de survivre à cette dernière année et donc de passer au stade suivant est :

$$G_i = p_i \frac{p_i^{di-1}(1 - p_i)}{1 - p_i^{di}} = \frac{p_i^{di}(1 - p_i)}{1 - p_i^{di}}$$

Question 7 - Matrice de projection L

Avec :

- F_i = fécondité au stade i
- P_i = probabilité de rester dans le stade = $1 - m_i - v_i$
- G_i = probabilité de passer au stade suivant = v_i

$$L = \begin{pmatrix} P1 & 0 & 0 & 0 & F5 & F6 & F7 \\ G1 & P2 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & G2 & P3 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & G3 & P4 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & G4 & P5 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & G5 & P6 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & G6 & P7 \end{pmatrix}$$

Valeurs numériques des paramètres :

$$L = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 127 & 4 & 80 \\ 0,6747 & 0,7476 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0,0381 & 0,6619 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0,0137 & 0,7006 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0,0452 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0,8091 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0,8091 & 0,8084 \end{pmatrix}$$

3 Analyse du modèle et interprétation

Question 1 - Valeur propre et taux de croissance

La valeur propre maximale $\lambda_m = 0.9289$ et le taux de croissance $r = -0.0738$

Question 2 - Comparaison avec Frazer (1983)

La comparaison entre les résultats de Frazer (1983) et notre analyse, admet des écarts acceptables induits par la variabilité des données biologiques fluctuantes.

Question 3 - Tendence de la population

La croissance de la population : $r \times 100 = -0.0738 \times 100 = -7.38\%$.
Le taux de croissance étant négatif, cela se traduit donc par une décroissance de la population de 7.38% par an.

Question 4 - Répartition asymptotique

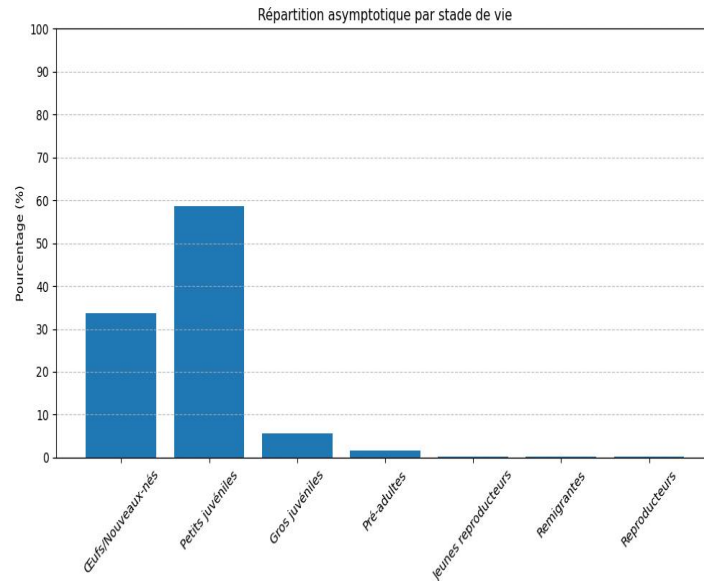


FIGURE 2 – Répartition asymptotique par des stades de vie

D'après la figure 2, les plus grandes proportions d'individus se situent au niveau des oeufs/nouveaux-nés et surtout des juvéniles. Ces deux stades représentent 92,2% de la population.

Question 5 - Valeur reproductive des stades de vie

1. Oeufs, nouveaux-nés = 1
2. Petits juvéniles = 1.38
3. Gros juvéniles = 6.55
4. Pré-adultes = 127.62
5. Jeunes reproducteurs = 644.43
6. Remigrantes = 582.85
7. Reproducteurs = 664.17

On normalise ici en se basant sur la valeur des oeufs/nouveaux-nés, d'où la valeur de 1.
L'importance relative de chaque stade est ici indiquée par les valeurs supérieures à 1. Plus les tortues sont âgées (font partie d'un stade avancé), plus la valeur reproductive a tendance à augmenter. Les jeunes reproducteurs et reproducteurs s'avèrent être les stades de plus grande importance pour la reproduction de la population de tortues.

4 Analyse de sensibilité - *Étude de l'élasticité de la valeur propre dominante par rapport aux coefficients de la matrice de projection L*

Question 1 - Vérification d'égalité

Nous voulons démontrer $\frac{\partial \lambda_m}{\partial a_{ij}} = \frac{w_i v_j}{{}^t w v}$.

D'après le théorème de Perron-Frobenius, nous savons que $Lv = \lambda_m v$ et ${}^t w L = \lambda_m {}^t w$, où v est un vecteur propre à droite de L associé à λ_m et w est un vecteur propre à gauche, donc :

$$Lv = \lambda_m v$$

$$\frac{\partial}{\partial a_{ij}}(Lv) = \frac{\partial}{\partial a_{ij}}(\lambda_m v)$$

$$\left(\frac{\partial L}{\partial a_{ij}}\right)v + \left(\frac{\partial v}{\partial a_{ij}}\right)L = \left(\frac{\partial \lambda_m}{\partial a_{ij}}\right)v + \left(\frac{\partial v}{\partial a_{ij}}\right)\lambda_m$$

$$\left(\frac{\partial L}{\partial a_{ij}}\right){}^t w v + \left(\frac{\partial v}{\partial a_{ij}}\right){}^t w L = \left(\frac{\partial \lambda_m}{\partial a_{ij}}\right){}^t w v + \left(\frac{\partial v}{\partial a_{ij}}\right){}^t w \lambda_m$$

$$w_i v_j + \left(\frac{\partial v}{\partial a_{ij}}\right){}^t w \lambda_m = \left(\frac{\partial \lambda_m}{\partial a_{ij}}\right){}^t w v + \left(\frac{\partial v}{\partial a_{ij}}\right){}^t w \lambda_m$$

$$w_i v_j = \left(\frac{\partial \lambda_m}{\partial a_{ij}}\right){}^t w v + \left(\frac{\partial v}{\partial a_{ij}}\right){}^t w \lambda_m - \left(\frac{\partial v}{\partial a_{ij}}\right){}^t w \lambda_m$$

$$w_i v_j = \left(\frac{\partial \lambda_m}{\partial a_{ij}}\right){}^t w v$$

$$\frac{\partial \lambda_m}{\partial a_{ij}} = \frac{w_i v_j}{{}^t w v}$$

Nous choisissons v de telle sorte que ${}^t w v = 1$. Ainsi, nous pouvons toujours supposer que cette égalité est vraie.

Question 2 - La matrice S des élasticités

$$S = \begin{pmatrix} 5.105 \times 10^{-2} & 0 & 0 & 0 & 8.993 \times 10^{-5} & 7.698 \times 10^{-5} & 4.565 \times 10^{-4} \\ 7.151 \times 10^{-2} & 2.319 \times 10^{-1} & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 9.929 \times 10^{-1} & 1.698 \times 10^{-1} & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 3.272 & 1.896 \times 10^{-1} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 9.309 \times 10^{-1} & 5.105 \times 10^{-2} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 4.552 \times 10^{-2} & 3.896 \times 10^{-2} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 4.514 \times 10^{-2} & 2.677 \times 10^{-1} \end{pmatrix}$$

Cette matrice est représentée sous la forme d'une heatmap pour mieux voir quel paramètre influe le plus sur l'élasticité de la valeur propre dominante

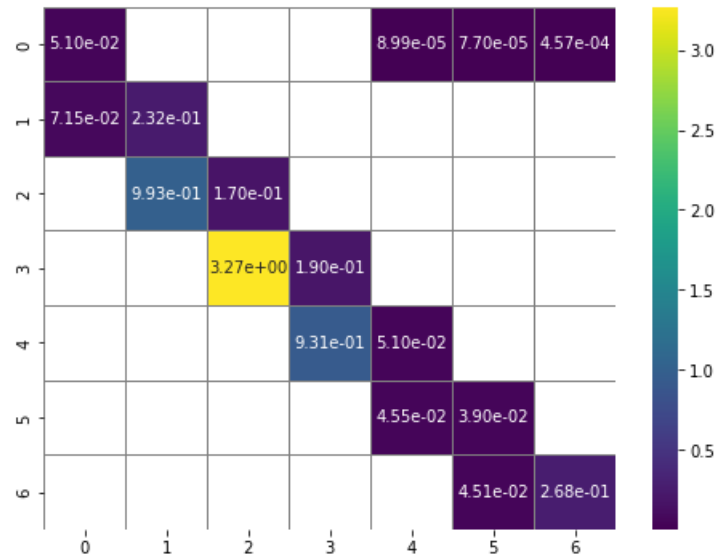


FIGURE 3 – Heatmap de la matrice des élasticités de λ_m

Question 3 - Représentation graphique de l'élasticité

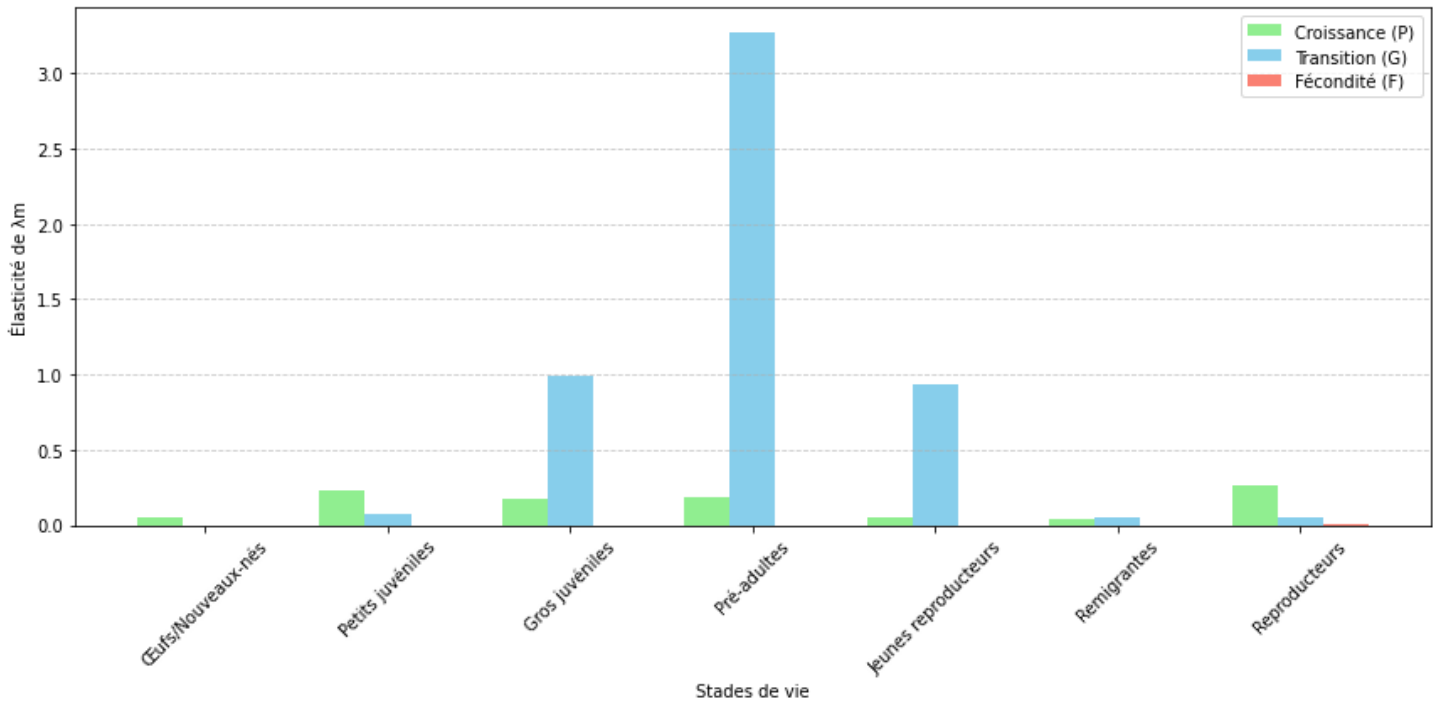


FIGURE 4 – Histogramme de l'élasticité par rapport aux paramètres du modèle

Question 4 - Interprétation du résultat dans un contexte de gestion

Ainsi, en représentant l'élasticité de notre modèle, un paramètre associé à un stade donné semble avoir une incidence significativement supérieure aux autres. Il s'agit du paramètre de transition de la phase *Pré-Adulte* à *Jeune reproducteur*. Ce qui peut paraître cohérent : c'est le moment où un individu devient fécond, il devient alors en mesure d'augmenter la démographie de l'espèce. Cette influence forte présentée par l'élasticité nous permet d'orienter les efforts de conservation vers la protection des *Pré-Adultes* avant la transition vers le stade fécond.

De plus, on observe que l'élasticité des paramètres du stade 1 est négligeable. Ce stade n'a donc aucune influence sur le taux de croissance de la population. Nous remettons donc en question la méthode de protection qui consiste à protéger les oeufs sur les plages. En effet, il vaut mieux mettre en place des méthodes de conservation qui visent principalement le stade pré-adulte. Par exemple des "Turtle Excluder Device" sur les filets de pêche adaptés à la taille et à la morphologie des tortues de ce stade.

Question 5 - Représentations graphiques de l'élasticité

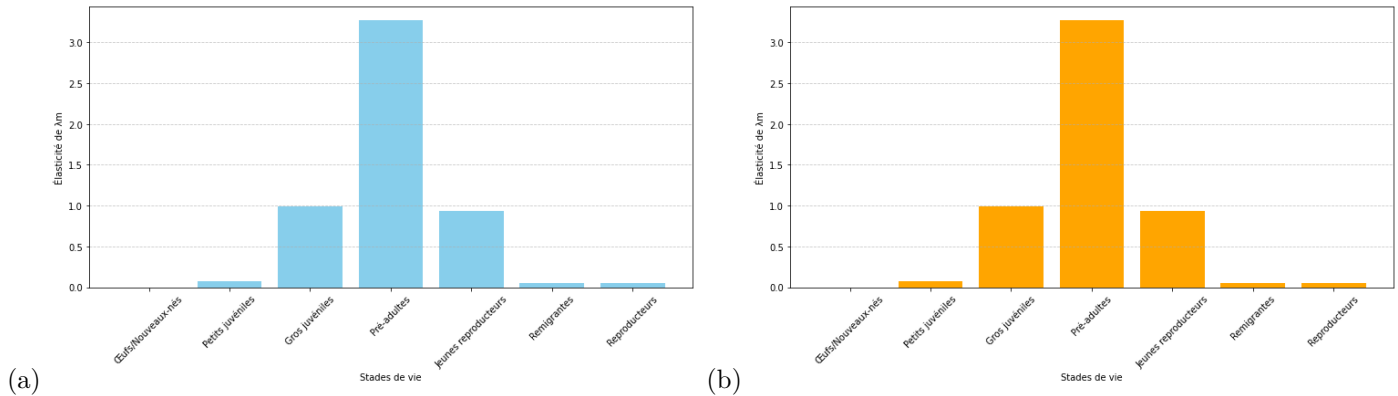


FIGURE 5 – Histogrammes de l'élasticité par rapport aux durées de vie (a) et par rapport aux taux de survie (b) de chaque stade de vie

Ainsi d'après la figure 5, on peut facilement observer que l'élasticité reste la même, qu'elle soit exprimée par rapport aux durées de vie ou aux taux de survie de chaque stade. Cela permet d'insister à nouveau sur l'importance d'un effort de gestion sur la protection des *Pré-Adultes* pendant leur transition de stade qui apparait dans les deux cas - là encore - comme étant le paramètre le plus impactant.

5 Scénarios de gestion

Question 1 - Test

En augmentant le taux de survie à 0.8 pour les stades de vie 2 à 4 (précédemment égaux à 0.7857, 0.6758 et 0.7425), la valeur propre dominante de la matrice de projection augmente à $\lambda_m = 1.0571$ et le taux de croissance de la population augmente à $r = 0.0555$, donc positive caractérisant une croissance de la population.

Question 2 - Test

De même que précédemment, en augmentant le taux de survie à 0.8 pour les stades de vie 3 et 4 et à 0.85 pour les stades 5 et 6 (précédemment égaux à 0.8091, soit une augmentation de 5.05%), la valeur propre dominante de la matrice de projection devient $\lambda_m = 1.0531$ et le taux de croissance de la population devient $r = 0.0517$.

Question 3 - Test

En réduisant le taux de survie des oeufs de 50%, en augmentant celui des stades de vie 3 et 4 à 0.8 et celui des stades 5, 6 et 7 à 0.85, la valeur propre dominante de la matrice de projection devient $\lambda_m = 1.0184$ et le taux de croissance de la population devient $r = 0.0182$.

Question 4 - Interprétation

Ces résultats montrent que les stades 2, 3 et 4 ont un plus grand impact sur la croissance de la population. Les stades 5 et 6 ont, quant à eux, un impact plus faible sur la croissance de la population. En effet, $r(\text{question 1}) > r(\text{question 2})$. De plus, le stade 1 a une importance encore moindre. Malgré une diminution forte de 50% du taux de survie des oeufs, une faible augmentation du taux de survie des stades 3 à 7, permet de maintenir un taux de croissance positif. Cela confirme

les résultats de la partie 4, l'effort de gestion doit être ciblé sur les stades 3 et 4 pour maintenir une croissance positive. Le système des "*Turtle Excluder Device*" cité précédemment est adapté.

Conclusion

Ce modèle montre que la technique de gestion interventionniste utilisée dans les années 80, alors que la tortue caouanne *Caretta caretta* était menacée d'extinction, n'était pas en réalité la méthode de conservation la plus efficace. En effet, cette technique visant à protéger les oeufs a peu d'impact sur le taux de croissance de la population. Ainsi, d'autres mesures pourraient être mises en place pour protéger les stades de vie clés ayant un fort impact sur le taux de croissance de la population, notamment le stade 4. Comme par exemple, le "*Turtle Excluder Device*" cherchant à limiter l'impact négatif de la pêche sur la survie des jeunes individus et des adultes.