Matrice de Leslie

pour modéliser la dynamique d'une population structurée en classes d'âges

Jacques Bair(*)

Depuis fort longtemps, de nombreux savants s'intéressent à la dynamique de populations (voir, par exemple, le livre de N. Bacaër [1]).
La plupart des modèles mathématiques servant à décrire l'évolution temporelle du nombre d'habitants (humains ou animaux), comme ceux de Malthus et de Verhulst (voir [3]) ou encore celui de Lotka – Volterra (cf. [4]), sont valables quel que soit l'âge des individus. Ils sont généralement continus, en ce sens que la variable temporelle peut y prendre n'importe quelle valeur d'un intervalle de la droite numérique réelle ; ils font alors appel à des équations différentielles. Mais, ils ne sont pas toujours fiables, notamment parce qu'ils négligent les durées de gestation et ne distinguent pas les taux de fécondité selon les âges.
Pour remédier à pareilles lacunes, le statisticien anglais Sir P. H. Leslie (né en 1900 et mort en 1972) a construit un modèle qui tient compte de la structuration de la population selon plusieurs classes d'âges, et qui fait un usage à la fois simple et efficace du calcul matriciel.

En 1945, Leslie publie, dans la réputée revue *Biometrika*, un article intitulé *On the use of matrices in certain population mathematics*. Il y développe un modèle pour décrire l'évolution temporelle du nombre de femelles dans des populations de souris et de rats. La motivation de cette étude était d'ordre fort pragmatique ; en effet, la prolifération de ces rongeurs était, pendant la seconde guerre mondiale, un réel souci en raison des dégâts occasionnés par ces animaux au niveau des réserves alimentaires de la population anglaise.
Le modèle mathématique mis au point par Leslie est non pas continu mais discret, dans le sens où le temps t est uniquement considéré à intervalles réguliers et ne prend dès lors que des valeurs entières. Il fait appel à des matrices qui portent désormais le nom de son auteur.

Avant d'en proposer une présentation générale, traitons de façon détaillée deux exemples numériques élémentaires et fictifs, mais qui nous paraissent donner une bonne idée du cas général (pour reprendre un terme utilisé par Rouche dans [6], elles sont « paradigmatiques » comme peuvent l'être les figures en géométrie dans la mesure où elles permettent de « voir » tous les cas).

(*) Professeur à l'Université de Liège ; adresse électronique : J.Bair@ulg.ac.be

1. Exemple d'une matrice carrée d'ordre 2

On s'intéresse à une population de souris femelles sachant que

- chacune de ces souris donne naissance en moyenne à une femelle pendant sa première année de vie et à 8 femelles pendant sa deuxième année ;
- la probabilité pour qu'une souris survive une deuxième année est de 0,25 et il n'y a aucune chance qu'elle survive au-delà d'un an.

On distingue donc deux catégories de souris : les juvéniles âgées de moins d'un an et les adultes dont l'âge est compris entre un an et deux ans. Notons, pour tout instant t (le temps étant compté en années, de sorte que t est entier) j_t le nombre de souris juvéniles, a_t celui des adultes et $n_t = j_t + a_t$ le nombre total de souris dans la population étudiée. Les hypothèses ci-dessus se traduisent par les équations suivantes

$$\begin{cases} j_{t+1} = j_t + 8a_t \\ a_{t+1} = 0{,}25\, j_t \end{cases}.$$

En connaissant les nombres de juvéniles et d'adultes au temps initial $t = 0$, on peut calculer de proche en proche, successivement pour $t = 1, 2, 3, \ldots$, les valeurs de j_t et de a_t, puis en déduire n_t ainsi que les quotients . Par exemple, pour $j_0 = 20$ et $a_0 = 0$, on trouve par récurrence les valeurs rassemblées dans le tableau suivant (dans lequel les résultats sont arrondis au centième près) :

t	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
j_t	20	20	60	100	220	420	860	1700	3420	6820	13660
a_t	0	5	5	15	25	55	105	215	425	855	1705
n_t	20	25	65	115	245	475	965	1915	3845	7675	15365
$\frac{j_t}{n_t}$	1	0,8	0,92	0,87	0,89	0,89	0,89	0,89	0,89	0,89	0,89
$\frac{a_t}{n_t}$	0	0,2	0,07	0,13	0,10	0,11	0,11	0,11	0,11	0,11	0,11
$\frac{n_{t+1}}{n_t}$	1,25	2,6	1,77	2,13	1,94	2,03	1,98	2,01	1,99	2	—-

On constate que les nombres d'une même ligne varient, mais qu'ils semblent se stabiliser sur les trois dernières lignes relatives à des quotients. À long terme (c'est-à-dire pour t supérieur à 10), il semble donc qu'il y aura (environ) 8 fois plus de juvéniles que d'adultes, tandis que la population des souris doublera quasiment tous les ans.

Ces résultats peuvent être justifiés à l'aide du calcul matriciel. En effet, soient la matrice $\mathrm{L} = \begin{pmatrix} 1 & 8 \\ \frac{1}{4} & 0 \end{pmatrix}$, baptisée *matrice de Leslie*, et, pour tout t entier, le vecteur

$V_t = \begin{pmatrix} j_t \\ a_t \end{pmatrix}$. Le système ci-dessus s'écrit matriciellement : $V_{t+1} = LV_t$. On obtient successivement, avec ici $V_0 = \begin{pmatrix} 20 \\ 0 \end{pmatrix}$, $V_1 = LV_0$, $V_2 = LV_1 = L^2V_0$, $V_3 = LV_2 = L^3V_0$, … et, plus généralement, $V_t = L^tV_0$.

Si on diagonalise la matrice de Leslie L grâce à la matrice $P = \begin{pmatrix} 8 & -4 \\ 1 & 1 \end{pmatrix}$, dont les deux colonnes sont des vecteurs propres de L associés respectivement aux valeurs propres 2 et -1, on a

$$P^{-1}LP = \begin{pmatrix} 2 & 0 \\ 0 & -1 \end{pmatrix} \Leftrightarrow L = P\begin{pmatrix} 2 & 0 \\ 0 & -1 \end{pmatrix}P^{-1},$$

d'où l'on déduit aisément, pour t entier,

$$L^t = P\begin{pmatrix} 2^t & 0 \\ 0 & (-1)^t \end{pmatrix}P^{-1}.$$

En conséquence,

$$\begin{aligned} V_t = L^tV_0 &= P\begin{pmatrix} 2^t & 0 \\ 0 & (-1)^t \end{pmatrix}P^{-1}V_0 \\ &= \frac{1}{12}\begin{pmatrix} 8\times 2^t + 4\times(-1)^t & 32\times 2^t - 32\times(-1)^t \\ 2^t - \times(-1)^t & 4\times 2^t + 8\times(-1)^t \end{pmatrix}\begin{pmatrix} 20 \\ 0 \end{pmatrix}, \end{aligned}$$

ce qui permet finalement d'obtenir

$$j_t = \frac{40}{3}\times 2^t + \frac{20}{3}\times(-1)^t \; ; a_t = \frac{5}{3}\times\left(2^t - (-1)^t\right) ; n_t = 15\times 2^t + 5\times(-1)^t .$$

On en déduit alors

$$\lim_{t\to+\infty}\frac{j_t}{n_t} = \frac{8}{9} \; ; \lim_{t\to+\infty}\frac{a_t}{n_t} = \frac{1}{9} \; ; \lim_{t\to+\infty}\frac{n_{t+1}}{n_t} = 2.$$

On remarque que la dernière de ces limites vaut la plus grande des valeurs propres de la matrice de Leslie, tandis que les deux premières sont égales aux deux composantes du vecteur propre $\begin{pmatrix} 8 \\ 1 \end{pmatrix}$ associé à cette valeur propre 2, divisées par leur somme 9.

2. Exemple d'une matrice carrée d'ordre 3

On se propose d'étudier l'évolution, essentiellement à long terme, d'une population de rates. À cet effet, on va utiliser, ici encore, un modèle discret qui repose sur les hypothèses (très simplificatrices) suivantes :

- une femelle de moins d'un an n'est pas féconde ;
- chaque femelle donne, en moyenne, naissance à 6 femelles durant sa deuxième année et à 10 femelles pendant sa troisième année ;
- une rongeuse sur deux survit au-delà de sa première année ;
- 40 % des rates qui sont encore vivantes à la fin de la deuxième année vont survivre, mais pas au-delà d'une troisième année.

Ces hypothèses conduisent à distinguer trois classes en fonction de l'âge des rates : selon qu'elles ont moins d'un an, au moins un an mais moins de deux ans ou au moins deux ans, les femelles sont répertoriées comme étant respectivement des *juvéniles*, des *préadultes* ou des *adultes*. Si, à tout instant t (ici encore t est entier), on note respectivement j_t, p_t, a_t les effectifs des juvéniles, des préadultes et des adultes, les hypothèses adoptées se traduisent par ce système :

$$\begin{cases} j_{t+1} = 6p_t + 10a_t \\ p_{t+1} = 0{,}5\,j_t \\ a_{t+1} = 0{,}4\,p_t \end{cases}$$

Pour fixer les idées, admettons qu'à l'instant initial $t = 0$ sont dénombrées 100 rates dont 30 juvéniles, 40 préadultes et 30 adultes, ce qui s'écrit : $j_0 = 30$, $p_0 = 40$, $a_0 = 30$. Il est encore possible de calculer de proche en proche les valeurs successives de j_t, de p_t, de a_t et de leur somme $n_t = j_t + p_t + a_t$, puis de constater que les quotients donnant les proportions de juvéniles, de préadultes et d'adultes au sein de la population totale, ainsi que le taux de croissance de cette population globale finissent par se stabiliser pour t suffisamment grand (mais de nombreux calculs sont toutefois nécessaires pour arriver à cette conclusion)

Ces résultats peuvent être justifiés en faisant appel aux matrices et vecteurs, comme il avait été réalisé pour le premier exemple. En notant $V_t = \begin{pmatrix} j_t \\ p_t \\ a_t \end{pmatrix}$,

$L = \begin{pmatrix} 0 & 6 & 10 \\ 0{,}5 & 0 & 0 \\ 0 & 0{,}4 & 0 \end{pmatrix}$, $V_0 = \begin{pmatrix} 30 \\ 40 \\ 30 \end{pmatrix}$, on peut écrire $V_{t+1} = LV_t$, puis, $V_t = L^t V_0$.

Mais, dans ce cas, la matrice de Leslie L n'est pas diagonalisable, car la valeur propre −1 est double et il est impossible de trouver deux vecteurs propres linéairement indépendants qui lui sont associés. On peut faire appel à la forme canonique de Jordan de L en remplacement de sa diagonalisation, mais il est possible d'obtenir directement les résultats escomptés en invoquant le théorème de Perron-Frobenius (voir [5]) et un de ses corollaires.

Rappelons une présentation (simplifiée selon nos besoins) de ce théorème pour une matrice $\mathrm{M} = \left(a_{ij}\right)$ qui est carrée à n lignes et n colonnes et qui vérifie les hypothèses suivantes :

- tous les éléments a_{ij} sont positifs ou nuls ;
- il existe (au moins) une puissance (à exposant entier) de M dont tous les éléments sont strictement positifs.

Dans ces conditions, M possède une *valeur propre dominante* λ^* à laquelle est associé un *vecteur propre dominant* V^*, ce qui signifie que

- $\mathrm{MV}^* = \lambda^* \mathrm{V}^*$;
- λ^* est une valeur propre simple (c'est-à-dire de multiplicité 1) ;
- pour toute valeur propre (réelle ou complexe) λ différente de λ^*, on a $|\lambda| < \lambda^*$;
- toutes les composantes v_i^* de V^* sont strictement positives et de somme égale à 1.

En conservant les mêmes hypothèses et notations que ci-dessus, on peut déduire de ce qui précède le corollaire suivant : pour tout vecteur, composé d'une seule colonne et de n lignes, $\mathrm{X}_t = \left(x_i(t)\right)$ tel que $\mathrm{X}_{t+1} = \mathrm{MX}_t$ pour tout entier t, alors, quel que soit le vecteur initial X_0, on a, pour tout $i = 1, 2, \ldots, n$:

a) $\displaystyle\lim_{t\to+\infty} \frac{\sum_{i=1}^{n} x_i(t+1)}{\sum_{i=1}^{n} x_i(t)} = \lambda^*$,

b) $\displaystyle\lim_{t\to+\infty} \frac{x_i(t)}{\sum_{i=1}^{n} x_i(t)} = v_i^*$.

Ces énoncés généraux peuvent être appliqués dans le problème numérique traité, car la matrice L possède tous ses éléments non négatifs, tandis que L^5 n'a que des éléments strictement positifs. Le théorème garantit l'existence d'une valeur propre dominante, à savoir $\lambda^* = 2$, à laquelle est associé le vecteur propre dominant $\dfrac{1}{26}\begin{pmatrix} 20 \\ 5 \\ 1 \end{pmatrix}$. Dès lors, on peut en déduire que :

$$\lim_{t\to+\infty} \frac{j_t}{n_t} = \frac{10}{13} \,;\, \lim_{t\to+\infty} \frac{p_t}{n_t} = \frac{5}{26} \,;\, \lim_{t\to+\infty} \frac{a_t}{n_t} = \frac{1}{26} \,;\, \lim_{t\to+\infty} \frac{n_{t+1}}{n_t} = 2.$$

3. Généralisation au cas d'une matrice carrée d'ordre K + 1

Le *modèle de Leslie* décrit la dynamique d'une population animale composée de femelles reproductrices réparties dans K + 1 classes formées selon les âges. La connaissance des effectifs $x_i(t)$ dans la classe numéro i (pour $i = 0, 1, \ldots, \mathrm{K}$) au temps t (supposé entier) permet de prévoir ceux à l'instant $t + 1$ grâce à l'égalité matricielle

$$\mathrm{X}_{t+1} = \mathrm{L}\mathrm{X}_t$$

où, pour tout indice t entier, X_t désigne le vecteur (à une colonne et K + 1 lignes) dont les composantes sont les $x_i(t)$, tandis que L est la matrice de Leslie égale à

$$\mathrm{L} = \begin{pmatrix} f_0 & f_1 & f_2 & \ldots & f_{\mathrm{K}-1} & f_{\mathrm{K}} \\ s_0 & 0 & 0 & \ldots & 0 & 0 \\ 0 & s_1 & 0 & \ldots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & 0 & s_{\mathrm{K}-1} & 0 \end{pmatrix}$$

sachant que

- les éléments de la première ligne représentent les *fécondités nettes* : f_i correspond au nombre moyen de femelles mises au monde, entre deux instants successifs t et $t + 1$, par chaque femelle appartenant à la classe numéro i ;
- au sein de la sous-matrice diagonale située sous la première ligne et comprenant les K premières colonnes, les éléments diagonaux sont les *probabilités de survie* : s_i est la probabilité qu'une femelle appartenant à la classe numéro i au moment t soit vivante dans la classe numéro $i + 1$ à l'instant $t + 1$.

Bien entendu, certaines hypothèses (parfois implicites) régissent cette modélisation, notamment :

- l'espace et la quantité de nourriture disponibles sont illimités ;
- il n'y pas de migrations ;
- la population est divisée en classes d'âges correspondant à des intervalles de temps de même durée (par exemple, l'année) ;
- les fécondités nettes et les probabilités de survie de chaque classe sont supposées, pour cette modélisation, être les mêmes pour toutes les femelles (en moyenne) et indépendantes du temps ;
- la probabilité de dépasser l'âge de la dernière classe est supposée négligeable.

L'évolution à long terme d'une telle population est fournie par le théorème de Perron-Frobenius (pour autant, bien entendu, que les hypothèses de ce dernier soient satisfaites) : le comportement asymptotique de l'effectif total est de type malthusien en ce sens qu'il suit une croissance (ou décroissance) exponentielle avec un taux de variation égal à la valeur propre dominante de la matrice de Leslie, tandis que la répartition dans les classes d'âges est décrite à long terme par les composantes du vecteur propre dominant de la matrice L.

Leslie a montré la pertinence de son modèle en l'appliquant à des données observées

sur des rats, mais aussi sur d'autres populations animales telles que des oiseaux, des coléoptères, …
De nos jours, ce modèle est adopté par de nombreux biologistes ; son usage est évidemment facilité par l'emploi d'ordinateurs qui sont capables de calculer des valeurs et vecteurs propres de la matrice de Leslie.
Cette modélisation peut également fournir, aux professeurs de mathématiques enseignant le calcul matriciel, une belle opportunité de montrer la puissance d'application de cette théorie. Il est encore intéressant de constater que le théorème de Perron-Frobenius a été trouvé (vers 1910) par des mathématiciens ignorant probablement le problème concret étudié par Leslie, puis appliqué par ce dernier quelques décennies plus tard. Par ailleurs, ce résultat mathématique admet d'autres applications intéressantes et variées, par exemple en économie (dans l'analyse dite « input-output » due à Leontief), en calcul des probabilités (dans l'étude des chaînes de Markov), en théorie des graphes (dans la sélection, par Google, des pages web les plus pertinentes pour une recherche demandée).

Bibliographie

[1] N. Bacaër, *Histoire de mathématiques et de populations*, Cassini, Paris, 2008.

[2] J. Bair, La matrice de Leslie et la dynamique des populations, *Tangente Hors-série n° 42, Mathématiques et biologie*, Éditions Pole, Paris, 2012, p. 90-94.

[3] J. Bair – J. Mawhin, Modèles de type proie – prédateur, *Tangente Hors-série n° 42, Mathématiques et biologie*, Éditions Pole, Paris, 2012, p. 56-59.

[4] J. Bair – J. Mawhin, Autour de l'équation de Verhulst, *Tangente Hors-série n° 42, Mathématiques et biologie*, Éditions Pole, Paris, 2011, p. 124-127.

[5] H. Lehning, Le théorème de Perron – Frobenius, *Tangente Sup, Supplément au n° 125 de Tangente*, septembre – octobre 2008, p. 16 – 17.

[6] N. Rouche, L'arithmétique du petit Nicolas ou Qu'est-ce que « penser mathématiquement » ?, *Bulletin de l'APMEP*, n° 451, 2004, p. 185 – 195.