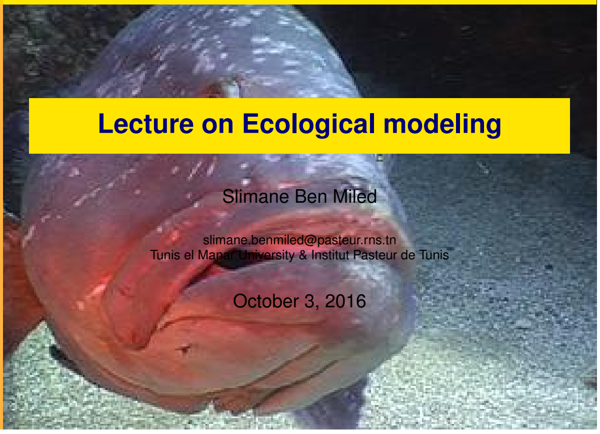
S Ben Miled



Lecture on Ecological modeling

Slimane Ben Miled

slimane.benmiled@pasteur.rns.tn
Tunis el Manar University & Institut Pasteur de Tunis

October 3, 2016

Notes

S Ben Miled

Introduction to biological modeling

Scale in biology

Part I

Introduction to biology

Notes

Outline of Chapter 1

S Ben Miled

Introduction to biological modeling

Scale in biology

Notes

What is biology ?

Biology is a natural science concerned with the study of life and living organisms, including their structure, function, growth, evolution, distribution, and taxonomy.

Examples
(http://en.wikipedia.org/wiki/BiologyBranches)

- Ecology
- Evolution
- Physiology
- Epidemiology

Study of interactions among organisms and their environment, such as the interactions organisms have with each other and with their abiotic environment. Topics of interest: diversity, distribution, amount (biomass), number (population) of organisms, as well as competition between them within and among ecosystems. The study of the evolutionary processes that produced the diversity of life on earth. focus in how organisms, organ systems, organs, cells, and bio-molecules carry out the chemical or physical functions that exist in a living system *i.e.* cellular physiology, microbial physiology, bacterial physiology, and viral physiology. The science that studies the patterns, causes, and effects of health and disease conditions in defined populations. It is the cornerstone of public health, and informs policy decisions and evidence-based practice by identifying risk factors for disease and targets for preventive healthcare.

Notes

Main historical facts

Ancient and medieval Chinese, mesopotamian, egyptian, indian; mummification, surgery, agriculture, disection.

Ancient Greek and Roman traditions Hippocrates (medecine), Aristotle, Magon.

Medieval and Islamic knowledge Al-Jahiz (Kitab al Hayawan), Ibnou Sina, Ibnou Rochd, El Rhazes.

Renaissance and early modern developments: modern era of Western medicine Vesalius (anatomy), Albrecht Durer and Leonardo da Vinci (naturalists).

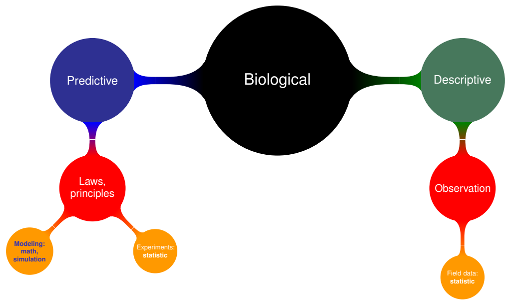
17' and 18': classification and taxonomy Linnaeus, de Buffon, Harvey and Santorio (begining of physiology), the use of microscopes.

19th century: the emergence of biological disciplines
- Natural history and natural philosophy (Humboldt)
- Paleontology (Cuvier) species extinction
- Evolution and biogeography: Lamarck (inheritance of acquired characteristics), Darwin (evolution: On the Origin of Species by Means of Natural Selection), **Malthus and Walace (population dynamics)**
- Physiology: Pasteur
- Organic chemistry (Friedrich WÃ¶hler, Justus Liebig) enzymes and physiology:
- Claude Bernard (hormones, **cell dynamics**)

Twentieth century: mollecular biology
- **population ecology: Lotka, Maynard Smith, Mayr, Mc Arthur, Wilson, Gould**
- DNA: Crick and Watson
- **Biochemistry: methabolic pathway**
- **Human genome project: Celera Genomics (Craig Venter) and National Institute of Health.**

Twenty-first century **theoretical biology, bioinformatic, computational biology.**

Notes



Notes

Example: Competitive exclusion principle

S Ben Miled

Introduction to biological modeling

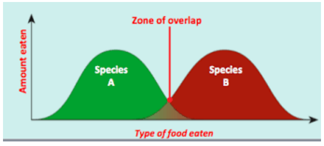
Scale in biology

Observe: Gause (URSS, 1934)

Georgy Gause contructed an experiments using two species of Paramecium, P. aurelia and P. caudatum in competition for resources. He observed that always one of them died.

Law: Competitive exclusion principle

Two species competing for the same resource cannot coexist at constant population values, if other ecological factors remain constant. This leaded to the notion of **ecological niches**.



Notes

Science and Engineering

S Ben Miled

Introduction to biological modeling

Scale in biology

Biology=Biological laws

Engineering

The application of science and practical knowledge in order to invent, design, build, maintain structures, machines, tools, systems, components, materials and processes.

Science

Description of new laws

Notes

How to work on theoretical vs experimental biology

S Ben Miled

Introduction to biological modeling

Scale in biology

Biological question

Among a set of biological hypothesis which one(s) are(is) responsible for biological phenomena ?

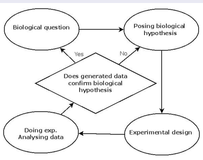


Figure: Exp. methodology

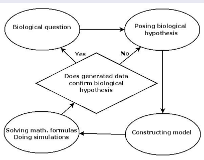
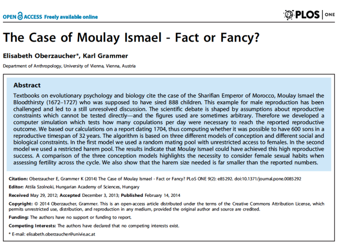


Figure: Sim. methodology

Theoretical biol. can be funny

Whether and how Moulay Ismael, the Sharifian Emperor of Morocco, managed, during the years from 1697 through 1727, to father 888 children.



OPEN ACCESS Freely available online — PLOS ONE

The Case of Moulay Ismael - Fact or Fancy?

Elisabeth Oberzaucher*, Karl Grammer

Department of Anthropology, University of Vienna, Vienna, Austria

Abstract

Textbooks on evolutionary psychology and biology cite the case of the Sharifian Emperor of Morocco, Moulay Ismael the Bloodthirsty (1672–1727) who was supposed to have sired 888 children. This example for male reproduction has been challenged and led to a still unresolved discussion. The scientific debate is shaped by assumptions about reproductive constraints which cannot be tested directly—and the figures used are sometimes arbitrary. Therefore we developed a computer simulation which tests how many copulations per day were necessary to reach the reported reproductive outcome. We based our calculations on a report dating 1704, thus computing whether it was possible to have 600 sons in a reproductive timespan of 32 years. The algorithm is based on three different models of conception and different social and biological constraints. In the first model we used a random mating pool with unrestricted access to females. In the second model we used a restricted harem pool. The results indicate that Moulay Ismael could have achieved this high reproductive success. A comparison of the three conception models highlights the necessity to consider female sexual habits when assessing fertility across the cycle. We also show that the harem size needed is far smaller than the reported numbers.

Citation: Oberzaucher E, Grammer K (2014) The Case of Moulay Ismael - Fact or Fancy? PLoS ONE 9(2): e85292. doi:10.1371/journal.pone.0085292

Editor: Attila Szolnoki, Hungarian Academy of Sciences, Hungary

Received May 29, 2012; **Accepted** December 3, 2013; **Published** February 14, 2014

Funding: The authors have no support or funding to report.

Competing Interests: The authors have declared that no competing interests exist.

* E-mail: elisabeth.oberzaucher@univie.ac.at

Notes

Scale in biology

Like physics, biology uses a set of scales:

Scale in biology

1. Time scale
2. Ecological scale
3. Spatial scale
4. Cell scale
5. Biochemical scale

Scale in biology

1. **material scale**
2. **time scale**
3. **spatial scale**

These scales are interconnected and provide limits to the different definitions.
There is a confusion with the notion of scale and level inside a scale (*i.e.* ecological scale is a level inside time scale).

Level definition

To paraphrase Michel Morange, we call a level (in a scale), a set on which the models , which govern the phenomenon under study, is accurate = set where the model hypothesis are constant.

Notes

Material scale

Material scale

Material scale

Molecule → Cell → Tissue → Organ → Individual → Population → Metapop.

Comunity → Metacom. → Ecosystem

1. Molecule
2. Cell
3. Tissue
4. Organ
5. Individual
6. Population/community
7. Meta-population/meta-community
8. Ecosystem

is the basic structural, functional, and biological unit of all known living organisms. Cells are the smallest unit of life that can replicate independently, and are often called the "building blocks of life". The study of cells is called cell biology. A tissue is an ensemble of similar cells from the same origin that together carry out a specific function. Organs are then formed by the functional grouping together of multiple tissues. is a collection of tissues joined in a structural unit to serve a common function. is the basic structural, functional, and ecological unit; it is an organism is any contiguous living system, such as a vertebrate, insect, plant or bacterium. All known types of organism are capable of some degree of response to stimuli, reproduction, growth and development and self-regulation (homeostasis).
An organism may be either unicellular (a single cell) or, as in the case of humans, comprise many trillions of cells grouped into specialized tissues and organs. The term multicellular (many cells) describes any organism made up of more than one cell.

Notes

Time scale

Material scale

Material scale

Molecule → Cell → Tissue → Organ → Individual → Pop./Com. → Metapop./metacom.. → Ecosystem

At each of these scale we can be associate a time scale where material element can be consider constant

temporal / spatial scale are defined from the studied traits constant in time / space .

Examples

- The individual scale is the scale where the notion species can be considered as constant: Ecological scale.
- Molecular scale is the scale where the biochemical interactions exists.

Notes

1. A **tissue** is a set of similar cells from the same origin that together carry out a specific function.
2. An **organ** is a collection of tissues joined in a structural unit to serve a common function.

So an individual can not be an emergent phenomenon of a lower level, but a regulatory force.

Top down regulation

Ecological "forces" (predation, competition, migration, . . .) are emerging phenomena from individual level.

Bottom-up regulation

It all comes down to the individual level.

To what extent, the top-down vision for sub-individual and bottom-up for supra-individual interactions is true ?

Notes

Part II

Ecological Modeling Methodology

Notes

Outline of Chapter 2

Notes

Goal of the Ecology

Goal

The goal of the ecology is to study the interaction between individuals.

The way to study these interaction is by **counting the number of individuals**. As the number of individuals change by **birth** and **death**, we suppose that there exist a **positive interaction** between these **interactions and the number of children we have**.

Notes

Material scale

Molecule Cell Tissue Organ Individual Pop./Com. Metapop./metacom.. Ecosystem

1. **Individual scale:** an individual is an element that cannot be divided. ex. an animal, a fish, a tree, a cell, a DNA molecule, a species ...
2. **Population scale** : A set of individual of the same species that occupy a same physical place.
3. **Community scale** : A set of individual that occupy a same physical place, but can be from different species.
4. **Meta-population/Meta-community scale** : Set of population/community in interaction.

A species= is a set of individual that can reproduce together and their children can also reproduce. *Example: donkey, horse, dog, wolf, human, cat* ... But for example donkey and horse can reproduce, but their children cannot so they do not belong to the same species!

Notes

Interactions in Ecology I

Like all sciences, Ecology is based on *postulates*, *law* or *principles*. These laws are finite and everyone agreed to consider them as such. These laws act in two different time levels: ecological and evolutionary time levels.

Natural/Multhusian growth

First principle: Each living organism can reproduce (born) and died.
Furthermore, if no limiting force acts on the population, it will increase or decrease exponentially fast.

In physics this is equivalent to "no force principle"

Notes

Interactions in Ecology: Intra-trophic interactions

1. **Competition**: Competition is a contest between individuals, groups whenever two or more parties strive for a goal which cannot be shared. Competition occurs for territory or a location of resources. The competition can be positive: Co-operative competition.
2. **Migration**: Any general movement of a population, or individual that affects its distribution or range.

Notes

Interactions in Ecology: Inter-trophic interactions

1. **Predation:** the act of relatively quick killing and at least partial consuming of the prey.
2. **Epidemiological interaction:** The interaction between a disease and a host. A disease cannot be an individual belonging to a species like a Virus !!!

Notes

Natural/Multhusian growth

Natural/Multhusian growth

Each living organism reproduce (born) and died. Furthermore, if no limiting force acts on the population, it will increase or decrease exponentially fast.

per capita growth rate/ function response of population n with itself.

$$\frac{dn}{dt}(t) = \overbrace{(\textit{birth rate} - \textit{death rate})}^{\dot{R}}\, n(t) \qquad (1)$$

$$n(t+1) = \underbrace{(\textit{birth rate} - \textit{death rate})}_{R}\, n(t) \qquad (2)$$

Remark

$R(t)$ make the link between environment and offspring production and mortality rate. Then R can depend on n.

Notes

Hypothesis:

Each living organism reproduce (born) and died. is equivalent to

1. Resource abounded.
2. Constant mortality

Then R is constant.

Thus equation (1)

$$n(t) = n_0 e^{Rt}$$
$$n(t) = n_0 R^t$$

Notes

Verlhust growth I

Hypothesis

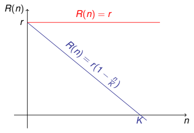
1. *The mortality rate is constant in the population and independent of time: no competition for the resource*
2. *The birth rate depends linearly on the absorbed resources. We defined the functional response of the population on the resource, it is the function that links resource to birth rate, $b(R)$.*
   1. *No external forces (e.g. sexual competition).*
   2. *No parental care.*
   3. *No parasitism of the reproductive organs.*

Notes

Remark

$R(t)$ make the link between environment and offspring production and mortality rate. Then R can depend on n.

We suppose that the R is linear decreasing function: $R(n) : r(1 - \frac{n}{K})$.



Then equation 1 is:

$$\frac{dn}{dt} = rn(1 - \frac{n}{K}) \quad (3)$$

Notes

Solving equation (3)

It is clear that 0 is a solution of equation (3).
Suppose that $n(t) \neq 0, \forall t \geq 0$, let $x(t) = \frac{1}{n(t)}$. Then

$$\frac{dx}{dt} = r(x - \frac{1}{K})$$

This equation can be solve analytically and gives

$$x(t) = \lambda e^{rt} + \frac{1}{K}$$

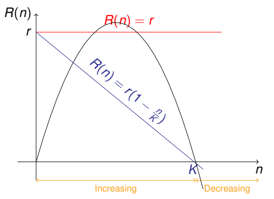
Notes

equilibrium points and local stability analysis

$$\frac{dn}{dt} = 0 \Leftrightarrow n^* = 0 \text{ or } n^* = K$$

Stability analysis: $R'(n) = r(1 - \frac{2n}{K})$

- Local stability of 0: $R'(0) = r > 0$ then 0 is locally asymptotically unstable.
- Local stability of K: $R'(0) = -r < 0$ then K is locally asymptotically stable locally.



Notes

Part III

Introduction à la structuration

Notes

Notes

Définition de l'age

S Ben Miled

Age et structure physiologique
Paramètres démographiques
Représentation graphique d'une population
Mortalité et survie
Effet de l'espérance de vie sur le changement de $\mu(x)$
Age moyen et espérance de vie

La définition de l'age ne peu être abordé que par une description de son l'utilité.

A quoi sert l'age ?

A ordonner des étapes importantes pour la **mortalité** et **natalité** dans un cycle de vie.

Mortalité

L'un des facteurs le plus influent sur le vieillissement des cellules est le résultat de réaction d'oxydation pour la production de sucre nécessaire au maintient en vie des cellules et donc de l'individu. Ainsi, plus le temps durant lequel on est en vie avance et plus le degrés d'oxydation augmente (et plus on vieilli). Comme le degrés de vieillissement des cellules est souvent asses complexe a évalué, nous utiliserons l'age civil, qui correspond au temps écoulé entre la naissance et le moment présent.

Natalité

Dans le cas où la reproduction est saisonnière (ce qui est en général le cas dans les région tempérées), l'age se calcul en saison de reproduction. Entre les saisons la natalité est suposée nulle.

Notes

Age et vieillissement

S Ben Miled

Age et structure physiologique
Paramètres démographiques
Représentation graphique d'une population
Mortalité et survie
Effet de l'espérance de vie sur le changement de $\mu(x)$
Age moyen et espérance de vie

Types d'âges

Age civil: Le nombre d'unité de temps depuis la naissance/la conception.

Age biologique: Le degrés de vieillissement des cellules, qui est fortement relié à l'espérance de vie des individus.

Tant qu'un individu est en bonne santé, son age biologique est linéairement dépendant de l'age civile. Cependant, l'état de santé des cellules du corps varient en fonction du stress ou de l'environnement dans le quelles elles vivent ce qui fait que age biologique est une fonction non linéaire de l'age biologique. Dans certain cas, c'est une fonction localement décroissante.

Notes

Age et vieillissement: remarques

Remark

1. *L'unité de temps pour calculer l'age est variable suivant les espèces. On suppose que l'age est calculer à l'aide d'intervalle de temps égaux. i.e. l'age chez les humains est calculé en année, chez les tiques en jour, chez les phlébotome en heure . . . .*
   Dans le cas où la reproduction est saisonnière (ce qui est en général le cas dans les région tempérées), la classe d'age se calcul en saison de reproduction.
2. *La classe d'age se cacul par des changements saisonnier de température: mesuré par les strie des arbres.*
   Par contre, ce n'est plus le cas si la reproduction est continu ou si elle est étalée sur l'ensemble de l'intervalle de temps consideré. Elle définie de manière arbitraire et est considéré comme la plus grande unité de temps pour laquelle la mortalité et la natalité sont supposées constantes.

Notes

Structure physiologique et structure age

Structurations

Structuration en age: Une structuration physiologique dépendant linéairement du temps *i.e.* structuration en par age civile.

Structuration physiologique: Une structurations physiologique dépendant du temps de manière non linéaire, *i.e.* toute autres structurations relatif à la physiologie (même celle par age biologique).

La raison de cette définition est purement mathématique et provient de la linéarité de l'age par rapport au temps.

Notes

Exemple: Classe d'age et cohortes

Classe d'age

Soit a un age, on défini la classe d'age a par l'ensemble des individus dont l'age est compris entre $[a, a+1[$.

Example

Le 14 janvier 2011:

- Un enfant né le 2 janvier 2010 à l'age 1 et appartient à la classe d'age 1.
- Un enfant né le 20 novembre 2010 à l'âge 0 et appartient à la classe d'age 1.

Génération et cohorte

On appelle *génération* ou *cohorte* l'ensemble des individus qui sont nés ou on été produits pendant la même unité de temps.

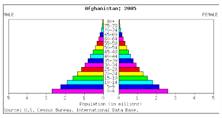
Example

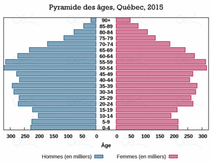
La cohorte des individu née en 1960 est l'ensemble des individus nés en 1960. On peu supposer que ces individus on vécu dans un même environnement au cours de leurs vie.

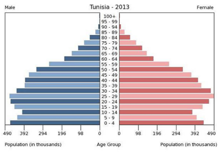
Notes

Pyramide des ages

La pyramide des âges est un mode de représentation graphique de la structure (sexe, âge) d'une population qui constitue une image synthétique du passé, du présent et du futur de celle-ci
Il existe différents profils des pyramides des âges :







Notes

Introduction à l'analyse de survie

Les phénomènes démographique sont mesurés par des taux (*i.e.* des quotients) dont la dimension est en $[\frac{1}{t}]$. Par exemple,

- Taux de mortalité.
- Taux de natalité.
- Taux de migration.

Notes

Taux de mortalité

Cas discret on suppose que l'age appartient à un ensemble discret.

Taux de mortalité:

On défini le *taux (brut) de mortalité* d'un individu, la probabilité qu'un individu vivant au début de l'unité de temps, meure au cours de celle-ci;
Soit T la variable aléatoire symbolisant l'age du décès et $\mathbb{P}$ la probabilité associée.

Le taux de mortalité à l'age x

$$q(x) = \mathbb{P}(T = x).$$

Fonction de survie (*Survival function*) à l'age x,

$$l(x) = \mathbb{P}(T > x).$$

Par définition, $l(0) = q(0) = 1$.

Remark

$$q(x) = \frac{\textit{Nbr de mort d'age dans } [x, x+1[}{\textit{Nbr de vivant d'age } x} \qquad (4)$$

Cas continue: densité de mortalité (mortalité instantané): fonction densité

Notes

Si $p(x)$ la probabilité de rester en vie dans l'intervalle d'age $[x, x+1[$. On a

$$\begin{aligned} l(x) &= \mathbb{P}(T > x) \\ &= \mathbb{P}(T > x-1)p(x) \\ &= l(x-1)p(x) \\ &= \prod_{k=0}^{x} p(k) \end{aligned}$$

En particulier, on a $p(x) = \frac{l(x)}{l(x-1)}$.
D'autre part, comme $\{x\} = [x, \infty[\setminus [x+1, \infty[$, donc

$$\begin{aligned} q(x) &= \mathbb{P}(T > x) - \mathbb{P}(T > x+1) \\ &= l(x) - l(x+1) \end{aligned}$$

Notes

Exemple

S Ben Miled
Age et structure physiologique
Paramètres démographiques
Représentation graphique d'une population
Mortalité et survie
Effet de l'espérance de vie sur le changement de $\mu(x)$
Age moyen et espérance de vie

Soit une population d'age max égal à 90 ans et dans laquelle $l(x) = \frac{90^6 - x^6}{90^6}$.

1. Chercher la densité de probabilité associée à l, (rappel: $l(x) = \int_x^{\infty} f_l(a)da$ ou $f_l(x) = -\frac{dl}{dx}(x)$). $f_T(x) = \frac{6x^5}{90^6}$.

Notes

Relation avec le de mortalité de Malthus

S Ben Miled
Age et structure physiologique
Paramètres démographiques
Représentation graphique d'une population
Mortalité et survie
Effet de l'espérance de vie sur le changement de $\mu(x)$
Age moyen et espérance de vie

Soit une population d'effectif n structurée en âge et soit $\mu(a)$ le taux mortalité par age ($a \in [0, \omega[$).

$$\frac{dl}{dx}(x) = -\mu(x)l(x) \tag{5}$$

donc

$$l(x) = \exp(-\int_0^x \mu(a)da) \tag{6}$$

Montrer que

$$f_T(x) = \mu(x)\exp(-\int_0^x \mu(a)da)$$

Example

1. μ est constant, $l(a) = \exp(-\mu a)$
2. $\mu(x) = \frac{\mu_0}{\omega - x}$, avec μ_0 une constante. On a $l(x) = (1 - \frac{x}{\omega})^{\mu_0}$ (exercice). Calculer f_T.

Notes

Espérance de vie à la naissance (Life expectation of an offspring)

Definition (Espérance de vie à la naissance)

$$\overset{\circ}{e}(0) = \mathbb{E}(T)$$

L'espérance de vie à la naissance = l'âge moyen au décès de la population.

Proposition

Soit T la variable aléatoire symbolisant l'age du décès et f_T la fonction densité de probabilité. Alors:

1. $\overset{\circ}{e}(0) = \int_0^\infty a f_T(a)da = \int_0^\infty l(a)da.$
2. $\mathbb{E}(T^2) = \int_0^\infty a^2 f_T(a)da = \int_0^\infty 2a l(a)da.$
3. $var(T) = 2\int_0^\infty a l(a)da - \left(\int_0^\infty l(a)da\right)^2.$

Notes

Definition (Espérance de vie)

L'espérance de vie à l'age x= **la durée moyenne restant à vivre pour un individu d'age x**:

Discret:

Temps restant à vivre

Probabilité de mourir à l'age k sachant que l'on est en vie à l'âge x

$$\overset{\circ}{e}(x) = \mathbb{E}(T|T > x) = \sum_{k=x}^{\infty} (k-x)\, \mathbb{P}(T = k/T > x)$$

Continue:

$$\overset{\circ}{e}(x) = \frac{1}{l(x)}\int_x^\infty l(a-x)da$$

Notes

$$\begin{aligned}
\overset{\circ}{e}(x) &= \sum_{k=x}^{\infty}(k-x)\mathbb{P}(T = k/T > x)\\
&= \sum_{k=x}^{\infty}(k-x)\frac{q(k)}{l(x)}\\
&= \sum_{k=x}^{\infty}(k-x)\frac{l(k)-l(k+1)}{l(x)}\\
&= \sum_{k=x}^{\infty}(k-x)\frac{q(k)}{l(x)}\\
&= \sum_{k=x}^{\infty}(k-x)\frac{l(k)-l(k+1)}{l(x)}.
\end{aligned}$$

Notes

Exemples

Exercice

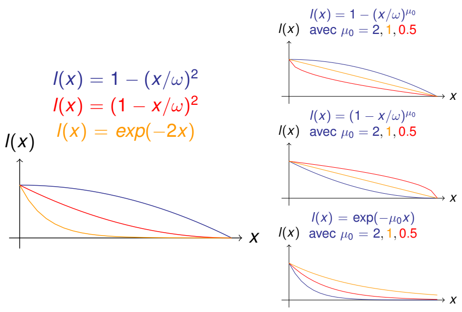
Distribution continue: *Calculer* $var(T)$, $\overset{\circ}{e}(0)$ *et* $\overset{\circ}{e}(a)$, *pour tout* $a \in \mathbb{R}_+$, *pour chacune des fonctions l suivantes:*

1. $l(x) = \exp(-\mu x)$
2. $l(x) = (1 - \frac{x}{\omega})^{\mu_0}$ *avec* μ_0 *une constante.*
3. $l(x) = 1 - (\frac{a}{\omega})^{\mu_0}$ *avec* $x \in [0, \omega]$ *et* μ_0 *une constante.*

Distribution discrete: *Calculer* $var(T)$, $\overset{\circ}{e}(0)$ *et* $\overset{\circ}{e}(a)$, *pour tout* $a \in [\![0, \omega]\!]$, *pour chacune des fonctions l suivantes:*

1. *Soit* $n \in [\![0, \omega - 1]\!]$, $l(1) = 1, l(n+1) = \alpha l(n)$, *avec* $\alpha \in]0, 1[$.
2. *Soit* $n \in [\![0, \omega - 1]\!]$, $l(1) = 1, l(n+1) = l(n) - \alpha$, *tel que* $\alpha < 1/\omega$.

Notes



Notes

Exemple 1: $\mu_1(x) = \mu(x) + \delta$ I

Supposons $\mu_1(x) = \mu(x) + \delta$, avec δ une constante.

$$\begin{aligned} l_{\mu_1}(x) &= \exp\left(-\int_0^x \mu_1(a)da\right) \\ &= \exp\left(-\int_0^x (\mu(a) + \delta)da\right) \\ &= e^{-\delta x} l(x). \end{aligned}$$

L'espérance de vie à la naissance, relativement à μ_1:

$$\overset{\circ}{e}_{\mu_1}(0) = \int_0^\omega e^{-\delta a} l(a)da.$$

Notes

Fonction génératrice des moment

Posons,

$$\boxed{g(s)} = \int_0^{\omega} e^{-sa} l(a)da.$$

Moment d'ordre n, $\frac{\int_0^{\omega} a^n l(a)da}{\int_0^{\omega} l(x)dx}$

On a,

$$g(s) = \overset{\circ}{e}(0)\left(1 + \sum_{n=1}^{\infty} \frac{(-1)^n}{n!} \boxed{M_n(l)}\, s^n\right)$$

Alors,

$$\frac{\overset{\circ}{e}_{\mu_1}(0)}{\overset{\circ}{e}(0)} = \frac{\int_0^{\omega} e^{-\delta a} l(a)da}{\overset{\circ}{e}(0)} \simeq 1 - \delta\left(\frac{var(T) - (\overset{\circ}{e}(0))^2}{2\overset{\circ}{e}(0)}\right)$$

$$\delta \simeq \left(1 - \frac{\overset{\circ}{e}_{\mu_1}(0)}{\overset{\circ}{e}(0)}\right)\frac{1}{M1(l)}$$

Notes

Remark

1. **Espérance de l:** $M_1(l) = \mathbb{E}(l) = \frac{\int_0^{\infty} al(a)da}{\overset{\circ}{e}(0)} = \left(\frac{var(T) - (\overset{\circ}{e}(0))^2}{2\overset{\circ}{e}(0)}\right)$

   Variance de l: $var(l) = M_2(l) - (M_1(l))^2$
2. *On a pour tout $n \geq 1$:*

$$M_n(l) = \frac{\int_0^{\infty} a^n l(a)da}{\int_0^{\infty} l(a)da} \qquad M_n(T) = \int_0^{\infty} a^n f_T(a)da$$

On a (intégration par partie):

$$\begin{aligned} M_n(T) &= nM_{n-1}(l)\int_0^{\infty} l(a)da \\ &= nM_{n-1}(l)\overset{\circ}{e}(0) \end{aligned}$$

Notes

On remarque que si l est symétrique par rapport à sa moyenne, m_l, (*i.e.* $l(x + m_l) = l(-x + m_l)$) alors les moments centrés d'ordre impaire, sont nuls.
On défini le coefficient d'asymétrie de l comme le moment centré réduit d'ordre 3:

$$\mu_3(l) = \frac{\int_0^{\infty} (a - m_l)^3 l(a)da}{\int_0^{\infty} l(a)da}.$$

Notes

Exemple 2: $\mu_1(x) = (1+\delta)\mu(x)$ I

Supposons que $\mu_1(x) = (1+\delta)\mu(x)$, avec δ une constante (différence proportionnelle uniforme à tous les âges).

$$l_{\mu_1}(x) = \exp\left(-\int_0^x (1+\delta)\mu(a)da\right) = l(x)^{1+\delta}. \tag{7}$$

L'espérance de vie à la naissance, relativement à μ_1:

$$\overset{\circ}{e}_{\mu_1}(0) = \int_0^\omega l(a)^{1+\delta} da.$$

Notes

Exemple 2: $\mu_1(x) = (1+\delta)\mu(x)$ II

On a:

$$\frac{\overset{\circ}{e}_{\mu_1}(0)}{\overset{\circ}{e}(0)} = \frac{\int_0^\omega l(a)^{1+\delta}da}{\int_0^\omega l(a)da} = \frac{\int_0^\omega l(a)e^{\delta\ln(l(a))}da}{\int_0^\omega l(a)da}$$

$$= 1 - H_1(l)\,\delta + \frac{H_2(l)\;\delta^2}{2!} - \frac{H_3(l)\;\delta^3}{3!} + \cdots .$$

$$H_i(l) = \frac{\int_0^\omega (-\log(l(a)))^i l(a)da}{\int_0^\omega l(a)da}$$

Alors on obtient:

$$\frac{\overset{\circ}{e}_{\mu_1}(0)}{\overset{\circ}{e}(0)} \simeq 1 - H_1(l)\delta. \qquad \delta \simeq \frac{\overset{\circ}{e}{}^m_0}{\overset{\circ}{e}{}^f - 1} - H_1(l).$$

Entropie de la distribution $l(x)$

Notes

Application à une mortalité différentielle entre mâles et femelles

Questions

- Supposons que le taux de mortalité des mâles et légèrement supérieure à celui des femelle, quelle est l'effet sur les espérance de vie.
- Si on connais l'espérance de vie des mâles et des femelles, quelle est l'écart entre le taux de mortalité des mâles et des femelles.

$$\mu_m = (1+\delta)\mu_f$$

On a :

$$\frac{\overset{\circ}{e}_f}{\overset{\circ}{e}_m} \simeq 1 - H_1\delta. \qquad \delta \simeq \frac{1}{H_1}\frac{\overset{\circ}{e}_f(0) - \overset{\circ}{e}_m(0)}{\overset{\circ}{e}_m(0)}.$$

Notes

Cas particulier: $\mu(x) = \frac{\mu_0}{\omega - x}$

S Ben Miled

Age et structure physiologique
Paramètres démographiques
Représentation graphique d'une population
Mortalité et survie
Effet de l'espérance de vie sur le changement de $\mu(x)$
Age moyen et espérance de vie

On a:

$$l(x) = (1 - \frac{x}{\omega})^{\mu_0},$$

Une primitive de $l(x)$ est :

$$L(x) = -\frac{(\omega - x)}{(\mu_0 + 1)} l(x)$$

et par la suite on a

$$\frac{\overset{\circ}{e}_{\mu_1}(0)}{\overset{\circ}{e}(0)} = \frac{\int_0^{\omega} (l(x))^{1+\delta} dx}{\int_0^{\omega} l(x) dx} = \frac{\mu_0 + 1}{\mu_0(1 + \delta) + 1}.$$

Notes

Distribution en age stable (stable age distribution)

S Ben Miled

Age et structure physiologique
Paramètres démographiques
Représentation graphique d'une population
Mortalité et survie
Effet de l'espérance de vie sur le changement de $\mu(x)$
Age moyen et espérance de vie

On rappelle que $c(a) = \frac{n(a,t)}{P(t)}$ avec $P(t)$ la population totale et $n(a,t)$ le nombre d'individu d'age a au temps t.

Definition

On dit qu'une population a une distribution en age stable si $c(a)$ est indépendant de t.

On montre que dans ce cas de population ayant une distribution en age stable on a :

1. $c(x) = \frac{\exp(-rx)l(x)}{\int_0^{\infty} \exp(-ra)l(a)da}$
2. $P(t) = \exp(rt)$.

Notes

Problème

S Ben Miled

Age et structure physiologique
Paramètres démographiques
Représentation graphique d'une population
Mortalité et survie
Effet de l'espérance de vie sur le changement de $\mu(x)$
Age moyen et espérance de vie

Une population croissante ne peu exister que si les naissances sont plus importantes que les autres classes d'age.
(et plus généralement si $r > 1$).

Question

Quelle relation existe t'il entre $\bar{x}$, l'espérance de vie et r.

Definition (Espérance de vie)

$$\bar{x} = \int_0^{\infty} ac(a)da = \frac{\int_0^{\infty} a\exp(-ra)l(a)da}{\int_0^{\infty} \exp(-ra)l(a)da}. \quad (8)$$

Notes

Attention, ne pas confondre $\bar{x}$ avec l'espérance de vie, e_0.
Le paramètre r a un effet important sur $\bar{x}$ (car il dépend de $c(x)$) par contre pas sur l'espérance de vie, en effet $e_0 = \int_0^\infty l(x)dx$.

x	-10.00	0.00	10.00	20.00	30.00	40.00
0	5.01	7.26	9.98	13.11	16.49	20.02
5	5.18	7.14	9.35	11.67	13.97	16.12
10	5.42	7.10	8.84	10.50	11.95	13.12
15	5.66	7.05	8.35	9.44	10.22	10.67
20	5.89	6.98	7.87	8.46	8.71	8.65
25	6.12	6.90	7.40	7.56	7.41	7.00
30	6.34	6.80	6.94	6.74	6.28	5.65
35	6.55	6.69	6.49	6.00	5.32	4.55
40	6.75	6.55	6.04	5.32	4.48	3.65
45	6.91	6.38	5.60	4.68	3.76	2.91
50	6.99	6.15	5.13	4.08	3.12	2.29
55	6.97	5.83	4.63	3.50	2.54	1.78
60	6.76	5.38	4.06	2.92	2.02	1.34
65	6.27	4.74	3.40	2.33	1.53	0.97
70	5.37	3.87	2.64	1.72	1.08	0.65
75	4.06	2.78	1.81	1.12	0.66	0.38
80+	3.76	2.41	1.46	0.85	0.47	0.25
Total	100.00	100.00	100.00	100.00	100.00	100.00
Average age	42.20	36.96	31.97	27.46	23.54	20.25

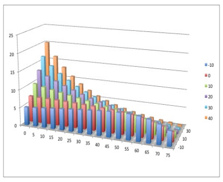


Table: $e_0 = 65$ avec différentes valeurs de r, la première ligne correspond les valeurs de $1000r$

Notes

S Ben Miled
Age et structure physiologique
Paramètres démographiques
Représentation graphique d'une population
Mortalité et survie
Effet de l'espérance de vie sur le changement de $\mu(x)$
Age moyen et espérance de vie

Remark

On a,

$$\begin{aligned}\bar{x} &= \frac{\int_0^\infty a\exp(-ra)l(a)da}{\int_0^\infty \exp(-ra)l(a)da}\\ &= \frac{\partial}{\partial r}(\ln(\int_0^\infty \exp(-ra)l(a)da))\\ &= \frac{\partial \ln(\mathbb{E}(\exp(-rT)))}{\partial r}.\end{aligned}$$

Notes

S Ben Miled
Age et structure physiologique
Paramètres démographiques
Représentation graphique d'une population
Mortalité et survie
Effet de l'espérance de vie sur le changement de $\mu(x)$
Age moyen et espérance de vie

Fonction *génératrice des cumulants* de T

On suppose que $e^0 = \int_0^\omega l(x)dx = 1$. Posons:

$$\begin{aligned} g(r) &= \ln(\mathbb{E}(\exp(-rT))\\ &= \sum_1^\infty \kappa_n \frac{(-r)^n}{n!}\end{aligned}$$

$n^{\text{ème}}$ *cumulents* de T

- $\kappa_1 = \mathbb{E}(T) = \int_0^\infty al(a)da = g'(0)$,
- $\kappa_2 = \sigma^2(l) = g''(0)$,
- $\kappa_n = g^{(n)}(0)$.

On a donc:

$$\begin{aligned}\bar{x} &= \kappa_1 - \kappa_2(l)r + \frac{\kappa_3(l)}{2!}r^2 - \frac{\kappa_4(l)}{3!}r^3 + \dots\\ &= \mathbb{E}(T) - \sigma^2(l)r + \frac{\kappa_3(l)}{2!}r^2 - \frac{\kappa_4(l)}{3!}r^3 + \dots\end{aligned}$$

Notes

Relation entre cumulents et moments I

La fonction génératrice des moments est :

$$1+\sum_{n=1}^{\infty}\frac{M_n t^n}{n!}=\exp\left(\sum_{n=1}^{\infty}\frac{\kappa_n t^n}{n!}\right)=\exp(g(t)).$$

avec

$$M_n(l)=\mathbb{E}(T^n)=\int_0^{\infty}a^n l(a)da$$

le moment initial d'ordre n de T.

$$\forall n\in\mathbb{Z}_+,\ \kappa_n=M_n-\sum_{k=1}^{n-1}\binom{n-1}{k-1}\kappa_k M_{n-k}.$$

En particulier,

Notes

Relation entre cumulents et moments II

$$\begin{aligned}\kappa_1 &= M_1\\ \kappa_2 &= \mu_2(l)=M_2(l)-(M_1)^2\\ &=\int_0^{\infty}a^2 l(a)da-(\int_0^{\infty}al(a)da)^2=\sigma^2(l)\\ \kappa_3 &= \mu_3(T),\end{aligned}$$

avec $\mu_s=M_s((T-e^0)^s)=\int_0^{\infty}(a-e^0)^s l(a)da$ le moment centré d'ordre s de T,
On a donc une première approximation de $\bar{x}$:

$$\bar{x}\approx e^0-\sigma^2(l)r \tag{9}$$

Notes

Notes