**Chapitre 04 : Evolution aléatoire d’un phénomène biologique**

1. **Qu’est ce qu’un phénomène aléatoire ? : une illustration**

Nous introduisons le problème à travers un exemple illustratif. Comme il s’agit d’une modélisation

d’un phénomène biologique, nous suivons la méthodologie proposée.

1. Etape 1 - Cadre et Problématique :

– Cadre : Une parcelle en friche dans un milieu tempéré. On dispose de l’ensemble des informations disponibles sur cette parcelle (ensoleillement, caractéristiques du sol,...). On

dispose aussi d’informations sur l’évolution de la végétation sur d’autres parcelles en friche.

On effectue des observations de l’évolution de la végétation tous les trois ans.

– Problématique : Quel type de végétation risque-t-il de se développer sur une telle parcelle ?

En particulier, va-t-on avoir l’apparition d’une forêt ?

2. Etape 2 - Hypothèses :

– Le choix des états possibles : on suppose dans cet exemple que trois types de végétation peuvent se développer sur ce type de parcelle : des herbes ou autres espèces pionnières (notées h), des arbustes (notés a) et enfin des arbres plus gros qui constituent des éléments d’une forêt (notés f).

Cette hypothèse est fortement restrictive car on peut observer dans la réalité d’autres types de végétation possible. Par contre cette restriction aux états les plus fréquents permet de développer un modèle compréhensible.

– Le type d’évolution sur une parcelle en friche en milieu tempéré.

Deux points de vue sont possibles :

Soit, à partir des informations sur la parcelle, on est certain du type de végétation qui poussera. Dans ce cas la modélisation de l’évolution de la végétation sera déterministe.

Nous développerons ce point de vue dans le chapitre suivant.

Soit, toujours à partir de la même source d’informations disponibles, on n’est pas certain de l’évolution de la végétation sur cette parcelle. On fait l’hypothèse de plusieurs évolutions possibles à partir de la situation présente. On suppose alors que l’évolution de la végétation est aléatoire (ou stochastique). Dans l’ensemble chapitre, on choisit cette seconde hypothèse.

Pour le moment, on ne peut proposer que des hypothèses "biologiques". Il faudrait connaître les conditions d’existance des outils mathématiques utiles à ce type de problème pour proposer les hypothèses mathématiques.

A partir de ces premières hypothèses, le problème de modélisation est alors de proposer une formalisation abstraite de la description suivante :

"La végétation sur une parcelle en friche évolue de manière aléatoire dans trois états distincts

(h,a,f)". L’objet mathématique le plus simple qui répond aux critères ci-dessus est la chaîne de Markov homogène, que nous introduisons dans la section suivante. La modélisation de l’évolution par une chaîne de Markov homogène imposera de nouvelles hypothèses, les hypothèses mathématiques, qu’il faudra étudier d’un point de vue biologique.

1. **Généralités sur les Chaine de Markov:**

***Définition1*.** une chaine du Markov estune suite $\left\{Y\_{n}, n=0,1,…\right\}$ de variables aléatoires définies sur un espace  discret (espace d’états dénombrable) et vérifiant la propriété de Markov suivante :

$$P\left\{{Y\_{n+1}=j}/{Y\_{n}=i, Y\_{n-1}=i\_{n-1}…Y\_{0}=i\_{0}}\right\}=P\left\{{Y\_{n+1}=j}/{Y\_{n}=i}\right\}, (1)$$

$$ ∀\left\{j,i, i\_{n-1},…,i\_{0}\right\} et P\left\{Y\_{n}=i, Y\_{n-1}=i\_{n-1}…Y\_{0}=i\_{0}\right\}>0$$

Une Chaine de Markov est dite Homogène (CMH) si le membre droit de l’égalité (1) ne dépend pas du temps, et on écrit :

 $P\left(i,j\right)=P\left\{{Y\_{n}=j}/{Y\_{n-1}=i}\right\}=P\left\{{Y\_{n+k}=j}/{Y\_{n+k-1}=i}\right\}, ∀k\geq 0 (1)$

Où $P\left(i,j\right) $est appelée la probabilité de transition ou de passage de l’état  vers l’état  en une étape.

* **Probabilités de transitions et Matrice de transition:**

***Définition 2.*** Pour une chaine du Markov homogène $\left\{Y\_{n}, , n=0,1,…\right\}$ , on a :

$$P\left\{{Y\_{n}=j}/{Y\_{n-1}=i}\right\}=P\left\{{Y\_{1}=j}/{Y\_{0}=i}\right\}$$

On peut donc définir la probabilité de transition (en 1 étape) de i à j comme :

$$P\left(i,j\right)=P\left\{{Y\_{n}=j}/{Y\_{n-1}=i}\right\} , ∀\left(i,j\right)\in E^{2} (2)$$

Si la chaine possède « e » états, les probabilités précédentes peuvent être rangées dans une matrice de transition $P=\left\{P(i,j)\right\}$ de taille (e\*e) dont les lignes et les colonnes sont indexées par les éléments de « e » telle que :

1. Pour tout $\left(i,j\right)\in E:P\left(i,j\right)\geq 0;$  (3)
2. $∀i\in E : \sum\_{j}^{}P\left(i,j\right)=1$  (4)
3.  admet toujours une valeur propre égale à 1 correspondant à un vecteur propre unitaire.

La probabilité que le processus soit dans l’état  à l’ instant  sachant qu’il était dans l’état  à l’instant initial est définie par: $P(i,j)^{\left(n\right)}=P\left\{{Y\_{n}=j}/{Y\_{0}=i}\right\} (5)$

L’écriture matricielle est donnée par : $P^{(n)}=\left\{P(i,j)^{\left(n\right)}\right\}, (i,j)\in E$ .

* **Distributions de probabilité d’une chaine du Markov (CM) :**

La distribution initiale de la CM est donnée par la loi marginale du processus à l’instant initial $n=0$. Par convention, on la note par un vecteur ligne $μ^{(0)}$ tel que:

$$μ^{(0)}=\left[μ\_{1}^{(0)} μ\_{2}^{(0)}…\right]=\left[P\left\{Y\_{0}=1\right\} P\left\{Y\_{0}=2\right\}…\right] (6)$$

L**a** distribution marginale donnée par la distribution du processus à un instant $n$ quelconque est notée par :

$$μ^{(n)}=\left[μ\_{1}^{(n)} μ\_{2}^{(n)}…\right] avec μ\_{j}^{(n)}=P\left\{Y\_{n}=j\right\}, j\in E (7)$$

***Théorème 2.4.*** La distribution marginale $μ\_{j}^{(n)}$ est entièrement déterminée par la distribution initiale $μ^{(0)}$ et la probabilité de transition en une étape :

$$μ\_{j}^{(n)}=\sum\_{i\in E}^{}μ\_{i}^{\left(n-1\right)}P(i,j) (8)$$

En terme matriciel, on a: $μ^{(n)}=μ^{(n-1)}P ⇒μ^{(n)}=μ^{(0)}P^{(n)} (9)$ La distribution conjointe d’une CMH est donnée par:

$$P\left\{Y\_{0}=i\_{0}, Y\_{1}=i\_{1},…,Y\_{k}=i\_{k}\right\}=μ\_{i\_{0}}^{(0)}\prod\_{i=1}^{k}P\left(i\_{i-1},i\_{i}\right), k\geq 1 (10)$$

* **Classification des classes et des états :**

**Définition 3.** Une classe est persistante si elle correspond à un sommet sans successeur. Si tel n’est pas le cas, la classe est transitoire.

**Définition 4.** Les états d’une classe persistant sont persistants ou récurrents et ceux d’une classe transitoire sont transitoires.

**Définition 5.** Une classe persistante composée d’un seul état est absorbante et un état est absorbant s’il forme, à lui seul, une classe persistante.

**Définition 6.** L’état « i » est absorbant Si et seulement si :

$P\_{ii}=1$ (on a alors $P\_{ij}=0, ∀i,j) (11)$

* **Propriétés fondamentales**

Les propriétés d’existence, d’unicité et de convergence représentent le noyau de toutes les méthodes de Monte Carlo par chaines de Markov (MCMC). L’un des objectifs dans la génération des variables aléatoires en utilisant les chaines de Markov est d’assurer que cette chaine peut circuler entre touts les états de l’espace. Si cette propriété est vérifiée, on dit que la chaine est irréductible.

***Définition 7. (*Irréductibilité)** la chaîne est dite irréductible (en classe d’équivalence) s’il n’y a qu’une seule classe d’équivalence, l’espace des états tout entier.

***Définition8.* (Périodicité)**  une chaîne est dite apériodique si elle est irréductible et tous ces états sont de période 1.

***Définition 9.* (Réversibilité)** Un processus stochastique est dit *réversible* si les statistiques calculées en reversant le temps, coïncident avec celles calculées à travers la forme initiale du processus. En terme probabiliste, il n’y aura pas de différence entre les probabilités des états futurs conditionnellement aux états passés et vice versa. Dans le cas des CM, si la probabilité de transition satisfait *la condition de balance détaillée* suivante :

$$μ\_{i}P\left(i,j\right)=μ\_{j}P\left(j,i\right), ∀\left\{i,j\right\}\in E (12)$$

Alors : $μ $est *une distribution invariante.*

***Définition 10.* (Ergodicité)** Une CM est dite *ergodique* si elle est *récurrent* et *apériodique*.

***Théorème 11.* (Convergence**):Une CM *ergodique* converge toujours vers sa distribution stationnaire unique $π=μ$ indépendante de l’état initial $μ^{(0)}$ qui est donné par :

$$π\_{j}=\lim\_{n\to \infty }P(i,j)^{(n)}=\frac{1}{E\_{j}\left(T\_{j}\right)}=μ\_{j} (13)$$

Ou, de manière équivalente :

$$π=\lim\_{n\to \infty }μ^{(n)}=\lim\_{n\to \infty }μ^{(0)}P^{n}=μ^{(0)}\left[\lim\_{n\to \infty }P^{n}\right]=μ^{(0)}Π (14)$$

Avec

$Π$

Dans ce cas, la distribution stationnaire possède l’interprétation suivante: « puisque $π\_{j}=\frac{1}{E\_{j}\left(T\_{j}\right)} $ représente la fréquence asymptotique moyenne de visiter l’état $j$ sachant que l’influence de l’état initial a disparu au cours du temps du fait que toutes les lignes de la matrice sont égales, donc la distribution initiale n’a aucune influence sur la distribution limite de la chaine, une fois la chaine converge vers cette dernière».

1. **. Chaîne de Markov homogène à dimension finie**

**3.1 Le processus stochastique**

Pour définir la chaîne de Markov, on a besoin au préalable d’un objet mathématique, le processus stochastique, et d’une propriété, la propriété de Markov.

Définition 1 Un processus stochastique est une famille de variables aléatoires indexée par un sous ensemble de R ou de N (souvent assimilé au temps).

**Illustration :**

L’évolution de la végétation de la parcelle est supposée aléatoire. A chaque instant, son évolution future est dirigée par une variable aléatoire. On peut alors la modéliser par un processus stochastique.

**Interprétation :**

Tout système qui a une évolution aléatoire peut être modélisée par un processus stochastique.

**Commentaires :**

La catégorie des processus stochastiques est très large. Elle permet ainsi de modéliser l’ensemble des phénomènes aléatoires. Mathématiquement, on ne peut pas obtenir beaucoup de résultats sur un processus stochastique trop général. Il faut alors rajouter des hypothèses supplémentaires afin d’entrer dans des classes de processus stochastiques que l’on connaît mieux. Il s’agit des hypothèses "mathématiques" de notre modèle. Dans ce cours, on propose de se restreindre à la modélisation de phénomène aléatoire par des chaînes de Markov homogènes. Pour passer d’un processus stochastique à une chaîne de Markov homogène, il faut vérifier deux hypothèses mathématiques : la propriété de Markov et l’homogénéité.

**3.2 La propriété de Markov**

**Définition 2 La propriété de Markov :**

Un processus stochastique vérifie la propriété de Markov si et seulement si la distribution conditionnelle des états futurs, étant donnés les états passés et présent, ne dépend que de l’état présent :

**Illustration :**

La probabilité d’avoir de l’herbe, des arbustes ou de la forêt dans trois ans ne dépend que de la végétation actuelle sur la parcelle, et non de l’histoire passée de la parcelle.

**Interprétation :**

La propriété de Markov est une propriété d’absence de mémoire. Autrement dit, le futur ne dépend du passé qu’à travers le présent.

**Définition 3** Une chaîne de Markov est un processus stochastique vérifiant la propriété de Markov.

**Illustration :**

Si l’on veut pouvoir modéliser la végétation de la parcelle par une chaîne de Markov, on doit rajouter l’hypothèse mathématique suivante :

L’évolution future de la végétation sur la parcelle ne dépend que de l’état actuel de la végétation.

**Interprétation :**

Tout phénomène aléatoire dont l’évolution ne dépend que du présent peut être modélisé par une chaîne de Markov.

**3.3 La matrice de transition**

Une chaîne de Markov Xt à dimension finie est caractérisée par :

– L’ensemble des états possibles.

– Ses matrices de transition à chaque instant n.

– Son état initial.

A partir de toutes ces informations, on peut alors trouver des résultats intéressants sur les chaînes de Markov et les interpréter d’un point de vue biologique.

Tout d’abord on définit une matrice de transition

**Définition 4** La matrice de transition d’une chaîne de Markov à dimension finie est une matrice carrée telle que :

– Chaque coefficient est une probabilité (comprise entre 0 et 1).

– Chaque ligne représente une loi de probabilité (la somme de chaque ligne vaut 1).

**Illustration :**

Tout d’abord, seule les chaînes de Markov à dimension finie sont représentées par une matrice de transition. La parcelle a trois états possibles (h, a, f). On se trouve bien dans le cas d’une chaîne de Markov à dimension finie.

Le pas de temps entre chaque observation est 3 ans (le temps que la végétation évolue significativement).

Pour connaître (en probabilité) l’état de notre parcelle dans trois ans, on a alors besoin d’évaluer chaque probabilité conditionnelle de la matrice de transition. Ces évaluations sont faites grâce aux analyses biologiques (sur le terrain, sur d’autres parcelles en friche,...). On obtient alors les informations suivantes sur cette parcelle en friche :

– Si il y a de l’herbe (ou autres espèce pionnières), 3 ans plus tard on aura 50 fois sur 100 une végétation composée d’herbes, 45 fois sur 100 une végétation composée d’arbustes et 5 fois sur 100 une forêt.

– Si il y a des arbustes, 3 ans plus tard on aura 10 fois sur 100 une végétation composée d’herbes, 50 fois sur 100 une végétation composée d’arbustes et 40 fois sur 100 une forêt.

– Si il y a une forêt, 3 ans plus tard on aura 10 fois sur 100 une végétation composée d’arbustes et 90 fois sur 100 une forêt.

Aujourd’hui nous sommes en n = 0 et dans trois ans en n = 1. A partir de ces informations on connaît les 9 probabilités conditionnelles suivantes :

La matrice de transition de l’instant 0 à l’instant 1, notée P0, est :



On connaît ainsi la probabilité que la parcelle soit composée dans trois ans d’herbes, d’arbustes ou de forêt en fonction de l’état initial$ π\_{0}$.

Tout d’abord, on a introduit une hypothèse supplémentaire pour exprimer une chaîne de Markov en fonction d’une matrice de transition : l’espace des états doit être fini. Cela est vérifié dans un grand nombre de cas réels et dans toutes les illustrations données dans ce cours.

Si le système peut être modélisé par une chaîne de Markov à dimension finie, pour connaître l’évolution du système à l’instant suivant il suffit alors d’évaluer les probabilités conditionnelles entre chaque état. Chaque ligne d’indice i représente la loi de probabilité pour passer dans un état à l’instant suivant sachant que l’on est dans l’état i. On comprend alors que la somme des éléments d’une ligne vaut 1.

**3.4 L’homogénéité**

**Définition 5** La chaîne de Markov est homogène si

$$P\_{n}=P , que ce soit n$$

**Illustration :**

Dans le cas de la parcelle en friche, cette hypothèse revient à dire que les chances de passer en trois ans d’une végétation composée d’arbuste à une végétation composée d’arbres sont les mêmes aujourd’hui, dans dix ans ou dans vingt ans.

Cette hypothèse mathématique ne semble pas trop restrictive biologiquement. On peut tout de même la critiquer en prenant en compte les effets de réchauffement de la planète ou de pollution.

**Les chaînes de Markov homogènes à dimension finie**.

On s’intéresse dans la suite uniquement aux chaînes de Markov homogènes à dimension finie.

Théorème 2 Une chaîne de Markov homogène à dimension finie est déterminée par :

– L’espace des états S := x1, ..., xn.

– La matrice de transition P.

– L’état initial, noté $ π\_{0}$.

**Illustration :**

Supposons que l’évolution de la végétation sur la parcelle en friche puisse être modélisée par une chaîne de Markov homogène à dimension finie (i.e. que les hypothèses mathématiques d’absence de mémoire et d’homogénéité sont biologiquement viables). L’espace des états est S = (h, a, f). La matrice de transition est :



Comme l’étude porte sur une parcelle en friche, on peut supposer qu’à l’instant initial la distribution est : $ π\_{0}$ (h, a, f) = (1, 0, 0). On peut alors connaître, en probabilité, quel sera la végétation sur la parcelle dans trois ans, mais aussi dans 6 ans, dans 9 ans,...

**Commentaires :**

Dans toute la suite de ce chapitre, nous supposerons que les phénomènes étudiés satisfont les 4 hypothèses mahématiques suivantes :

1. L’évolution est aléatoire : il s’agit d’un processus stochastique.

2. L’évolution future ne dépend que du présent : il vérifie la propriété de Markov (absence de mémoire). Il s’agit d’une chaîne de Markov.

3. La dimension de états est finie : il s’agit d’une chaîne de Markov à dimension finie.

4. Les évolutions possibles d’un instant à l’instant suivant ne dépendent pas du temps : le système vérifie la propriété d’homogénéité. Il s’agit d’une chaîne de Markov homogène à dimension finie.

4. **Quelques propriétés des chaînes de Markov homogènes**

**4.1 Diagramme en points et en flèches**

On peut représenter une chaîne de Markov homogène Xn[S,P] par un diagramme en points et en flèches. Chaque point représente un état de la chaîne. On dessine une flèche entre deux états si la probabilité de passer de l’un à l’autre est strictement positive.



**4.2 Passage d’un état aux états suivants**

**Théorème 3** Soit une chaîne de Markov homogène Xn[S,P, ¼0]. La distribution à l’instant n est donnée par la formule suivante :

$$π\_{n}=π\_{n-1}P=π\_{0}P^{n}$$

**Interprétation :**

Les chaînes stationnaires sont un résultat intéressant en biologie et peuvent être interprétées de deux manière différentes.

– Si l’on étudie un système particulier qui se modélise par une chaîne stationnaire, on peut l’interpréter comme la probabilité de se retrouver dans un des différents états est la même à court terme, à moyen terme ou à long terme.

– Si l’on étudie un grand nombre de systèmes équivalents (par exemple toutes les parcelles en friche en milieu tempéré), la chaîne stationnaire peut s’interpréter comme un équilibre de l’écosystème. Chaque parcelle peut changer d’état au cours du temps, mais en moyenne sur toutes les parcelles, la proportion de chaque état restera la même au cours du temps.

En pratique :

On connaît l’espace des états et la matrice de transition d’une chaîne de Markov homogène ;

On recherche la probabilité initiale qui permet d’obtenir une chaîne de Markov homogène stationnaire.

**4.4 Etat absorbant**

**Définition 8** Un état xj est absorbant si la probabilité de rester dans cet état lorsqu’on y parvient est 1.

**Illustration :**

Supposons que lorsque la parcelle est constituée uniquement de forêt, alors elle reste de manière sûr à l’état de forêt. Dans ce cas, forêt est un état absorbant.

**4.5. Chaîne irréductible**

**Définition** Une chaîne est irréductible si tout état est accessible à partir de n’importe quel autre état avec une probabilité non nulle.

**Illustration :**

Si l’on regarde le diagramme de notre illustration 1 :

– De l’état d’herbes et d’arbustes, on peut passer aux deux autres états directement.

– De l’état de forêt, on peut passer à l’état d’arbustes. On ne peut pas passer directement à

l’état d’herbes. Mais, on le peut en deux étapes, en passant par l’état d’arbustes.

La chaîne est donc irréductible.

Modifions maintenant la matrice de transition et supposons que la probabilité de passer de l’état de forêt à l’état de forêt est 1 (i.e. p33 = 1 et donc p31 = p32 = 0). Le diagramme correspondant est représenté sur la figure 2. Dans ce cas, une fois dans l’état de forêt, on y reste. La chaîne n’est donc pas irréductible.

**Chaine stationnaire**

La chaine stationnaire est une chaine dont la distribution n’évolue pas dans le temps

 Cette propriété est particulièrement intéressent car elle montre un équilibre de système

**Définition**

$π\_{0}$ est une distribution invariante pour une matrice de transition P si $π\_{0}P=π\_{0}$

**Définition**

Si $π\_{0} $ est une distribution invariante pour la matrice de transition P , la chaine de markov homogène Xn de lois initial $π\_{0}$ est dite stationnaire

**Definition**

On dit que la chaine est stationnaire si elle est irréductible

La distribution invariante est calculée comme suit :

$$\left\{\begin{array}{c}π^{\*}P=π^{\*}\\\sum\_{}^{}π\_{i}^{\*}=1\end{array}\right.$$

**Définition**

Si la chaine de markov est stationnaire alors

$$P^{n}=\left(\begin{matrix}π\_{1}^{\*}&π\_{2}^{\*}…………&π\_{n}^{\*}\\π\_{1}^{\*}&π\_{2}^{\*}………..&π\_{n}^{\*}\\π\_{1}^{\*}&π\_{2}^{\*}…………&π\_{n}^{\*}\end{matrix}\right)$$