

Modèles de Markov et succession écologique

Fabien Campillo*

Octobre 2022

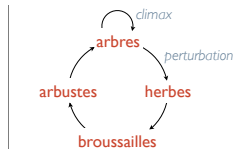
TABLE DES MATIÈRES

1	Succession écologique	1
2	Un exemple de communauté subtidale	1
2.1	Les données	1
2.2	Matrice de transition	1
3	Justification dans le cas d'un exemple artificiel	2
3.1	Matrice de transition	2
3.2	Dynamique des abondances	3
3.3	Comportement en temps long et climax	3
3.4	Tester le modèle	3
4	Formalisme markovien	5
4.1	Processus de Markov	5
4.2	Comportement en temps long	6
4.3	Simulation	6
5	Retour à l'exemple de communauté subtidale	6
	Références	8

Pendant trois ans, j'ai enseigné ce module au sein du Master Stic-Environnement de l'Université de Montpellier. Cette expérience m'a permis de constater à quel point l'association des mathématiques à un phénomène écologique concret, tel que la succession écologique, rend la théorie plus accessible et intuitive pour les étudiants. Ce choix pédagogique favorise une compréhension à la fois plus profonde et dynamique des deux disciplines. La succession écologique, avec ses transitions entre différentes communautés d'espèces au fil du temps, se prête naturellement à une modélisation par chaînes de Markov, où chaque état représente une étape de la succession. Ce concept, qui suscite un grand intérêt chez les étudiants, permet également d'aborder la complexité des écosystèmes de manière progressive et structurée, tout en offrant une perspective pratique et attrayante sur les applications des mathématiques à l'écologie.

1 Succession écologique

La notion de *succession écologique*^w désigne le processus dynamique naturel selon lequel un écosystème évolue en une succession de stades pouvant aller de la colonisation initiale jusqu'à un stade d'équilibre appelé *climax*^w. Cet équilibre peut éventuellement être perturbé, par exemple par le feu ou par un épisode climatique extrême, et conduire à de nouvelles successions. Une succession classique est par exemple :



où la communauté climacique est constituée d'arbres; dans l'exemple d'une prairie la communauté climacique serait constituée d'herbes. Ici un état est suivi que d'un seul autre état et ne suit qu'un seul autre état, par exemple "broussailles" est suivi de "arbustes" et précède "herbes". Dans d'autres exemples, comme celui que nous allons voir à la prochaine section, plusieurs états peuvent suivre ou précéder un état donné.

L'idée d'appliquer les modèles de chaînes de Markov aux successions en écologie est notamment due à Paul E. Waggoner

et George R. Stephens [14], ainsi qu'à Henry S. Horn [7]. Dans les deux cas il s'agit de successions dans le cadre des forêts.

2 Un exemple de communauté subtidale

Dans un article publié en 2004, M. Forrest Hill, Jon D. Witman et Hal Caswell [6] présentent une étude portant sur une communauté marine située sur une paroi rocheuse dans le Golfe du Maine. Cette zone, située en deçà des variations du niveau de l'eau dues aux marées, est qualifiée de "subtidale". Je recommande la lecture de cet article particulièrement intéressant.

2.1 Les données

Quatorze espèces d'invertébrés (éponges, anémones de mer, bryozoaires, etc.) ont été suivies pendant 9 années consécutives. En superposant un treillis de 30×20 cellules de 2 cm de côté sur des photos haute résolution de la paroi, il est possible de déterminer l'espèce de l'individu occupant la cellule; la taille de celle-ci correspondant en effet à la taille des organismes étudiés. La cellule peut être éventuellement vide. Donc l'état de la cellule prend une valeur comprise entre 1 et 15, 15 correspondant à "roche" lorsque la cellule est vide. La zone étudiée de la paroi est constituée de 42000 cellules. Au final, nous disposons de 9×42000 mesures :

$$y_{n,q} \in E$$

pour $1 \leq n \leq N = 9$, $1 \leq q \leq N_q = 42000$, où E désigne l'espace d'état :

$$E \stackrel{\text{déf}}{=} \{1, \dots, 15\}$$

On note $I = |E|$ le cardinal de l'ensemble E . $y_{n,q} = i$ signifie qu'à l'année n , la cellule q était occupée par l'espèce i ($1 \leq i \leq 14$) ou était vide ($i = 15$). Afin de faciliter la lecture des résultats les états 1 à 14 sont classés par abondance décroissante (i.e. l'espèce 1 est la plus abondante, l'espèce 2 la deuxième la plus abondante etc.).

2.2 Matrice de transition

Afin de dégager une information de ces 378000 mesures, nous allons les "concentrer" en une matrice de taille 15×15 . Dans un premier temps nous construisons la matrice de comptage suivante :

$$C_{ij} \stackrel{\text{déf}}{=} \#(i \rightarrow j) = \sum_{1 \leq n < N} \sum_{1 \leq q \leq N_q} \mathbf{1}_{\{y_{n,q}=i\}} \mathbf{1}_{\{y_{n+1,q}=j\}} \quad (1)$$

pour $i, j \in E$, cela consiste à compter les occurrences de i vers j , notées $i \rightarrow j$, dans une même cellule au cours de deux années consécutives. L'ordre de grandeur des termes de cette matrice va dépendre du nombre de mesures, afin de considérer une matrice ne dépendant pas de ce nombre, nous allons *normaliser* la matrice C de la façon suivante :

$$P_{ij} \stackrel{\text{déf}}{=} \frac{\#(i \rightarrow j)}{\#(i \rightarrow)} = \frac{C_{ij}}{\sum_{j' \in E} C_{ij'}} \quad (2)$$

*MathNeuro, Antenne Inria de l'Université de Montpellier, Fabien.Campillo@inria.fr

.773	.102	.017	.004	.015	.001	.018	.012	.002	.014	.003	.002	.005	.003	.029
.145	.609	.031	.011	.028	.005	.022	.025	.011	.015	.012	.008	.005	.004	.069
.052	.061	.709	.004	.020	.004	.008	.008	.025	.003	.005	.007	.002	.008	.084
.017	.054	.006	.840	.005	.000	.004	.006	.008	.004	.006	.011	.000	.003	.036
.117	.218	.035	.004	.404	.008	.033	.032	.013	.007	.006	.005	.006	.005	.108
.009	.024	.012	.000	.016	.865	.001	.007	.016	.003	.004	.007	.000	.000	.036
.241	.223	.051	.016	.080	.024	.105	.041	.014	.033	.025	.005	.014	.012	.115
.199	.235	.038	.018	.089	.007	.044	.154	.015	.027	.016	.020	.009	.009	.122
.056	.147	.026	.011	.020	.006	.011	.026	.585	.021	.006	.005	.001	.005	.074
.308	.228	.031	.010	.027	.006	.042	.031	.010	.165	.013	.008	.012	.006	.104
.056	.222	.028	.008	.036	.000	.025	.020	.007	.007	.506	.002	.005	.003	.076
.025	.068	.018	.030	.016	.000	.010	.016	.004	.003	.001	.537	.003	.003	.266
.321	.179	.023	.000	.063	.000	.030	.020	.003	.020	.017	.000	.248	.000	.076
.158	.449	.018	.018	.085	.006	.030	.018	.018	.030	.006	.006	.000	.030	.127
.101	.320	.025	.009	.062	.005	.048	.034	.013	.031	.017	.017	.011	.013	.294

TABLE 1: Mesures de succession.

pour $i, j \in E$, on obtient ainsi une matrice dite de *transition*, c'est à dire une matrice dont les termes sont compris entre 0 et 1, et dont la somme des termes d'une même ligne est 1. Dans le cas présent on obtient la matrice représentée à la Table 1.

Notons que le nombre de transitions $\#(i \rightarrow \)$ issues de i est nul signifie que l'état i n'apparaît pas dans les mesures ou bien qu'il n'apparaît que dans la dernière année, il serait donc parfaitement impossible de comprendre les aspects dynamiques de cet état, et il est conseillé de le retirer des états possibles. Dans les jeux de données pertinents ce cas n'apparaît pas. On suppose donc que $\#(i \rightarrow \) > 0$ pour tout i .

L'interprétation d'une telle matrice est la suivante :

Si à une année donnée une cellule est dans l'état i , alors l'année suivante cette cellule sera dans l'état j avec une probabilité de P_{ij} .

Toutefois réduire les observations à la matrice de transition P n'a de sens que si les données correspondent à une hypothèse de modèle de Markov. C'est ce point que nous explorons dans la section suivante.

3 Justification dans le cas d'un exemple artificiel

En 1991, le biologiste Michael B. Usher publie un article [13] extrêmement pédagogique sur l'utilisation des modèles de Markov en succession écologique. Il propose de travailler sur des mesures artificielles mais présentant les caractéristiques de données de terrain.

Un quadrat¹ subdivisé en 50 cellules a permis de suivre l'évolution 3 espèces sur 3 ans à raison d'une campagne de mesures par an ($q = 1 : 50$ désignera la cellule et $n = 1, 2, 3$ l'année). On dispose donc de 2 successions par cellule. Chaque cellule peut donc prendre 3 valeurs, l'espace d'état sera noté :

$$E \stackrel{\text{déf}}{=} \{A, B, C\}$$

ou simplement $E = \{1, 2, 3\}$.

On dispose des observations suivantes :

n	états des 50 cellules
1	AABABAACBABAABACCCBBACABBAACAACABBCBCCAACACCACCBAAAB
2	ABBACCACAABBABACCCBCAABBBAACAACBCCBBBCCAACACCACCBAAAB
3	AACABAACCBBCACACCCBCCBBBCCBBAABACAABAABCCBCCBCC

notées :

$$y = \{y_{n,q}; 1 \leq n \leq 3, 1 \leq q \leq 50\}.$$

1. Un quadrat est un dispositif d'échantillonnage notamment utilisé pour évaluer l'abondance d'une espèce, ici il s'agit simplement d'une zone d'étude quadrillée en cellules de base dans lesquelles on peut déterminer quelle espace parmi $\{A, B, C\}$ occupe chacune des cellules. C'est ce même principe qui est utilisé dans le cas de la communauté subtidale.

3.1 Matrice de transition

La matrice de comptage (1) consiste à compter les transitions $i \rightarrow j$ pour tout $i, j \in E$. Les données comprennent 100 transitions $i \rightarrow j$ et après calcul :

de	vers			total
	A	B	C	
A	24	12	4	40
B	6	15	9	30
C	3	6	21	30
total	33	33	34	100

On obtient donc une matrice :

$$C = \begin{pmatrix} 24 & 12 & 4 \\ 6 & 15 & 9 \\ 3 & 6 & 21 \end{pmatrix}. \quad (3)$$

Comme nous le verrons plus loin, le fait de réduire les données $\{y_{n,q}; 1 \leq n \leq N, 1 \leq q \leq N_q\}$ sous la forme d'une matrice $I \times I$ n'est pas neutre.

La matrice C révèle déjà quelques informations : il s'agit d'une matrice à diagonale dominante, i.e. $C_{ii} > C_{ij} \vee C_{ji}$ pour tout $i \neq j$. Cela signifie que les transitions AA, BB CC dominant dans les observations. Les transitions CA et AC sont elles plus rares.

La première ligne de la matrice C signifie que lorsqu'une cellule est occupée par un individu de l'espèce A à une année donnée, l'année suivante cette même cellule est occupée dans 24 cas par un individu de la même espèce, dans 12 cas par un individu de l'espèce B et dans 4 cas par un individu de l'espèce C.

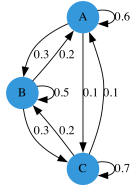
La matrice C dépend du nombre de transitions présentes dans les données, il est donc difficile comparer de telles matrices pour des jeux de données de tailles différentes. On peut contourner cette difficulté en aillant une vision probabiliste du problème : *Étant dans l'état i une année, qu'elle est la probabilité d'être dans l'état j l'année suivante ?* Les données permettent de répondre à cette question de façon empirique. D'après C , si on est dans l'état A une année, alors l'année suivante on est dans l'état A dans 24 cas, dans l'état B dans 12 cas, dans l'état C dans cas. Ainsi : on a une probabilité de 24/40 d'être en A, 12/40 d'être en B, 4/40 d'être en C. Chaque ligne de C est ainsi normalisée selon la formule (2) afin d'obtenir :

$$P \stackrel{\text{déf}}{=} \begin{pmatrix} 0.6 & 0.3 & 0.1 \\ 0.2 & 0.5 & 0.3 \\ 0.1 & 0.2 & 0.7 \end{pmatrix} \quad (4)$$

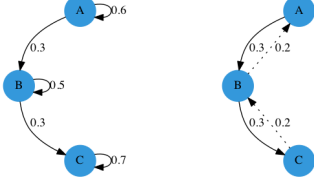
où

$$P_{ij} = \text{probabilité que l'état } j \text{ succède à l'état } i.$$

On associe à P un *graphe orienté* :



À nouveau on peut se livrer à une analyse sommaire :



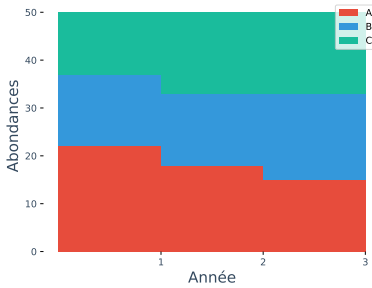
À gauche on ne conserve que les probabilités de transition supérieures ou égales à 0.3. On voit que le système est plutôt conservatif, i.e. la matrice P est à diagonale dominante. À droite on conserve les probabilités de transition (non diagonales) : $P_{ij} \in [0.3, 1]$ (trait plein) et $P_{ij} \in [0.2, 0.3[$ (trait pointillé). Le système a tendance à reproduire la transition $A \rightarrow B \rightarrow C$.

3.2 Dynamique des abondances

D'après les données, la première année 22 cellules sont dans l'état A, 15 dans l'état B, 13 dans l'état C; la seconde 18 cellules sont dans l'état A, 15 dans l'état B, 17 dans l'état C; la troisième année 15 cellules sont dans l'état A, 18 dans l'état B, 17 dans l'état C. On pose :

$$\begin{aligned} \rho_1^{\text{obs}} &\stackrel{\text{déf}}{=} (22 \ 15 \ 13), \\ \rho_2^{\text{obs}} &\stackrel{\text{déf}}{=} (18 \ 15 \ 17), \\ \rho_3^{\text{obs}} &\stackrel{\text{déf}}{=} (15 \ 18 \ 17) \end{aligned}$$

que l'on représente graphiquement :



Une question naturelle est de prédire l'état de ce vecteur aux années suivantes. On note :

$$\rho_n = (\rho_n^{(1)}, \rho_n^{(2)}, \rho_n^{(3)}), \quad n \geq 4$$

l'abondance moyenne de chacune des espèces (A, B, C) à l'année n . Afin de déterminer combien de cellules seront occupées en moyenne par l'espèce A l'année 4, il suffit de considérer :

$$\begin{aligned} \rho_4^{(1)} &= \rho_3^{\text{obs},(1)} P_{1,1} + \rho_3^{\text{obs},(2)} P_{2,1} + \rho_3^{\text{obs},(3)} P_{3,1} \\ &= 15 \times 0.6 + 18 \times 0.2 + 15 \times 0.1 = 14.3 \end{aligned}$$

c'est à dire : parmi les 15 cellules dans l'état A une proportion $P_{1,1}$ restera dans l'état A, parmi les 18 cellules dans l'état B une proportion $P_{2,1}$ passeront dans l'état A, parmi les 17 cellules dans l'état C une proportion $P_{3,1}$ passeront dans l'état A. Il suffit donc de faire le calcul matriciel suivant² :

$$\rho_4 = \rho_3^{\text{obs}} P = (15 \ 18 \ 17) \times \begin{pmatrix} 0.6 & 0.3 & 0.1 \\ 0.2 & 0.5 & 0.3 \\ 0.1 & 0.2 & 0.7 \end{pmatrix} = (14.3 \ 16.9 \ 18.8)$$

2. Nous avons volontairement écrit l'abondance sous la forme d'un vecteur ligne, la multiplication avec la matrice P se faisant à gauche.

on obtient des valeurs non entières dans la mesure où il s'agit de valeurs moyennes.

Il est plus pratique de considérer les abondances relatives, c'est à dire les abondances ramenées au nombre total d'individus (donc de cellules). On pose donc

$$\begin{aligned} \mu_n^{\text{obs}} &\stackrel{\text{déf}}{=} \frac{1}{50} \rho_n^{\text{obs}}, \quad n = 1, 2, 3, \\ \mu_n &\stackrel{\text{déf}}{=} \frac{1}{50} \rho_n, \quad n \geq 4. \end{aligned}$$

de sorte que :

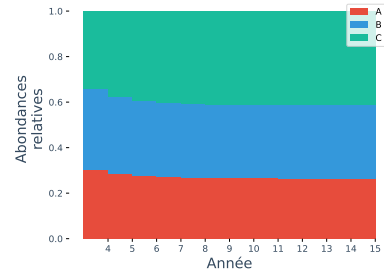
$$\mu_n = \mu_{n-1} P, \quad n \geq 4 \quad (5)$$

avec $\mu_3 = \mu_3^{\text{obs}}$, ou encore :

$$\mu_n = \mu_3^{\text{obs}} P^{n-3}, \quad n \geq 3$$

(en effet $P^0 = I$ identité).

Une prédiction sur 12 ans :



3.3 Comportement en temps long et climax

On peut toutefois remarquer que μ_n semble converger, on verra que c'est bien le cas, vers un équilibre :

$$\bar{\mu} \simeq (0.265, 0.323, 0.412)$$

et en prenant la limite de part et d'autre de l'Equation (5) lorsque $n \rightarrow \infty$, on obtient :

$$\bar{\mu} = \bar{\mu} \times P \quad (6)$$

les solutions de cette équation sont donc les vecteurs propres (à gauche) de la matrice P correspondant à la valeur propre 1.

Ceci soulève de nombreuses questions : quelles sont les solutions de l'Équation (6) ? Est-ce que μ_n converge vers $\bar{\mu}$ et ceci quelque soit les abondances relatives initiales ? Le formalisme markovien permet de répondre avec précision à ces questions, voir la Section 4.

Cette convergence ne signifie pas que 26.5% des cellules seront dans l'état A, 32.3% des cellules seront dans l'état B, 41.2% des cellules seront dans l'état C. Cela signifie encore moins que l'état dans une cellule donnée n'évoluera plus à l'équilibre. En fait, l'état des cellules continuera à fluctuer aléatoirement, mais en moyenne, les proportions des cellules dans les état A, B, C seront respectivement de 26.5%, 32.3%, 41.2%. Ceci a séduit les écologues qui y ont vu une façon de représenter l'état de climax d'un écosystème, c'est à dire l'état le plus stable dans des conditions environnementales données.

3.4 Tester le modèle

Dans les données nous avons pris en compte les transitions $i \rightarrow j$ sans conserver l'année de la transition ni le numéro de la cellule associée. Cela revient donc à faire les hypothèses suivantes :

Hypothèse de Markov d'ordre 1 : l'évolution future de l'état de chaque cellule ne dépend du passé que par l'état présent ;

Hypothèse d'homogénéité (en temps) : la dynamique de transition ne dépend pas de l'année.

Il est donc intéressant de tester ces hypothèses, notamment de vérifier (i) si le modèle de Markov est d'ordre 0 (i.e. les états de l'année n ne dépendent pas de ceux de l'année $n - 1$), (ii) si le modèle de Markov est d'ordre 2 (i.e. les états de l'année 3 dépendent des états des années 2 et 1), (iii) si le modèle n'est pas homogène en temps (les transitions des années 1 à 2 sont de nature différente de celles des années 2 à 3).

La répartition

Modèle de Markov d'ordre 0 (cas indépendant) ?

Considérons la matrice P_0 suivante construite avec la première ligne de la matrice P dupliquée sur les deux autres lignes :

$$P_0 \stackrel{\text{déf}}{=} \begin{pmatrix} 0.6 & 0.3 & 0.1 \\ 0.6 & 0.3 & 0.1 \\ 0.6 & 0.3 & 0.1 \end{pmatrix}. \quad (7)$$

Elle correspond au cas dit indépendant : en effet quelque soit l'état actuel de la cellule à l'instant n , l'état de cette cellule à l'instant $n + 1$ sera associé à la répartition $[0.6 \ 0.3 \ 0.1]$. Cette dynamique est dite indépendante : à chaque instant on tire au hasard l'état de la cellule selon la même loi. En quelque sorte il n'y a pas de dynamique.

On peut se demander si les observations $Y_{1:50,1:3}$ sont issues ou non d'un cas indépendant. Même si la matrice P construite à partir de ces observations n'est pas de "forme indépendante" (i.e. avec des lignes égales entre elles), on peut se poser la question de savoir si les observations sont issues d'un modèle indépendant, i.e. si les différences entre les lignes de la matrice (4) sont significatives ou non.

On souhaite donc tester l'hypothèse nulle :

\mathcal{H}_0 : Les données sont issues d'un modèle indépendant ;

contre l'alternative :

\mathcal{H}_1 : Les données ne sont pas issues d'un modèle indépendant.

Pour cela nous faisons appel à un *test du rapport de vraisemblance*^w consistant à calculer la statistique suivante :

$$\Lambda \stackrel{\text{déf}}{=} \frac{\text{vraisemblance de l'hypothèse nulle}}{\text{vraisemblance de l'hypothèse alternative}}$$

en effet, sous certaines conditions, il existe une notion quantitative de la vraisemblance d'une hypothèse. Lorsque la statistique Λ est *très* petite, alors l'hypothèse nulle est rejetée. Sans entrer dans les détails [1], on peut montrer que :

$$S = -2 \log(\Lambda)$$

avec

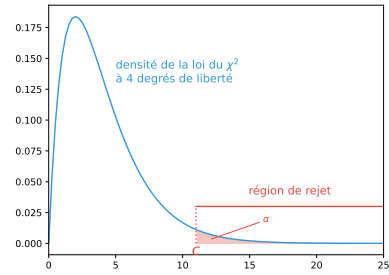
$$S \stackrel{\text{déf}}{=} 2 \sum_{i=1}^3 \sum_{j=1}^3 C_{i,j} \log(P_{i,j}/P_j)$$

et

$$P_j \stackrel{\text{déf}}{=} \frac{\sum_{i=1}^3 C_{i,j}}{\sum_{i=1}^3 \sum_{j'=1}^3 C_{i,j'}}.$$

Sous l'hypothèse \mathcal{H}_0 , la statistique S suit asymptotiquement une loi du χ^2 à 4 degrés de liberté. La région de rejet de \mathcal{H}_0 est $\{S \geq c\}$ où le seuil c est déterminé par

$$\mathbb{P}(\chi^2 \text{ à } 4 \text{ degrés de libertés} \geq c) = \alpha.$$



Avec par exemple $\alpha = 0.001$, à l'aide d'un logiciel, on trouve $c = 18,467$. Comme la statistique observée est $S = 37,978$ est supérieure à c , l'hypothèse \mathcal{H}_0 est rejetée. Cela ne prouve pas que le processus est markovien mais cela prouve qu'il n'est pas indépendant.

Modèle de Markov d'ordre 2 ?

Considérons séparément les transitions issues de chaque état. Les transitions issues de A sont :

```
AA A AA A AA A A A AA AA A AAA A AA
AB A CA A BA A C A BA AA B AAA A AA
AA A AA B CA A C B BB CA A AAB B BB
```

les 15 issues de B sont :

```
B B B B B BB BB BB BB B B
B C A B B CB BB CC BB B B
C B C B C CB BB BA AA C C
```

les 13 issues de C sont :

```
C CC C C C C CC CC CC
C CC A C C C BC CC CC
C CC B C B C AB CC BC
```

Pour chacun de ces sous-groupes d'observations nous pouvons recommencer le processus précédent : calculer la matrice de comptage et la matrice de transition. Pour les transitions issues de A on obtient :

$$C^A \stackrel{\text{déf}}{=} \begin{pmatrix} 8 & 7 & 1 \\ 2 & 1 & 1 \\ 1 & 0 & 1 \end{pmatrix} \quad P^A \stackrel{\text{déf}}{=} \begin{pmatrix} 0.50 & 0.44 & 0.06 \\ 0.50 & 0.25 & 0.25 \\ 0.50 & 0.00 & 0.50 \end{pmatrix}$$

pour les transitions issues de B on obtient :

$$C^B \stackrel{\text{déf}}{=} \begin{pmatrix} 0 & 0 & 1 \\ 2 & 4 & 4 \\ 1 & 2 & 1 \end{pmatrix} \quad P^B \stackrel{\text{déf}}{=} \begin{pmatrix} 0 & 0 & 1 \\ 0.2 & 0.4 & 0.4 \\ 0.25 & 0.50 & 0.25 \end{pmatrix}$$

pour les transitions issues de C on obtient :

$$C^C \stackrel{\text{déf}}{=} \begin{pmatrix} 0 & 1 & 0 \\ 1 & 0 & 0 \\ 0 & 3 & 8 \end{pmatrix} \quad P^C \stackrel{\text{déf}}{=} \begin{pmatrix} 0 & 1 & 0 \\ 1 & 0 & 0 \\ 0 & 0.27 & 0.73 \end{pmatrix}$$

Une chaîne de Markov sera dite du premier ordre lorsque les probabilités de transition ne dépendent que de la valeur courante du processus et pas des valeurs antérieures. Dans ce cas, les matrices P^A , P^B , P^C doivent être identiques et identiques à P . On ne dispose de suffisamment de données pour simplement considérer les matrices P^A , P^B , P^C . On peut d'ores et déjà noter plus le modèle que l'on veut identifier est d'ordre élevé, plus il faut de données.

On souhaite donc tester l'hypothèse nulle :

\mathcal{H}_0 : Les matrices P^A , P^B , P^C sont identiques.

On construit pour cela la matrice de comptage :

$$C_{ijk} \stackrel{\text{déf}}{=} \#\{i \rightarrow j \rightarrow k\} \text{ (nombre de transitions } i \rightarrow j \rightarrow k)$$

et la matrice de transition

$$P_{ijk} \stackrel{\text{déf}}{=} C_{ijk} / \sum_{k'=1}^3 C_{ijk'}$$

toutes deux de dimensions $3 \times 3 \times 3$. Pour tout i, j fixé, $k \rightarrow P_{ijk}$ est bien une probabilité car $P_{ijk} \geq 0$ et $\sum_k P_{ijk} = 1$, il s'agit de la probabilité que l'espace k soit observé dans une

cellule l'année n , alors que l'année $n - 2$ elle était occupé par l'espèce i et l'année $n - 1$ par l'espèce j .

Comme précédemment (-2 fois le log du) rapport des vraisemblance, $S = -2 \log(\Lambda)$ s'écrit :

$$S \stackrel{\text{d\u00e9f}}{=} 2 \sum_{i=1}^3 \sum_{j=1}^3 \sum_{k=1}^3 C_{ijk} \log(P_{ijk}/P_{jk})$$

avec

$$P_{jk} \stackrel{\text{d\u00e9f}}{=} \frac{\sum_{i=1}^3 C_{ijk}}{\sum_{i=1}^3 \sum_{k'=1}^3 C_{ijk'}}.$$

La statistique S suit asymptotiquement une loi du χ^2 à 12 degrés de liberté. On calcule $S = 17.502$ qui est associé à une probabilité supérieure à $1/20$. L'hypothèse nulle n'est donc pas rejetée et P^A , P^B , P^C peuvent être considérées comme identiques. On peut donc considérer que les observations sont issues d'une chaîne de Markov d'ordre 1.

Modèle de Markov homogène ?

Le modèle sera dit homogène (en temps) lorsque les probabilités de transition ne dépendent pas de l'année (attention : ne pas confondre stationnarité et homogénéité).

À partir des 50 transitions de l'année 1 à l'année 2, on calcule comme précédemment :

$$C^{(1)} \stackrel{\text{d\u00e9f}}{=} \begin{pmatrix} 16 & 4 & 2 \\ 1 & 10 & 4 \\ 1 & 1 & 11 \end{pmatrix} \quad P^{(1)} \stackrel{\text{d\u00e9f}}{=} \begin{pmatrix} 0.73 & 0.18 & 0.09 \\ 0.07 & 0.67 & 0.27 \\ 0.08 & 0.08 & 0.85 \end{pmatrix}$$

à partir des 50 de l'année 2 à l'année 3, on calcule :

$$C^{(2)} \stackrel{\text{d\u00e9f}}{=} \begin{pmatrix} 8 & 8 & 2 \\ 5 & 5 & 10 \\ 2 & 5 & 10 \end{pmatrix} \quad P^{(2)} \stackrel{\text{d\u00e9f}}{=} \begin{pmatrix} 0.44 & 0.44 & 0.11 \\ 0.33 & 0.33 & 0.33 \\ 0.12 & 0.29 & 0.59 \end{pmatrix}$$

La question est de savoir si $P^{(1)} = P^{(2)}$ (et donc aussi égal à P) ?

La statistique adaptée à ce test est :

$$S \stackrel{\text{d\u00e9f}}{=} 2 \sum_{i=1}^3 \sum_{j=1}^3 \sum_{\ell=1}^2 C_{ij}^{(\ell)} \log(P_{ij}^{(\ell)}/P_{ij})$$

qui suit asymptotiquement une loi du χ^2 à 6 degrés de liberté. On calcule $S = 11.152$ qui correspond à une probabilité légèrement supérieure à 0.05. On ne peut donc pas rejeter l'hypothèse nulle. La chaîne de Markov sera considérée comme homogène en temps.

On peut se poser aussi la question de l'homogénéité en espace. Supposons que les 25 premières cellules proviennent d'un champ A, et les 25 suivants d'un champ B. On calcule donc 2 matrices de comptage :

$$C^{(A)} \stackrel{\text{d\u00e9f}}{=} \begin{pmatrix} 12 & 6 & 3 \\ 2 & 11 & 5 \\ 2 & 1 & 8 \end{pmatrix} \quad C^{(B)} \stackrel{\text{d\u00e9f}}{=} \begin{pmatrix} 12 & 6 & 1 \\ 4 & 4 & 4 \\ 1 & 5 & 13 \end{pmatrix}$$

Le même test que précédemment ne permet pas de rejeter l'hypothèse nulle (les 2 matrices sont identiques).

Enfin on peut se poser la question de l'homogénéité en espace/temps. Avec les mêmes procédures de comptage on obtient les matrices :

$$C^{(1,A)} \stackrel{\text{d\u00e9f}}{=} \begin{pmatrix} 7 & 3 & 2 \\ 1 & 6 & 2 \\ 1 & 0 & 3 \end{pmatrix} \quad C^{(1,C)} \stackrel{\text{d\u00e9f}}{=} \begin{pmatrix} 9 & 1 & 0 \\ 0 & 4 & 2 \\ 0 & 1 & 8 \end{pmatrix}$$

$$C^{(2,A)} \stackrel{\text{d\u00e9f}}{=} \begin{pmatrix} 5 & 3 & 1 \\ 1 & 5 & 3 \\ 1 & 1 & 5 \end{pmatrix} \quad C^{(2,B)} \stackrel{\text{d\u00e9f}}{=} \begin{pmatrix} 3 & 5 & 1 \\ 4 & 0 & 2 \\ 1 & 4 & 5 \end{pmatrix}$$

Le même genre de test permet de rejeter l'hypothèse nulle ("les matrices sont les mêmes"). Il existe donc une certaine hétérogénéité en espace/temps.

4 Formalisme markovien

On introduit maintenant le formalisme mathématique des chaînes de Markov [9, 2].

4.1 Processus de Markov

Dans les données on ne prend pas en compte la référence des cellules. On peut donc définir X_n comme étant l'état d'une cellule générique à l'année n . Cette variable prend ses valeurs dans l'espace d'état $E = \{1, \dots, 15\}$ dans le premier cas, $E = \{A, B, C\}$ dans le second. On a choisit de représenter la transition de X_n à X_{n+1} de façon probabiliste.

Un processus de Markov $(X_n)_{n \in \mathbb{N}}$, ou chaîne de Markov, à valeurs dans un ensemble E fini, est une suite de variables aléatoires X_n à valeurs dans E telle que :

$$\mathbb{P}(X_n = j | X_{n-1} = i_{n-1}, \dots, X_0 = i_0) = \mathbb{P}(X_n = j | X_{n-1} = i_{n-1}) \quad (8)$$

pour tout $n \geq 1$, tout $i_0, \dots, i_{n-1}, j \in E$. La propriété (8), appelée *propriété de Markov*, signifie que les évolutions futures de la chaîne ne dépend de son passé que par l'intermédiaire du présent. La matrice de transition est définie par :

$$P_{n,ij} \stackrel{\text{d\u00e9f}}{=} \mathbb{P}(X_n = j | X_{n-1} = i), \quad \forall i, j \in E. \quad (9)$$

Une telle matrice vérifie : $P_{n,ij} \geq 0$ et $\sum_{j' \in E} P_{n,ij'} = 1$ pour tout $i, j \in E$. On définit également la loi initiale par :

$$\eta(j) \stackrel{\text{d\u00e9f}}{=} \mathbb{P}(X_0 = j), \quad \forall j \in E. \quad (10)$$

Le processus sera dit stationnaire, ce que nous allons supposer dorénavant, lorsque la matrice de transition P_n ne dépend pas de n , elle sera alors notée P . Il est simple de montrer que :

$$\mathbb{P}(X_0 = i_0, X_1 = i_1, \dots, X_n = i_n) = \eta(i_0) P_{i_1 i_0} \cdots P_{i_n i_{n-1}}$$

pour tout n et $i_0, \dots, i_n \in E$, en d'autres termes la loi du processus $(X_n)_{n \in \mathbb{N}}$ est entièrement caractérisée par sa loi initiale et sa matrice de transition.

Dans l'exemple de la Section 3, l'espace d'état est $E = \{1, 2, 3\}$ (correspondant respectivement à A,B,C). Le processus X_n représentera alors l'état d'une cellule *générique*. En effet, dans la Section 3 la référence de la cellule dans laquelle une transition est observée n'est pas prise en compte. De même, que n'est pas prise en compte l'année de l'observation de la transition, ainsi le modèle associé sera de Markov et stationnaire.

Une chaîne de Markov est une suite de variables aléatoires X_n à valeurs dans E telle que :

$$\mathbb{P}(X_n = j | X_{n-1} = i_{n-1}, \dots, X_0 = i_0) = \mathbb{P}(X_n = j | X_{n-1} = i_{n-1}, X_{n-2} = i_{n-2}) \quad (11)$$

pour tout $n \geq 2$, tout $i_0, \dots, i_{n-1}, j \in E$. La matrice de transition est alors définie par :

$$P_{ijk} \stackrel{\text{d\u00e9f}}{=} \mathbb{P}(X_n = k | X_{n-1} = i, X_{n-2} = j), \quad \forall i, j, k \in E. \quad (12)$$

On a implicitement supposé ici que la matrice de transition ne dépend pas de n , c'est à dire que le processus est stationnaire. Pour caractériser la loi du processus, en plus de P , il faut également se donner la loi de X_0 et de X_1 .

On peut toujours écrire une chaîne de Markov d'ordre 2 comme une chaîne de Markov d'ordre 1 en étendant l'espace d'état : on pose $Y_n = (X_n, X_{n-1})$, alors Y_n est une chaîne de Markov d'ordre 1 à valeurs dans $E \times E$.

On peut aisément étendre cette définition aux chaînes de Markov d'ordre 3, 4 etc. Par ailleurs lorsque dans (8) le terme P_{ij} ne dépend pas de i , i.e. les lignes de la matrice P sont identiques, alors $(X_n)_{n \in \mathbb{N}}$ est une suite de variables aléatoires indépendantes, en ce sens on peut la considérer comme une chaîne de Markov d'ordre 0.

4.2 Comportement en temps long

Notons μ_n la loi de X_n , i.e. $\mu_n(j) = \mathbb{P}(X_n = j)$, alors :

$$\mu_n = \mu_{n-1} \times P \quad (13)$$

en effet

$$\begin{aligned} \mu_n(j) &= \mathbb{P}(X_n = j) \\ &= \sum_{i \in E} \mathbb{P}(X_n = j | X_{n-1} = i) \mathbb{P}(X_{n-1} = i) \\ &= \sum_{i \in E} P_{ij} \mu_{n-1}(i). \end{aligned}$$

Ainsi, la loi de X_n est donnée par $\mu_n = \eta \times P^n$.

Nous allons supposer qu'il existe $k > 0$ tel que :

$$P_{ij}^k > 0, \quad \forall i, j \in E \quad (14)$$

cette hypothèse est *très forte* mais elle est vérifiée dans les exemples considérés ici. Elle implique notamment que la chaîne est irréductible et apériodique.

En supposant que μ_n converge vers $\bar{\mu}$ lorsque $n \rightarrow \infty$, alors le passage à la limite dans (13) conduit à l'équation :

$$\bar{\mu} = \bar{\mu} \times P. \quad (15)$$

Les solutions $\bar{\mu}$ de cette équation telles que $\bar{\mu}(j) \geq 0$ sont appelées les *mesures invariantes* de la matrice de transition ou de la chaîne de Markov. Cette notion est donc liée aux vecteurs propres (à gauche) de P associées à la valeur propre 1³.

Un des corollaires du théorème de Perron-Frobenius appliqué aux matrices à termes positifs est que P admet 1 comme valeur propre et qu'elle est la valeur propre la plus grande en module [2, Th. VIII.6.6.], les termes du vecteur propre associé ont tous le même signe et sont non nul, de plus ce vecteur propre est unique à une constante multiplicative près. On peut donc choisir un vecteur propre $\bar{\mu}$ dont toutes les composantes sont strictement positives et dont la somme des termes est 1 ; il s'agit alors d'une mesure de probabilité. Pour toute loi initiale η , on a la convergence :

$$\mu_n \xrightarrow[n \rightarrow \infty]{} \bar{\mu}.$$

Comme $\mu_n = \eta \times P^n$, on choisissant $\eta(j) = \mathbf{1}_j(j)$, on a :

$$[P^n]_{ij} \xrightarrow[n \rightarrow \infty]{} \bar{\mu}(j), \quad \forall i, j \in E.$$

Ce qui explique que dans nos exemples, les lignes de la matrice P^n sont toutes identiques pour n assez grand et égale à la mesure invariante.

Nous avons un autre résultat intéressant, appelé *théorème ergodique*, de convergence d'une moyenne temporelle vers une moyenne spatiale :

$$\frac{1}{n} \sum_{k=0}^{n-1} f(X_k) \xrightarrow[n \rightarrow \infty]{} \sum_{i \in E} f(i) \bar{\mu}(i), \quad \text{p.s.}$$

par exemple avec $f(x) = \mathbf{1}_j(x)$, on obtient :

$$\frac{1}{n} \sum_{k=0}^{n-1} \mathbf{1}_j(X_k) \xrightarrow[n \rightarrow \infty]{} \bar{\mu}(j), \quad \text{p.s., } \forall j \in E.$$

Dans ces expressions les moyennes temporelles portent sur une réalisation du processus $(X_n)_{n \in \mathbb{N}}$, et bien qu'elles soient aléatoires, elles convergent vers une moyenne spatiale qui elle est déterministe. En pratique, cela signifie qu'en simulant la suite $(X_n)_{n \in \mathbb{N}}$ sur ordinateur (voir la section suivante), on constate cette convergence.

3. Etant donnée une matrice carré M de dimension d s'il existe $\lambda \in \mathbb{C}$ et $v \in \mathbb{R}^d$ non nul tel que $Mv = \lambda v$ alors λ est appelée *valeur propre* de M et v un *vecteur propre* associé. Une valeur propre peut posséder plusieurs vecteurs propres. Le spectre $\sigma(M)$ de la matrice M est l'ensemble de ses valeurs propres.

4.3 Simulation

Un processus stochastique $(X_n)_{n \in \mathbb{N}}$ peuvent s'appréhender de deux façons. On peut d'abord considérer la loi du processus (c'est à dire la loi de (X_0, \dots, X_n) pour tout n), la loi marginale du processus à un instant donnée (c'est à dire la loi de X_n à n fixé), comme nous venons de le voir. Nous pouvons aussi adopter un point de vue trajectorien. La *trajectoire* d'un processus $(X_n)_{n \in \mathbb{N}}$ est la fonction :

$$\mathbb{N} \ni c \mapsto X_n(\omega)$$

pour tout $\omega \in \Omega$, c'est à dire lorsque l'aléa est fixé. Cela revient à simuler X_0 en tirant $x_0 \in E$ selon la loi η (noté $x_0 \sim \eta$). Pour simuler X_1 , sachant que $X_0 = x_0$, il suffit de tirer x_1 selon la loi de probabilité discrètes :

$$E \ni j \mapsto \mathbb{P}(X_1 = j | X_0 = x_0)$$

c'est à dire selon la loi discrète $(P_{x_0 j})_{j \in E}$ (noté $x_1 \sim P_{x_1, \cdot}$) et ainsi de suite. L'algorithme s'écrit simplement :

```

x0 ~ η
pour n = 1, 2, ..., N faire
  xn ~ Px_{n-1, ·}
fin pour

```

La plupart des langages dispose d'un simulateur selon une loi finie donnée. Sinon la technique de base consiste à faire appel l'inversion de la fonction de répartition^w. Soit η une probabilité sur E , qui est identifié à $\{1, \dots, I\}$, pour échantillonner selon cette loi, il suffit de faire :

```

C ← η(1)
U ~ U[0, 1]
j ← 1 % E est identifié à {1, ..., I}
tant que U > C faire
  j ← j + 1
  C ← C + η(j)
fin tant que
return j

```

Attention, ce n'est généralement pas comme cela qu'on implémente cette méthode, surtout pas avec des langages interprétés! De plus le plus souvent on souhaite simuler un échantillon de taille donnée.

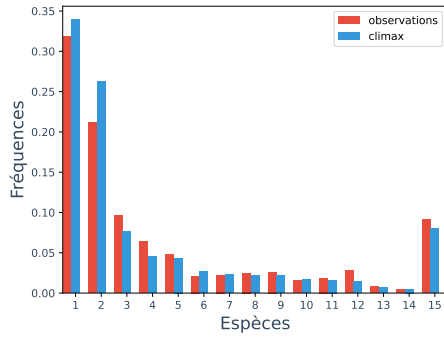
5 Retour à l'exemple de communauté subtidale

En reprenant l'exemple de la Section 2 et en supposant que les tests de la section précédente permettent de justifier de faire appel à un modèle de Markov, le Tableau 1 contient donc la matrice de transition P de ce modèle. Certains termes de la matrice P sont nuls mais on peut aisément vérifier que tous les termes de P^2 sont strictement positifs, le théorème de Perron-Frobenius permet donc d'affirmer que la matrice P admet une mesure invariante $\bar{\mu}$:

$$\bar{\mu} = \bar{\mu} \times P$$

avec $\bar{\mu}(i) > 0$ et $\sum_{i \in E} \bar{\mu}(i) = 1$.

Il est toujours nécessaire de renormaliser les lignes de la matrice P , en effet si ces lignes ne somment pas exactement à 1, le calcul de P^{1000} conduira à d'importantes erreurs. La mesure invariante π est donc contenue dans `mesure.invariante` La mesure précédente est en fait très proche de la mesure invariante :



Comparaison de la mesure invariante (listée par ordre décroissant d'abondance + substrat à la fin) et de l'observation à un instant donné. On constate que l'écosystème est proche de l'équilibre prédit par le modèle.

laissant supposer, si le modèle est valide, que l'écosystème est proche de son équilibre.

La mesure invariante de la communauté (non compris la roche) est donnée par :

$$\tilde{\pi}(j) \stackrel{\text{déf}}{=} \frac{\pi(j)}{\sum_{j'=1}^{15} \pi(j')} \quad \text{pour } j = 1, \dots, 14.$$

La lecture de la matrice de transition empirique P apporte de nombreuses informations.

Transitions au niveau d'une espèce

La probabilité de *colonisation* par une espèce donnée j correspond à la probabilité que cette espèce occupe une cellule qui était auparavant libre (substrat, indice 15), ainsi :

$$\begin{aligned} \mathbb{P}(\text{colonisation par l'espèce } j) \\ = \mathbb{P}(X_{n+1} = j | X_n = 15) = P_{j,15}. \end{aligned}$$

La probabilité de *perturbation* par une espèce donnée j est la probabilité qu'une cellule occupée à l'instant n par l'espèce j soit inoccupée à l'instant $n + 1$, ainsi

$$\begin{aligned} \mathbb{P}(\text{perturbation par l'espèce } j) \\ = \mathbb{P}(X_{n+1} = 15 | X_n = j) = P_{j,15}. \end{aligned}$$

La probabilité de *remplacement d'une espèce i* donnée est la probabilité qu'une cellule occupée l'espèce i à l'instant n soit occupée par une autre espèce à l'instant $n + 1$:

$$\begin{aligned} \mathbb{P}(\text{remplacement de l'espèce } i) &= \mathbb{P}(X_{n+1} \neq i, 15 | X_n = i) \\ &= 1 - \mathbb{P}(X_{n+1} = i \text{ ou } 15 | X_n = i) \\ &= 1 - \mathbb{P}(X_{n+1} = i | X_n = i) - \mathbb{P}(X_{n+1} = 15 | X_n = i) \\ &= 1 - P_{ii} - P_{i15}. \end{aligned}$$

La probabilité de *remplacement par une espèce j* est :

$$\begin{aligned} \mathbb{P}(\text{remplacement par l'espèce } j) \\ = \mathbb{P}(X_{n+1} = j | X_n \neq j \text{ et } 15) \\ = \sum_{i \neq j, 15} \mathbb{P}(X_{n+1} = j | X_n = i) \mathbb{P}(X_n = i) \\ = \sum_{i \neq j, 15} P_{ij} \mathbb{P}(X_n = i) \end{aligned}$$

En supposant que l'on soit à l'équilibre $\mathbb{P}(X_n = i) = \pi_i$ alors

$$\mathbb{P}(\text{remplacement par l'espèce } j) \simeq \sum_{i \neq j, 15} P_{ij} \pi_i.$$

La probabilité de *persistance* est la probabilité qu'une espèce j donnée reste en place :

$$\begin{aligned} \mathbb{P}(\text{persistance de l'espèce } j) \\ = \mathbb{P}(X_{n+1} = j | X_n = j) = P_{j,j} \end{aligned}$$

Transitions au niveau de la communauté

La probabilité de *colonisation* par une espèce quelconque est :

$$\begin{aligned} \mathbb{P}(\text{colonisation}) &= \sum_{j=1}^{14} \mathbb{P}(\text{colonisation par l'espèce } j) \\ &= \sum_{j=1}^{14} \mathbb{P}(X_{n+1} = j | X_n = 15) \\ &= \sum_{j=1}^{14} P_{j,15} = 0.71. \end{aligned}$$

La probabilité de *perturbation* est la probabilité qu'un site occupé, tiré au hasard selon la loi stationnaire de la communauté, soit perturbé entre n et $n + 1$ est la moyenne selon la loi stationnaire :

$$\begin{aligned} \mathbb{P}(\text{perturbation}) &= \sum_{j=1}^{14} \tilde{\pi}_j \mathbb{P}(\text{perturbation par l'espèce } j) \\ &= \sum_{j=1}^{14} \tilde{\pi}_j P_{j,15} = 0.06 \end{aligned}$$

La probabilité de "*remplacement de*" : la probabilité qu'une place tirée selon la loi invariante soit occupée par une espèce différente est la moyenne par rapport à la mesure invariante des probabilités de remplacement :

$$\begin{aligned} \mathbb{P}(\text{remplacement de}) \\ = \sum_{j=1}^{14} \tilde{\pi}_j \mathbb{P}(\text{remplacement de l'espèce } j) \\ = \sum_{j=1}^{14} \tilde{\pi}_j (1 - P_{jj} - P_{j15}) = 0.29. \end{aligned}$$

La probabilité de "*remplacement par*" : la probabilité qu'une place tirée selon la loi invariante soit occupée par une espèce différente est la moyenne par rapport à la mesure invariante des probabilités de remplacement :

$$\begin{aligned} \mathbb{P}(\text{remplacement par}) \\ = \sum_{j=1}^{14} \tilde{\pi}_j \mathbb{P}(\text{remplacement par l'espèce } j) \\ = \sum_{j=1}^{14} \tilde{\pi}_j \left[\frac{1}{15-2} \sum_{i \neq j, 15} P_{ij} \right] = 0.10. \end{aligned}$$

Temps de séjour

Le taux de "turnover" de l'espèce i est la probabilité qu'un site occupé par i change d'état entre n et $n + 1$, c'est donc égal à

$$\begin{aligned} \mathcal{T}_i &\stackrel{\text{déf}}{=} \mathbb{P}(X_{n+1} \neq i | X_n = i) \\ &= 1 - \mathbb{P}(X_{n+1} = i | X_n = i) = 1 - P_{ii}. \end{aligned}$$

Le *temps de séjour* de l'espèce i

$$\tau_i \stackrel{\text{déf}}{=} \inf\{n > 0 \text{ t.q. } X_n \neq i\} \quad \text{sachant que } X_0 = i.$$

Le temps moyen de séjour en i est :

$$\begin{aligned} \mathbb{E}(\tau_i | X_0 = i) &= \sum_{k \in \mathbb{N}} k \mathbb{P}(\tau_i = k | X_0 = i) \\ &= \sum_{k \in \mathbb{N}} k \mathbb{P}(X_1 = i, \dots, X_{k-1} = i, X_k \neq i | X_0 = i) \\ &= \sum_{k \in \mathbb{N}} k [\mathbb{P}(X_1 = i, \dots, X_{k-1} = i | X_0 = i) \\ &\quad - \mathbb{P}(X_1 = i, \dots, X_{k-1} = i, X_k = i | X_0 = i)] \\ &= \sum_{k \in \mathbb{N}} k [P_{ii}^{k-1} - P_{ii}^k] = \frac{1}{1 - P_{ii}} = \frac{1}{\mathcal{T}_i} \end{aligned}$$

Et le temps de séjour à l'équilibre, toutes espèces confondues, est donc de :

$$\bar{\tau} = \sum_{i \neq 15} \tilde{\pi}_i \frac{1}{\mathcal{T}_i} = 3.4 \text{ ans.}$$

Vitesse de convergence à l'équilibre

La plus grande valeur propre en module de P est 1, on note $|\lambda_2|$ la seconde plus grande valeur propre en module de P . La quantité $\rho = 1 - |\lambda_2| > 0$, appelée *trou spectral*, joue un rôle important dans la vitesse de convergence à l'équilibre de la chaîne de Markov.

décomposition spectrale : les vecteurs propres de P peuvent former une base orthonormée de telle sorte que $\eta = \sum_{i=1}^N \alpha_i v_i$ (avec $\lambda_1 = 1$ et $v_1 = \bar{\lambda}$) :

$$\begin{aligned}\mu_n &= \eta P^n = \sum_{i=1}^N \alpha_i v_i P P^{n-1} \\ &= \sum_{i=1}^N \alpha_i \lambda_i v_i P^{n-1} \\ &= \sum_{i=1}^N \alpha_i \lambda_i^n v_i\end{aligned}$$

donc

$$\|\mu_n - \bar{\mu}\|_{\text{VT}} \leq \sum_{i=2}^N |\alpha_i| |\lambda_i|^n \|v_i\|_{\text{VT}} \leq C |\lambda_2|^n$$

la quantité $1 - |\lambda_2|$ où λ_2 est la

On pose :

$$\rho = \frac{\lambda_1}{|\lambda_2|}$$

où λ_1 et λ_2 sont les deux plus grandes valeurs propres de P (le plus grande est $\lambda_1 = 1$), alors la communauté converge à l'équilibre (asymptotiquement) au moins à la vitesse $\exp(-t \log \rho)$ [4].

Partant de deux lois initiales μ^1 et μ^2 , après une itération en temps les répartitions seront respectivement $\mu^1 P$ et $\mu^2 P$, d'où le taux de contraction :

$$\frac{\|\mu^1 P - \mu^2 P\|_1}{\|\mu^1 - \mu^2\|_1}$$

(où $\|\mu\|_1 = \sum_{i \in E} |\mu(i)|$). On introduit le coefficient de Dobrushin [10, p. 139] :

$$\alpha \stackrel{\text{déf}}{=} \sup_{\mu^1, \mu^2} \frac{\|\mu^1 P - \mu^2 P\|_1}{\|\mu^1 - \mu^2\|_1} = \frac{1}{2} \max_{j,k} \|P_{j,\cdot} - P_{k,\cdot}\|$$

Ainsi $-\log \alpha$ donne une borne inférieure pour la vitesse de convergence (à comparer à $\log \rho$) : $\log \rho = 0.15$ ($\sim 15\%/an$) et $-\log \alpha = 0.12$ ($\sim 12\%/an$).

Références

- [1] T. W. Anderson and L. A. Goodman. Statistical inference about Markov chains. *Annals of Mathematical Statistics*, 28 :89–109, 1957.
- [2] P. Barbe and M. Ledoux. *Probabilité*. EDP Sciences, 2007.

- [3] J. R. Brannan, J. A. Reneke, and J. Waide. A diffusion model of forest succession. *Mathematical Biosciences*, 69(1) :131–149, 1984.
- [4] H. Caswell. *Matrix Population Models : Construction, Analysis, and Interpretation*. Sinauer Associates, second edition, 2001.
- [5] D. C. Glenn-Lewin, R. K. Peet, and T. T. Veblen, editors. *Plant succession : theory and prediction*. Chapman & Hall, 1992.
- [6] M. F. Hill, J. D. Witman, and H. Caswell. Markov chain analysis of succession in a rocky subtidal community. *The American Naturalist*, 164 :E46–E61, 2004.
- [7] H. S. Horn. Forest succession. *Scient. Amer.*, 232(5) :90–98, 1975.
- [8] D. A. Levin, Y. Peres, and E. L. Wilmer. *Markov chains and mixing times*. Providence, R.I. American Mathematical Society, 2009. With a chapter on coupling from the past by James G. Propp and David B. Wilson.
- [9] J. R. Norris. *Markov chains*. Cambridge University Press, 1998.
- [10] E. Seneta. *Nonnegative matrices and Markov chains*. Springer-Verlag, New York, second edition, 1981.
- [11] D. W. Stroock. *An introduction to Markov processes*. Springer-Verlag, 2014.
- [12] M. B. Usher. Modelling ecological succession, with particular reference to Markovian models. *Plant Ecology*, 46 :11–18, 1981.
- [13] M. B. Usher. Statistical models of succession. In Glenn-Lewin et al. [5].
- [14] P. E. Waggoner and G. R. Stephens. Transition probabilities for a forest. *Nature*, 225 :1160–1161, 1970.
- [15] D. West, D. Botkin, and H. Shugart. *Forest succession : concepts and application*. Springer advanced texts in life sciences. Springer-Verlag, 1981.
- [16] O. Wildi. *Data Analysis in Vegetation Ecology*. John Wiley & Sons, second edition, 2013.

Ce document est mis à disposition selon les termes de la licence [Creative Commons "Attribution – Pas d'utilisation commerciale – Partage dans les mêmes conditions 4.0 International"](https://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/4.0/).

