

Modélisation de la diffusion spatio-temporelle de la leishmaniose cutanée chez *Meriones shawi*

Zaatour et *al.*

29 juillet 2019

1 Introduction

Les maladies infectieuses constituent un problème de santé publique dans le monde, on estime que 75% des maladies infectieuses humaines proviennent d'un réservoir animal, la majorité est causée par des virus ou des parasites (Taylor et al., 2001). Parmi ces maladies, on trouve la leishmaniose dont 350 millions de personnes sont exposées au risque de la contracter et quelques 2 millions de nouveaux cas se déclarent chaque année (OMS, 2010).

La leishmaniose cutanée est une infection cutanée provoquée par un parasite unicellulaire (*Leishmania*) qui est transmis par des piqûres de la femelle hématophage d'un insecte diptère dénommé phlébotome. Il y a environ 20 espèces de *Leishmania* qui peuvent causer une leishmaniose cutanée. Elle était autrefois également connue sous le nom de bouton d'Orient (sur le pourtour méditerranéen). La leishmaniose cutanée est endémique dans de nombreuses régions du monde. La distribution de la leishmaniose cutanée est très étroitement liée à la géographie et les villages même distants de 20 km peuvent avoir des taux de leishmaniose cutanée très différents. Quelques espèces de *Leishmania* sont étroitement liées aux humains et sont donc trouvées dans les villes (par exemple, *L. tropica*), tandis que certaines sont traditionnellement davantage associées à des espèces animales et sont donc considérées comme des zoonoses (par exemple, *L. major*) (Vergel et al., 2006).

Les travaux de (Ghawar et al., 2011) ont montré que le réservoir principal de la *LCZ* sont

les rongeurs *Psammomys obesus* (*P. obesus*) et le *Meriones shawi* (*M. shawi*). Cependant, *P. obesus* est connu par ses restrictions alimentaires, il se nourrit principalement de chénopodiacées, il est considéré comme étant un rongeur sédentaire (Ghawar et al., 2011). Par contre, la grande capacité d'adaptation et les besoins alimentaires diversifiés font que les *M. shawi* sont plus mobiles de plus ils sont des granivores qui vivent à proximité de l'homme dans les terrains cultivés ainsi que dans les zones désertiques (Bouyatas et al., 2004). Quelques études ont porté sur la modélisation mathématique de la diffusion de la leishmaniose cutanée, par exemple Chaves et al. (2004) ont modélisé la dynamique de la transmission de la LC chez les humains et les vecteurs. Dans le même cadre, Zamir et al. (2004) ont développé un modèle mathématique déterministe pour décrire l'interaction entre l'hôte, le vecteur et le réservoir. Plus récemment, (Morales et al., 2016) ont montré la contribution importante des réservoirs dans diffusion de la leishmaniose chez les oiseaux réservoirs et ce en construisant un modèle de type SIR.

Des autres études ont adopté les modèles à base d'agent (*ABM*) (Rajabi et al., 2016) en appliquant les modèles SEIR et bayésiens afin d'explorer la dispersion de la *LCZ* dans l'espace, d'autre part (Rajabi et al., 2018) ont étudié la relation entre la dynamique de *Rhombomys opimus* (rongeur réservoir de la maladie en Iran) et l'incidence de *LCZ* en utilisant les *ABM*. Dans ces études, l'impact de l'environnement et du climat sont négligés, ces facteurs peuvent également avoir une influence sur la répartition géographique des réservoirs et vecteurs de la *LCZ* et sur leur densité, leur activité et leurs périodes de reproduction (Toumi et al., 2012).

Notre but dans ce travail est d'étudier la contribution de *M. shawi* à la distribution de la *LCZ* grâce à leur capacité migratoire en utilisant un modèle *ABM* vu son utilité en épidémiologie des maladies infectieuses, car elle peut révéler des phénomènes inattendus et elle a la capacité de montrer la propagation de la maladie (Bobashev et al., 2007). Le modèle a été utilisé pour évaluer les effets des interventions sur les maladies infectieuses pour les responsables de la santé publique (Grefenstette et al., 2013). En outre, le modèle est utilisé pour l'analyse, la visualisation et l'information de systèmes complexes. Les modèles *ABM* sont considérés comme une sorte de simulation informatique composée d'agents qui interagissent les uns avec les autres dans un environnement.

Chaque agent a un ensemble de règles pour faire des actions (Mac Namee et al., 2013), ce qui signifie que ces règles aident à prendre leurs propres décisions. Le modèle utilisé tiendra compte des contraintes environnementales et climatiques qui ont une influence sur la transmission de la *LCZ* (Bellali et al., 2017). Afin de voir l’effet du type de la dynamique spatiale des rongeurs, nous allons tester deux types de mouvement de *M.shawi*, en supposant que l’individu peut se déplacer d’une manière aléatoire et d’autre part nous avons supposé que l’individu peut choisir ses directions selon son évaluation aux état des végétations .

Le modèle est présenté suivant le protocole ODD (Overview, Design concepts, and Details) (Grimm et al. 2006) afin de standardiser sa description.

2 Matériel et méthode

2.1 Objectif

Notre but dans ce travail est d’étudier la dispersion de la *LCZ* chez le *M.shawi*.

Nous proposons de quantifier l’effet du type de la dynamique spatiale sur la propagation de l’épidémie en utilisant un modèle à base d’agent et en adoptant deux types du mouvement. Dans un premier temps, nous avons supposé que le mouvement du rongeur est aléatoire. Par ailleurs, nous avons testé un autre scénario en supposant que le mouvement est relatif à l’état des végétations, le rongeur est capable d’évaluer la meilleure destination contenant plus de nourriture .

D’autre part, nous cherchons à voir l’effet des facteurs climatiques et environnementaux qui influencent le mouvement des individus et par conséquent, ils affectent la transmission de l’épidémie chez les rongeurs. Pour ce faire, nous avons testé l’effet de l’indice de végétation par différence normalisé (NDVI) sur le mouvement des rongeurs d’une part et sur l’épidémie d’autre part.

En outre nous avons tenu compte de la température (T), en supposant que la probabilité d’infection dépend de T et NDVI .

2.2 Entités, variables d'états et échelles (state variables and scales)

Le modèle proposé fait intervenir un seul type d'agent *Meriones shawi* qui est décrit par son identifiant, sa position, son état épidémiologique par rapport à la *LCZ* (sains ou infecté), et par deux matrices, la première notée $C_{certitude}$, elle contient le nombre des cellules connues et non connues par l'agent sur toute la carte. A l'état initial, l'agent connaît les cellules qui l'entourent et ignore l'état les autres, une fois l'individu s'est déplacé, il collecte plus d'information sur les cellules nouvellement explorées ainsi que leurs cellules voisines. La deuxième matrice $C_{estimation}$ nous renseigne sur la quantité de végétation dans chaque cellule dépendante de NDVI mensuel et de la quantité de nourriture consommée notée q . Les agents se déplacent dans un environnement (cell agent) modélisé par une grille à N cellules qui sont décrites par leur identifiant et par $Food_{cell}$ qui représente la quantité de nourriture présente dans la cellule, elle varie selon la quantité consommée par le rongeur et mise à jour chaque mois selon les valeurs de NDVI intégrés. La surface d'une cellule est fixée à $0.01km^2$. Ce choix est fait selon des observations faites sur le terrain en remarquant que la surface traversée par le *M.shawi* est de $0.01km^2$ par heure (Ghawar et al., 2015). Concernant la résolution temporelle, le pas de temps de la simulation est fixé à 1 heure . Le modèle est prévu pour effectuer des simulations jusqu'à 5 ans.

Les variables du modèle sont :

- Probabilité d'infection p qui dépend de la température et de NDVI.
- q : c'est la quantité de la nourriture consommée par le rongeur.
- $Food_{cell}$: c'est la quantité de nourriture présente dans chaque cellule.

Les paramètres relatifs à l'agent et l'environnement sont :

- Probabilité de guérison γ .
- F_{consum} : il décrit la vitesse de consommation de la nourriture qu'un agent effectue à chaque pas du temps.
- F_{min} : c'est la quantité minimale de la nourriture détectée par l'agent pour se déplacer, au dessous de cette valeur, le rongeur reste dans sa cellule.
- L_{memory} : c'est le taux de perte de la mémoire, nous avons supposé que les rongeurs peuvent

oublier l'état de végétation des cellules voisines avec un certain taux journalier.

2.3 Processus et ordonnancement (Process overview and scheduling)

Dans notre modèle, nous avons deux types de processus : le premier est relatif à l'agent, il porte sur la mise à jour des matrices d'information, sur la consommation de la nourriture et sur l'état épidémiologique de l'individu rapport à (LCZ). Le deuxième processus est relatif à cell agent, il décrit la croissance végétale.

2.3.1 Les processus de l'agent

- Processus de consommation : A chaque pas de temps, si la densité végétale $> F_{min}$ le rongeur consomme de la nourriture avec une vitesse de consommation préalablement fixée notée F_{consum} .
- Processus de mise à jour des matrices : Les deux matrices $C_{certitude}$ et $C_{estimation}$ (ayant la taille de la grille) sont mises à jour selon le déplacement du rongeur. Leurs valeurs changent au fur et à mesure du mouvement de l'agent. Les valeurs de $C_{certitude}$ décrivent le nombre maximal des cellules connues par l'agent divisé par le nombre total des cellules voisines (3,5 ou 8 selon la position de l'agent dans la grille). Les valeurs de $C_{estimation}$ décrivent le nombre des cellules ayant de la ressource divisé par le nombre total des cellules voisines si les valeurs de la matrice $C_{certitude}$ sont non connues par l'agent.
- Processus de déplacement : Les rongeurs se déplacent selon les informations collectées sur l'état de végétation des cellules voisines. La cellule choisie est celle qui maximise le produit terme à terme des deux matrices $C_{certitude}$ et $C_{estimation}$. Si ce maximum est inférieur à une certaine valeur préalablement fixée (noté V_{min}) le mouvement se fait au hasard.
- Processus perte de la mémoire : Chaque jour, les valeurs de la matrice $C_{certitude}$ sont multipliées par un taux préalablement fixé noté L_{memory} , afin d'intégrer l'effet de perte de la mémoire du rongeur qui peut oublier les informations sur une cellule qu'il a vu auparavant.
- Processus d'infection : Les individus sains peuvent être contaminés selon une probabilité

d'infection p qui dépend de la température et de la valeur des NDVI, vu que ces deux facteurs ont un impact sur la transmission de l'épidémie. La température favorise l'activité des phlébotomes, d'autre part le NDVI a un effet sur la densité des phlébotomes et les rongeurs. p suit une loi gaussienne en se basant sur l'hypothèse qui consiste à supposer que les plantes poussent si la température augmente, sauf qu'à partir d'une certaine valeur, la densité des plantes diminue. D'autre part, les individus sains ne peuvent être contaminés qu'à partir d'une certaine distance (noté $R_{infection}$) avec les individus infectés. Dans notre modèle, nous avons supposé que la transmission de l'épidémie ne peut se faire que si un sain et un infecté occupent la même cellule ($R_{infection} = 0$). Ce processus agit à chaque pas du temps.

- Processus de guérison : A la fin de chaque semaine, les individus infectés peuvent être guéris selon une probabilité de guérison fixé notée γ .

2.3.2 Le processus de cell agent

Processus de croissance végétale : L'évolution de la densité végétale $Food_{cell}$ est lié aux valeurs des NDVI intégrés sous forme de carte satellitaire mensuelle de la région AL MNARA (average altitude 80, 8483 m ; Lat 35°12'36"N, Long 9°49'14"E), ces images nous renseignent sur l'état de végétation du terrain (NDVI) entre les années 2013-2017, ce processus agit chaque mois. Une fois le processus de consommation agit, $Food_{cell}$ diminue selon la consommation effectuée par le rongeur.



FIGURE 1 : Diagramme des processus écologiques

2.4 Éléments de conception (Design concepts)

2.4.1 Émergence

On observe un phénomène de propagation spatiale de la maladie qui suit le déplacement des rongeurs.

2.4.2 Objectif

L'objectif de l'agent est de trouver et consommer de la nourriture.

2.4.3 Principes et Hypothèses

Nous avons travaillé avec deux scénarios, dans le premier, nous faisons l'hypothèse que le rongeur se déplace d'une manière aléatoire. Dans le deuxième le déplacement dépend de l'état de

végétation. D'un autre côté, nous avons supposé que la population des rongeurs est fixe en négligeant les processus démographiques. En outre, nous avons supposé que la densité de phlébotome est proportionnelle à la valeur de NDVI, or la température a une influence sur l'activité de phlébotome, à cet égard nous avons supposé que la probabilité d'infection est en fonction de T et NDVI.

2.4.4 Perception

L'agent aperçoit l'état d'information sur les cellule à partir de $C_{certitude}$. Aussi, il aperçoit les autres agents (lorsqu'ils occupent la même cellule).

2.4.5 Adaptation

Après chaque déplacement, les agents adaptent leurs matrices $C_{certitude}$ et $C_{estimation}$ à l'environnement (cell agent) en collectant des informations sur l'état des cellules voisines.

2.4.6 Stochasticité

La stochasticité dans notre modèle est représentée dans la probabilité d'infection , aussi dans le choix de la direction lorsqu'un agent se déplace et leurs positions initiales la grille.

2.4.7 Coopération

Nous n'avons pas de coopération entre les agents. Le processus de décision de chaque agent se fait indépendamment des autres agents.

2.4.8 Observation

Au cours de la simulation, nous observons l'évolution du nombre des infectés (susceptible respectivement) à l'aide d'une courbe représentant ces valeurs en fonction du temps. D'autre part, nous observons le nombre du mouvement cumulé aléatoire et privilégié effectué à chaque pas du temps.

2.5 Initialisation

50 rongeurs sont créés aléatoirement dans tout l'environnement avec un statut infectieux sain (is-infected initialisé à faux). Un seul rongeur est choisi aléatoirement et devient infecté.

Pour l'environnement (cell agent), nous initialisons les variables suivantes (voir tableau 1) :

- Surface de la grille à cellules .
- Nombre de cellule de la grille .
- Densité végétale des cellules sont fixés au début selon les valeurs de NDVI en mois de Janvier, nous avons supposé que l'évolution mensuelle de la végétation est en fonction des valeurs NDVI intégrés.

TABLE 1 : Variables et paramètres de l'agent et cell agent

Parameter	Symbol	Default value	Unit
Nombre des rongeurs initial	N_0	50	—
Nombre des infectés initial	N_i	1	—
Nombre de cellule de la grille	N_{cell}	1575	—
Surface de la grille	—	1.37	km^2
Densité végétale	NDVI	entre 0 et 1	—
Probabilité de guérison	γ	0.2	$ind./week$
Quantité de nourriture consommée	F_{consum}	0.001	
Taux de perte de la mémoire	L_{memory}	0.2	—
Quantité minimale de nourriture détectée	F_{min}	0.1 – 0.3	
Valeur minimale de déplacement	V_{min}	0.0001	—
Rayon d'infection	$R_{infection}$	0.1	km

2.6 Input du modèle

Le modèle prend en entrée :

- Chaque début du mois, on intègre une carte satellitaires contenant les valeurs des NDVI de chaque cellule, elles représentent la quantité de ressource produites. Les cartes ont été téléchargées à l'aide du capteur *Landsat 8* (à 30 m de précision), en les traitant sous ArcGis 10.2, on a calculé les valeurs des NDVI mensuelle dans chaque cellule (entre 0 et 1). Afin de tester leurs effets, nous avons intégré trois type de NDVI :
- $NDVI_{max}$: Ce sont les valeurs maximales des NDVI (celles de 2014) dont la densité végétale est considéré la plus grande.
- $NDVI_{mean}$: Ce sont les valeurs moyennes des NDVI entre l'année 2013-2017.
- $NDVI_{min}$: Ce sont les valeurs minimales des NDVI (celles de 2015) dont la densité végétale est considéré la plus petite.

2.6.1 Sous-modèles

Le sous modèle de déplacement : Il permet aux rongeurs de choisir une direction et de se déplacer. Ce choix se fait par rapport aux vecteurs $C_{estimation}$ et $C_{certitude}$. Nous avons adopté deux scénarios dans le premier, nous avons supposé que le mouvement est aléatoire, dans le deuxième, le mouvement est privilégié.

Selon ces valeurs, nous pouvons calculer le nombre du mouvement aléatoire cumulé vs nombre du mouvement privilégiée effectués par chaque agent et à chaque pas du temps et voir leurs effet sur la nature de la dynamique spatiale des rongeurs. Nous avons testé les deux scénarios en fixant les paramètres qui affectent le type de mouvement (aléatoire vs privilégié) F_{consum} , F_{min} et L_{memory} .

Le sous modèle infection : Le sous modèle infection consiste à supposer que chaque agent sain regarde dans son voisinage selon une distance $R_{infection}$ (fixée à 0) les agents infectés. Pour chaque agent infecté, l'agent sain change d'état épidémiologique avec une probabilité p relative à la température normalisée (entre 0 et 1) et de NDVI avec

$$p = \frac{\alpha(NDVI)}{\sigma\sqrt{2\pi}} \exp\left(\frac{-(T - T_{optimal})^2}{2\sigma^2}\right) \quad (1)$$

avec $\sigma = \sqrt{(T_{max} - T_{optimal})^2 + (T_{min} - T_{optimal})^2}$ et α : c'est le poids de NDVI.

3 Résultats

Nous avons représenté les moyennes de 50 simulations effectuées dans la figures (2 et 3). Pour chaque type de mouvement (aléatoire ou privilégié) et afin de voir leurs affet sur la propagation de l'épidémie, nous avons intégré trois types de NDVI : $NDVI_{mean}$, $NDVI_{mean}$ et $NDVI_{max}$.

3.1 Mouvement aléatoire

Afin d'avoir un mouvement aléatoire chez le *M.shawi* nous avons fixé les paramètres $F_{consum} = 0.001$, $F_{min}=0.3$ et $L_{memory} = 0.2$. Les figures suivantes représentent les variations du nombre des infectés vs nombre des sains au cours du temps et selon les valeurs des NDVI (min,moyenne et max).

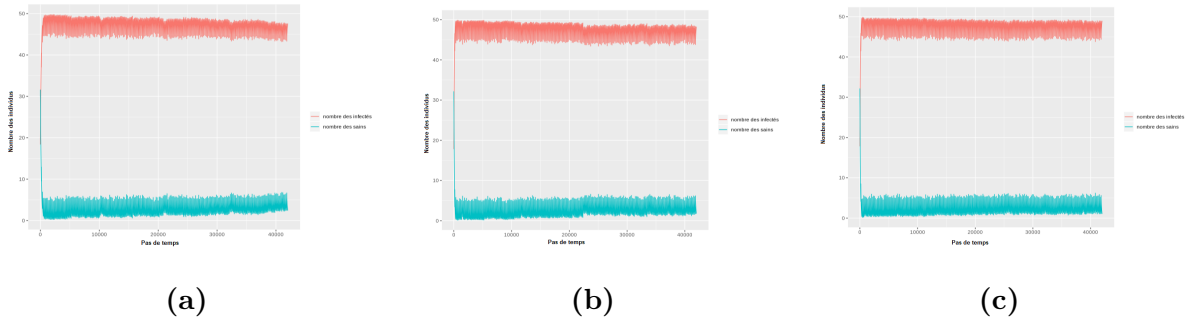


FIGURE 2 : Variations de nombre des infectés vs sains

Nous remarquons ici que quelque soit le type de NDVI intégré, la majorité des individus sont infectés (le nombre est compris entre 45 et 50) avec une légère diminution à la fin de la simulation.

3.2 Mouvement privilégié

Afin d'avoir un mouvement privilégié chez le *M.shawi*, nous avons fixé les paramètres $F_{consum} = 0.001$, $F_{min} = 0.2$ et $L_{memory} = 0.2$. Dans ce cas, l'individu évalue sa par rapport aux matrices $C_{certitude}$ et $C_{estimation}$. La figure 3 représente les variations du nombre des infectés (vs nombre des sains) au cours du temps et selon les valeurs des NDVI intégrés :

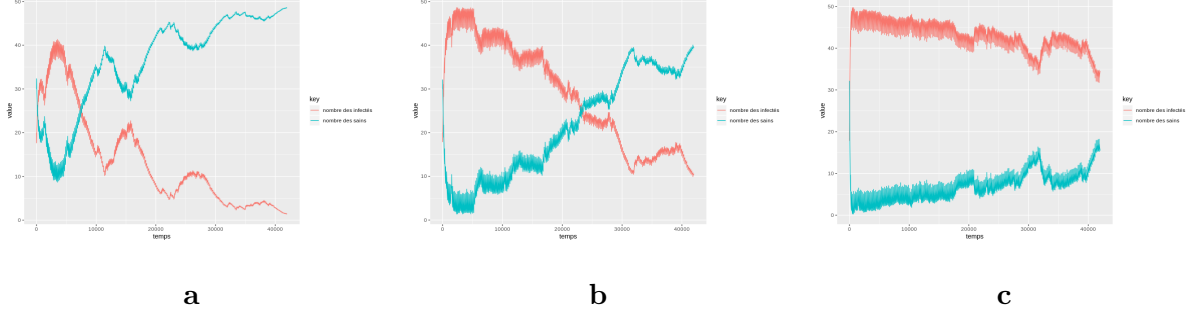


FIGURE 3 : Variations de nombre des infectés vs sains

Nous remarquons ici l'effet de NDVI sur la diffusion de l'épidémie. Dans la première figure (3a), le nombre des sains se stabilise rapidement par rapport aux $NDVI_{mean}$ (figure 2b), nous pouvons expliquer cette variation, par l'effet de la disponibilité de la nourriture, ici les NDVI sont élevés, donc les rongeurs passent plus de temps dans leurs cellules et leur mouvements diminuent par rapport à la première simulation, donc il y a moins de risque pour attraper la maladie et il y a plus de chance pour se rétablir. D'autre part, la figure (3c) montre une dominance au niveau du nombre des infectés, nous expliquons ce résultat, par l'effet des $NDVI_{min}$, où les rongeurs n'ont pas assez de nourriture à consommer donc ils bougent beaucoup et se déplacent vers les autres cellules, ce qui augmente la possibilité d'attraper la maladie. De plus, nous pouvons expliquer ces résultats par l'effet de la végétation sur la température et l'évaporation du sol. Ces deux facteurs affectent la transmission de la *LCZ*, d'ailleurs si les NDVI sont importantes (végétation dense) la température et l'évaporation du sol diminue et vice versa.

4 Annexe : construction de la matrice de Markov

On modélise avec des chaînes de Markov l'évolution au cours du temps des quantités X qui peuvent prendre un nombre fini d'états $X = x_1, X = x_2, \dots, X = x_n$ et qui passent de l'état x_i à l'instant t à l'état x_j à l'instant suivant $t + 1$ avec une probabilité p_{ij} donnée. Les nombres $p_{ij} = P(X_{t+1} = x_j / X_t = x_i)$ vérifient donc $0 \leq p_{ij} \leq 1$ et $\sum_{i=1}^n (p_{ij}) = 1$ (puisque si la chaîne est dans

l'état x_i à un instant, elle sera nécessairement dans l'un des états possibles x_1, \dots, x_n l'instant suivant et donc $p_{i1} + p_{i2} + \dots + p_{in} = 1$).; L'expression $P(X_{t+1} = X_j / X_t = x_i)$ s'appelle une probabilité conditionnelle et représente la "probabilité que la quantité X vaille x_j à l'instant $t + 1$ sachant qu'elle valait x_i à l'instant t ". Pour définir une chaîne de Markov il faut donc deux ingrédients de base :

1. L'espace des états $S := x_1, \dots, x_n$ connu que l'on supposera fini
2. La matrice de transition (ou de passage) : $P = (p_{ij})$ avec $1 \leq i \leq n, 1 \leq j \leq n =$

$$\begin{pmatrix} p_{11} & \cdots & p_{1n} \\ & \ddots & \vdots \\ \vdots & & \ddots \\ p_{n1} & \cdots & p_{nn} \end{pmatrix}$$

Cette matrice est appelée matrice stochastique parce que ses coefficients sont tous compris entre 0 et 1 et la somme des coefficients de chaque ligne vaut 1. On peut aussi représenter une chaîne de Markov (S, P) par un diagramme en points et flèches comme indiqué par la figure 3. Dans ces diagrammes, chaque état est représenté par un point et chaque coefficient p_{ij} non nul de la matrice de transition par une flèche allant de l'état i à l'état j .

Dans cette étude, on a supposé que le mouvement des rongeurs est aléatoire. Or d'après des observations effectuées sur le terrain, on a constaté que le déplacement des rongeurs est relatif à la nature du sol ainsi que la densité végétale, pour cela On va diviser la zone d'étude en 400 parties $X_1 = 1, X_2 = 2, X_3 = 3, \dots, X_n = 400$ et à chaque pas du temps des données, on note le nombre des individus dans chaque zone et on détermine les probabilités de déplacement d'une zone à une autre. Si on connaît la distribution initiale des différents états (c'est-à-dire la proportion d'individus de la population étudiée se trouvant dans chacun des états x_i , que l'on appelle la loi de probabilité initiale π_0), l'étude de la chaîne de Markov va permettre de calculer, à partir de cette répartition

$\pi_0(x_i)$ à l'instant t , c'est-à-dire à partir des nombres $\pi_0(x_i) = P(X_0 = x_i)$, quels états la population va atteindre à l'instant $t + 1$ et avec quelles probabilités π_1 , puis à l'instant $t + 2$ et ainsi de suite. En d'autres termes, on va ainsi calculer la loi π_t pour tous les $t > 0$ et ainsi modéliser

TABLE 2 : Tableau de probabilité

S	X_1	X_2	X_3	...	X_n
π_0	$\pi_0(x_1)$	$\pi_0(x_2)$	$\pi_0(x_3)$...	$\pi_0(x_n)$

la dynamique de cette population. La simulation du processus markovien par un vecteur colonne $\pi_t(i)$ avec $i = 1, \dots, p$, qui est le vecteur des probabilités de présence dans chaque patch au temps n . Ce vecteur varie au cours du temps selon la relation de récurrence suivante : $\pi_{t(i)} = \pi_0 P^t$ avec π_0 est le vecteur de probabilités de présence au temps initial.

La matrice d'information P de l'agent *Mériones shawi* a été estimée à partir des données réelles collectées sur le terrain, elle nous indique les probabilités de déplacement du rongeur d'une zone i vers une zone j avec $i, j \in [1; 400]$ selon un processus markovien. Dans la simulation, on va supposer que chaque zone contient 8 cellules. Le choix de la direction dépend de l'indice de deux zones i et j par conséquent de la probabilité p_{ij} , le choix de la probabilité se fait d'une manière aléatoire.

Les probabilités de déplacement d'une zone vers une autre ont été estimées à partir des données collectées sur le terrain dans le cadre d'une étude effectuée au centre Tunisien (zone EL Manara à Kairouan) (Ghawar et al., 2015) où on a quantifié la dynamique spatiale de 30 rongeurs en les équipant par des colliers VHF et on a suivi leur déplacement pendant 8 mois. Chaque semaine, on prélève leurs positions et on intègre les données collectées dans un logiciel de géoréférencement ArcGis et on a estimé les distances parcourues, leurs domaines vitaux ainsi que le coefficient de diffusion (surface occupée par unité de temps). En se basant sur cette étude, on a estimé les probabilités de présence dans chaque zone en divisant l'étendue en 400 cellules et on note le nombre de passage des individus dans la cellule (voir figure 3). A partir de ces nombres, on peut estimer les coefficients de la matrice de probabilité P en divisant le nombre de passage par chaque cellule sur le nombre total de passage.

On note :

- n_{ii} = Le nombre d'individus qui étaient sur le patch i au temps t et qui le sont en $t + 1$.
- n_{ij} = Le nombre d'individus qui étaient sur le patch i au temps t et qui sont sur le patch j

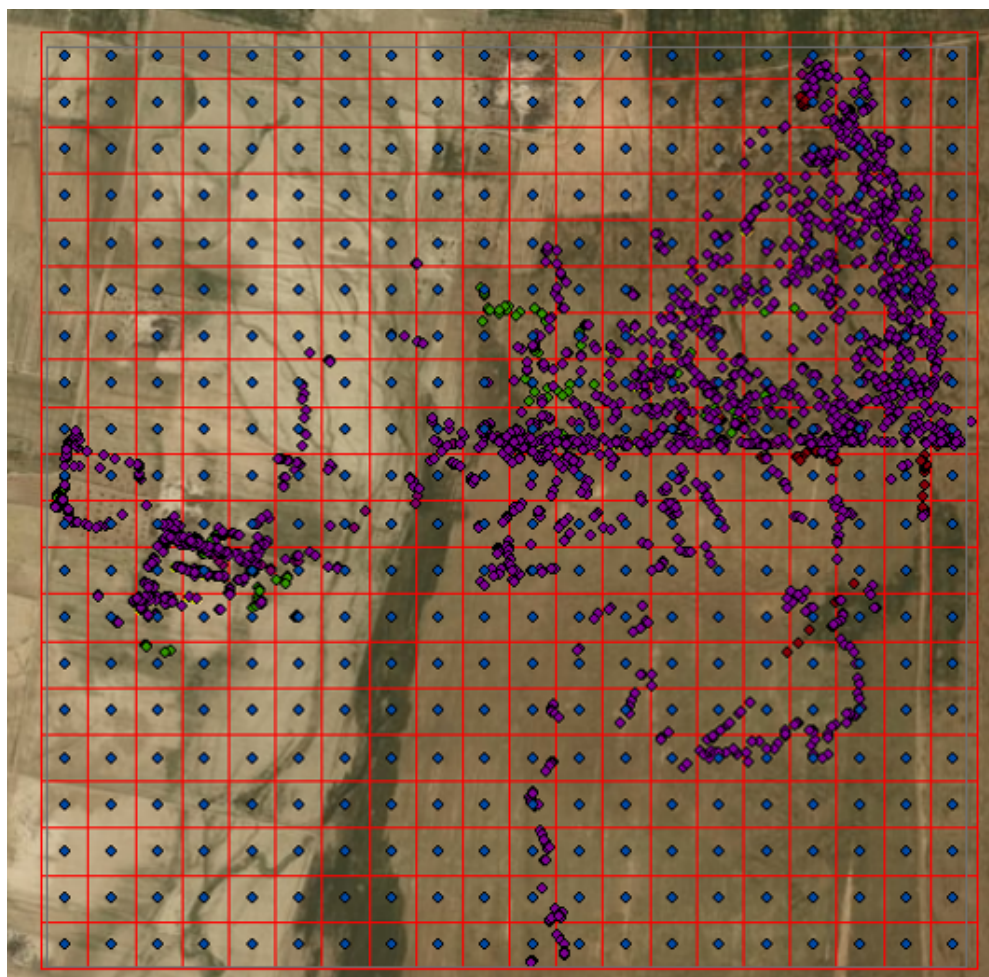


FIGURE 4 : Grille contenant les positions occupées par les rongeurs

en $t + 1$.

— $P_{ij} = \frac{n_{ij}}{N_i}$ avec N_i le nombre total des individus dans le patch i ($N_i = \text{constante}$)

Dans le schéma ci-dessous les flèches représentent les probabilités de déplacement d'une zone i vers une zone j , ils ont été estimé à partir du nombre des individus $n_{i,j}$ qui ont migré d'une cellule à une autre divisé par le nombre totale des individus N_i . Par exemple la valeur $1/4$ signifie qu'un individu parmi quatre a migré de la zone 2 vers la zone 4 par exemple.

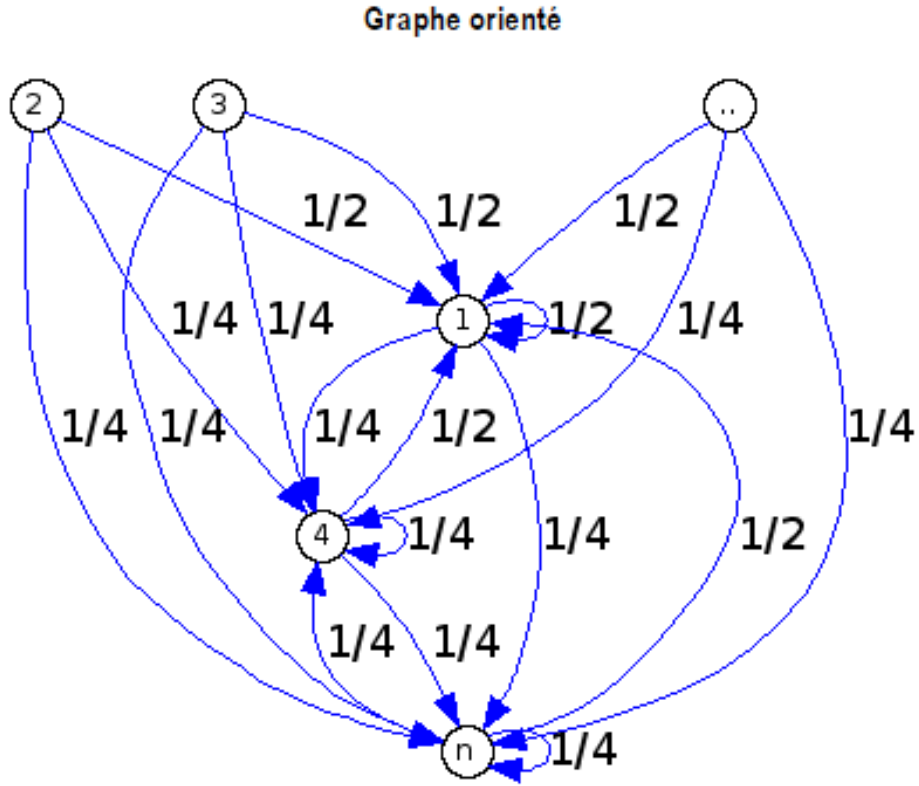


FIGURE 5 : Diagramme en points et flèches correspondant à l'exemple de la dynamique spatiale de *Mériones shawi*