
PROCESSUS DE BRANCHEMENT. APPLICATIONS EN ÉCOLOGIE

par

Sylvie Méléard

1. Introduction

La biologie va d'études très microscopiques, comme la recherche de séquences sur un brin d'ADN, l'étude des échanges moléculaires dans une cellule, l'évolution de tumeurs cancéreuses, l'invasion de parasites dans une cellule, à des problèmes beaucoup plus macroscopiques concernant des comportements de grands groupes d'individus et leurs interactions (extinction de populations, équilibre des éco-systèmes, invasion d'une population par une autre, équilibre proies-prédateurs, meta-populations), ou des problèmes de génétique de populations (recherche d'ancêtres communs à plusieurs individus dans une espèce, phylogénies). À tous les niveaux, l'aléatoire intervient, et certains modèles peuvent aussi bien servir à décrire des problèmes de biologie posés au niveau d'individus microscopiques que de populations macroscopiques.

Le but de ce texte est de montrer l'importance des modèles aléatoires de type processus de branchement dans la compréhension de la biologie des populations : déplacement de cellules, croissance des bactéries, développement d'une population, évolution des espèces. L'idée de base est la suivante : même si la population semble présenter un certain nombre de caractéristiques déterministes, elle est composée d'individus dont le comportement est fondamentalement aléatoire et soumis à une grande variabilité. Ainsi, chaque individu se déplace dans une direction différente, chaque bactérie a son propre mécanisme de division cellulaire, chaque réplication de l'ADN peut engendrer

une mutation. Cette variabilité individuelle est une idée fondamentale de la biologie évolutive (darwinienne). Pour pouvoir décrire et comprendre comment la population évolue au cours du temps, il faut prendre en compte le comportement de chaque individu. La démarche du probabiliste consiste à déduire du comportement de l'individu ou de la cellule ou de la bactérie, des résultats concernant toute la population. Cela permet ainsi, à partir d'une description microscopique précise d'en déduire des comportements macroscopiques de manière rigoureuse, qu'ils soient déterministes ou aléatoires et de tenir compte de différentes échelles de temps, de taille, ...

L'hypothèse fondamentale des modèles introduits est que la population a un comportement *markovien* : son comportement aléatoire dans le futur ne dépendra de son passé que par l'information que donne son état présent. Cette hypothèse est largement admise par les biologistes, même si c'est une approximation de la réalité.

Dans ce texte, le temps sera le temps physique $t \in \mathbb{R}_+$ qui évolue continûment. Nous serons alors amenés à considérer des processus en temps continu, à savoir des familles de variables aléatoires indexées par le temps continu. Les processus décrivant les comportements individuels seront des processus discontinus décrivant les naissances et morts d'individus, tels les processus de branchement ou de naissance et mort en temps continu, que nous étudierons en détail.

Quand la taille de la population est très grande, il devient difficile de décrire le comportement microscopique de la population, en prenant en compte chaque naissance ou mort d'individu. Nous changerons alors les échelles de taille et de temps de la population, pour nous ramener à des approximations plus facilement manipulables mathématiquement, sur lesquelles nous pourrions développer résultats théoriques et calculs. Dans certaines échelles, nous obtiendrons des approximations déterministes, qui ont été historiquement les premières introduites pour décrire les dynamiques de population. Dans d'autres échelles nous obtiendrons des approximations aléatoires définies comme solutions de certaines équations différentielles stochastiques appelées équations de Feller.

1.1. Modélisation mathématique et écologie. Notre but est d'étudier les modèles probabilistes de base qui apparaissent en dynamique des populations et en écologie.

L'écologie est l'étude des interactions entre les êtres vivants (animaux, végétaux, micro-organismes, ...) et avec le milieu qui les entoure et dont ils font eux-mêmes partie, comme par exemple

leur habitat et l'environnement. L'écologie étudie en particulier la hiérarchie complexe des écosystèmes, les mécanismes biologiques associés à l'extinction des espèces, la dynamique de la biodiversité, l'adaptation des populations. Dans ce texte, nous nous intéresserons particulièrement à l'extinction d'une population ou à la prise en compte de l'interaction entre individus à travers la compétition des individus pour le partage des ressources.

Notre but est d'étudier, en utilisant un modèle mathématique, l'évolution temporelle, ou « dynamique », d'un phénomène biologique. L'existence d'un modèle mathématique permet de pouvoir quantifier numériquement certaines propriétés et de pouvoir prédire certains comportements : par exemple, montrer qu'une certaine population va s'éteindre et calculer l'espérance du temps d'extinction ou savoir comment elle va envahir l'espace. Une difficulté de cette démarche est d'obtenir un bon compromis entre le réalisme biologique du modèle et la faisabilité des calculs.

L'idée de variabilité individuelle est à la base de la modélisation probabiliste.

Évidemment, il est important de se poser la question de la justification du modèle. Une étape ultérieure, dans le cas où il est possible d'obtenir des données observées pour le phénomène qui nous intéresse, est de construire des tests statistiques, qui permettront, ou non, de valider le modèle. Nous n'aborderons pas cette question dans cet ouvrage.

L'intérêt d'un modèle réside dans son « universalité ». Des problèmes biologiques très différents (par exemple par les échelles de taille : gènes - cellules - bactéries - individus - colonies) peuvent avoir des comportements aléatoires de même type et être étudiés par des modèles analogues.

Typiquement, introduisons le modèle de naissance et mort le plus simple $(X_n)_n$ qui représente la taille d'une certaine population à la génération (ou instant) n et évolue de la manière suivante. À chaque instant n , un individu apparaît ou meurt de manière indépendante de ce qui s'est passé précédemment, et indépendamment de ses congénères, avec probabilité $\frac{1}{2}$. Le nombre initial d'individus est X_0 . Ainsi, $X_n = X_0 + \sum_{i=1}^n Z_i$, où les variables aléatoires $(Z_i)_i$ sont indépendantes et de même loi $\mathbb{P}(Z_i = 1) = \mathbb{P}(Z_i = -1) = \frac{1}{2}$. Bien-sûr, comme X_n décrit la taille d'une population et que sans individu, il n'y a pas de reproduction possible (sans immigration), le processus s'arrête quand X_n atteint 0.

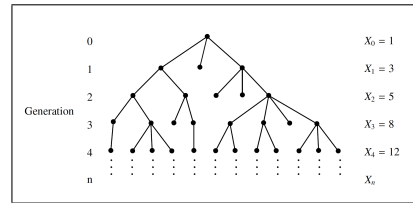
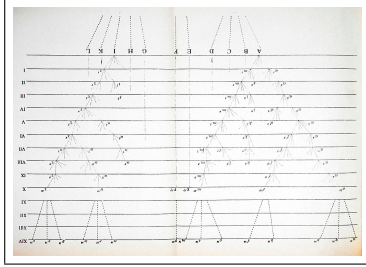
Considérons maintenant le modèle de déplacement spatial le plus simple. Un kangourou se déplace sur une route en sautant par sauts de 1 mètre, aléatoirement et indifféremment en avant ou en arrière, à chaque unité de temps, et sa position initiale est X_0 . La position X_n du kangourou au temps n sera alors donnée par $X_n = X_0 + \sum_{i=1}^n Z_i$, où les variables aléatoires $(Z_i)_i$ sont définies comme ci-dessus. Bien-sûr, ici, il n'y a aucune raison de supposer que le processus s'arrête quand $X_n = 0$. Le kangourou peut en fait repasser une infinité de fois par 0.

D'un point de vue probabiliste, les modèles qui décrivent ces deux phénomènes bien distincts sont très proches. Ainsi, même si les motivations présentées dans ce texte vont privilégier la dynamique des populations, elles ne sont pas exhaustives et ont pour but de mettre en valeurs l'importance des modèles et outils probabilistes développés ici.

1.2. Processus de branchement, un peu d'histoire. Dans ce texte, nous allons étudier les processus de branchement et de naissance et mort en temps continu. L'origine de ces processus remonte à Bienaymé (1845) qui dans une courte note, *De la loi de la multiplication et de la durée des familles*, considère un modèle à temps discret où tous les hommes ont la même probabilité d'avoir un nombre de fils donné qui parviennent à l'âge adulte. Bienaymé cherche à calculer la probabilité pour qu'un homme ait encore des descendants qui portent son nom au bout de n générations. Il met en évidence les cas sous-critique, critique ou surcritique où la moyenne de la loi de reproduction est inférieure, égale ou supérieure à 1 et étudie le comportement d'une lignée quand le nombre de générations tend vers l'infini. Malheureusement son travail passe complètement inaperçu à l'époque et tombe dans l'oubli.

En 1874, Galton et Watson publient *On the probability of extinction of families*. Leur but est également de calculer la probabilité d'extinction d'un nom de famille. Le modèle sous-jacent est identique à celui de Bienaymé, et Galton et Watson ont l'idée d'introduire la fonction génératrice de la loi de reproduction à la génération n et d'utiliser des relations de récurrence entre les générations n et $n + 1$ liées l'indépendance des lignées. Galton est le jeune cousin de Darwin et stimulé par la publication de l'origine des espèces, il souhaite comprendre et modéliser la transmission de l'hérédité. C'est dans ce cadre qu'il s'intéresse à l'extinction des familles et l'on peut noter

l'analogie entre l'unique dessin du livre de Darwin et celui d'un processus connu maintenant sous le nom de processus de Galton-Watson et qui représente la lignée issue d'un individu.



Sur la deuxième figure, on voit que le processus de population peut également être repéré par la taille de la population à chaque génération n . Chaque reproduction ou mort entraîne un changement de cette taille. C'est ce point de vue que nous allons développer ensuite. Dans ces exemples historiques, le temps est discret et représente les générations successives ou modélisent des espèces qui se reproduisent de manière périodique (comme les reproductions saisonnières). Dans ce texte, nous allons plus spécifiquement nous intéresser à des espèces qui se reproduisent en des temps aléatoires qui peuvent prendre toute valeur réelle. Ainsi les durée de vie et les temps de reproduction de chaque individu sont aléatoires. Ces modèles ont été introduits plus tardivement, par McKendrick en 1914 et surtout par Yule qui en 1924, qui développe de manière détaillée un modèle mathématique de l'évolution des espèces en temps continu pour rendre compte des observations sur ces distributions d'espèces. Nous renvoyons au livre *Histoire de mathématiques et de populations* de N. Bacaer [4] pour plus de détails sur ces premiers travaux. Depuis cette époque, l'étude des processus de branchement et de naissance et mort en temps continu continue à se développer et de nombreuses questions, dont beaucoup liées à des problématiques biologiques, sont posées et non résolues. Pour une vision globale sur ces problématiques, nous renvoyons au livre de P. Haccou, P. Jagers, V.A. Vatutin *Branching processes : variation, growth and extinction of populations* [13].

2. Processus markoviens de saut en temps continu

2.1. Définition et premières propriétés. Nous souhaitons modéliser une évolution de population composée d'individus qui naissent et meurent continûment au cours du temps. La dynamique de la taille

de la population est décrite par un processus aléatoire $(t \rightarrow X_t)$, c'est à dire par une collection de variables aléatoires indexées par le temps continu. À chaque temps de naissance, le processus s'accroît de 1 (ou plus si il y a une reproduction multiple) et à chaque mort il décroît de 1. Les temps auxquels ont lieu les naissances et les morts sont aléatoires et il est nécessaire de connaître leur loi, de même que la loi de reproduction. Nous supposons de plus que ce processus est markovien, c'est à dire que son comportement aléatoire dans le futur ne dépend du passé que par l'information donnée par son état présent (nous verrons une définition précise ci-dessous).

Les processus décrivant la dynamique aléatoire de la taille d'une population font donc partie de la classe des processus markoviens de saut que nous allons étudier dans cette partie. Nous allons nous limiter ici à des processus à valeurs entières mais les propriétés que nous allons donner se généralisent à un espace d'états fini ou dénombrable quelconque.

Définition 2.1. Un processus de saut est un processus $(X_t, t \geq 0)$ à valeurs dans un espace fini ou dénombrable dont les trajectoires sont presque-sûrement continues à droite et limitées à gauche et constantes entre les instants de saut qui sont isolés. Ainsi, la donnée du processus $(X_t, t \geq 0)$ est équivalente à la donnée de la suite de variables aléatoires $(T_n, Z_n), n \geq 0$, où $T_n \in \mathbb{R} \cup \{+\infty\}$ est le n -ième instant de saut et Z_n la position du processus juste avant le saut T_{n+1} . Nous supposons de plus que $T_0 = 0$, que les instants de saut $T_n \in \mathbb{R} \cup \{+\infty\}$ forment une suite croissante et que

$$T_n(\omega) < T_{n+1}(\omega) \text{ si } T_n(\omega) < +\infty.$$

On suppose également que les instants de saut ne s'accumulent pas en un temps fini :

$$(1) \quad \lim_{n \rightarrow \infty} T_n(\omega) = +\infty.$$

Dans ce cas, nous avons

$$X_t(\omega) = \sum_{\substack{n \geq 0 \\ T_n(\omega) < +\infty}} Z_n(\omega) \mathbf{1}_{[T_n(\omega), T_{n+1}(\omega)[}(t).$$

Une trajectoire type est représentée en Figure 1.

Remarque 2.2. Pour une dynamique de population sans immigration, l'état 0 est un état absorbant au sens où

$$X_{T_n}(\omega) = 0 \implies T_{n+1}(\omega) = +\infty \text{ et } X_t = 0, \forall t \geq T_n.$$

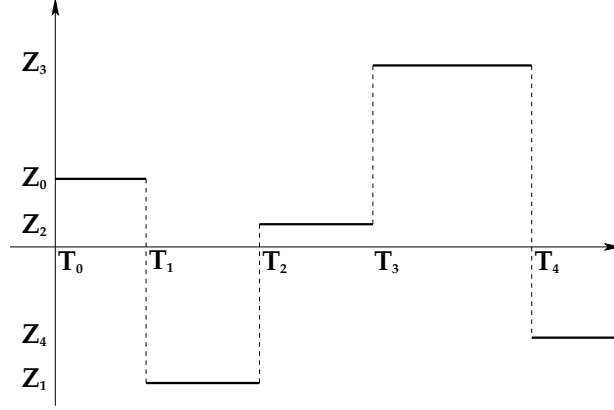


FIGURE 1. Trajectoire d'un processus markovien de saut

Nous allons étudier de tels processus de saut en les supposant de plus markoviens, dans le sens suivant.

Définition 2.3. Un processus de saut $(X_t, t \geq 0)$ à valeurs dans $\mathbb{Z}$ est un processus markovien de saut (ou une chaîne de Markov en temps continu), si pour tout $0 < s < t$, la loi conditionnelle de la variable aléatoire X_t sachant $(X_u, u \leq s)$, ne dépend que de X_s , c'est-à-dire que pour tout $n \in \mathbb{N}$, pour tous $0 \leq t_0 < t_1 < \dots < t_n < s$, $i_0, i_1, \dots, i_n, i, j \in \mathbb{Z}$, on a

$$\begin{aligned} \mathbb{P}(X_t = j \mid X_{t_0} = i_0, X_{t_1} = i_1, \dots, X_{t_n} = i_n, X_s = i) \\ = \mathbb{P}(X_t = j \mid X_s = i). \end{aligned}$$

On dit que ce processus markovien est homogène si la probabilité $\mathbb{P}(X_t = j \mid X_s = i)$ ne dépend de s et t que par la différence $t - s$.

Dans la suite, nous développons le cas d'un processus homogène et nous utilisons la notation

$$\mathbb{P}(X_t = j \mid X_s = i) = P_{i,j}(t - s),$$

et pour tout $t > 0$, $P(t) = (P_{i,j}(t))_{i,j \in \mathbb{Z}}$ est une matrice markovienne sur $\mathbb{Z} \times \mathbb{Z}$, (matrice de taille infinie dont les sommes des éléments de chaque ligne valent 1), appelée matrice de transition de X_t . Nous notons $\mu(t)$ la loi de X_t et $\mu(0) = \mu$ désigne la loi initiale du processus.

Nous identifierons une fonction $g : \mathbb{Z} \rightarrow \mathbb{R}$ avec le vecteur $(g_j)_{j \in \mathbb{Z}}$, où $g_j = g(j)$, et une mesure μ sur $\mathbb{Z}$ avec le vecteur (μ_i) où $\mu_i = \mu(\{i\})$.

La proposition suivante est immédiate.

Proposition 2.4. *Soit $(X_t)_t$ un processus markovien de saut homogène, de loi initiale μ et de matrice de transition $(P(t), t > 0)$. Pour tout $n \in \mathbb{N}$, pour tous $0 < t_1 < \dots < t_n$, la loi du vecteur aléatoire $(X_0, X_{t_1}, \dots, X_{t_n})$ est donnée par : pour tous $i_0, i_1, \dots, i_n \in \mathbb{Z}$,*

$$(2) \quad \mathbb{P}(X_0 = i_0, X_{t_1} = i_1, \dots, X_{t_n} = i_n) \\ = \mu_{i_0} P_{i_0, i_1}(t_1) P_{i_1, i_2}(t_2 - t_1) \times \dots \times P_{i_{n-1}, i_n}(t_n - t_{n-1}).$$

Cette proposition est fondamentale car elle montre que la loi μ et la matrice de transition $(P(t), t > 0)$ suffisent à caractériser la loi du processus (en tant que probabilité sur l'ensemble des fonctions de $\mathbb{R}_+$ à valeurs réelles muni de la tribu produit). En effet, le théorème fondamental de Kolmogorov (1933) montre que la loi d'un processus à valeurs dans cet espace est caractérisée par les lois des marginales fini-dimensionnelles $(X_{t_1}, \dots, X_{t_n})$, pour tous $0 \leq t_1 < \dots < t_n$ et pour tout $n \in \mathbb{N}^*$.

En particulier, pour tout $t > 0$, la loi $\mu(t)$ de X_t sera donnée par

$$\mu(t) = \mu P(t),$$

au sens où pour tout $j \in \mathbb{Z}$,

$$\mu_j(t) = \sum_{i \in \mathbb{Z}} \mu_i P_{i,j}(t).$$

De plus, pour toute fonction positive ou bornée $g : \mathbb{Z} \rightarrow \mathbb{R}$, nous avons

$$\mathbb{E}(g(X_t) | X_0 = i) = (P(t)g)_i = \sum_{j \in \mathbb{Z}} P_{i,j}(t) g_j.$$

Proposition 2.5. *Les matrices $(P(t), t > 0)$ vérifient que $P(0) = \text{Id}$ et la relation de semi-groupe, appelée équation de Chapman-Kolmogorov :*

$$(3) \quad P(t + s) = P(t)P(s),$$

où le produit (qui commute donc) est compris au sens matriciel.

Démonstration. Soit $i, k \in \mathbb{Z}$. On a

$$\begin{aligned} P_{i,k}(t+s) &= \mathbb{P}(X_{t+s} = k | X_0 = i) \\ &= \sum_j P(X_t = j, X_{t+s} = k | X_0 = i) \\ &= \sum_j \mathbb{P}(X_{t+s} = k | X_t = j) \mathbb{P}(X_t = j | X_0 = i) \\ &= \sum_j P_{i,j}(t) P_{j,k}(s) \end{aligned}$$

par la propriété de Markov, d'où $P(t+s) = P(t)P(s)$. □

2.2. Un prototype : le processus de Poisson.

Définition du processus de Poisson. Nous allons introduire le prototype de ces processus, à savoir *le processus de Poisson*. Ce processus modélise des apparitions aléatoires de points sur $\mathbb{R}_+$ qui vont correspondre pour nous dans la suite, à des instants de naissance d'individus.

Définition 2.6. Un *processus ponctuel* sur $\mathbb{R}_+$ se décrit par la donnée d'une suite croissante (presque-sûrement) de temps aléatoires

$$0 < T_1 < T_2 < \dots < T_n < \dots,$$

définis sur un espace de probabilité $(\Omega, \mathcal{F}, \mathbb{P})$, à valeurs dans $\mathbb{R}_+$ et vérifiant

$$T_n \rightarrow +\infty \text{ presque-sûrement, quand } n \text{ tend vers l'infini.}$$

Les variables aléatoires T_n modélisent des instants où se produisent des événements.

On pose

$$S_1 = T_1, S_2 = T_2 - T_1, \dots, S_n = T_n - T_{n-1}, \dots$$

Les variables aléatoires S_n modélisent les longueurs des intervalles ou *temps d'attente* entre deux événements successifs.

Définition 2.7. La *fonction aléatoire de comptage* $(N_t)_{t \geq 0}$ associée au processus ponctuel $\{T_n, n \in \mathbb{N}\}$ est définie par

$$N_t = \sup\{n, T_n \leq t\} = \sum_{j \geq 1} \mathbf{1}_{\{T_j \leq t\}}.$$

N_t est donc le nombre d'événements qui se sont produits avant l'instant t et l'on a $N_{T_n} = n$ pour tout n .

Notons que $N_0 = 0$ puisque $T_1 > 0$ et que pour tout t , $N_t < +\infty$ puisque la suite (T_n) tend vers l'infini. Pour $0 \leq s < t$, $N_t - N_s$ est le nombre d'événements qui ont eu lieu pendant l'intervalle de temps $]s, t]$.

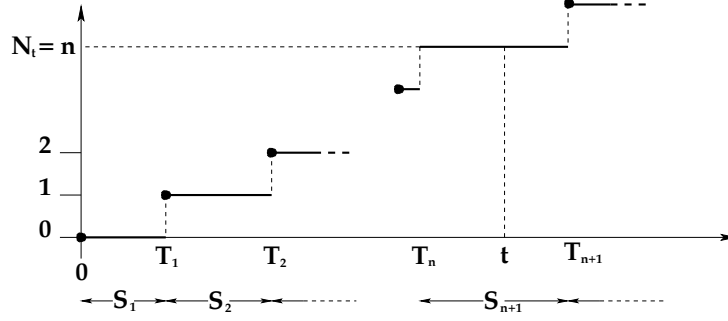


FIGURE 2. Trajectoire d'un processus ponctuel

Remarquons que les trajectoires $t \rightarrow N_t(\omega)$ d'un tel processus sont continues à droite et limitées à gauche, par définition.

Remarque 2.8. Les données de la loi du processus ponctuel et de la fonction aléatoire qui lui est associée sont en fait équivalentes. En effet, nous avons

$$\begin{aligned} \{N_t \geq n\} &= \{T_n \leq t\} \\ \{N_t = n\} &= \{T_n \leq t < T_{n+1}\} \\ \{N_t \geq n > N_s\} &= \{s < T_n \leq t\}. \end{aligned}$$

Définition 2.9. Le processus ponctuel (T_n) ou $(N_t, t \geq 0)$ est appelé *processus de Poisson* si $(N_t, t \geq 0)$ est à *accroissements indépendants et stationnaires*, c'est à dire

(1) Pour tous $t_0 < t_1 < \dots < t_n$ dans $\mathbb{R}_+$, les accroissements $(N_{t_j} - N_{t_{j-1}}, 1 \leq j \leq n)$ sont des variables aléatoires indépendantes.

(2) Pour $0 \leq s < t$, la loi de $N_t - N_s$ ne dépend de s et t que par la différence $t - s$. Elle est donc égale à la loi de N_{t-s} .

La propriété (2) s'appelle la stationnarité des accroissements. Le nom de processus de Poisson est justifié par la propriété suivante :

Proposition 2.10. Soit $(N_t, t \geq 0)$ un processus de Poisson. Alors il existe $\lambda > 0$ tel que pour tous $0 \leq s < t$, $N_t - N_s$ est une variable aléatoire de Poisson de paramètre $\lambda(t - s)$. On a donc

$$\mathbb{P}(N_t - N_s = k) = e^{-\lambda(t-s)} \frac{(\lambda(t-s))^k}{k!}, \quad \forall k \in \mathbb{N}.$$

Définition 2.11. Le paramètre λ est appelé intensité du processus de Poisson. Il est égal au nombre moyen d'événements qui se produisent pendant une unité de temps, puisque

$$\mathbb{E}(N_{t+1} - N_t) = \lambda.$$

On dit aussi que les événements se produisent au taux λ .

Démonstration. Soit g_{t-s} la fonction génératrice de $N_t - N_s$. On a, pour $u \in [0, 1]$,

$$g_{t-s}(u) = \mathbb{E}(u^{N_t - N_s}) = \sum_{k \geq 0} \mathbb{P}(N_t - N_s = k) u^k.$$

Nous voulons montrer que g_{t-s} est la fonction génératrice d'une variable aléatoire de loi de Poisson de paramètre $\lambda(t - s)$, c'est-à-dire que

$$g_{t-s}(u) = \exp(-(\lambda(t - s)(1 - u))).$$

Nous allons calculer $g_t(u)$. Par indépendance des accroissements, on a $g_t(u) = g_{t-s}(u)g_s(u)$, et donc plus généralement nous pouvons prouver que $g_t(u) = (g_1(u))^t$. (On le prouve pour les entiers puis pour les rationnels et on conclut en utilisant la décroissance de $t \rightarrow g_t(u)$). Par ailleurs, comme $g_t(u) \geq \mathbb{P}(N_t = 0) = \mathbb{P}(T_1 > t)$, qui tend vers 1 quand $t \rightarrow 0$, nous pouvons assurer que $g_1(u)$ est non nul, et comme $g_1(u) \leq 1$, il existe donc un $\lambda(u) > 0$ tel que

$$g_t(u) = e^{-\lambda(u)t}.$$

Nous voulons donc montrer que $\lambda(u)$ est de la forme $\lambda \times (1 - u)$, avec λ constante.

Remarquons que

$$\lambda(u) = \lim_{t \downarrow 0} \frac{1}{t} (1 - g_t(u)) = \lim_{t \downarrow 0} \frac{1}{t} \sum_{k \geq 1} \mathbb{P}(N_t = k) (1 - u^k).$$

Puisque $u \leq 1$, nous en déduisons que pour tout t ,

$$0 \leq \frac{1}{t} (1 - g_t(u)) - \frac{1}{t} \mathbb{P}(N_t = 1) (1 - u) \leq \frac{1}{t} \mathbb{P}(N_t \geq 2).$$

Supposons que $\frac{1}{t}\mathbb{P}(N_t \geq 2)$ tende vers 0 quand $t \rightarrow 0$. Nous en déduisons alors que

$$\lambda(u) = \lim_{t \downarrow 0} \frac{1}{t} \mathbb{P}(N_t = 1)(1 - u),$$

et nous observons qu'ainsi $\lambda(u) = (1 - u)\lambda(0)$. Nous aurons ainsi prouvé la Proposition 2.10 avec $\lambda = \lambda(0)$.

Pour étudier le comportement asymptotique de $\mathbb{P}(N_2 \geq t)$, remarquons que

$$\bigcup_n \{N_{nt} = 0, N_{(n+1)t} \geq 2\} \subset \{T_2 < T_1 + t\},$$

et que par la propriété d'accroissements indépendants stationnaires,

$$\begin{aligned} \mathbb{P}(\bigcup_n \{N_{nt} = 0, N_{(n+1)t} \geq 2\}) \\ = \sum_n \mathbb{P}(N_{nt} = 0) \mathbb{P}(N_t \geq 2) \leq \mathbb{P}(T_2 < T_1 + t). \end{aligned}$$

Nous en déduisons que

$$\sum_n e^{-\lambda(0)nt} \mathbb{P}(N_t \geq 2) = (1 - e^{-\lambda(0)t})^{-1} \mathbb{P}(N_t \geq 2) \leq \mathbb{P}(T_2 < T_1 + t).$$

Mais, quand $t \downarrow 0$, cette dernière quantité vaut $\mathbb{P}(T_2 \leq T_1) = 0$. Comme pour t suffisamment petit, on a par ailleurs que $(\lambda(0)t)^{-1} \leq (1 - e^{-\lambda(0)t})^{-1}$, nous en déduisons finalement que $\frac{1}{t}\mathbb{P}(N_t \geq 2)$ tend vers 0 quand $t \rightarrow 0$. $\square$

Notons que la Proposition 2.10 et la propriété d'indépendance des accroissements permet d'obtenir la loi de tout vecteur $(N_{t_1}, \dots, N_{t_d})$, pour $t_1 < \dots < t_d$.

Remarque 2.12. Nous pouvons donner une interprétation intuitive de ce résultat. Il résulte de la preuve ci-dessus que

$$\begin{aligned} \mathbb{P}(N_{t+h} - N_t = 0) &= 1 - \lambda h + o(h) \\ \mathbb{P}(N_{t+h} - N_t = 1) &= \lambda h + o(h) \\ \mathbb{P}(N_{t+h} - N_t \geq 2) &= o(h). \end{aligned}$$

Donc à une probabilité petite devant h près, $N_{t+h} - N_t$ est une variable aléatoire de Bernoulli prenant la valeur 0 avec probabilité $1 - \lambda h$ et la valeur 1 avec probabilité λh . Cette propriété jointe à l'indépendance des accroissements et à la formule

$$N_{t+s} - N_t = \sum_{j=1}^n (N_{t+jh} - N_{t+(j-1)h}), \quad \text{avec } h = \frac{s}{n},$$

entraîne que $N_{t+s} - N_t$ suit approximativement une loi binomiale de paramètre $(n, \lambda s/n)$. Nous savons que quand n tend vers l'infini, cette loi tend vers une loi de Poisson de paramètre λs .

Nous pouvons déduire de la Proposition 2.10 la loi du premier temps de saut du processus (N_t) .

Corollaire 2.13. *La loi du premier temps de saut T_1 est une loi exponentielle de paramètre λ . De même, pour tout $s > 0$, la loi du premier événement après s , soit $T_{N_s+1} - s$, est une loi exponentielle de paramètre λ .*

Démonstration. Pour $t > 0$, on a $\mathbb{P}(T_1 > t) = \mathbb{P}(N_t = 0) = e^{-\lambda t}$. De même,

$$\mathbb{P}(T_{N_s+1} - s > t) = \mathbb{P}(N_{s+t} - N_s = 0) = \mathbb{P}(N_t = 0). \quad \square$$

2.2.1. Propriété de Markov. Soit $(N_t, t \geq 0)$ un processus de Poisson d'intensité λ . Pour tout $s > 0$, introduisons le processus $(N_t^s, t \geq 0)$ défini par

$$N_t^s = N_{t+s} - N_s.$$

Ce processus compte le nombre d'événements sur l'intervalle $]s, t]$. On vérifie immédiatement que c'est également un processus de Poisson d'intensité λ , indépendant de $(N_u, u \leq s)$. En particulier, cela entraîne que le processus vérifie la propriété de Markov et par la Proposition 2.10, nous en déduisons la

Proposition 2.14. *Le processus de Poisson d'intensité λ est un processus de Markov. Sa matrice de transition est donnée par*

$$P_{i,j}(t) = e^{-\lambda t} \frac{(\lambda t)^{j-i}}{(j-i)!}, \quad \text{si } j \geq i,$$

et $P_{i,j}(t) = 0$ sinon.

Nous allons généraliser cette propriété à certains instants S aléatoires.

Remarquons que la donnée de $(N_s, s \leq t)$ est équivalente à celle de $(N_t, T_1, T_2, \dots, T_{N_t})$. Nous allons appeler $\mathcal{F}_t^N$ la tribu engendrée par ces variables, qui décrit donc toute l'information donnée par le processus $(N_t)_t$ jusqu'au temps t .

Définition 2.15. Étant donné un processus de Poisson $(N_t, t \geq 0)$, on appelle temps d'arrêt (pour le processus de Poisson) une variable aléatoire S à valeurs dans $\mathbb{R}_+ \cup \{+\infty\}$ telle que pour tout $t \in \mathbb{R}_+$,

$$\{S \leq t\} \in \mathcal{F}_t^N.$$

Toute variable aléatoire constante est clairement un temps d'arrêt. Pour tout n , le temps de saut T_n l'est également. En revanche, T_{N_s} ne l'est pas car si $t < s$,

$$\{T_{N_s} \leq t\} = \{N_s - N_t = 0\} \notin \mathcal{F}_t^N.$$

Proposition 2.16. Soit $(N_t, t \geq 0)$ un processus de Poisson de paramètre λ , et S un temps d'arrêt pour $(N_t)_t$. Sur l'événement $\{S < +\infty\}$, on pose pour $t \geq 0$

$$N_t^S = N_{S+t} - N_S.$$

Conditionnellement à $\{S < +\infty\}$, le processus $(N_t^S, t \geq 0)$ est un processus de Poisson d'intensité λ , indépendant de la tribu engendrée par la trajectoire de N jusqu'à S .

Démonstration. Nous savons déjà que le résultat est vrai si S est constant. Supposons que S prenne ses valeurs dans une suite croissante de réels positifs $(s_j)_j$. Comme S est un temps d'arrêt,

$$\{S = s_j\} = \{S \leq s_j\} \setminus \{S \leq s_{j-1}\} \in \mathcal{F}_{s_j}^N.$$

Soit $0 = t_0 < t_1 < t_2 < \dots < t_k$, $n_1, n_2, \dots, n_k \in \mathbb{N}$ et A un événement de la tribu engendrée par la trajectoire de N jusqu'à S . On a $A \cap \{S \leq t\} \in \mathcal{F}_t^N$. Alors

$$\begin{aligned} (4) \quad & \mathbb{P}\left(A \bigcap_{i=1}^k \{N_{t_i}^S - N_{t_{i-1}}^S = n_i\}\right) \\ &= \sum_j \mathbb{P}\left(\{S = s_j\} \cap A \bigcap_{i=1}^k \{N_{s_j+t_i} - N_{s_j} - N_{s_j+t_{i-1}} + N_{s_j} = n_i\}\right) \\ &= \sum_j \mathbb{P}(\{S = s_j\} \cap A) \prod_{i=1}^k \mathbb{P}(N_{s_j+t_i} - N_{s_j+t_{i-1}} = n_i) \\ &= \mathbb{P}(A) \prod_{i=1}^k \mathbb{P}(N_{t_i-t_{i-1}} = n_i). \end{aligned}$$

Dans cette preuve nous avons utilisé le fait que le processus $(N_t)_t$ est à accroissements indépendants et stationnaires.

Le résultat est donc établi si la suite des valeurs de S est discrète. Supposons maintenant que S est un temps d'arrêt quelconque. Nous introduisons la suite $(R_n)_n$ définie par

$$R_n = \sum_{k \in \mathbb{N}} k 2^{-n} \mathbf{1}_{\{(k-1)2^{-n} < S \leq k2^{-n}\}}.$$

Il est facile de voir que les R_n sont des temps d'arrêt et ainsi, S peut être approché par une suite de temps d'arrêt de la forme précédente. L'égalité (4) est vraie pour chaque R_n et l'on peut facilement justifier un passage à la limite, du fait de la continuité à droite des trajectoires de $(N_t)_t$. Cela conclut la preuve. $\square$

Nous en déduisons le résultat fondamental suivant.

Proposition 2.17. *Un processus de Poisson $(N_t, t \geq 0)$ d'intensité λ est un processus de Markov fort. Notons comme précédemment par $(S_n)_n$ la suite des temps d'attente entre les sauts. Alors les variables S_i sont indépendantes et de loi exponentielle de paramètre λ .*

Démonstration. Nous savons déjà que $S_1 = T_1$ vérifie cette propriété. Appliquons la Proposition 2.16 avec $S = T_n$. Ainsi $S_{n+1} = T_{n+1} - T_n$ est le premier instant de saut du processus de Poisson $(N_{T_n+t} - N_{T_n}, t \geq 0)$ d'intensité λ et indépendant de $T_1, \dots, T_n$, donc aussi de $S_1, \dots, S_n$. $\square$

Nous avons également la réciproque suivante.

Proposition 2.18. *Soit $(S_n)_n$ une suite de variables aléatoires indépendantes et de loi exponentielle de paramètre λ . Posons pour tout $n \geq 1$ et tout $t > 0$, $T_n = S_1 + \dots + S_n$ et $N_t = \sup\{n, T_n \leq t\} = \text{Card}\{n, T_n \leq t\}$. Alors $(N_t, t \geq 0)$ est un processus de Poisson d'intensité λ .*

Cette proposition est immédiate mais fournit une preuve constructive de l'existence d'un processus de Poisson et un algorithme de simulation.

À partir du processus de Poisson, nous pouvons construire des processus markoviens de saut plus compliqués en supposant que les amplitudes de saut sont aléatoires. Ces processus sont appelés processus de Poisson composés.

Exemple 2.19. Soit $(N_t, t \geq 0)$ un processus de Poisson d'intensité λ et d'instant de sauts $(T_n)_n$. On se donne par ailleurs une chaîne de

Markov $(Z_n)_n$ à valeurs dans $\mathbb{Z}$, indépendante de $(N_t)_t$ et de matrice de transition $M_{i,j}$. Alors

$$X_t = \sum_{n=0}^{\infty} Z_n \mathbf{1}_{[T_n, T_{n+1}[}(t)$$

est un processus markovien de saut de matrice de transition

$$\begin{aligned} P_{i,j}(t) &= \sum_n \mathbb{P}(T_n \leq t < T_{n+1}, Z_n = j | Z_0 = i) \\ &= \sum_n \mathbb{P}(N_t = n) \mathbb{P}(Z_n = j | Z_0 = i), \end{aligned}$$

par indépendance. D'où

$$P_{i,j}(t) = e^{-\lambda t} \sum_n \frac{(\lambda t)^n}{n!} M_{i,j}^{(n)}.$$

2.3. Générateur d'un processus markovien de saut. Revenons ici au cadre général des processus markoviens de saut. Nous avons vu que la loi d'un tel processus est caractérisée par son semi-groupe dès lors que l'on connaît sa condition initiale (Proposition 2.4). La donnée du semi-groupe correspond à la donnée d'une infinité de matrices $P(t), t > 0$. Dans cette partie nous allons montrer qu'il suffit en fait de connaître une seule matrice qui décrit le comportement infinitésimal de $P(t)$ au voisinage de 0. Cela est dû à la propriété de Chapman-Kolmogorov (Proposition 2.5). Cette matrice, appelée générateur infinitésimal du processus, permet de décrire la structure du processus en s'aidant de la propriété de Markov forte.

On note $\mathcal{F}_t^X$ la tribu engendrée par le processus X jusqu'au temps t , et par S un $\mathcal{F}_t^X$ -temps d'arrêt.

Théorème 2.20. *Soit S un temps d'arrêt pour le processus markovien de saut X_t . Alors, conditionnellement à $\{S < +\infty\}$ et à $\{X_S = i\}$, le processus $(X_{S+t}, t \geq 0)$ est indépendant de la tribu engendrée par X jusqu'au temps S et sa loi est celle de $(X_t, t \geq 0)$ sachant que $X_0 = i$.*

La preuve peut s'adapter de celle donnée pour le processus de Poisson (Proposition 2.16).

Le générateur infinitésimal. La propriété de semi-groupe (3) entraîne que $P(t)$ est connu pour tout t dès qu'il est connu pour t petit. En fait, nous allons montrer qu'il suffit de connaître sa dérivée à droite en 0.

Théorème 2.21. Soit $P(t), t > 0$, le semi-groupe de matrices de transition d'un processus markovien de saut $(X_t)_t$. Il existe une matrice $(Q_{i,j}, i, j \in \mathbb{Z})$, appelée générateur infinitésimal du semi-groupe $(P(t))_t$ ou du processus de Markov $(X_t)_t$, qui vérifie

$$Q_{i,j} \geq 0 \text{ pour } i \neq j ; \quad Q_{i,i} = - \sum_{j \in \mathbb{Z} \setminus \{i\}} Q_{i,j} \leq 0,$$

cette dernière inégalité étant stricte sauf si l'état i est absorbant.

Lorsque $h \downarrow 0$,

$$(5) \quad \begin{aligned} P_{i,j}(h) &= hQ_{i,j} + o(h) \text{ pour } i \neq j, \\ P_{i,i}(h) &= 1 + hQ_{i,i} + o(h). \end{aligned}$$

En outre conditionnellement à $X_0 = i$, l'instant T_1 de premier saut et la position $Z_1 = X_{T_1}$ après le premier saut sont indépendants, avec T_1 de loi exponentielle de paramètre $q_i := -Q_{i,i}$ et Z_1 de loi sur $\mathbb{Z}$ donnée par $(Q_{i,j}/q_i, j \neq i)$.

Remarque 2.22. Le générateur infinitésimal peut aussi être vu comme un opérateur de dérivation de la loi du processus, défini pour toute fonction bornée sur $\mathbb{Z}$ par

$$Qf(i) = \lim_{\substack{t \rightarrow 0 \\ t > 0}} \frac{P_t f(i) - f(i)}{t}.$$

Expliquons le lien avec la matrice Q que nous venons d'introduire en utilisant (5). Soit f une fonction bornée. Alors,

$$\begin{aligned} P_t f(i) &= \sum_j P_{i,j}(t) f(j) = P_{i,i}(t) f(i) + \sum_{j \neq i} P_{i,j}(t) f(j) \\ &= (1 + tQ_{i,i} + o(t)) f(i) + \sum_{j \neq i} (tQ_{i,j} + o(t)) f(j) \\ &= f(i) + t \left(\sum_{j \neq i} Q_{i,j} (f(j) - f(i)) \right) + o(t), \end{aligned}$$

et donc

$$(6) \quad Qf(i) = \sum_{j \neq i} Q_{i,j} (f(j) - f(i)).$$

Définition 2.23. On appelle q_i le taux de saut du processus issu de i . Nous avons donc

$$\mathbb{P}(T_1 > t | X_0 = i) = e^{-q_i t}.$$

Par analogie avec les idées intuitives de l'introduction, le nombre $Q_{i,j}$ sera appelé taux de transition de i vers j .

Grâce à la propriété de Markov forte, nous en déduisons le résultat suivant.

Corollaire 2.24. *Pour tout $n \in \mathbb{N}^*$, conditionnellement à la tribu engendrée par le processus jusqu'au temps T_{n-1} , la variable aléatoire $T_n - T_{n-1}$ est indépendante de $Z_n = X_{T_n}$, la loi conditionnelle de $T_n - T_{n-1}$ est une loi exponentielle de paramètre $q_{Z_{n-1}}$, et la loi conditionnelle de $Z_n - Z_{n-1}$ est donnée par $(Q_{Z_{n-1},j}/q_{Z_{n-1}}, j \in \mathbb{Z})$.*

Démonstration du théorème. Nous voulons calculer $\mathbb{P}(T_1 > t | X_0 = i)$. Considérons $n \in \mathbb{N}$ et $h > 0$ et supposons que $h \rightarrow 0$ et que $n \rightarrow \infty$ de telle sorte que $nh \uparrow t$. Nous allons utiliser la propriété de semi-groupe. Pour cela, remarquons tout d'abord que

$$\{T_1 > nh\} \subset \{X_0 = X_h = \dots = X_{nh}\} \subset \{T_1 > nh\} \cup \{T_2 - T_1 \leq h\}.$$

Comme $\mathbb{P}(T_2 - T_1 \leq h) \rightarrow 0$ quand $h \rightarrow 0$, on a que

$$\begin{aligned} \mathbb{P}(T_1 > t | X_0 = i) &= \lim_{\substack{h \rightarrow 0 \\ nh \rightarrow t}} \mathbb{P}(X_0 = X_1 = \dots = X_{nh} | X_0 = i) \\ &= \lim_{\substack{h \rightarrow 0 \\ nh \rightarrow t}} (P_{i,i}(h))^n = \lim e^{n \ln P_{i,i}(h)}, \end{aligned}$$

par propriété de Markov. Comme $P_{i,i}(h)$ tend vers 1 quand $h \rightarrow 0$, nous savons que $\ln P_{i,i}(h) \sim P_{i,i}(h) - 1$ au voisinage de 0. Ainsi, comme de plus n est d'ordre t/h , nous pouvons déduire de l'existence de la limite précédente qu'il existe $q_i \in [0, +\infty]$ tel que $\lim_{h \rightarrow 0} \frac{1}{h}(1 - P_{i,i}(h)) = q_i$. Ainsi,

$$\mathbb{P}(T_1 > t | X_0 = i) = e^{-q_i t}.$$

Cette dernière propriété entraîne que $q_i < +\infty$ et que $q_i = 0$ si et seulement si i est un état absorbant. Nous posons alors $Q_{i,i} = -q_i$.

La démonstration de l'existence d'une limite à $\frac{P_{i,j}(h)}{h}$, pour $i \neq j$, se fait de manière analogue. Nous avons

$$\begin{aligned} &\{T_1 \leq t, Z_0 = i, Z_1 = j\} \\ &= \lim_{h \rightarrow 0, nh \rightarrow t} \bigcup_{0 \leq m \leq n} \{X_0 = X_h = \dots = X_{(m-1)h} = i, X_{mh} = j\}, \end{aligned}$$

d'où

$$\begin{aligned}
 \mathbb{P}(T_1 \leq t, Z_1 = j | X_0 = i) &= \lim_{m=0}^{n-1} (P_{i,i}(h))^m P_{i,j}(h) \\
 &= \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{1 - (P_{i,i}(h))^n}{1 - P_{i,i}(h)} P_{i,j}(h) \\
 &= \lim_{n \rightarrow \infty} (1 - (P_{i,i}(h))^n) \frac{h}{1 - P_{i,i}(h)} \frac{1}{h} P_{i,j}(h) \\
 &= \frac{1 - e^{-q_i t}}{q_i} \lim_{h \rightarrow 0} \frac{1}{h} P_{i,j}(h).
 \end{aligned}
 \tag{7}$$

Ainsi, $Q_{i,j} = \lim_{h \rightarrow 0} \frac{1}{h} P_{i,j}(h)$ existe pour $i \neq j$ et

$$\mathbb{P}(T_1 \leq t, Z_1 = j | X_0 = i) = (1 - e^{-q_i t}) \frac{Q_{i,j}}{q_i},$$

d'où

$$\mathbb{P}(T_1 \leq t, Z_1 = j | X_0 = i) = \mathbb{P}(T_1 \leq t | X_0 = i) \mathbb{P}(Z_1 = j | X_0 = i),$$

ce qui entraîne l'indépendance de T_1 et Z_1 conditionnellement à $X_0 = i$. De plus,

$$\mathbb{P}(Z_1 = j | X_0 = i) = \frac{Q_{i,j}}{q_i}.$$

Enfin, (7) implique que pour h suffisamment petit,

$$\frac{1}{h} P_{i,j}(h) \leq 2 \frac{q_i}{1 - e^{-q_i t}} \mathbb{P}(T_1 \leq t, Z_1 = j | X_0 = i),$$

et que, par le théorème de Lebesgue,

$$\lim_{h \rightarrow 0} \sum_j \frac{1}{h} P_{i,j}(h) = \sum_j \lim_{h \rightarrow 0} \frac{1}{h} P_{i,j}(h).$$

De cela et du fait que $\sum_j P_{i,j}(h) = 1$, se déduit facilement que $\sum_j Q_{i,j} = 0$. $\square$

Ce théorème nous permet d'obtenir les équations de Kolmogorov, fondamentales dans la pratique. Ces équations décrivent la dynamique temporelle des lois à partir de la matrice de taux. Soit I la matrice identité sur $\mathbb{Z}$.

Théorème 2.25. *Sous l'hypothèse (1),*

(a) *($P(t), t \geq 0$) est l'unique solution de l'équation de Kolmogorov rétrograde*

$$\frac{dP}{dt}(t) = QP(t), \quad \text{pour } t > 0; \quad P(0) = I,$$

c'est-à-dire que pour tous $i, j \in \mathbb{Z}$,

$$(10) \quad \frac{dP_{i,j}}{dt}(t) = \sum_{k \in \mathbb{Z}} Q_{i,k} P_{k,j}(t).$$

Pour tout i de $\mathbb{Z}$ et toute fonction g , $u(t, i) = \mathbb{E}(g(X_t) | X_0 = i)$ est solution de

$$\frac{\partial u}{\partial t}(t, i) = \sum_{k \in \mathbb{Z}} Q_{i,k} u(t, k), \quad t > 0, \quad ; \quad u(0, i) = g(i), \quad i \in \mathbb{Z}.$$

(b) $(P(t), t \geq 0)$ est l'unique solution de l'équation de Kolmogorov progressive

$$(11) \quad \frac{dP}{dt}(t) = P(t)Q, \quad \text{pour } t > 0; \quad P(0) = I,$$

c'est-à-dire que pour tous $i, j \in \mathbb{Z}$,

$$(12) \quad \frac{dP_{i,j}}{dt}(t) = \sum_{k \in \mathbb{Z}} P_{i,k}(t) Q_{k,j}.$$

En outre, la famille des lois marginales $\mu(t)$ de X_t satisfait l'équation de Fokker-Planck

$$\frac{\partial \mu_j(t)}{\partial t} = \sum_{k \in \mathbb{Z}} \mu_k(t) Q_{k,j}, \quad \text{pour } t > 0, j \in \mathbb{Z}.$$

Démonstration. L'idée de preuve est la suivante. Pour établir l'équation de Kolmogorov rétrograde, il suffit de dériver $P(t+h)$ en $h=0$ en utilisant la propriété de semi-groupe sous la forme $P(t+h) = P(h)P(t)$. L'équation pour u s'en déduit en multipliant à droite par le vecteur colonne (g_j) . L'équation progressive s'obtient de la même manière, mais en écrivant $P(t+h) = P(t)P(h)$. L'équation de Fokker-Planck s'en déduit alors immédiatement en multipliant à gauche par le vecteur ligne $(\mu_i)(0)$. $\square$

Chaîne de Markov incluse. Soit $(X_t)_t$ un processus markovien de saut, associé à $(T_n, Z_n), n \geq 0$. La suite $Z_n = X_{T_n}$ est une chaîne de Markov à temps discret. C'est une conséquence de la propriété de Markov forte de $(X_t)_t$. Elle est appelée *chaîne incluse* et vérifie que $Z_{n+1} \neq Z_n$, presque-sûrement, pour tout n . Sa matrice de transition se calcule aisément en fonction du générateur Q de X_t , grâce à (8) :

$$\tilde{P}_{i,j} = \begin{cases} Q_{ij}/q_i & \text{si } j \neq i \\ 0 & \text{si } j = i. \end{cases}$$

Si l'on pose

$$S_n = q_{Z_{n-1}}(T_n - T_{n-1}),$$

où $q_i = \sum_{j \neq i} Q_{i,j}$, et pour tout $t \geq 0$, $N_t = \sup\{n, \sum_{k=1}^n S_k \leq t\}$, alors le processus $(N_t)_t$ est un processus de Poisson d'intensité 1. En effet, il suffit d'appliquer le Corollaire 2.24 : la loi conditionnelle de $T_n - T_{n-1}$ sachant Z_{n-1} est une loi exponentielle de paramètre $q_{Z_{n-1}}$, et donc la loi de S_n est une loi exponentielle de paramètre 1. On utilise pour cela le fait que si U est une variable aléatoire exponentielle de paramètre λ , alors λU est une variable aléatoire exponentielle de paramètre 1.

Construction algorithmique de $(X_t)_t$. Il est facile de construire le processus $(X_t, t \geq 0)$ issu de l'état i en itérant la procédure suivante.

- On démarre de $X_0 = i$ et on attend un temps exponentiel S_1 de paramètre q_i . Le processus reste constant égal à i jusqu'au temps S_1 .
- Au temps S_1 , le processus saute de l'état i à l'état j avec probabilité $Q_{i,j}/q_i$.
- On réitère la procédure (on attend un temps exponentiel S_2 de paramètre q_j et indépendant de $S_1, \dots$).

3. Processus de branchement et de naissance et mort en temps continu

Nous allons développer des applications de l'étude précédente dans le cadre des populations.

3.1. Processus de branchement en temps continu. Considérons un processus $(X_t)_{t \geq 0}$ décrivant la dynamique de population suivante :

- Au temps $t = 0$, on a un nombre aléatoire X_0 d'individus.
- Chaque individu a un temps de vie aléatoire qui suit une loi exponentielle de paramètre a .
- Au bout de ce temps, l'individu meurt et laisse place à i descendants suivant la loi de reproduction $(p_i)_{i \in \mathbb{N}}$. La probabilité de mourir est donc p_0 . Nous éviterons les cas triviaux en supposant que

$$p_0 > 0 ; p_0 + p_1 < 1.$$

- Les temps de vie et les nombres d'enfants de chaque individu sont indépendants les uns des autres.

Définition 3.1. On appelle processus de branchement en temps continu le processus $(X_t)_{t \geq 0}$ ainsi défini. X_t représente le nombre d'individus présents au temps t .

Quand $p_0 + p_2 = 1$, le processus est appelé processus de branchement binaire ou processus de naissance et de mort linéaire. Un tel processus modélise par exemple le mécanisme de division cellulaire.

Si de plus, $p_0 = 0$ (les individus ne meurent jamais), le processus est appelé processus de fission binaire ou *processus de Yule*.

Nous introduisons l'espérance de la loi de reproduction

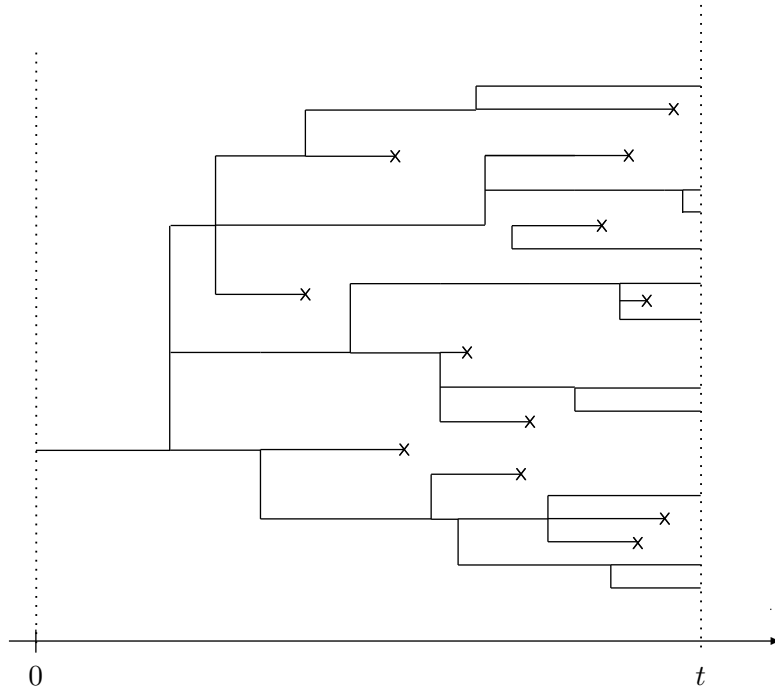
$$m = \sum_{k \geq 0} k p_k.$$

Pour $s \in [0, 1]$, nous introduisons également

$$g(s) = \sum_{k \geq 0} p_k s^k,$$

la fonction génératrice de la loi de reproduction. Rappelons que si $m < +\infty$, la fonction g est dérivable en 1 et $g'(1) = m$. Notons s_0 la plus petite racine de l'équation $g(s) = s$.

FIGURE 3. Un processus de branchement en temps continu :



Dans la Figure 3, les branches représentent les lignes de descendance des individus. La figure modélise l'évolution temporelle de ces lignées.

Remarque 3.2. Le fait de modéliser le temps de vie des individus par une loi exponentielle peut être discuté. En effet une loi exponentielle possède la propriété de non-vieillessement qui ne représente pas forcément la réalité. Toutefois quelques espèces ne vieillissent pas. L'hydre, petit polype d'eau douce de quelques millimètres, en est un bon exemple, ainsi que certaines tortues, certains mollusques ou certains poissons comme l'esturgeon. (Voir [30] sur ce sujet). Dans les autres cas, l'hypothèse de loi exponentielle est liée à la propriété de Markov du processus de saut $(X_t)_{t \geq 0}$, comme nous l'avons vu dans le paragraphe précédent. Elle permet donc de faire des calculs en utilisant les équations de Kolmogorov et est considérée comme une bonne approximation par les biologistes.

En vertu du paragraphe précédent, nous allons montrer le théorème suivant.

Théorème 3.3. *Le processus $(X_t)_{t \geq 0}$ est un processus markovien de saut. Le processus $(Z_n)_n = (X_{T_n})_n$ est une chaîne de Markov de matrice de transition P telle que $P_{i,j} = p_{j-i+1}$, si $j \geq i - 1$ et $P_{i,j} = 0$ sinon. Les temps aléatoires $T_{n+1} - T_n$ sont indépendants conditionnellement à $Z_n = i$ et de loi exponentielle de paramètre $i a$.*

Si la population initiale est composée de i individus, les sous-processus issus de ces i ancêtres sont indépendantes. On peut donc écrire X_t comme

$$X_t = Z_t^1 + \cdots + Z_t^i,$$

où les $(Z_t^k, t \geq 0)$, $k = 1, \dots, i$, sont des processus indépendants et de même loi, celle d'un processus de branchement issu d'un seul individu. Ainsi la fonction génératrice de X_t est égale au produit des fonctions génératrices des Z_t^k et le processus X satisfait la propriété de branchement, à savoir que pour tout temps t , pour tout $i \geq 0$ et $s \in [0, 1]$,

$$(13) \quad \sum_{j=0}^{\infty} P_{i,j}(t) s^j = \left(\sum_{j=0}^{\infty} P_{1,j}(t) s^j \right)^i.$$

Le théorème 3.3 sera prouvé grâce au Corollaire 2.24 et à la proposition suivante, qui donne le générateur du processus.

Proposition 3.4. *Le générateur du processus de branchement en temps continu est donné par*

- (1) $q_i = a i$. En particulier, $q_0 = 0$ et le point 0 est absorbant.
 (2)

$$\forall i \neq j, \quad Q_{i,j} = i a p_{j-i+1}, \quad \text{si } j \geq i - 1, \\ = 0 \quad \text{sinon.}$$

Démonstration.

- (1) Nous savons que

$$q_i = \lim_{t \rightarrow 0} \frac{1 - P_{ii}(t)}{t}.$$

Or

$$1 - P_{i,i}(t) = \mathbb{P}_i(X(t) \neq i).$$

Montrons que cette probabilité est proche de $\mathbb{P}_i(T_1 < t) = 1 - e^{-ia t}$ pour t petit, où T_1 est l'instant de premier saut. En effet,

$$\begin{aligned} \mathbb{P}_i(T_1 < t) - \mathbb{P}_i(X(t) \neq i) \\ &= \mathbb{P}_i \quad \begin{array}{l} \text{(Il y a au moins 2 sauts avant } t, \\ \text{un pour quitter } i \text{ et un pour revenir)} \end{array} \\ &\leq \mathbb{P}_i(T_2 < t). \end{aligned}$$

Or

$$\mathbb{P}_i(T_2 < t) = \mathbb{P}_i(T_1 + T_2 - T_1 < t) \leq \mathbb{P}_i(T_1 < t) \mathbb{P}_i(T_2 - T_1 < t)$$

car par construction, T_1 et $T_2 - T_1$ sont indépendants. Nous en déduisons que $\mathbb{P}_i(T_2 < t)$ est d'ordre t^2 , négligeable devant $\mathbb{P}_i(T_1 < t)$ pour t petit.

- (2) Par un argument similaire, nous avons également que pour $i \neq j$,

$$P_{i,j}(t) = \mathbb{P}(X_t = j | X_0 = i) = \mathbb{P}(T_1 < t, X_{T_1} = j | X_0 = i) + o(t).$$

Ainsi,

$$Q_{i,j} = \lim_{t \rightarrow 0} \frac{P_{i,j}(t)}{t} = \lim_{t \rightarrow 0} \frac{1}{t} \mathbb{P}_i(T_1 < t) \mathbb{P}_i(Z_1 = j) = a i p_{j-i+1}. \quad \square$$

Nous déduisons du calcul du générateur que

$$\begin{aligned} P_{i,j}(h) &= i a p_{j-i+1} h + o(h), \quad \text{pour } j \geq i - 1, \\ P_{i,i}(h) &= 1 - i a h + o(h). \end{aligned}$$

En utilisant la section précédente, nous pouvons facilement écrire les équations de Kolmogorov pour le processus Z .

$$(14) \quad \left\{ \begin{array}{l} \frac{d}{dt} P_{i,j}(t) = (PQ)_{ij}(t) \quad (\text{progressive}) \\ \qquad \qquad \qquad = -j a P_{i,j}(t) + a \sum_{\substack{1 \leq k \leq j+1 \\ k \neq i}} k p_{j-k+1} P_{i,k}(t), \\ \frac{d}{dt} P_{i,j}(t) = (QP)_{ij}(t) \quad (\text{rétrograde}) \\ \qquad \qquad \qquad = -i a P_{i,j}(t) + i a \sum_{\substack{k \geq i-1 \\ k \neq i}} p_{k-i+1} P_{k,j}(t), \end{array} \right.$$

avec les conditions initiales

$$P_{i,j}(0+) = \begin{cases} 1 & \text{pour } i = j, \\ 0 & \text{pour } i \neq j. \end{cases}$$

Par exemple, dans le cas de la reproduction binaire critique où $p_0 = p_2 = \frac{1}{2}$, l'équation de Kolmogorov rétrograde devient pour tout i, j

$$\frac{d}{dt} P_{i,j}(t) = \frac{ia}{2} (P_{i+1,j}(t) + P_{i-1,j}(t) - 2P_{i,j}(t)),$$

qui donne une équation de récurrence que l'on peut résoudre.

Dans le cas général, en intégrant (14) par une méthode de variation des constantes, nous pouvons écrire ces équations sous forme intégrale.

$$(15) \quad P_{i,j}(t) = \delta_{ij} e^{-jat} + a \sum_{k=1}^{j+1} \int_0^t e^{-ajs} k p_{j-k+1} P_{i,k}(t-s) ds, \quad (\text{progressive}),$$

$$(16) \quad P_{i,j}(t) = \delta_{ij} e^{-iat} + ia \sum_{k=i-1}^{\infty} \int_0^t e^{-ais} p_{k-i+1} P_{k,j}(t-s) ds \quad (\text{rétrograde}),$$

où δ_{ij} désigne le symbole de Kronecker.

Toutefois, il est plus facile, pour décrire la loi du processus au temps t , d'étudier sa fonction génératrice. Supposons $X_0 = 1$. Le calcul pour une condition initiale $X_0 = i$ se fera en utilisant la propriété de branchement (13).

Pour $s \in [0, 1]$, nous posons

$$F(s, t) = \mathbb{E}(s^{X_t} | X_0 = 1) = \sum_{j \geq 0} \mathbb{P}(X_t = j | X_0 = 1) s^j = \sum_{j \geq 0} P_{1,j}(t) s^j.$$

Nous avons alors

$$\begin{aligned}
\frac{\partial}{\partial t} F(s, t) &= \sum_{j \geq 0} \frac{\partial}{\partial t} P_{1,j}(t) s^j \\
&= \sum_{j \geq 0} s^j \sum_{k \geq 0} Q_{1,k} P_{k,j}(t) \quad (\text{équation de Kolmogorov}) \\
&= \sum_{k \geq 0} Q_{1,k} \sum_{j \geq 0} s^j P_{k,j}(t) = \sum_{k \geq 0} Q_{1,k} (F(s, t))^k.
\end{aligned}$$

Or $Q_{1,1} = -a$ et $Q_{1,j} = a p_j$ si $j \neq 1$. D'où

$$\begin{aligned}
\frac{\partial}{\partial t} F(s, t) &= a \left(\sum_{j \geq 0} p_j (F(s, t))^j - F(s, t) \right) \\
&= a (g(F(s, t)) - F(s, t)),
\end{aligned}$$

où g est la fonction génératrice de la loi de reproduction. Soit

$$u(s) = a(g(s) - s), \quad s \in [0, 1].$$

Nous pouvons donc écrire

$$(17) \quad \frac{\partial}{\partial t} F(s, t) = a (g(F(s, t)) - F(s, t)) = u(F(s, t))$$

avec $F(s, 0) = s$ et $F(1, t) = 1$.

Par exemple, dans le cas binaire critique ($p_0 = p_2 = \frac{1}{2}$), $u(s) = a(\frac{1}{2}(1 + s^2) - s) = \frac{a}{2}(1 - s)^2$. La fonction génératrice vérifie

$$\frac{\partial}{\partial t} F(s, t) = \frac{a}{2}(1 - F(s, t))^2; \quad F(s, 0) = s,$$

d'où

$$(18) \quad F(s, t) = 1 - \frac{1 - s}{1 + \frac{a}{2} t (1 - s)}.$$

Dans le cas reproduction binaire non critique ($m = 2p_2 \neq 1$), on a $u(s) = a(1 - s)(-\frac{m}{2}s - \frac{a}{2} + 1)$. Nous en déduisons comme précédemment que

$$(19) \quad F(s, t) = 1 - \frac{2(1 - s)(m - 1)}{(ms + m - 2)e^{-a(m-1)t} + (1 - s)m}.$$

De (17), nous pouvons aussi déduire une équation pour les moments. Soit $m(t) = \mathbb{E}(X_t)$, nous obtenons

$$\frac{\partial}{\partial t} \mathbb{E}(X_t) = \frac{\partial}{\partial s} u(F(s, t))|_{s=1}.$$

Ainsi, m est solution de l'équation différentielle

$$m'(t) = u'(F(1, t)) m(t) = u'(1) m(t),$$

avec $u'(1) = a(g'(1) - 1) = a(m - 1)$. Nous en déduisons que

$$m(t) = e^{a(m-1)t} \mathbb{E}(X_0).$$

Le paramètre $\rho = a(m - 1)$ est appelé paramètre de Malthus. Dans le cas sur-critique où $\rho > 0$, $m(t)$ tend vers l'infini ; dans le cas sous-critique où $\rho < 0$, $m(t)$ tend vers 0. Si $\rho = 0$, dans le cas critique, la population reste constante en moyenne.

Probabilité et temps d'extinction. Intéressons-nous maintenant à l'extinction éventuelle de la population. Notons T_0 le temps d'extinction et introduisons alors la probabilité d'extinction

$$q(t) = \mathbb{P}_1(T_0 \leq t), \quad t \in]0, +\infty].$$

Théorème 3.5. *La loi du temps d'extinction est donnée implicitement par*

$$\int_0^{q(t)} \frac{ds}{u(s)} = t, \quad t \geq 0.$$

Démonstration. Remarquons que pour tout t , $q(t) = \mathbb{P}_1(X_t = 0) = F(0, t)$ qui est une fonction bornée et croissante en temps car l'état 0 est absorbant. Il est clair que $q(0^+) = 0$ et que $\lim_{t \rightarrow \infty} q(t) = s_0$. En effet, $\lim_{t \rightarrow \infty} q(t) = q_\infty$ est un point stationnaire pour la dynamique définie par (17) et satisfait donc $g(q_\infty) = q_\infty$. C'est donc le plus petit point fixe de g et $q_\infty = s_0$. De (17), nous déduisons également que

$$(20) \quad q'(t) = u(q(t)), \quad t > 0,$$

avec $q(t) \in [0, s_0[$. La fonction $F(t) = \int_0^t \frac{ds}{u(s)}$ est bien définie pour $t < s_0$. En effet, dans ce cas, $g(s) > s$ et $u(s) \neq 0$. Si nous intégrons (20), nous obtenons finalement que $F(q(t)) = t$. $\square$

Exemple : le cas binaire. Le cas binaire est souvent présenté de la manière suivante : chaque individu a un taux de mort de paramètre d et un taux de reproduction de paramètre b . Dans ce cas, le taux total de saut par individu est $a = b + d$. La loi de saut est définie ainsi : à chaque saut, avec probabilité $p_2 = b/(b + d)$ on a une naissance et avec probabilité $p_0 = d/(b + d)$, on a une mort. Remarquons que $m = 2p_2 = 2b/(b + d)$.

La fonction u s'écrit alors $u(s) = d - (b + d)s + bs^2$ et la probabilité d'extinction est $s_0 = \min(1, d/b)$. Il est facile de vérifier que ce processus est critique si $b = d$ et est surcritique (resp. sous-critique)

si $b > d$ (resp. $b < d$). Il est alors naturel de calculer la probabilité d'extinction en fonction du taux de croissance $r = b - d$. Tous calculs faits, nous obtenons

$$q(t) = \begin{cases} d(e^{rt} - 1)/(be^{rt} - d) & \text{si } b \neq d \\ bt/(1 + bt) & \text{si } b = d. \end{cases}$$

Dans le paragraphe sur les processus de naissance et mort, nous verrons de plus que le temps moyen d'extinction vaut

$$\mathbb{E}_1(T_0) = \frac{1}{b} \log \left(\frac{1}{1 - b/d} \right) \quad \text{si } b < d,$$

et est infini si $b \geq d$.

Extensions. Nous pouvons généraliser ce modèle et considérer des processus de branchement avec *immigration* ou avec *croissance logistique*.

Immigration. Soit $\nu = (\nu_k)_{k \in \mathbb{N}}$ une mesure positive finie sur $\mathbb{N}$, ($\forall k, \nu_k \geq 0$ et $\sum_k \nu_k < +\infty$), et soit $\rho = \sum_{k \geq 0} \nu_k$. Dans ce modèle de branchement en temps continu avec immigration,

- au taux ρ , des groupes d'immigrants arrivent dans la population.
- Un groupe est composé de k individus avec probabilité ν_k/ρ .
- Tous les individus présents dans la population se reproduisent et meurent indépendamment suivant le schéma de branchement précédent.

Alors, le processus de branchement avec immigration a les taux de transition :

$$\begin{cases} i \rightarrow i + k & \text{au taux } i p_{k+1} + \nu_k \\ i \rightarrow i - 1 & \text{au taux } i p_0. \end{cases}$$

Croissance logistique. Soit $c > 0$ appelé *intensité de la compétition*. Dans un modèle de branchement avec croissance logistique,

- Tous les individus présents dans la population se reproduisent et meurent indépendamment suivant le schéma de branchement précédent. (p_0 est alors appelé taux de mort naturel).
- Un individu peut de plus subir la compétition avec les autres individus de la population, compétition pour les ressources par exemple. Le taux auquel il pourra être tué par un autre individu de la population, du fait de cette compétition, est égal à c .

Le processus de branchement avec croissance logistique, dit aussi processus de branchement logistique, a alors les taux de transition :

$$\begin{cases} i \rightarrow i+k & \text{au taux } i p_{k+1} \\ i \rightarrow i-1 & \text{au taux } i p_0 + c i(i-1). \end{cases}$$

Du fait de l'interaction, la propriété de branchement n'est plus satisfaite. Nous allons développer dans la suite le cas d'un processus de branchement binaire logistique.

3.2. Processus de naissance et mort.

Définition et critère de non-explosion.

Définition 3.6. Un processus de naissance et mort est un processus markovien de saut dont les amplitudes des sauts sont égales à ± 1 . Ses taux de transition sont donnés par

$$\begin{cases} i \rightarrow i+1 & \text{au taux } \lambda_i \\ i \rightarrow i-1 & \text{au taux } \mu_i, \end{cases}$$

avec $(\lambda_i)_i$ et $(\mu_i)_i$ deux suites de réels positifs et $\lambda_0 = \mu_0 = 0$.

C'est donc une généralisation d'un processus de branchement binaire pour des taux plus généraux.

Dans ce cas,

$$Q_{i,i+1} = \lambda_i, \quad Q_{i,i-1} = \mu_i, \quad Q_{i,j} = 0 \text{ sinon.}$$

Le taux global de saut pour une population de taille i vaut $\lambda_i + \mu_i$. Ainsi après un temps de loi exponentielle de paramètre $\lambda_i + \mu_i$, le processus augmente de 1 avec probabilité $\lambda_i/(\lambda_i + \mu_i)$ et décroît de -1 avec probabilité $\mu_i/(\lambda_i + \mu_i)$. Si $\lambda_i + \mu_i = 0$, le processus est absorbé en i .

Nous pouvons écrire la matrice du générateur $Q = ((Q_{i,j}))$.

$$\begin{pmatrix} \mu_1 & -(\lambda_1 + \mu_1) & \lambda_1 & 0 & 0 & \cdots \\ 0 & \mu_2 & -(\lambda_2 + \mu_2) & \lambda_2 & 0 & \cdots \\ 0 & 0 & \mu_3 & -(\lambda_3 + \mu_3) & \lambda_3 & \cdots \\ \cdots & & & & & \\ \cdots & & & & & \end{pmatrix}.$$

Par le théorème 2.21, nous avons

$$\begin{aligned} P_{i,i+1}(h) &= \lambda_i h + o(h) ; \\ P_{i,i-1}(h) &= \mu_i h + o(h) ; \\ P_{i,i}(h) &= 1 - (\lambda_i + \mu_i) h + o(h). \end{aligned}$$

Exemples.

- (1) Le processus de Yule correspond à $\lambda_i = i\lambda$, $\mu_i = 0$.
- (2) Le processus de branchement ou de naissance et mort linéaire correspond à $\lambda_i = i\lambda$, $\mu_i = i\mu$.
- (3) Le processus de naissance et mort avec immigration à $\lambda_i = i\lambda + \rho$, $\mu_i = i\mu$.
- (4) Le processus de naissance et mort logistique à $\lambda_i = i\lambda$, $\mu_i = i\mu + c i(i-1)$.

Le théorème suivant caractérise la non-explosion du processus en temps fini. Si tel est le cas, nous pourrions définir le processus pour tout temps $t \in \mathbb{R}_+$.

Théorème 3.7. *Supposons que $\lambda_i > 0$ pour tout $i \geq 1$. Alors le processus de naissance et mort a un temps de vie infini presque-sûrement si et seulement si*

$$R := \sum_{i \geq 1} \left(\frac{1}{\lambda_i} + \frac{\mu_i}{\lambda_i \lambda_{i-1}} + \cdots + \frac{\mu_i \cdots \mu_2}{\lambda_i \cdots \lambda_2 \lambda_1} \right) \text{ est infini.}$$

Corollaire 3.8. *Si pour tout i , $\lambda_i \leq \lambda i$, avec $\lambda > 0$, le processus est bien défini sur tout $\mathbb{R}_+$.*

Remarque 3.9. On peut vérifier que les 4 processus de naissance et mort mentionnés dans les exemples satisfont cette propriété et ont donc un temps de vie infini presque-sûrement.

Démonstration. Soit $(T_n)_n$ la suite des temps de saut du processus et $(S_n)_n$ la suite des temps entre les sauts,

$$S_n = T_n - T_{n-1}, \quad \forall n \geq 1; \quad T_0 = 0, \quad S_0 = 0.$$

On notera $T_\infty = \lim_n T_n$. Le processus n'explose pas presque-sûrement, et est bien défini sur tout $\mathbb{R}_+$ si et seulement si pour tout $i \in \mathbb{N}$, $\mathbb{P}_i(T_\infty < +\infty) = 0$.

Nous allons montrer que le processus n'explose pas presque-sûrement si et seulement si la seule solution $x = (x_i)_{i \in \mathbb{N}}$ positive et bornée de $Qx = x$ est la solution nulle et nous verrons que c'est équivalent au critère de non-explosion pour les processus de naissance et mort.

Pour tout i , on pose $q_i = \lambda_i + \mu_i$ et

$$h_i^{(n)} = \begin{cases} 1 & \text{pour } n = 0, \\ \mathbb{E}_i(\exp(-\sum_{k=1}^n S_k)) & \text{pour } n \in \mathbb{N}^*. \end{cases}$$

On a

$$\begin{aligned}\mathbb{E}_i\left(\exp\left(-\sum_{k=1}^{n+1} S_k\right) \middle| S_1\right) &= \mathbb{E}_i\left(\exp(-S_1) \exp\left(-\sum_{k=2}^{n+1} S_k\right) \middle| S_1\right) \\ &= \mathbb{E}_i\left(\exp(-S_1) \mathbb{E}_{X_{S_1}}\left(\exp\left(-\sum_{k=1}^n S_k\right)\right)\right),\end{aligned}$$

par la propriété de Markov, car pour le processus translaté de S_1 , les nouveaux temps de sauts sont les $T_n - S_1$. On a alors

$$\begin{aligned}\mathbb{E}\left(\mathbb{E}_{X_{S_1}}\left(\exp\left(-\sum_{k=1}^n S_k\right)\right)\right) &= \sum_{j \neq i} \mathbb{P}_i(X_{S_1} = j) \mathbb{E}_j\left(\exp\left(-\sum_{k=1}^n S_k\right)\right) \\ &= \sum_{j \neq i} \frac{Q_{i,j}}{q_i} \mathbb{E}_j\left(\exp\left(-\sum_{k=1}^n S_k\right)\right).\end{aligned}$$

Nous en déduisons que

$$\mathbb{E}_i\left(\exp\left(-\sum_{k=1}^{n+1} S_k\right) \middle| S_1\right) = \sum_{j \neq i} \frac{Q_{i,j}}{q_i} \mathbb{E}_j\left(\exp\left(-\sum_{k=1}^n S_k\right)\right) \mathbb{E}_i(\exp(-S_1))$$

et que pour tout n ,

$$h_i^{(n+1)} = \sum_{j \neq i} \frac{Q_{i,j}}{q_i} h_j^{(n)} \mathbb{E}_i(\exp(-S_1)).$$

De plus, comme

$$\mathbb{E}_i(\exp(-S_1)) = \int_0^\infty q_i e^{-q_i s} e^{-s} ds = \frac{q_i}{1 + q_i},$$

nous en déduisons finalement que

$$(21) \quad h_i^{(n+1)} = \sum_{j \neq i} \frac{Q_{i,j}}{1 + q_i} h_j^{(n)}.$$

Soit $(x_i)_i$ une solution positive et bornée par 1, de $Qx = x$. Nous avons $h_i^{(0)} = 1 \geq x_i$, et grâce à la formule précédente, nous en déduisons facilement par récurrence que pour tout i et pour tout $n \in \mathbb{N}$, $h_i^{(n)} \geq x_i \geq 0$. En effet, si $h_j^{(n)} \geq x_j$, on a $h_i^{(n+1)} \geq \sum_{j \neq i} \frac{Q_{i,j}}{1+q_i} x_j$. Comme x est solution de $Qx = x$, il vérifie

$$x_i = \sum_j Q_{i,j} x_j = Q_{i,i} x_i + \sum_{j \neq i} Q_{i,j} x_j = -q_i x_i + \sum_{j \neq i} Q_{i,j} x_j,$$

d'où $\sum_{j \neq i} \frac{Q_{i,j}}{1+q_i} x_j = x_i$, et $h_i^{(n+1)} \geq x_i$.

Si le processus n'explose pas presque-sûrement, on a $T_\infty = +\infty$ p.s., et $\lim_n h_i^{(n)} = 0$. En faisant tendre n vers l'infini dans l'inégalité précédente, nous en déduisons que $x_i = 0$.

Ainsi, dans ce cas, la seule solution positive bornée de $Qx = x$ est la solution nulle.

Supposons maintenant que le processus explose avec probabilité strictement positive. Soit $z_i = \mathbb{E}_i(e^{-T_\infty})$. Il existe i avec $\mathbb{P}_i(T_\infty < +\infty) > 0$ et pour cet entier i , $z_i > 0$. Un passage à la limite utilisant $T_\infty = \lim_n T_n$ et $T_n = \sum_{k=1}^n S_k$ justifie que $z_j = \lim_n h_j^{(n)}$. La formule (21) nous permet alors de conclure que pour l'entier i tel que $z_i > 0$, $z_i = \sum_{j \neq i} \frac{Q_{i,j}}{1+q_i} z_j$.

Nous avons obtenu une solution z de l'équation $Qz = z$, positive et bornée, avec $z_i > 0$, et exhibé ainsi une solution non triviale et bornée à l'équation.

Appliquons ce résultat au processus de naissance et mort. Supposons que $\lambda_i > 0$ pour $i \in \mathbb{N}^*$, et $\lambda_0 = \mu_0 = 0$. Soit $(x_i)_{i \in \mathbb{N}}$ une solution de l'équation $Qx = x$. Introduisons pour $n \geq 1$,

$$\Delta_n = x_n - x_{n-1} \quad \text{et} \quad r_n = \frac{1}{\lambda_n} + \sum_{k=1}^{n-1} \frac{\mu_{k+1} \cdots \mu_n}{\lambda_k \lambda_{k+1} \cdots \lambda_n} + \frac{\mu_1 \cdots \mu_n}{\lambda_1 \cdots \lambda_n}.$$

L'équation $Qx = x$ sera ici donnée par $x_0 = 0$ et pour tout $n \geq 1$ par

$$\lambda_n x_{n+1} - (\lambda_n + \mu_n) x_n + \mu_n x_{n-1} = x_n.$$

En posant $f_n = 1/\lambda_n$ et $g_n = \mu_n/\lambda_n$, nous obtenons

$$\Delta_1 = x_1 ; \quad \Delta_2 = x_2 - x_1 ; \quad \dots \quad \Delta_{n+1} = \Delta_n g_n + f_n x_n.$$

Remarquons que pour tout n , $\Delta_n \geq 0$, et donc la suite $(x_n)_n$ est croissante. Si $x_1 = 0$, la solution est clairement nulle. Sinon, nous en déduisons que

$$\Delta_{n+1} = \frac{1}{\lambda_n} x_n + \sum_{k=1}^{n-1} f_k g_{k+1} \cdots g_n x_k + g_1 \cdots g_n x_1.$$

Puisque $(x_k)_k$ est croissante, cela entraîne que $r_n x_1 \leq \Delta_{n+1} \leq r_n x_n$, et par itération

$$x_1(1 + r_1 + \cdots + r_n) \leq x_{n+1} \leq x_1 \prod_{k=1}^n (1 + r_k).$$

Nous avons donc montré que la caractéristique bornée de la suite $(x_n)_n$ est équivalente à la convergence de la série de terme général r_k et donc prouvé le théorème. $\square$

Équations de Kolmogorov et mesure invariante. Nous pouvons écrire dans ce cadre les deux équations de Kolmogorov.

Équation de Kolmogorov progressive : pour tous $i, j \in \mathbb{N}$,

$$\begin{aligned}
 (22) \quad \frac{dP_{i,j}}{dt}(t) &= \sum_k P_{i,k}(t) Q_{k,j} \\
 &= P_{i,j+1}(t)Q_{j+1,j} + P_{i,j-1}(t)Q_{j-1,j} + P_{i,j}(t)Q_{j,j} \\
 &= \mu_{j+1}P_{i,j+1}(t) + \lambda_{j-1}P_{i,j-1}(t) - (\lambda_j + \mu_j)P_{i,j}(t).
 \end{aligned}$$

Équation de Kolmogorov rétrograde : pour tous $i, j \in \mathbb{N}$,

$$\begin{aligned}
 (23) \quad \frac{dP_{i,j}}{dt}(t) &= \sum_k Q_{i,k} P_{k,j}(t) \\
 &= Q_{i,i-1}P_{i-1,j}(t) + Q_{i,i+1}P_{i+1,j}(t) + Q_{i,i}P_{i,j}(t) \\
 &= \mu_i P_{i-1,j}(t) + \lambda_i P_{i+1,j}(t) - (\lambda_i + \mu_i)P_{i,j}(t).
 \end{aligned}$$

Définissons pour tout $j \in \mathbb{N}$ la probabilité

$$\begin{aligned}
 p_j(t) &= \mathbb{P}(X(t) = j) = \sum_i \mathbb{P}(X(t) = j \mid X_0 = i) \mathbb{P}(X(0) = i) \\
 &= \sum_i \mathbb{P}(X(0) = i) P_{i,j}(t).
 \end{aligned}$$

Un calcul simple permet de montrer que dans ce cas, l'équation de Kolmogorov progressive (22) s'écrit

$$(24) \quad \frac{dp_j}{dt}(t) = \lambda_{j-1} p_{j-1}(t) + \mu_{j+1} p_{j+1}(t) - (\lambda_j + \mu_j) p_j(t).$$

Cette équation est bien connue des biologistes et décrit le comportement en loi du processus. Elle peut permettre en particulier de trouver une solution stationnaire quand il y en a une. Cela revient à trouver une famille $(\pi_j)_j$ de nombres compris entre 0 et 1 tels que $\sum_j \pi_j < +\infty$ et pour tout j ,

$$\lambda_{j-1} \pi_{j-1} + \mu_{j+1} \pi_{j+1} - (\lambda_j + \mu_j) \pi_j = 0.$$

Critère d'extinction. Posons

$$u_i := \mathbb{P}(\text{Extinction} \mid Z_0 = i),$$

qui est la probabilité que 0 soit atteint en temps fini. Appelons comme précédemment T_0 le temps d'extinction et définissons également

$$\theta_i = \mathbb{E}(T_0 \mathbf{1}_{\text{Extinction}} \mid Z_0 = i).$$

C'est le temps moyen pour atteindre l'extinction sur l'événement « Extinction », sachant que $Z_0 = i$. En conditionnant par le premier saut $X_{T_1} \in \{-1, +1\}$, nous obtenons les relations de récurrence suivantes. Pour tout $i \geq 1$,

$$(25) \quad \lambda_i u_{i+1} - (\lambda_i + \mu_i) u_i + \mu_i u_{i-1} = 0$$

$$(26) \quad \lambda_i \theta_{i+1} - (\lambda_i + \mu_i) \theta_i + \mu_i \theta_{i-1} = -u_i(\lambda_i + \mu_i).$$

Ces équations peuvent être facilement obtenues à partir de l'équation de Kolmogorov rétrograde (23). En effet,

$$u_i = \mathbb{P}_i(\exists t > 0, X_t = 0) = \mathbb{P}_i(\bigcup_t \{X_t = 0\}) = \lim_{t \rightarrow \infty} P_{i,0}(t),$$

et

$$\frac{dP_{i,0}}{dt}(t) = \mu_i P_{i-1,0}(t) + \lambda_i P_{i+1,0}(t) - (\lambda_i + \mu_i) P_{i,0}(t).$$

Réolvons (25). Nous voulons calculer la probabilité d'extinction dans le cas où tous les taux λ_i sont non nuls ($i \geq 1$). La seule condition initiale $u_0 = 1$ est insuffisante pour résoudre une équation du second ordre. Nous allons introduire un système auxiliaire qui nous permettra de faire un calcul analogue en supposant que pour un état I , le taux $\lambda_I = 0$ (et $\lambda_i > 0$ pour $i < I$). Définissons alors, pour un certain niveau I , $u_i^{(I)} := \mathbb{P}_i(T_0 < T_I)$, où T_I temps d'atteinte de I . Nous avons alors $u_0^I = 1$ et $u_I^I = 0$. Si nous posons

$$U_I := \sum_{k=1}^{I-1} \frac{\mu_1 \cdots \mu_k}{\lambda_1 \cdots \lambda_k},$$

nous pouvons montrer en utilisant la relation de récurrence (25) que pour $i \in \{1, \dots, I-1\}$

$$u_i^{(I)} = (1 + U_I)^{-1} \sum_{k=i}^{I-1} \frac{\mu_1 \cdots \mu_k}{\lambda_1 \cdots \lambda_k}.$$

En particulier, $u_1^{(I)} = \frac{U_I}{1+U_I}$.

Théorème 3.10. *Si $(U_I)_I$ tend vers l'infini quand $I \rightarrow +\infty$, alors toutes les probabilités d'extinction sont égales à 1. Si $(U_I)_I$ converge vers une limite finie U_∞ , alors pour $i \geq 1$,*

$$u_i = (1 + U_\infty)^{-1} \sum_{k=i}^{\infty} \frac{\mu_1 \cdots \mu_k}{\lambda_1 \cdots \lambda_k}.$$

Application du Théorème 3.10 au processus de branchement binaire (processus de naissance et mort linéaire). Chaque individu naît à taux λ et meurt à taux μ . Nous avons donc un processus de branchement binaire où les individus vivent durant des variables exponentielles indépendantes de paramètre $\lambda + \mu$ et soit engendrent deux individus avec probabilité $\lambda/(\lambda + \mu)$, soit meurent avec probabilité $\mu/(\lambda + \mu)$.

Alors, en appliquant les résultats précédents, on voit que quand $\lambda \leq \mu$, i.e. quand le processus est sous-critique ou critique, la suite $(U_I)_I$ tend vers l'infini quand $I \rightarrow +\infty$ et on a extinction avec probabilité 1. Si en revanche $\lambda > \mu$, la suite $(U_I)_I$ converge vers $\mu/(\lambda - \mu)$, et un calcul simple montre que $u_i = (\mu/\lambda)^i$.

Application du Théorème 3.10 au processus de naissance et mort logistique. Supposons ici que les taux de croissance et de mort valent

$$(27) \quad \lambda_i = \lambda i ; \quad \mu_i = \mu i + ci(i-1).$$

Une explication biologique de ces hypothèses sera donnée dans la section suivante. Un calcul simple montre que dans ce cas, le processus de naissance et mort s'éteint presque-sûrement.

Revenons au cas général. Nous nous intéressons maintenant à l'espérance du temps d'extinction. Posons tout d'abord

$$\theta_i^{(I)} := \mathbb{E}_i(T_0, T_0 < T_I), \quad i \leq I.$$

Alors par le théorème de convergence monotone, $\theta_i^{(I)}$ converge vers $\theta_i = \mathbb{E}_i(T_0 \mathbf{1}_{\text{Extinction}})$ quand I tend vers $+\infty$. Soit

$$\rho_k := \frac{\lambda_1 \cdots \lambda_{k-1}}{\mu_1 \cdots \mu_k}.$$

Les relations de récurrence (25) et (26) conduisent alors au théorème suivant.

Théorème 3.11. *Sur l'événement $\{\text{Extinction}\}$, le temps d'extinction moyen est fini si et seulement si $\sum_k \rho_k u_k^2 < \infty$. Alors*

$$\theta_i = u_i \sum_{k=1}^{i-1} (1 + U_k) \rho_k u_k + (1 + U_i) \sum_{k \geq i} \rho_k u_k^2, \quad i \geq 1.$$

En particulier,

$$\mathbb{E}_1(T_0 \mathbf{1}_{\text{Extinction}}) = \sum_{k \geq 1} \rho_k u_k^2.$$

Le corollaire suivant est immédiat quand on a extinction presque-sûre (en posant $u_k = 1$).

Corollaire 3.12. *Quand $\mathbb{P}(\text{Extinction}) = 1$, le temps d'extinction moyen est fini si et seulement si $\sum_k \rho_k < \infty$. Alors*

$$\theta_i = \sum_{k=1}^{i-1} (1 + U_k) \rho_k + (1 + U_i) \sum_{k \geq i} \rho_k, \quad i \geq 1.$$

En particulier,

$$\mathbb{E}_1(T_0) = \sum_{k \geq 1} \rho_k.$$

Application du théorème 3.11 au processus de branchement binaire. Concentrons-nous sur le cas où il y a extinction presque-sûre. Dans ce cas, $\lambda \leq \mu$, et $\rho_k = \lambda^{k-1}/k\mu^k$. On a alors

$$\mathbb{E}_1(T_0) = \begin{cases} \lambda^{-1} \sum_{k \geq 1} k^{-1} (\lambda/\mu)^k = -\lambda^{-1} \ln(1 - \lambda/\mu) & \text{si } \lambda < \mu \\ +\infty & \text{si } \lambda = \mu. \end{cases}$$

Démonstration du Théorème 3.11. La relation de récurrence satisfaite par $\theta_i^{(I)}$ est

$$\lambda_i \theta_{i+1}^{(I)} - (\lambda_i + \mu_i) \theta_i^{(I)} + \mu_i \theta_{i-1}^{(I)} = -u_i^{(I)} (\lambda_i + \mu_i), \quad i \leq I.$$

Après quelques calculs, nous obtenons

$$\theta_i^{(I)} = (1 + U_i) \theta_1^{(I)} \sum_{k=1}^{i-1} \sigma_k^{(I)},$$

où

$$\sigma_k^{(I)} = \sum_{i=1}^k \frac{u_i^{(I)}}{\lambda_i} \prod_{j=i+1}^k \frac{\mu_j}{\lambda_j}.$$

(Un produit vide est égal à 1 par convention). On en déduit alors que

$$\sum_{k=1}^{i-1} \sigma_k^{(I)} = \sum_{k=1}^{i-1} \rho_k (U_i - U_k) u_k^{(I)}, \quad i \geq I.$$

De plus, comme $\theta_I^{(I)} = 0$,

$$\theta_1^{(I)} = (1 + U_I)^{-1} \sum_{k=1}^{I-1} \rho_k (U_I - U_k) u_k^{(I)} = \sum_{k=1}^{I-1} \rho_k (u_k^{(I)})^2.$$

Alors, en faisant tendre I vers l'infini, on obtient $\theta_1 = \sum_{k \geq 1} \rho_k u_k^2$. (Les deux termes peuvent être infinis). Si on fait de même pour $\theta_i^{(I)}$, on obtiendra de même

$$\theta_i = \mathbb{E}_i(T_0 \mathbf{1}_{\text{Extinction}}) = (1 + U_i) \theta_1 - \sum_{k=1}^{i-1} \rho_k (U_i - U_k) u_k.$$

En utilisant l'expression de θ_1 et le fait que quand $U_\infty < \infty$,

$$u_k = \frac{U_\infty - U_k}{1 + U_\infty},$$

on obtient

$$\theta_i = u_i \sum_{k=1}^{i-1} \rho_k u_k (1 + U_k) + (1 + U_i) \sum_{k \geq i} \rho_k u_k^2.$$

Cette expression est aussi valable quand les probabilités d'extinction sont égales à 1. $\square$

4. Approximations continues : modèles déterministes et stochastiques

Nous pouvons observer que les calculs deviennent vite très compliqués pour les processus de naissance et mort que nous venons d'étudier et il peut être intéressant d'en avoir des approximations plus maniables. Quand la taille de la population initiale devient très grande, les taux de saut deviennent si grands que les temps entre les sauts sont infinitésimaux et tendent vers 0. Il est donc très difficile d'observer tous les événements de saut qui surviennent et dans la limite de très grande population, la dynamique de taille de la population va être proche d'un processus continu en temps. Dans ce paragraphe, nous allons introduire des approximations valables pour les grandes populations, soit déterministes, soit stochastiques, et retrouver ainsi des modèles classiques de dynamique des populations. Ces différentes approximations vont donner des résultats qualitativement différents pour le comportement en temps long de la population et vont ainsi nous permettre de réfléchir à la pertinence du choix d'un modèle.

4.1. Approximations déterministes — Équations malthusienne et logistique. Supposons que le processus de naissance et mort soit paramétré par le nombre $N \in \mathbb{N}$, au sens où N représente la taille du système qui suivant les cas, (et toutes ces interprétations sont liées entre elles de manière évidente), pourra décrire la taille de la population, l'extension du territoire ou la quantité de ressources disponibles.

Dans la suite de ce paragraphe, nous allons étudier le comportement asymptotique du processus de naissance et de mort quand $N \rightarrow \infty$. Les taux de naissance λ_i^N et de mort μ_i^N peuvent également dépendre de N . Pour obtenir une approximation raisonnable

du processus, nous allons le renormaliser par le poids $\frac{1}{N}$ et nous allons étudier le processus

$$X_t^N = \frac{1}{N} Z_t^N \in \frac{1}{N} \mathbb{N},$$

où Z_t^N désigne le processus de naissance et mort avec les taux λ_i^N et μ_i^N . Les états pris par le processus X^N sont alors de la forme i/N , $i \in \mathbb{N}$. Nous supposons tout d'abord que

$$(28) \quad \lim_{N \rightarrow \infty} X_0^N = \lim_{N \rightarrow \infty} \frac{1}{N} Z_0^N = x_0,$$

où la limite x_0 est supposée déterministe et la limite est une limite en loi.

Une première remarque, fondamentale, est que les sauts du processus de naissance et mort $(Z_t^N, t \geq 0)$ sont d'amplitude ± 1 . Ainsi, les sauts du processus $(X_t^N, t \geq 0)$ sont d'amplitude $\pm \frac{1}{N}$, et vont donc tendre vers 0 quand $N \rightarrow \infty$. Si le processus $(X_t^N, t \geq 0)$ converge vers un processus limite $(X_t, t \geq 0)$, on peut penser que *le processus $(X_t, t \geq 0)$ sera continu en temps*. Remarquons également que les valeurs possibles prises par le processus X pourront être n'importe quel réel positif.

Le taux de croissance est la quantité fondamentale pour comprendre le comportement en temps long de la population. Il est donné pour chaque i par $\lambda_i^N - \mu_i^N$.

Nous allons étudier deux cas particulièrement intéressants.

(1) Le cas du processus de naissance et mort linéaire : on a $\lambda_i^N = \lambda i$ et $\mu_i^N = \mu i = \mu x N$, où l'on a posé $x = \frac{i}{N}$.

Ainsi, pour tout $x \in \mathbb{R}$,

$$(29) \quad \lim_{N \rightarrow \infty, \frac{i}{N} \rightarrow x} \frac{1}{N} (\lambda_i^N - \mu_i^N) = r x, \quad \text{où } r = \lambda - \mu.$$

(2) Le cas du processus de naissance et mort logistique : on a

$$\lambda_i^N = \lambda i = \lambda x N$$

$$\text{et } \mu_i^N = \mu i + \frac{c}{N} i(i-1) = \mu x N + c x(Nx-1), \quad \text{avec } c > 0.$$

Ainsi, pour tout état $x \in \mathbb{R}$,

$$(30) \quad \lim_{\substack{N \rightarrow \infty \\ i/N \rightarrow x}} \frac{1}{N} (\lambda_i^N - \mu_i^N) = r x - c x^2, \quad \text{où } r = \lambda - \mu \text{ et } c > 0.$$

Le processus de naissance et mort linéaire est obtenu dans un cas où l'on ne suppose *pas d'interaction* entre les individus, ce qui peut être considéré comme irréaliste. Le comportement limite sera malthusien (voir Équation (32)), ce que l'observation de certaines populations stables contredit souvent.

Sous une hypothèse de ressource globale fixée, il y a en général *compétition entre les individus* (pour le partage des ressources), ce qui va accroître le taux de mort dans les grandes populations et permettre ainsi de réguler, en cas de taux de croissance positif, l'évolution exponentielle de la population. Chaque individu est en compétition avec les $i - 1$ autres individus de la population. La biomasse de chaque individu, qui est l'énergie qu'il peut consacrer à la compétition, est proportionnelle à ses ressources individuelles. Le processus de naissance et mort logistique prend en compte ce fait, avec une biomasse de la forme c/N . Le taux de croissance est quadratique en l'état de la population.

Remarquons que le choix d'un paramètre $c < 0$ peut aussi avoir un sens biologique : cela correspond à décrire des individus qui *coopèrent* : ils s'entraident pour subsister, et le terme quadratique est alors un terme qui accroît le taux de reproduction. Certains modèles plus sophistiqués décrivent des populations pour lesquels les individus coopèrent quand la taille de la population est inférieure à un certain seuil, et entrent en compétition quand la taille de la population dépasse ce seuil. Cet effet est appelé *effet Allee* (cf. Kot [21]).

Équation limite. Supposons que nous sommes dans l'un des deux cas décrits ci-dessus, c'est-à-dire que

$$(31) \quad \lim_{\substack{N \rightarrow \infty \\ i/N \rightarrow x}} \frac{1}{N} (\lambda_i^N - \mu_i^N) = H(x), \quad \text{avec } H(x) = \begin{cases} rx \\ \text{ou } rx - cx^2. \end{cases}$$

Étudions l'accroissement du processus $(X_t^N, t \geq 0)$ entre les temps t et $t + h$. En utilisant le Théorème 2.21, nous obtenons que pour tous $i \geq 1$ et $N \in \mathbb{N}$,

$$\begin{aligned} \mathbb{E}(Z_{t+h}^N - Z_t^N \mid Z_t^N = i) &= ((i + 1 - i)\lambda_i^N + (i - 1 - i)\mu_i^N)h + o(h) \\ &= (\lambda_i^N - \mu_i^N)h + o(h). \end{aligned}$$

De plus,

$$\text{Var}(Z_{t+h}^N - Z_t^N \mid Z_t^N = i) = (\lambda_i^N + \mu_i^N)h - (\lambda_i^N - \mu_i^N)^2 h^2 + o(h).$$

Ainsi, nous en déduisons que

$$\begin{aligned}\mathbb{E}(X_{t+h}^N - X_t^N | Z_t^N = i) &= \frac{1}{N}(\lambda_i^N - \mu_i^N)h + \frac{1}{N} o(h), \\ \text{Var}(X_{t+h}^N - X_t^N | Z_t^N = i) &= \frac{1}{N^2}(\lambda_i^N + \mu_i^N)h + \frac{1}{N^2} o(h)\end{aligned}$$

On va supposer ici (on peut le montrer) que les infiniment petits $o(h)$ apparaissant dans les formules ci-dessus le sont uniformément en N . Bien-sûr, cela demanderait une preuve, mais qui dépasse le cadre de ce texte. Si l'on accepte ce résultat, alors nous obtenons que quand N tend vers l'infini, le processus $(X_t^N, t \geq 0)$ converge vers un processus limite $(X_t, t \geq 0)$, qui est à trajectoires continues (car les sauts d'amplitude $\frac{1}{N}$ de X^N tendent vers 0) et vérifie : pour tout $h \in \mathbb{R}$

$$\begin{aligned}X_0 &= x_0, \\ \mathbb{E}(X_{t+h} - X_t | X_t) &= \int_t^{t+h} \mathbb{E}(H(X_s) | X_t) ds = H(X_t) h + o(h), \\ \text{Var}(X_{t+h} - X_t | X_t) &= o(h).\end{aligned}$$

Remarquons que les variances des accroissements sont nuls, et que la stochasticité disparaît quand N tend vers l'infini. En faisant tendre h vers 0, nous en déduisons alors que X est égal à son espérance, et est solution de l'équation différentielle

$$\frac{dX_t}{dt} = H(X_t) ; X_0 = x_0.$$

Nous obtenons ainsi que dans ce cas la limite en « grande population » du processus X^N initial se comporte comme l'unique solution de l'équation différentielle

$$(32) \quad \dot{x}(t) = H(x(t)) ; x(0) = x_0.$$

La taille Z_t^N de la population sera alors de l'ordre de $Nx(t)$. L'étude des équilibres de cette équation est liée à la fonction H .

Remarque 4.1. Si l'on veut une justification plus convaincante de la convergence en loi du processus X^N vers la solution H de (32), nous pouvons étudier la convergence des générateurs. Le générateur

de X^N , dans sa version opérateur (défini par (6)) et pour toute fonction f bornée de classe C^1 s'écrit

$$\begin{aligned} Q^N f(x) &= \sum_y Q^N(x, y)(f(y) - f(x)) \\ &= \lambda_i^N \left(f\left(x + \frac{1}{N}\right) - f(x) \right) + \mu_i^N \left(f\left(x - \frac{1}{N}\right) - f(x) \right) \\ &= \frac{(\lambda_i^N - \mu_i^N)}{N} f'(x) + o\left(\frac{1}{N}\right), \end{aligned}$$

qui converge vers $Qf(x) = H(x)f'(x)$. Nous reconnaissons le générateur d'un processus dégénéré, déterministe, solution de (32).

Ce calcul donne l'intuition de ce qu'est la limite des processus X^N . Pour montrer la convergence fonctionnelle des processus, il faut prouver la relative compacité des lois des X^N , ce qui nécessite des arguments de tension uniforme des lois qui dépassent largement le cadre de ce texte.

Équation malthusienne. Supposons que l'hypothèse (29) est satisfaite, à savoir que $H(x) = rx$. Alors, la limite en « grande population » est décrite par la solution de l'équation différentielle

$$\dot{x}(t) = r x(t) ; x(0) = x_0.$$

C'est l'équation malthusienne. Il est facile de décrire le comportement en temps long de la solution $x(t)$ en fonction du signe de r .

- $r > 0$, taux de croissance positif : $x(t) \rightarrow +\infty$. La population explose.
- $r < 0$, taux de croissance négatif : $x(t) \rightarrow 0$. La population s'éteint.
- $r = 0$ taux de croissance nul. La population est stationnaire.

Équation logistique. Supposons maintenant que l'hypothèse (30) est satisfaite. Alors, la limite en « grande population » dans ce modèle limite avec compétition est décrite par la solution de l'équation différentielle

$$(33) \quad \dot{x}(t) = x(t)(r - cx(t)) ; x(0) = x_0,$$

appelée l'équation logistique.

Cette équation est très intéressante et célèbre en dynamique des populations dans le cas où le taux de croissance r est positif mais où la compétition va entraîner une régulation de la population et l'empêcher d'exploser.

Si $r > 0$, le terme quadratique (dû à la compétition) entraîne que la population se stabilise en temps long en une solution non triviale. En effet, il est facile de voir que l'équation a deux équilibres : 0 et r/c , et que 0 est instable.

Ainsi, la solution de l'équation logistique converge quand $t \rightarrow \infty$, dès que $x_0 \neq 0$, vers la quantité $\frac{r}{c} \neq 0$ appelée capacité de charge. Il est important de souligner la différence de comportement en temps long entre

- ce modèle limite (grande population) et le processus stochastique en petite population, puisque nous avons vu au § 3.2 que le processus de naissance et de mort logistique s'éteint presque-sûrement.
- ce modèle logistique et le modèle malthusien.

La conclusion est que l'utilisation d'un tel modèle déterministe n'a de sens que sous certaines hypothèses de taille de population et ne prend pas en compte les variations stochastiques dues aux petits effectifs pour certaines populations. Ainsi, en écologie, si la population passe en-dessous d'un certain effectif, le modèle déterministe perd son sens et il est pertinent de considérer le modèle stochastique. Des travaux de recherche récents cherchent à définir le seuil de taille à partir duquel le modèle déterministe n'est plus adapté.

4.2. Approximation stochastique — Stochasticité démographique, Équation de Feller. Nous considérons toujours un modèle de processus de naissance et mort linéaire ou logistique. Nous allons maintenant supposer que les taux de naissance et de mort individuels sont de l'ordre de N . Cette hypothèse a un sens si nous considérons par exemple une population de très petits individus qui se reproduisent et meurent rapidement (des bactéries sur des éléphants). Plus précisément, nous supposons que les taux individuels de naissance et de mort sont respectivement de la forme

$$\hat{\lambda}_i^N = \gamma i N + \lambda_i^N \quad \text{et} \quad \hat{\mu}_i^N = \gamma i N + \mu_i^N,$$

où λ_i^N et μ_i^N sont choisis comme en (31). Ainsi,

$$(34) \quad \lim_{N \rightarrow \infty, \frac{i}{N} \rightarrow x} \frac{1}{N} (\hat{\lambda}_i^N - \hat{\mu}_i^N) = H(x)$$

$$(35) \quad \lim_{N \rightarrow \infty, \frac{i}{N} \rightarrow x} \frac{1}{N^2} (\hat{\lambda}_i^N + \hat{\mu}_i^N) = 2\gamma x,$$

où suivant les cas, $H(x) = rx$ ou $H(x) = rx - cx^2$. Par rapport à l'étude précédente, le seul calcul qui change est le calcul des variances.

Ici la limite des variances n'est pas nulle. Plus précisément, on obtient que

$$\text{Var}(X_{t+h} - X_t | X_t) = 2\gamma X_t h + o(h).$$

Rappelons que par ailleurs, $\mathbb{E}(X_{t+h} - X_t | X_t) = H(X_t)h + o(h)$. Nous supposons encore (28), en permettant à la limite X_0 d'être éventuellement aléatoire. On peut alors montrer (mais cela dépasse mathématiquement le cadre de ces notes) que la suite de processus $(X_t^N, t \geq 0)$ converge vers le processus $(X_t, t \geq 0)$ solution de l'équation différentielle stochastique

$$(36) \quad dX_t = H(X_t)dt + \sqrt{2\gamma X_t} dB_t ; X_0,$$

avec $H(x) = rx$ ou $H(x) = rx - cx^2$. Nous aurons alors

- Cas linéaire :

$$(37) \quad dX_t = r X_t dt + \sqrt{2\gamma X_t} dB_t ; X_0.$$

- Cas logistique :

$$(38) \quad dX_t = (r - c X_t)X_t dt + \sqrt{2\gamma X_t} dB_t ; X_0.$$

Dans les deux cas, $(B_t, t \geq 0)$ désigne un mouvement brownien. L'équation différentielle stochastique (37) est appelée équation de Feller, l'équation (38) est appelée équation de Feller logistique.

Il est difficile de dire en quelques mots ce qu'est le mouvement brownien. Une manière intuitive de l'introduire est de le voir comme une limite (en N) de marches aléatoires, où la marche est centrée et saute de $\pm 1/\sqrt{N}$ à tous les temps $1/N$. À la limite, on obtiendra un processus ayant des mouvements très erratiques et décorrélés. Ce processus est à trajectoires continues mais dérivables nulle part. La définition de la solution d'une équation différentielle stochastique demande donc d'avoir développé un calcul intégral spécifique par rapport à ce mouvement brownien, puisque que l'on ne peut pas généraliser une notion de calcul intégral classique. C'est l'objet du calcul stochastique introduit par Itô (1944).

Nous avons par notre étude, construit des solutions des équations de Feller par approximations. Nous pouvons également montrer que la solution de l'équation de Feller (37) est unique dans l'espace des processus de carré intégrable. Pour l'équation de Feller logistique, c'est plus délicat car il y a un terme quadratique, et nous n'aborderons pas cette question ici.

Remarque 4.2. Si l'on veut une justification plus convaincante de la convergence en loi du processus X^N vers la solution H de (32),

nous pouvons étudier la convergence des générateurs. Le générateur de X^N , dans sa version opérateur (défini par (6)) et pour toute fonction f bornée de classe C^1 s'écrit

$$\begin{aligned} Q^N f(x) &= \sum_y Q^N(x, y)(f(y) - f(x)) \\ &= \hat{\lambda}_i^N \left(f\left(x + \frac{1}{N}\right) - f(x) \right) + \hat{\mu}_i^N \left(f\left(x - \frac{1}{N}\right) - f(x) \right) \\ &= \frac{(\lambda_i^N - \mu_i^N)}{N} f'(x) + \frac{1}{2N^2} (\hat{\lambda}_i^N + \hat{\mu}_i^N) + o\left(\frac{1}{N}\right), \end{aligned}$$

qui converge vers $Qf(x) = H(x)f'(x) + \gamma(x)f''(x)$. Nous reconnaissons le générateur du processus (36).

Ainsi, nous avons introduit et justifié différents modèles, probabilistes ou déterministes, continus en temps ou à saut, qui décrivent la dynamique de la même population dans des échelles de taille et de temps différentes. Ces modèles ont des comportements asymptotiques très différents. Si nous nous concentrons sur le modèle logistique :

- Le processus de naissance et mort logistique décrit une petite population. Ce modèle décrira de petites populations qui sont soumises aux fluctuations aléatoires. Le processus va tendre vers 0 en temps long. Nous avons obtenu en ce cas le temps moyen d'extinction comme somme d'une série.

- Le modèle déterministe : l'équation logistique. Celui-ci est une approximation en grande population du processus de naissance et mort. La solution de l'équation logistique converge quand le temps tend vers l'infini vers une limite non nulle, appelée capacité de charge, qui décrit l'état stationnaire de la population. Ce modèle a un sens si l'on étudie une grande population, qui bien qu'aléatoire, est approchée par cette approximation déterministe. La probabilité que le processus de naissance et mort s'éloigne de la capacité de charge est petite mais non nulle et peut être quantifiée par un théorème de grandes déviations.

- L'équation différentielle stochastique de Feller logistique. À partir du même modèle microscopique que précédemment, dans une hypothèse de grande population, mais sous l'hypothèse que les taux de naissance et de mort sont très grands. Ce modèle est pertinent si l'on étudie des populations très petites et en grand nombre, qui se reproduisent et meurent très rapidement (populations d'insectes ou de bactéries par exemple). Le « bruit » créé par les sauts permanents dus aux naissances et aux morts est tellement important qu'il

va subsister à la limite. C'est ce qui explique l'apparition des termes stochastiques browniens et l'apparition d'une nouvelle stochasticité démographique. Dans ce cas, on peut montrer par des arguments de calcul stochastique que le processus converge presque-sûrement vers 0 et étudier la loi du temps d'atteinte de 0.

4.3. Les modèles proie-prédateur, systèmes de Lotka-Volterra. Comme dans le cas de populations monotypes, on peut développer des modèles de processus de branchement ou de naissance et de mort multi-types en temps continu. Nous nous intéressons ici au cas qui prend en compte les interactions entre les sous-populations des deux types.

Nous allons définir, pour une population initiale de taille N ,

- $r_i^{1,N}$: taux de croissance de la sous-population de type 1 dans l'état i ,
- $r_i^{2,N}$: taux de croissance de la sous-population de type 2 dans l'état i ,
- $c_{1,1}/N > 0$: taux de compétition entre deux individus de type 1,
- $c_{1,2}/N > 0$: taux de compétition d'un individu de type 2 sur un individu de type 1,
- $c_{2,1}/N > 0$: taux de compétition d'un individu de type 1 sur un individu de type 2,
- $c_{2,2}/N > 0$: taux de compétition entre deux individus de type 2.

Comme dans le cas monotype, nous supposons que pour tout état x ,

$$(39) \quad \lim_{\substack{N \rightarrow \infty \\ i/N \rightarrow x}} \frac{1}{N} r_i^{1,N} = r_1 x ; \quad \lim_{\substack{N \rightarrow \infty \\ i/N \rightarrow x}} \frac{1}{N} r_i^{2,N} = r_2 x,$$

où r_1 et r_2 sont deux nombres réels strictement positifs, ce qui veut dire qu'en l'absence de toute compétition, les deux populations auraient tendance à se développer à vitesse exponentielle.

Quand N tend vers l'infini et en adaptant les arguments de la Section 4.1, nous pouvons montrer que le processus de naissance et mort $(\frac{1}{N} Z_t^N, t \geq 0) = ((\frac{1}{N} Z_t^{1,N}, \frac{1}{N} Z_t^{2,N}), t \geq 0)$, composé des deux sous-processus décrivant les tailles des sous-populations de type 1 et de type 2, (renormalisées par $1/N$), converge vers la solution déterministe $(x(t), t \geq 0) = ((x_1(t), x_2(t)), t \geq 0)$ du système suivant :

$$(40) \quad dx_1(t) = r_1 x_1(t) - c_{1,1} (x_1(t))^2 - c_{1,2} x_1(t) x_2(t),$$

$$(41) \quad dx_2(t) = r_2 x_2(t) - c_{2,1} x_1(t) x_2(t) - c_{2,2} (x_2(t))^2.$$

Ces systèmes ont été beaucoup étudiés par les biologistes théoriciens et par les spécialistes de systèmes dynamiques. Ils sont connus sous le nom de systèmes de Lotka-Volterra. Bien-sûr, on peut généraliser l'hypothèse (39) comme au § 4.1 ou considérer des paramètres $c_{ij} > 0$ qui peuvent modéliser de la coopération et obtenir ainsi un système dynamique beaucoup plus compliqué. Il existe aussi une version stochastique de ce modèle où l'on peut ajouter à chaque équation un terme de la forme $\sqrt{\gamma_i} X_i(t) dB_i(t)$, où B_i est un mouvement brownien.

Un cas très célèbre de système dynamique est le modèle de proie-prédateur. Le modèle historique de prédation est dû à Volterra (1926) et de manière presque contemporaine à Lotka. Imaginons que les deux types des sous-populations sont respectivement une proie (un lapin) et un prédateur de cette proie (un renard). Faisons les hypothèses suivantes :

- En l'absence de prédateurs, l'effectif de la population de proies croît exponentiellement.
- En l'absence de proies, l'effectif de la population de prédateurs décroît exponentiellement.
- Les taux de disparition des proies et de croissance des prédateurs sont proportionnels au nombre de rencontres entre une proie et un prédateur.

On a alors le modèle particulier suivant :

$$(42) \quad dx_1(t) = \alpha_1 x_1(t) - \beta_1 x_1(t)x_2(t),$$

$$(43) \quad dx_2(t) = -\alpha_2 x_2(t) + \beta_2 x_1(t)x_2(t),$$

où les paramètres α_1 , α_2 , β_1 et β_2 sont positifs. Pour l'étude de ces modèles, nous renvoyons en particulier au livre de Jacques Istas [15]. Voir aussi Renshaw [28], Kot [21].

4.4. Extension. Les modèles probabilistes développés actuellement pour modéliser la biodiversité et les problématiques écologiques sont construits à partir des processus de branchement que nous venons d'étudier. Ces modèles sont dits « individu-centrés » puisqu'ils prennent en compte les comportements individuels, en termes de reproduction et de mort. L'étape suivante est, non seulement de compter les individus, mais aussi de tenir compte de certaines caractéristiques de ces individus, génétiques, spatiales ou liées à leur âge, et d'intégrer les lois de l'hérédité dans la reproduction en prenant en compte l'apparition de mutations. Cette structure sur la population est très riche. Supposons que l'on associe à l'individu un paramètre

quantitatif (réel) qui résume certains caractères génétiques, comme par exemple la taille à la naissance ou l'aptitude à consommer une certaine ressource. Nous appellerons ce paramètre un type. À chaque instant t , il y a $N(t)$ individus qui sont caractérisés par les types $(X_1(t), \dots, X_{N(t)}(t))$. Or comme $N(t)$ varie, la taille du vecteur de traits varie. Le bon point de vue est alors de considérer des processus à valeurs mesures :

$$t \longrightarrow \sum_{i=1}^{N(t)} \delta_{X_i(t)},$$

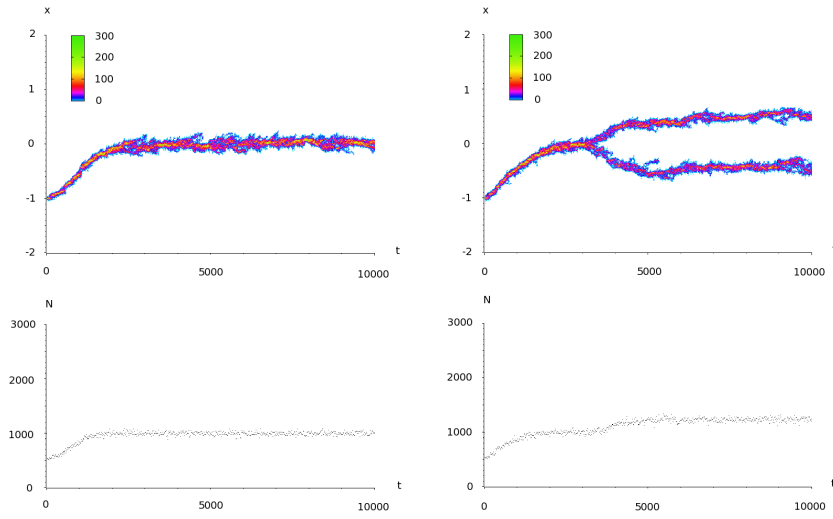
où δ_x désigne la mesure de Dirac en x . Cela signifie que

$$\int_{\mathbb{R}} f(x) \sum_{i=1}^{N(t)} \delta_{X_i(t)}(dx) = \sum_{i=1}^{N(t)} f(X_i(t)).$$

Dans ce modèle, si un individu est caractérisé par un paramètre x , son taux de reproduction et son taux de mort peuvent dépendre de ce paramètre x . De plus, la compétition entre deux individus sera modélisée par une fonction des types des individus.

Nous allons conclure ce texte par un exemple de tel modèle développé dans Champagnat-Ferrière-Méléard [5] ou Champagnat-Méléard [6]. Cet exemple concerne un modèle introduit par Dieckmann et Doebeli [9] pour comprendre (par exemple) la diversification des espèces de Pinson ramenées par Darwin des Galapagos. Dans ce modèle, le paramètre x est un nombre réel qui quantifie la taille (moyenne) du bec d'une certaine espèce d'oiseau. En recentrant les valeurs, nous supposons que $x \in [-2, 2]$ et que pour un individu de type x , le taux de naissance sera $b(x) = \exp(-x^2/2\sigma_b^2)$. Quand il y a une naissance, avec probabilité $1 - p$, le descendant hérite du même paramètre génétique x que son ancêtre. Avec probabilité p , une mutation a lieu et le paramètre du descendant vaut $x + h$, où h est tiré suivant une loi normale centrée et de variance σ^2 . De plus, les individus sont soumis à une compétition pour le partage de ressources. Ainsi, si la population est décrite par la mesure $\sum_{j=1}^N \delta_{x_j}$, le taux de mort d'un individu de type x_i sera donné par $\sum_{j=1}^N \exp(-(x_i - x_j)^2/2\sigma_c^2)$. Nous allons supposer qu'initialement tous les individus ont le même type (population monomorphe), ici $x = -1$. Les mutations vont apporter de la variabilité dans la population. La compétition va avoir tendance à faire mourir des individus dont les types génétiques sont proches. Sur le modèle de taille de bec, cette hypothèse est compréhensible : plus les tailles de becs sont proches, plus les oiseaux ont tendance à se nourrir des

mêmes graines et plus la limitation des ressources aura d'impact. La sélection naturelle a tendance à sélectionner les individus les mieux adaptés. Comme le taux de croissance sans compétition est maximum pour $x = 0$, nous pouvons intuitivement penser que les individus de paramètre proche de 0 vont être favorisés puisqu'ils vont se reproduire plus. On pourrait imaginer qu'ensuite, la population atteint un certain équilibre.



(a) $p = 0.1$, $K = 1000$, $\sigma = 0.01$, $\sigma_b = 0.9$, $\sigma_\alpha = 1.0$. (b) $p = 0.1$, $K = 1000$, $\sigma = 0.01$, $\sigma_b = 0.9$, $\sigma_\alpha = 0.7$.

FIGURE 4.

Les figures ci-dessus montrent que cela n'est pas toujours le cas à cause de la compétition locale. Ces figures présentent des simulations du processus de population avec 1000 individus au temps 0 ayant tous le type $x = -1$. L'abscisse est l'axe des temps et l'ordonnée est l'axe des x pour les images du haut et la taille de population pour les images du bas. Comme il y a beaucoup d'individus, on observe en particulier à chaque instant t un nuage de points qui décrit les types des individus. Nous voyons différents types d'images, dépendant des paramètres σ_b et σ_c choisis. Dans la Figure 4-(b), la population se décompose en deux groupes distincts caractérisés par des paramètres très différents. On obtient donc, dans une très grande échelle de temps, l'apparition d'une diversification de la population

créée uniquement par la variabilité des individus à la naissance et par la sélection naturelle. Ce phénomène, appelé branchement évolutif, a été observé dans de nombreux modèles de biologie. Dans notre exemple, il apparaît quand $\sigma_b > \sigma_c$. Comme dans ce cas, la portée d'interaction σ_c est petite, la population « a intérêt », pour mieux se développer, à se diviser en deux sous-groupes de paramètres proches de 0 mais suffisamment différents pour ne plus interagir et se détruire. Dans le cas de la Figure 4-(a), la portée d'interaction σ_c est grande, et il faudrait que les types des sous-groupes soient très différents de 0 pour que la compétition ne joue plus entre les groupes. Mais dans ce cas, le taux de croissance serait trop loin de son maximum. C'est pourquoi la population n'a pas intérêt à se diversifier.

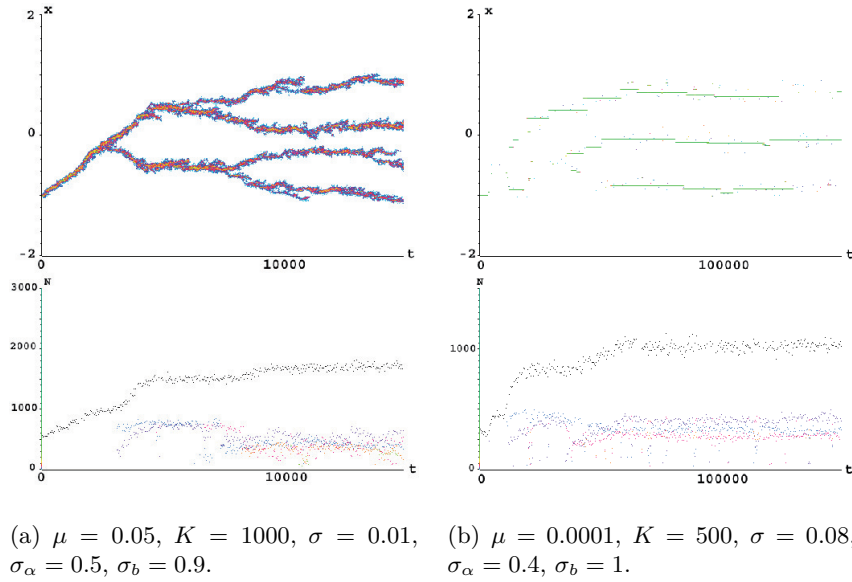


FIGURE 5.

La Figure 5 montre que ces équilibres évolutifs sont tous des états transitoires et que d'autres branchements peuvent avoir lieu, dans des échelles de temps plus longues.

Index

- écologie, 2
- équation de Chapman-Kolmogorov, 8
- équation de Feller, 43
- équation de Feller logistique, 43
- équation de Fokker-Planck, 20
- équation de Kolmogorov progressive, 20
- équation de Kolmogorov rétrograde, 19
- équation logistique, 41
- équation malthusienne, 41
- chaîne de Markov en temps continu, 7
- Chaîne de Markov incluse, 20
- fonction aléatoire de comptage, 9
- générateur infinitésimal d'un processus markovien de saut, 17
- modèle de proie-prédateur, 46
- processus de branchement binaire, 22
- processus de branchement en temps continu, 21
- processus de naissance et mort, 29
- processus de naissance et mort avec immigration, 30
- processus de naissance et mort linéaire, 30
- processus de naissance et mort logistique, 30
- processus de Poisson, 10
- processus de Poisson composé, 15
- processus de saut, 6
- processus de Yule, 30
- processus markovien de saut, 7
- processus ponctuel, 9
- stochasticité démographique, 45
- systèmes de Lotka-Volterra, 46
- taux de saut, 17
- taux de transition, 18

Références

- [1] L.J.S. Allen. *An Introduction to Stochastic Processes with Applications to Biology*. 2^e édition. CRC Press, Chapman & Hall/CRC. 2011
- [2] E.S. Allman, J.A. Rhodes. *Mathematical Models in Biology : An Introduction*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, U.K., 2004.
- [3] K.B. Athreya, P.E. Ney. *Branching Processes*, Springer 1972.
- [4] N. Bacaer. *Histoires de mathématiques et de populations*. Le sel et le fer, Cassini, 2008.
- [5] Champagnat, N. ; Ferrière, R. ; Méléard, S. : From individual stochastic processes to macroscopic models in adaptive evolution. *Stoch. Models* 24, suppl. 1, 2–44 (2008).
- [6] Champagnat, N. ; Méléard, S. : Polymorphic evolution sequence and evolutionary branching, *Probability Theory and Related Fields* 151, 45–94 (2011).
- [7] F. Comets, T. Meyre. *Calcul stochastique et modèles de diffusion*, Dunod, 2006.
- [8] J.F. Delmas, B. Jourdain. *Modèles aléatoires : applications aux sciences de l'ingénieur et du vivant*, Springer, 2006.
- [9] U. Dieckmann and M. Doebeli. On the origin of species by sympatric speciation. *Nature* 400, 354–357, (1999).

- [10] S.N. Ethier, T.G. Kurtz. *Markov Processes, Characterization and Convergence*, New York, 1986.
- [11] W. Feller. *An introduction to Probability Theory and its Applications*, Wiley, 1957.
- [12] C. Graham. *Chaînes de Markov*, Dunod, 2008.
- [13] P. Haccou, P. Jagers, V.A. Vatutin. *Branching Processes : Variation, growth and extinction of populations*, Cambridge University Press, 2005.
- [14] N. Ikeda, S. Watanabe. *Stochastic Differential Equations and Diffusion Processes*, 2^e édition, North-Holland Publishing Company, 1989.
- [15] J. Istas. *Introduction aux modélisations mathématiques pour les sciences du vivant*. Springer, 2000.
- [16] J. Jacod, P. Protter. *L'essentiel en théorie des probabilités*. Cassini, 2002.
- [17] I. Karatzas, S.E. Shreve : *Brownian Motion and Stochastic Calculus*, 2^e édition Springer, 1998.
- [18] S. Karlin, H.M. Taylor. *A First Course in Stochastic Processes*, Academic Press, 1975.
- [19] S. Karlin, H.M. Taylor. *A Second Course in Stochastic Processes*, Academic Press, 1981.
- [20] M. Kimmel, D.E. Axelrod. *Branching Processes in Biology*, Springer, 2002.
- [21] M. Kot. *Elements of Mathematical Biology*, Cambridge, 2001.
- [22] S. Méléard. *Aléatoire : Introduction à la théorie et au calcul des probabilités*. Éditions de l'École Polytechnique, 2010.
- [23] M. Métivier. *Notions fondamentales de la théorie des probabilités*, Dunod, 1972.
- [24] J. Neveu. *Bases mathématiques du calcul des probabilités*, 2^e édition, Masson, 1970.
- [25] J. Neveu. *Martingales discrètes*, Masson, 1972.
- [26] E. Pardoux, *Processus de Markov et Applications*, Dunod, 2007.
- [27] P.E. Protter. *Stochastic Integration and Differential Equations*, 2^e édition, Springer, 2004.
- [28] E. Renshaw. *Modelling Biological Populations in Space and Time*, Cambridge University Press, 1991.
- [29] D. Revuz, M. Yor. *Continuous Martingales and Brownian Motion*. Springer, 1991.
- [30] T. Tully. *A quoi sert de vieillir ? La recherche*, 2007.

