Chapitre 3

Dynamique des populations

Le hasard des événements viendra troubler sans cesse la marche lente, mais régulière de la nature, la retarder souvent, l'accélérer quelquefois. Condorcet (1743 - 1794), Esquisse d'un tableau historique des progrès de l'esprit humain.

Les processus de vie et de mort et les processus de branchement sont des modèles fondamentaux en dynamique des populations. Nous souhaitons ici étudier, à travers certains modèles probabilistes, les variations, la croissance, ou l'extinction d'une population. De nombreux domaines de biologie sont concernés par ces modèles : biologie des populations, cinétique des cellules, croissance bactériologique, réplication de l'ADN. Les questions posées sont les suivantes : pourquoi les extinctions de familles, de populations locales, d'espèces sont-elles si fréquentes ? Sont-elles conséquences de catastrophes ou de changements environnementaux externes aux populations, ou aussi liées à des comportements intrinsèques des populations ? Si tel est le cas, comment est-ce compatible avec la fameuse loi de croissance exponentielle malthusienne en cas de ressources importantes ? Y a-t-il une dichotomie entre croissance exponentielle et extinction ? ou des formes plus lentes de croissance ? Comment évolue la population si elle persiste en temps long ? Se stabilise-t-elle ?

Dans la suite, le terme de **population** désignera très généralement un ensemble d'individus, un **individu** pouvant tout aussi bien désigner une bactérie, un être humain porteur d'une certaine maladie, un éléphant...

Nous allons tout d'abord étudier les modèles à temps discret, décrivant principalement des dynamiques de généalogies, et rappeler en particulier les principaux résultats satisfaits par le processus de Bienaymé-Galton-Watson. Puis nous nous intéresserons aux processus de naissance et de mort en temps continu.

3.1 Processus de population en temps discret

3.1.1 Chaînes de Markov de vie et de mort

Dans les modèles en temps discret, le temps est en général exprimé en nombre de générations, mais peut aussi dans certains cas correspondre simplement à une discrétisation simple du temps continu. La variable X_n est l'effectif de la population à la génération n, et est donc à valeurs dans $\mathbb{N}$.

Nous étudierons le modèle général suivant. Si nous supposons qu'à un instant n, la population est de taille m ($X_n = m$), alors chaque individu vivant à la génération n

- meurt lorsque l'on passe de la génération n à la génération $n+1$,
- donne alors naissance à un nombre aléatoire de descendants, **indépendamment** des autres individus.
  On suppose de plus que les variables "nombre de descendants" ont une loi qui ne dépend pas de l'individu de la n-ième génération dont les descendants sont issus, mais qui peut éventuellement dépendre de m. On la note $Q^m = (q_i^m, i \in \mathbb{N})$. Ainsi, q_i^m est la probabilité qu'un individu issu d'une population de taille m donne naissance, à la génération suivante, à i individus.
- En outre, il y a possibilité d'immigration d'un nombre aléatoire d'individus, indépendamment du processus de naissance et mort, dont la loi $\eta^m = (\eta_j^m, j \in \mathbb{N})$ peut aussi dépendre de m. Ainsi η_j^m désigne la probabilité qu'un nombre j de migrants rejoigne une population de taille m à la génération suivante. Lorsque les migrants sont arrivés, ils se reproduisent et meurent comme les "anciens".

Construction de la chaîne : On se donne sur un espace $(\Omega, \mathcal{A})$ une famille de variables aléatoires à valeurs entières

$$(X_0, (Y_{n,m,k})_{n,m,k\geq 0}, (Z_{n,m})_{n,m\geq 0}).$$

La variable aléatoire X_0 modélise le nombre d'individus au temps 0, $Y_{n,m,k}$ le nombre d'enfants du k-ième individus de la n-ième génération, si le nombre total d'individus de cette génération est m, et $Z_{n,m}$ modélise le nombre de migrants arrivant à la $(n+1)$-ième génération, sous la même hypothèse $X_n = m$.

Définition 3.1.1 *Pour chaque probabilité μ sur $\mathbb{N}$, on note $\mathbb{P}_\mu$ l'unique probabilité sur l'espace $(\Omega, \mathcal{A})$ sous laquelle ces variables sont **indépendantes** et telles que*

- *X_0 est de loi μ.*
- *Pour chaque n, m, k, la variable aléatoire $Y_{n,m,k}$ est de loi Q^m.*
- *Pour chaque n, m, la variable aléatoire $Z_{n,m}$ est de loi η^m.*

Partant de X_0, on définit donc les variables aléatoires X_n par récurrence :

$$X_{n+1} = \sum_{k=1}^{m} Y_{n,m,k} + Z_{n,m} \quad si \quad X_n = m, \quad pour \ \ m \in \mathbb{N}, \tag{3.1.1}$$

avec la convention qu'une somme "vide" vaut 0.

On note $\mathbb{P}_i$ la probabilité lorsque μ est la masse de Dirac en i : cela veut dire que l'on part de $X_0 = i$ individus.

On remarque que X_{n+1} est fonction de X_n et des variables $(Y_{n,m,k}, Z_{n,m}, m, k \geq 0)$. Il est alors clair , à cause des propriétés d'indépendance, que $(X_n)_n$ est une chaîne de Markov. La probabilité de transition est donnée par

$$P_{ij} = \mathbb{P}(X_{n+1} = j | X_n = i) = \sum_{k_1,k_2,\ldots,k_i,r \in \mathbb{N}, k_1+\cdots+k_i+r=j} q^i_{k_1} q^i_{k_2} \cdots q^i_{k_i} \eta^i_r. \tag{3.1.2}$$

Définition 3.1.2 *1) Lorsque les probabilités Q^i et η^i sont indépendantes de i, on dit que la dynamique de la population est* ***densité-indépendante****. Dans le cas contraire, on dira que la dynamique de la population est* ***densité-dépendante****.*

2) On dit qu'il n'y a pas d'immigration lorsque $\eta^m_0 = 1$, c'est à dire que η^m est la masse de Dirac en 0 *pour tout m. La population est alors une* ***population isolée****.*

On étudiera tout d'abord des modèles de population densité-indépendante et sans immigration. Dans ce cas, la loi de reproduction ne dépend pas du nombre d'individus présents. Ce modèle ne peut être réaliste que dans des situations de ressources infinies. En effet, dans ce cas, les individus ne sont pas en compétition pour survivre et chacun peut se reproduire librement et indépendamment des autres. En revanche, si les ressources (alimentaires par exemple) sont limitées, alors les individus vont entrer en compétition et le nombre d'individus de la population va avoir un effet sur la loi de reproduction. Cette densité-dépendance va introduire de la non-linéarité dans les modèles mathématiques.

On peut aussi compliquer le modèle de façon à décrire la dynamique de plusieurs sous-populations en interaction, ou en compétition. Donnons deux exemples.

Exemple 3.1.3 *Deux populations en interaction.* Dans cet exemple, on considère une population formée d'individus de deux types $a = 1$ ou $a = 2$. Il n'y a pas d'immigration. La génération n comprend $X^{(1)}_n$ individus de type 1, et $X^{(2)}_n$ individus de type 2. La loi de reproduction d'un individu de type 1, [resp 2], dans une population de m_1 individus de type 1 et m_2 individus de type 2, est la probabilité $Q^{m_1,m_2}_1 = (Q^{m_1,m_2}_{1,i})_{i\in\mathbb{N}}$, [resp. $Q^{m_1,m_2}_2 = (Q^{m_1,m_2}_{2,i})_{i\in\mathbb{N}}$].
Considérons alors une suite de variables aléatoires $(Y^a_{n,m_1,m_2,k}; n, m_1, m_2, k \in \mathbb{N}, a = 1 \text{ ou } 2)$ indépendantes entre elles et de loi Q^{m_1,m_2}_a. Introduisons également les effectifs initiaux $X^{(1)}_0$ de type 1 et $X^{(2)}_0$ de type 2.

On pose alors, pour $a = 1$ ou $a = 2$,

$$X^{(a)}_{n+1} = \sum_{k=1}^{m_a} Y^a_{n,m_1,m_2,k} \quad \text{si } X^{(1)}_n = m_1,\ X^{(2)}_n = m_2, \quad \text{pour tous} \quad m_1, m_2 \in \mathbb{N}.$$

Le processus $(X_n^{(1)}, X_n^{(2)})$ est une chaîne de Markov à valeurs dans $\mathbb{N}^2$, de matrice de transition

$$\begin{aligned} P_{(i_1,i_2)(j_1,j_2)} &= \mathbb{P}(X_{n+1}^{(1)} = j_1, X_{n+1}^{(2)} = j_2 | X_n^{(1)} = i_1, X_n^{(2)} = i_2) \\ &= \sum_{k_1+\cdots+k_{i_1}=j_1; r_1+\cdots+r_{i_2}=j_2} \prod_{l=1}^{i_1} Q_{1,k_l}^{i_1,i_2} \prod_{m=1}^{i_2} Q_{2,r_m}^{i_1,i_2}. \end{aligned}$$

Exemple 3.1.4 *Population isolée avec mutation.* La situation est la même que dans l'exemple 3.1.3, sauf que chaque descendant d'un individu de type 1 (resp. de type 2) peut "muter" et donc devenir de type 2 (resp. de type 1) avec la probabilité α_1 (resp. α_2), les mutations étant indépendantes de tout le reste. La chaîne $(X_n^{(1)}, X_n^{(2)})$ est encore markovienne, de matrice de transition donnée par

$$P_{(i_1,i_2)(j_1,j_2)} = \sum_{A(i_1,i_2,j_1,j_2)} \prod_{l=1}^{i_1} Q_{1,k_l}^{i_1,i_2} \binom{k_l}{k'_l} \alpha_1^{k'_l} (1-\alpha_1)^{k_l - k'_l} \prod_{m=1}^{i_2} Q_{1,r_m}^{i_1,i_2} \binom{r_m}{r'_m} \alpha_2^{r'_m} (1-\alpha_2)^{r_m - r'_m}$$

où $A(i_1, i_2, j_1, j_2)$ est l'ensemble des familles d'entiers $((k_l, k'_l, r_m, r'_m), l = 1, \cdots, i_1;\ m = 1, \cdots, i_2)$ telles que $0 \leq k'_l \leq k_l$ et $0 \leq r'_m \leq r_m$, avec $j_1 = (k_1 - k'_1) + \cdots + (k_{i_1} - k'_{i_1}) + r'_1 + \cdots + r'_{i_2}$ et $j_2 = k'_1 + \cdots + k'_{i_1} + (r_1 - r'_1) + \cdots + (r_{i_2} - r'_{i_2})$.

On peut encore compliquer les modèles, en supposant par exemple une reproduction sexuée, avec des individus mâles et femelles.

Les problèmes qui se posent alors naturellement concernent le comportement de la chaîne $(X_n)_n$ quand n tend vers l'infini . Par exemple, y a-t-il extinction de la population ($X_n \to 0$) ou un régime stationnaire (X_n converge en un certain sens) ou une "explosion" de la population ($X_n \to +\infty$), pour une population simple, ou extinction de l'un des types pour une population à deux types. Si $(X_n)_n$ tend vers l'infini, peut-on trouver une normalisation convenable (une suite a_n tendant vers 0) telle que $a_n X_n$ converge ? Cela donne un ordre de grandeur de la taille de la population et de la vitesse de convergence. D'autres problèmes plus complexes peuvent se poser. Par exemple, que se passe-t-il lorsque l'on étudie le comportement de la population conditionnellement au fait qu'elle n'est pas éteinte à l'instant n ? C'est l'objet de la quasi-stationnarité qui donne un sens mathématique à des stabilités avant extinction de la population.

Nous n'allons pas pouvoir aborder ces problèmes dans toute leur généralité. Nous allons tout d'abord les développer dans le cadre le plus simple de chaîne de Bienaymé-Galton-Watson.

3.1.2 La chaîne de Bienaymé-Galton-Watson

La chaîne de vie et de mort la plus simple est la chaîne de Bienaymé-Galton-Watson que nous abrégerons en BGW. C'est une chaîne sans immigration, densité-indépendante. On a

$$Q^m = Q \quad \text{pour tout m}$$

et η^m est la masse de Dirac en 0. Par suite, on étudie l'évolution du nombre X_n d'individus de cette population au cours des générations successives $n = 0, 1, 2, \ldots$ en supposant que chacun des X_n individus de la n-ième génération engendre un nombre aléatoire $Y_{n,k}$ d'enfants ($1 \leq k \leq X_n$) de sorte que

$$X_{n+1} = \sum_{k=1}^{X_n} Y_{n,k} \qquad (n \geq 0)\ . \tag{3.1.3}$$

Les variables aléatoires $Y_{n,k}$ sont supposées indépendantes entre elles et de même loi. Cette loi, qui est la loi d'une variable générique Y, est une probabilité sur $\mathbb{N}$, définie par $(q_k, k \in \mathbb{N})$ et caractérisée par la fonction génératrice $g(s) = \mathbb{E}(s^Y) = \sum_k q_k s^k$. Dans toute la suite, nous excluons le cas $g(s) \equiv s$.

La figure 3.1 représente les individus des générations 0 à 3, lorsque $X_0 = 1,\ Y_{0,1} = 2,\ Y_{1,1} = 3,\ Y_{1,2} = 1,\ Y_{2,1} = 2,\ Y_{2,2} = 0, Y_{2,3} = 1,\ Y_{2,4} = 3$. Cette figure représente un arbre aléatoire.

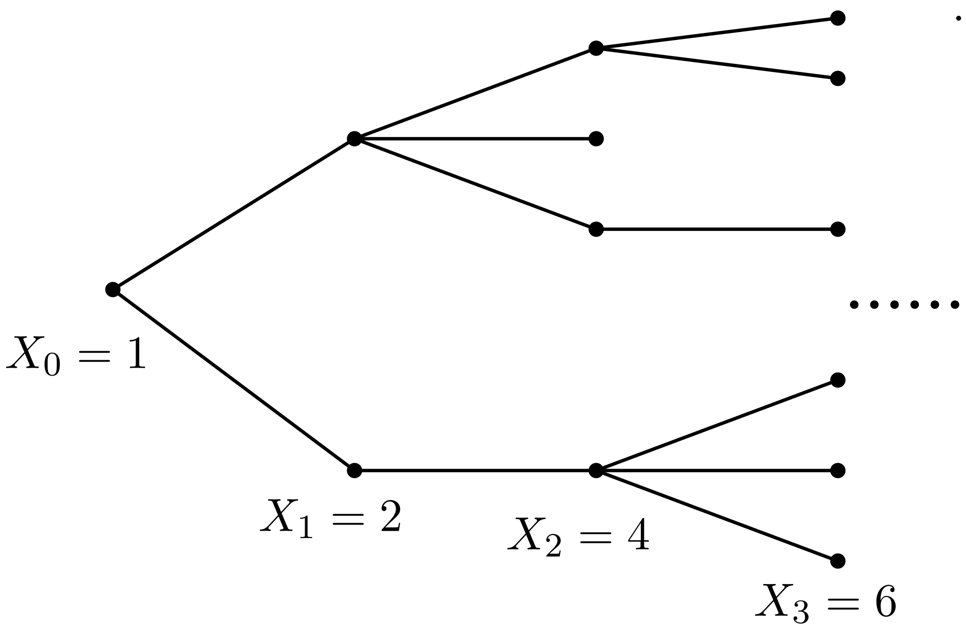

FIG. 3.1 – L'arbre généalogique du processus de branchement

Ce processus est le prototype le plus simple de processus de branchement, défini à temps discret et espace d'états discret. La première étude sur ces processus de branchement a été motivée par l'étude de la survivance des noms des familles des aristocrates anglais, et plus précisément par l'étude de la non-extinction des descendants mâles qui seuls transmettaient le nom. Le modèle est ainsi le suivant : N hommes adultes d'une nation qui portent tous des noms de famille différents partent coloniser un pays. On suppose qu'à chaque génération, la proportion d'hommes qui ont k garçons est q_k, $k \in \mathbb{N}$.

De nombreux phénomènes de dynamique de populations peuvent en fait être modélisés par ce type de processus, dont la description est simple, mais qui présentent néanmoins un comportement non trivial. Le modèle décrit aussi bien la croissance d'une population de cellules, ou encore d'une épidémie dans une population, ou la réplication d'une molécule d'ADN en génétique. Considérons par exemple (voir Kimmel-Axelrod [15], Delmas-Jourdain) une macro-molécule d'ADN qui consiste en une chaîne de N nucléotides. En une unité de temps, cette chaîne est répliquée, chaque nucléotide étant copié de façon correcte avec probabilité p et indépendamment des autres nucléotides. A l'issue de la réplication, la molécule est détruite avec probabilité q ou bien donne naissance à deux molécules avec probabilité $1-q$. On s'intéresse alors à la probabilité de disparition de la population de macro-molécules correctes. Elle est égale à la probabilité d'extinction d'un nom de famille dans le cas où $q_0 = q$ (destruction), $q_1 = (1-q)(1-p^N)$ (non destruction mais réplication incorrecte), $q_2 = (1-q)p^N$ (non destruction et réplication correcte), et $q_k = 0$ pour $k \geq 3$.

Résultats élémentaires

Une propriété immédiate, mais fondamentale, est que 0 *est un état absorbant* : si $X_n = 0$, alors $X_{n+1} = 0$. De manière équivalente, le temps d'atteinte de 0, c'est à dire

$$T = \inf\{n \geq 0, X_n = 0\}$$

est appelé **temps d'extinction**, au sens où $X_n = 0$ si et seulement si $n \geq T$.

Un problème biologique important sera de connaître la loi du temps d'extinction, et en particulier la probabilité d'extinction partant d'un nombre i d'individus :

$$p_i = \mathbb{P}_i(T < +\infty)$$

pour $i \geq 1$. (bien-sûr, $p_0 = 1$).

Une autre propriété importante de cette chaîne est *la propriété de branchement*. Une chaîne de Markov $(X_n)_n$ à valeurs entières a cette propriété si sa loi (en tant que processus) sous $\mathbb{P}_i$ est la même que la loi de

$$(Z_n^1 + \cdots + Z_n^i)_n$$

où les $(Z_n^j)_n, j \geq 1)$ sont des chaînes de markov indépendantes entre elles, et qui ont toutes même loi que la chaîne $(X_n)_n$ sous $\mathbb{P}_1$. En vertu de (3.1.3), c'est bien le cas ici. En effet, si $X_0 = i$, on peut en fait écrire $X_n = \sum_{j=1}^i Z_n^j$, où Z_n^j représente le nombre d'individus vivant à l'instant n, et descendant du j-ième individu initial.

Remarquons d'ailleurs que la propriété de branchement pour une chaîne de Markov est caractéristique des chaînes BGW. En effet, la propriété de branchement implique en particulier que la loi $(P_{ij}, j \in \mathbb{N})$ est la puissance i-ième de convolution de la loi $(P_{1j}, j \in \mathbb{N})$. En d'autres termes, on a (3.1.2) avec $q_j^m = p_{1j}$ et $\eta_0^m = 1$. La chaîne est donc BGW. Plus généralement, la propriété de branchement permet de ramener l'étude de $\mathbb{P}_i$ à celle de $\mathbb{P}_1$. Par exemple,

- La loi $(P_{ij}^n)_{j\in\mathbb{N}}$ est la puissance i-ième de convolution de la loi $(P_{1j}^n)_{j\in\mathbb{N}}$
- On a

$$\mathbb{P}_i(T \leq n) = \mathbb{P}_1(T \leq n)^i. \tag{3.1.4}$$

  Pour ce dernier fait, on remarque que le temps d'extinction de $Z_n^1 + \cdots + Z_n^i$ est le maximum des temps d'extinction des $Z_n^j, 1 \leq j \leq i$.

D'un point de vue des propriétés de la chaîne, et en particulier du temps d'extinction, un certain nombre de cas sont triviaux :

- Si $q_1 = 1$, on a $X_n = X_0$ et l'effectif de la population ne varie pas.
- Si $q_1 < 1$ et si $q_0 + q_1 = 1$, on a $X_{n+1} \leq X_n$. L'effectif de la population décroît. On a $T = 1$ $\mathbb{P}_1$-p.s. si $q_0 = 1$ et $\mathbb{P}_1(T = k) = q_0 q_1^{k-1}$ si $q_0 < 1$. (T suit une loi géométrique).
- Si $q_1 < 1$ et $q_0 = 0$, on a $X_{n+1} \geq X_n$, l'effectif de la population croît, et on a $T = +\infty$ $\mathbb{P}_1$-p.s.

Dans la suite on élimine ces 3 cas en supposant que

$$q_0 > 0, \quad q_0 + q_1 < 1. \tag{3.1.5}$$

Proposition 3.1.5 *L'état* 0 *est absorbant, et sous* (3.1.5)*, les autres états sont transients. Si de plus d est le PGCD des $i \geq 1$ tels que $q_i > 0$, les classes sont $C = d\mathbb{N}^* = \{nd, n \geq 1\}$, plus tous les singletons $\{i\}$ avec $i \notin C$.*

Preuve. D'après (3.1.3), si $i \geq 1$, on a $p_{i0} \geq (q_0)^i > 0$, donc i mène à 0, alors que 0 ne mène pas à $i \geq 1$ puisque 0 est absorbant. Donc l'état i ne peut pas être récurrent. Les $Y_{n,k}$ prennent p.s. leurs valeurs dans $\{i, q_i > 0\}$, qui est contenu dans $C \cup \{0\}$, de sorte que pour tout $n \geq 1$, $X_n \in C \cup \{0\}$ p.s.. Par suite, un état i ne peut mener qu'à 0 et aux points de C et tout singleton non contenu dans C est une classe. $\square$

Du point de vue des propriétés ergodiques ou de la stationnarité éventuelle de la chaîne $(X_n)_n$, tout est dit dans la proposition précédente : il y a une seule classe de récurrence $\{0\}$ et une seule probabilité invariante, la masse de Dirac en 0. La chaîne est stationnaire si et seulement si elle part de 0 et elle reste alors toujours en 0. Sinon, du fait que tous les états non nuls sont transients, la chaîne n'a que deux comportements possibles, soit elle converge vers 0, soit elle converge vers $+\infty$.

Du point de vue des applications en revanche, on va répondre à un certain nombre de questions : le calcul des probabilités d'extinction p_i, la loi du temps d'extinction T, la vitesse d'explosion si $(X_n)_n$ tend vers l'infini, etc.

Le comportement à l'infini

Pour les chaînes BGW, nous allons pouvoir décrire le comportement presque-sûr de la chaîne, quand n tend vers l'infini. L'outil principal sera la fonction génératrice g de la loi Q définie ci-dessous sur $[0,1]$ par

$$g(s) = \sum_{k=0}^{\infty} q_k s^k = \mathbb{E}(s^Y). \tag{3.1.6}$$

On introduit également les deux premiers moments de cette loi (qui peuvent éventuellement être infinis)

$$m = \sum_{k=0}^{\infty} k q_k \ ; \ m_2 = \sum_{k=0}^{\infty} k^2 q_k. \tag{3.1.7}$$

On sait que g est croissante convexe. Elle est de classe C^∞ sur $[0,1[$, et est une fois (resp. deux fois) dérivable à gauche en $s=1$ si et seulement si $m<\infty$ (resp. $m_2<\infty$), et dans ce cas, $m = g'(1)$ (resp. $m_2 - m = g''(1)$). (Pour les propriétés de la fonction génératrice g, vous pouvez vous reporter au polycopié de 1ère année).

On note g_n la n-ième itérée de g, c'est à dire $g \circ g \circ \cdots \circ g$, n fois. On a $g_{n+1} = g \circ g_n = g_n \circ g$. Enfin, on pose

$$s_0 = \inf\{s \in [0,1], g(s) = s\}. \tag{3.1.8}$$

On a $s_0 > 0$ car $q_0 > 0$ et $s_0 \leq 1$ car $g(1) = 1$.

On a alors le

Lemme 3.1.6 *a) Si $g'(1) \leq 1$, alors $s_0 = 1$ et $g_n(s)$ croît vers 1 lorsque $n \nearrow \infty$ pour tout $s \in [0,1]$.*

b) Si $g'(1) > 1$, l'équation $g(v) = v$ possède une solution unique s_0 dans $[0,1[$ et $g_n(s)$ croît vers s_0, [resp. décroît], lorsque $n \nearrow \infty$, pour tout $s \in [0,v]$, [resp. tout $s \in [v,1[$].

Preuve. L'application $s \to g(s)$ de l'intervalle $[0,1]$ dans lui-même est croissante et strictement convexe. De plus $g(1) = 1$. Comme nous avons exclu le cas $g(s) \equiv s$, la courbe g ne coupe pas ou au contraire coupe la diagonale du carré $[0,1]^2$ en un point distinct de $(1,1)$, selon que $g'(1) \leq 1$ ou au contraire que $g'(1) > 1$; ceci se voit bien sur la figure 3.2. Ainsi, selon le cas, l'équation de point fixe $g(v) = v$ n'a pas de solution ou au contraire possède une unique solution dans $[0,1[$, c'est à dire que soit $s_0 = 1$, soit $s_0 < 1$.

a) Lorsque $g'(1) \leq 1$, nous avons $s \leq g(s)$ et donc $g_n(s) \leq g_{n+1}(s)$ (puisque $g_{n+1} = g \circ g_n$) pour tout s. La limite $\lim_n g_n(s)$ est inférieure à 1 et solution de $g(u) = u$, elle ne peut alors valoir que 1.

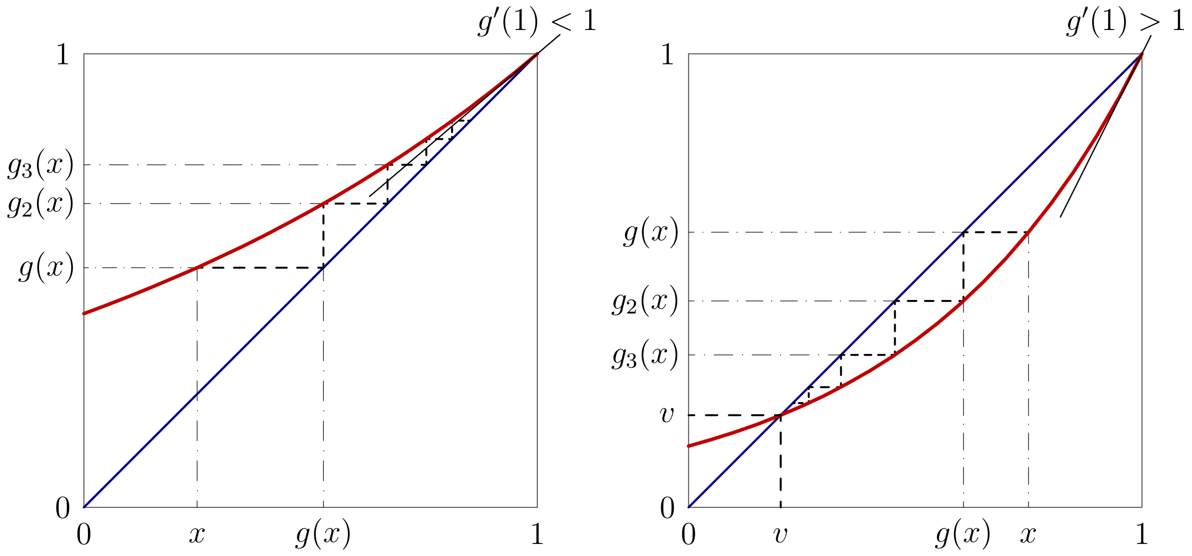

FIG. 3.2 – La fonction g et ses itérées dans les deux cas $m \leq 1$ et $m > 1$ ($v = s_0$).

b) De même, si $g'(1) > 1$, nous avons $s \leq g(s) \leq s_0$ ou $s \geq g(s) \geq s_0$ selon que $s \leq s_0$ ou que $s \geq s_0$; il s'en suit que $g_n(s)$ croît (resp. décroît) avec n selon le cas. La limite $\lim_n \ g_n(s)$, qui est solution de $g(u) = u$ et est strictement inférieure à 1, (du moins si $s \neq 1$), est alors nécessairement égale à s_0. $\square$

On a aussi les propriétés suivantes.

Lemme 3.1.7 *1) On a $1 - g_n(s) \leq m^n(1 - s)$.*

2) Si $m = 1$ et $m_2 < \infty$, alors pour tout $s \in [0, 1[$, la suite $1 - g_n(s)$ est équivalente à $\frac{2}{n(m_2-1)}$ quand $n \to \infty$, pour tous $s \in [0, 1[$.

Preuve. L'inégalité $1 - g(s) \leq m(1 - s)$ est évidente, puisque g' est croissante sur $[0, 1]$ et que $g'(1) = m$. En itérant cette inégalité, on obtient immédiatement l'assertion 1).

Posons $a = \frac{m_2-1}{2}$. On a $a > 0$ (car $m = 1$), et un développement au voisinage de $s = 1$ montre que pour tout $s \in [0, 1[$,

$$1 - g(s) = (1 - s)(1 - (1 - s)(a + \gamma(s))), \quad \text{où } \lim_{s \to 1} \gamma(s) = 0,$$

puisque $g'(1) = 1$ et $g''(1) = m_2 - m = 2a$. Par suite,

$$\frac{1}{1 - g(s)} = \frac{1}{1 - s} + a + \Gamma(s), \quad \text{où } \lim_{s \to 1} \Gamma(s) = 0.$$

Nous en déduisons que

$$\frac{1}{1 - g_{j+1}(s)} = \frac{1}{1 - g_j(s)} + a + \Gamma(g_j(s)),$$

et en réitérant ces égalités pour $j = n-1, \cdots, 1$, on obtient finalement que

$$\frac{1}{1-g_n(s)} = \frac{1}{1-s} + na + \Delta_n(s), \quad \text{où } \Delta_n(s) = \sum_{j=0}^{n-1} \Gamma(g_j(s)).$$

Pour $s \in [0,1[$ fixé, on sait que $g_j(s) \to 1$ donc $\Gamma(g_j(s)) \to 0$ quand $j \to \infty$, puisque $m=1$. On en déduit que $\frac{\Delta_n(s)}{n} \to 0$ quand n tend vers l'infini, comme limite de Césaro de la suite $(\Gamma(g_n(s)))_n$. Ainsi, quand n tend vers l'infini, on a

$$1 - g_n(s) = \frac{1}{na} \frac{1}{1 + \frac{1}{na(1-s)} + \frac{\Delta_n(s)}{na}} \sim \frac{1}{na} = \frac{2}{n(m_2-1)}.$$

On a donc montré 2). $\square$

Proposition 3.1.8 *Soit G_n la fonction génératrice de X_n. Alors $\forall\ n \geq 0$,*

$$G_{n+1}(s) = G_n\left(g(s)\right). \tag{3.1.9}$$

En particulier, si nous supposons que $X_0 = i$, on a

$$\begin{aligned} G_n(s) &= g_n(s)^i & (3.1.10)\\ \mathbb{E}_i(X_n) &= \mathbb{E}(X_n | X_0 = i) = m^n i. & (3.1.11) \end{aligned}$$

Preuve. On a

$$\begin{aligned} G_{n+1}(s) &= \sum_k \mathbb{E}(s^{\sum_{i=1}^k Y_{n,i}} \mathbf{1}_{\{X_n=k\}}) \\ &= \sum_k (g(s))^k \mathbb{P}(X_n = k) = G_n(g(s)), \end{aligned}$$

par indépendance des $Y_{n,k}$ entre eux et avec X_n.

(3.1.10) en découle facilement, puis en dérivant cette expression et en faisant tendre s vers 1, on obtient (3.1.11). $\square$

Ce résultat va nous permettre d'étudier le comportement asymptotique de la suite $(X_n)_{n\geq 0}$ et de calculer notamment la probabilité d'extinction de la population.

Remarquons que $X_{n+1} = 0$ si $X_n = 0$ et donc les événements $\{X_n = 0\}$ croissent avec n. L'événement $A =$“ Extinction de la population ” est donc naturellement défini par

$$A = \{T < +\infty\} = \cup_n \uparrow \{X_n = 0\} \tag{3.1.12}$$

et sa probabilité donnée par

$$\mathbb{P}(A) = \lim_n \uparrow G_n(0)\ .$$

L'étude la suite $(G_n(0))_n$ va nous amener à distinguer 3 cas :

• Le cas **sous-critique**, quand $m < 1$,
• Le cas **critique**, quand $m = 1$,
• Le car **surcritique**, quand $m > 1$.

Théorème 3.1.9 *1) Dans les cas sous-critique et critique, ($m \leq 1$), on a $p_i = \mathbb{P}_i(T < \infty) = 1$. La population s'éteint presque sûrement.*

2) Dans le cas sous-critique, on a $\mathbb{E}_i(T) < \infty$, tandis que dans le cas critique, on a $\mathbb{E}_i(T) = \infty$.

3) Dans le cas surcritique ($m > 1$), sous $\mathbb{P}_i$, la suite X_n converge presque-sûrement vers une limite X_∞ qui ne prend que les valeurs 0 et $+\infty$ avec les probabilités

$$p_i = \mathbb{P}_i(T < \infty) = \mathbb{P}_i(X_\infty = 0) = s_0^i \quad , \quad \mathbb{P}_i(X_\infty = +\infty) = 1 - s_0^i,$$

où $s_0 \in]0, 1[$ a été défini en (3.1.8).

Remarque 3.1.10 Par indépendance des variables $(Y_{n,k};\ n \geq 1,\ k \geq 1)$ on déduit de (3.1.3) que $\mathbb{E}(X_n) = \mathbb{E}(Y) \times \mathbb{E}(X_{n-1}) = (\mathbb{E}(Y))^n$ (par récurrence). Cette dernière égalité entraîne que la population s'éteint lorsque $m = \mathbb{E}(Y) < 1$. En effet, il est facile de voir que

$$\mathbb{P}_i(X_n \neq 0) \leq \mathbb{E}_i(X_n) = m^n i\ . \tag{3.1.13}$$

On va donner ci-dessous une preuve qui regroupe les 3 cas.

Preuve. La démonstration du théorème repose sur le lemme 3.1.6.

1) On a $\{T \leq n\} = \{X_n = 0\}$, et donc

$$\mathbb{P}_i(T \leq n) = \mathbb{P}_1(T \leq n)^i = g_n(0)^i \tag{3.1.14}$$

qui converge vers s_0^i quand n tend vers l'infini. Ainsi donc, cela entraîne que $\mathbb{P}_i(T < \infty) = 1$ si $m \leq 1$ d'où la première partie du théorème. De plus, $\mathbb{P}_i(T < \infty) = s_0^i$ quand $m > 1$.

2) On a aussi

$$\mathbb{E}_i(T) = \sum_{n \geq 0} \mathbb{P}_i(T > n) = \sum_{n \geq 0} (1 - g_n(0)^i).$$

Le lemme 3.1.7 entraîne immédiatement que si $m < 1$, alors $\mathbb{E}_1(T) < \infty$, puisque dans ce cas, la série de terme général m^n est convergente. De plus, nous avons vu que le temps d'extinction de X_n sachant que $X_0 = i$ est le maximum des temps d'extinction des sous-populations issues de chaque individu. Ainsi, pour tout $i \in \mathbb{N}^*$, $\mathbb{E}_i(T) < \infty$.

Si $m = 1$ et $m_2 < \infty$, alors par la deuxième partie du lemme, on sait que $\mathbb{E}_1(T) = \infty$ (la série harmonique diverge), ce qui entraîne alors que $\mathbb{E}_i(T) = \infty$ pour tout $i \geq 1$. On a donc montré l'assertion (2) du théorème. Si $m_2 = \infty$, la preuve est plus délicate. Toutefois on peut accepter l'idée intuitive suivante, qui peut se justifier mathématiquement. La loi de branchement va charger plus les grandes valeurs entières et l'espérance du temps d'extinction devrait être plus grande que dans le cas où m_2 est fini, et donc $\mathbb{E}_i(T) = \infty$.

3) Il reste à étudier le comportement asymptotique de X_n quand $m > 1$.

Lorsque $m > 1$, l'extinction n'est pas certaine puisque $\mathbb{P}(A) = s_0 < 1$. Rappelons que l'état 0 est absorbant et que les autres états sont transients. Donc deux cas seulement sont possibles : ou bien $X_n = 0$ à partir d'un certain rang (c'est l'extinction), ou bien $X_n \to \infty$ (c'est l'explosion). Ces deux événements complémentaires ont pour probabilités respectives s_0^i et $1 - s_0^i$. Cela conclut la preuve du théorème. $\square$

La formule (3.1.14) donne en fait la fonction de répartition du temps d'extinction T, et donc sa loi, sous $\mathbb{P}_1$ et sous $\mathbb{P}_i$. On a :

$$\mathbb{P}_1(T = n) = \begin{cases} 0 & \text{si} \quad n = 0 \\ g_n(0) - g_{n-1}(0) & \text{si} \quad n \in \mathbb{N}^* \\ 1 - s_0 & \text{si} \quad n = +\infty. \end{cases} \tag{3.1.15}$$

Remarquons que dans le cas surcritique, T est une variable aléatoire à valeurs dans $\mathbb{N} \cup \{+\infty\}$.

Remarque 3.1.11 Nous avons montré que, dans le cas où la population initiale est composée de i individus, nous nous trouvons dans l'un des 3 cas suivants.

- Lorsque $m < 1$, la probabilité de " non-extinction à l'instant n " tend vers 0 à une vitesse géométrique puisque, comme on l'a vu,

$$\mathbb{P}_i(X_n \neq 0) \leq m^n i.$$

- Lorsque $m = 1$, cette même probabilité tend beaucoup plus lentement vers zéro. Plus précisément, a vu que si $m_2 < \infty$,

$$\mathbb{P}_i(X_n \neq 0) \sim \frac{2i}{n(m_2 - 1)} \qquad \text{lorsque } n \to \infty.$$

- Lorsque $m > 1$, X_n tend vers 0 ou vers $+\infty$.

Dans le cas surcritique, il est intéressant de préciser à quelle vitesse X_n tend vers l'infini, sur l'ensemble $\{T = \infty\}$, qui est donc de probabilité strictement positive $1 - s_0$. Nous nous limitons au cas $m_2 < \infty$.

Théorème 3.1.12 *Si $m > 1$ et $m_2 < \infty$, la suite $\frac{X_n}{m^n}$ converge $\mathbb{P}_i$-p.s. vers une variable aléatoire U qui est presque-sûrement strictement positive sur l'ensemble $\{T = \infty\}$, et telle que $E_i(U) = i$.*

Ce résultat nous dit que sur l'ensemble où il n'y a pas extinction, la croissance de X_n vers $+\infty$ est exponentielle (en m^n). C'est l'expression probabiliste de **la loi de Malthus**.

Preuve. Posons $U_n = \frac{X_n}{m^n}$. Considérons la filtration $(\mathcal{F}_n)_n$ formée de la suite croissante de tribus $\mathcal{F}_n$, où $\mathcal{F}_n$ est la tribu engendrée par les $(X_k, k \leq n)$. Comme m et m_2 sont les deux premiers moments des variables $Y_{n,k}$, on a en utilisant (3.1.3) que

$$E_i(X_{n+1}|\mathcal{F}_n) = mX_n \ ; \ E_i(X_{n+1}^2|\mathcal{F}_n) = m_2 X_n + m^2 X_n(X_n - 1), \tag{3.1.16}$$

et donc

$$E_i(U_{n+1}|\mathcal{F}_n) = U_n \ ; \ E_i(U_{n+1}^2|\mathcal{F}_n) \leq U_n^2 + \frac{m_2}{m^{n+2}} U_n. \tag{3.1.17}$$

Par suite, $E_i(U_n) = i$ et, comme $m > 1$,

$$E_i(U_{n+1}^2) \leq E_i(U_n^2) + \frac{im_2}{m^{n+2}} \leq i^2 + \frac{im_2}{m^2} \sum_{j=0}^{n} m^{-j} \leq i^2 + \frac{im_2}{m(m-1)}.$$

On en déduit finalement que U_n est une martingale, dont les moments d'ordre 2 sont uniformément bornés. Elle converge donc $\mathbb{P}_i$-presque-sûrement et en moyenne vers U. (Voir le cours de MAP 432). En particulier, $\mathbb{E}_i(U) = i$. Il reste à montrer que $U > 0$, $\mathbb{P}_i$-p.s. sur $\{T = \infty\}$. On pose $r_i = \mathbb{P}_i(U = 0)$. En vertu de la propriété de branchement, la loi de U sous $\mathbb{P}_i$ est la même que celle de $U^1 + \cdots + U^i$, où les U^j sont des variables aléatoires indépendantes de même loi que U sous $\mathbb{P}_1$. Par suite, on a $r_i = (r_1)^i$. Par la propriété de Markov, on a

$$\mathbb{P}_1(U = 0|\mathcal{F}_1) = \mathbb{P}_{X_1}(U = 0) = r_1^{X_1}.$$

En prenant l'espérance, on obtient $r_1 = \mathbb{E}_1(r_1^{X_1}) = g(r_1)$. Ainsi, r_1 est solution de l'équation $g(s) = s$, équation qui dans $[0, 1]$ admet les deux solutions s_0 et 1. Or $\mathbb{E}_1(U) = 1$ implique que $r_1 = \mathbb{P}_1(U = 0) < 1$, donc nécessairement $r_1 = s_0$ et $r_i = s_0^i$, c'est à dire que $\mathbb{P}_i(U = 0) = \mathbb{P}_i(T < \infty)$. Mais à l'évidence, $\{T < \infty\} \subset \{U = 0\}$, donc nécessairement $\{U > 0\}$ $\mathbb{P}_i$-p.s. sur $\{T = \infty\}$. $\square$

Relation entre processus de BGW et modèle de généalogie

Etudions le comportement d'un processus de BGW conditionné à rester de taille constante N. Nous allons voir que dans ce cas, pour une loi de reproduction du BGW bien précise, la loi conditionnelle est liée au modèle de Wright-Fisher, que nous étudierons en détail dans le chapitre "Génétique des populations".

Théorème 3.1.13 *Considérons un processus X de BGW, dont la loi de reproduction est une loi de poisson de paramètre m. Alors, conditionnellement au fait que X garde la même valeur N, la répartition des descendants de chaque individu de la génération précédente $(Y_1, \cdots, Y_N)$ suit une loi multinomiale de paramètres $(N, \frac{1}{N}, \cdots, \frac{1}{N})$.*

Preuve. Soit D_i le nombre de descendants de l'individu i dans le modèle de BGW conditionné à rester de taille N. Soit $(k_1, \cdots, k_N)$, un N-uplet d'entiers de somme N. On a alors

$$\begin{aligned}\mathbb{P}(D_1 = k_1, \cdots, D_N = k_N) &= \mathbb{P}(Y_1 = k_1, \cdots, Y_N = k_N | X_1 = N) \\ &= \frac{\prod_{i=1}^N \mathbb{P}(Y_i = k_i)}{\mathbb{P}_N(X_1 = N)},\end{aligned}$$

car les variables aléatoires Y_i sont indépendantes. Appelons comme précédemment g la fonction génératrice de la loi de reproduction, qui est supposée être une loi de Poisson de paramètre m. On a pour tout $s \in [0, 1]$

$$g(s) = \exp(-m(1 - s)),$$

et la fonction génératrice de X_1 sous $\mathbb{P}_N$ est $g(s)^N = \exp(-Nm(1-s))$. La loi de X_1 sous $\mathbb{P}_N$ est donc une loi de Poisson de paramètre mN. Nous en déduisons que

$$\begin{aligned}\mathbb{P}(D_1 = k_1, \cdots, D_N = k_N) &= \prod_{i=1}^N e^{-m} \frac{m^{k_i}}{k_i!} \frac{N!}{e^{-mN}(Nm)^N} \\ &= \frac{N!}{k_1! \cdots k_N!} \left(\frac{1}{N}\right)^N .\end{aligned}$$

Nous reconnaissons ici la loi multinomiale de paramètres $(N, \frac{1}{N}, \cdots, \frac{1}{N})$. □

3.1.3 Chaîne BGW avec immigration

On vient de voir que la chaîne BGW a un comportement limite "dégénéré" en un certain sens, et il n'y a pas de probabilité invariante hormis la masse de Dirac en 0. La situation devient différente, avec notamment l'existence possible de probabilités invariantes non triviales, lorsqu'on ajoute une immigration.

Nous reprenons donc le modèle introduit au Chapitre 3.1.1, en supposant que pour tout m,

$$Q^m = Q \;\; ; \;\; \eta^m = \eta.$$

Ainsi, la chaîne de vie et de mort densité-indépendante avec immigration est décrite par

$$X_{n+1} = \sum_{k=1}^{m} Y_{n,k} + Z_n \;\; \text{si } X_n = m, \;\; \text{pour } m \in \mathbb{N}. \tag{3.1.18}$$

Les variables aléatoires $(Z_n)_n$ ont la même loi η qu'une variable aléatoire Z.
La différence essentielle avec la chaîne simple (sans immigration) est que 0 n'est plus un état absorbant, puisque $p_{0i} = \eta_i$ est strictement positif pour au moins un $i \geq 1$.

Certains cas sont inintéressants :

- Si $\eta_0 = 1$, on se ramène au cas précédent.
- Si $q_0 = 1$, $X_{n+1} = Z_n$ et la chaîne se réduit à une suite de variables aléatoires indépendantes et de même loi.
- Si $q_0 = 0$, on a $X_{n+1} \geq X_n + Z_n$ et la population ne peut avoir un temps d'extinction fini.

Dans la suite, on suppose donc que

$$0 < q_0 < 1 \ , \ q_1 < 1 \ , \ \eta_0 < 1. \tag{3.1.19}$$

On gardera la notation m du paragraphe précédent, qui désigne l'espérance de la loi de reproduction. Il faut bien comprendre que chaque immigrant, une fois arrivé, se comporte de la même manière que les autres individus et donc engendre un arbre de BGW composé de ses descendants, avec la même loi de reproduction.

Les théorèmes suivants décrivent alors le comportement du processus de BGW avec immigration. Ces théorèmes généralisent le cas sans immigration, et sont plus subtils à montrer. Nous ne donnerons que des démonstrations partielles.

Théorème 3.1.14 *Supposons $m < 1$. Notons $\ln^+ Z = \sup(\ln Z, 0)$. On a alors la dichotomie suivante.*

$$\begin{aligned}
\mathbb{E}(\ln^+ Z) < \infty \ &\Rightarrow \ (X_n) \textit{ converge en loi.}\\
\mathbb{E}(\ln^+ Z) = \infty \ &\Rightarrow \ (X_n) \textit{ converge en probabilité vers} + \infty.
\end{aligned}$$

Remarquons que ce théorème entraîne en particulier la convergence de $(X_n)_n$ si $m < 1$ et $\mathbb{E}(Z) < \infty$.

Théorème 3.1.15 *Supposons $m > 1$. On a alors la dichotomie suivante.*

$$\begin{aligned}
\mathbb{E}(\ln^+ Z) < \infty \ &\Rightarrow \ \lim_n m^{-n} X_n \textit{ existe et est finie p.s..}\\
\mathbb{E}(\ln^+ Z) = \infty \ &\Rightarrow \ \limsup_n c^{-n} X_n = \infty \ \ \textit{pour toute constante} \ \ c > 0.
\end{aligned}$$

Pour prouver ces théorèmes, nous allons utiliser le lemme suivant :

Lemme 3.1.16 *Soient $\zeta_1, \zeta_2, \cdots$ des variables aléatoires indépendantes et de même loi distribuée comme ζ. Alors pour tout $c > 1$,*

$$\begin{aligned}
\mathbb{E}(\ln^+ \zeta) < \infty \ &\Rightarrow \ \sum_{n\geq 1} c^{-n}\zeta_n < \infty \textit{ p.s.}\\
\mathbb{E}(\ln^+ \zeta) = \infty \ &\Rightarrow \ \limsup_n c^{-n}\zeta_n = \infty \textit{ p.s.}
\end{aligned}$$

Preuve du lemme Par le théorème de Borel-Cantelli, on peut prouver que pour toute suite de v.a. $W_1, W_2, \cdots$ positives indépendantes et équidistribuées (de même loi que W),

$$\limsup_n \frac{W_n}{n} = 0 \quad \text{ou} \quad \infty$$

suivant que $\mathbb{E}(W)$ est fini ou non. En effet, soit $\varepsilon > 0$. On a alors

$$\sum_n \mathbb{P}(\frac{W_n}{n} > \varepsilon) = \sum_n \sum_{i > n\varepsilon} \mathbb{P}(W_n = i) = \sum_i \sum_{n < \frac{i}{\varepsilon}} \mathbb{P}(W_n = i) = \sum_i \frac{i}{\varepsilon} \mathbb{P}(W = i) = \frac{1}{\varepsilon} \mathbb{E}(W).$$

Ainsi, si $\mathbb{E}(W) < \infty$, par le Théorème de Borel-Cantelli (voir Polycopié MAP 311), on a que $\mathbb{P}(\limsup_n \{\frac{W_n}{n} > \varepsilon\}) = 0$, ce qui entraîne que la suite $(\frac{W_n}{n})_n$ converge p.s. vers 0. Si au contraire $\mathbb{E}(W) = \infty$, et puisque les W_i sont indépendantes, alors la probabilité ci-dessus vaut 1, et donc $\frac{W_n}{n}$ tend vers l'infini.

En utilisant ce résultat, nous montrons le lemme. Remarquons que si les résultats asymptotiques annoncés sont vrais pour la sous-suite des $\zeta_n > 0$, ils seront encore vrais pour tous les ζ_n. On pose alors $W_n = \ln^+(\zeta_n)$ et on définit $a := \ln c > 0$. Alors on a $c^{-n}\zeta_n = \exp -n(a - \frac{W_n}{n})$ tant que $\zeta_n > 1$.

Preuve. (du Théorème 3.1.14). Remarquons que le processus de BGW avec immigration X issu de 0 et évalué à la génération n vérifie

$$X_n \quad \text{a même loi que} \quad \sum_{k=0}^{n} \xi_k,$$

où les ξ_k sont indépendants et pour chaque k, ξ_k décrit la contribution à la génération n des immigrants arrivés à la génération $n-k$. Ainsi ξ_k décrit un processus de BGW sans immigration lié à la loi de reproduction Y, à la génération k.

Nous noterons ζ_k la condition initiale de ξ_k, c'est-à-dire le nombre d'immigrants à la génération $n-k$. Remarquons que $\xi_0 = \zeta_n$, ξ_1 est égal au nombre d'enfants des ζ_{n-1} migrants de la génération $n-1$, etc. De plus, chaque ζ_k a même loi que Z, donc

$$\mathbb{E}(\ln^+ Z) = \mathbb{E}(\ln^+ \zeta).$$

Nous cherchons donc à déterminer si

$$X_\infty := \sum_{k=1}^{\infty} \xi_k,$$

avec ξ_k tous indépendants, est fini ou infini. On peut montrer (grâce à ce qu'on appelle la loi du tout ou rien), que X_∞ est fini p.s. ou infini p.s. Soit $\mathcal{G}$ la tribu engendrée par toutes les variables $\zeta_k, k \in \mathbb{N}$. Supposons tout d'abord que $\mathbb{E}(\ln^+ Z) < \infty$. On a alors

$$\mathbb{E}(X_\infty | \mathcal{G}) = \sum_{k=0}^{\infty} \zeta_k m^k.$$

En effet ξ_0 a pour loi ζ, l'espérance conditionnelle de ξ_1 sachant $\mathcal{G}$ est égale à l'espérance du nombre d'individu de la première génération issue de ζ_1 individus, c'est-à-dire $\zeta_1 m$, etc. On peut alors appliquer le lemme 3.1.16 (puisque $m < 1$), et on en déduit que l'espérance conditionnelle est finie p.s., ce qui entraine que X_∞ est fini p.s.

Par un argument un peu plus compliqué que nous ne développerons pas ici, on peut montrer la réciproque, à savoir que si X_∞ est fini p.s., alors $\mathbb{E}(\ln^+(Z)) < \infty$. □

Preuve.(du Théorème 3.1.15). Considérons tout d'abord le cas où $\mathbb{E}(\ln^+ Z) = \infty$. Alors grâce au lemme 3.1.16, on sait que $\limsup_n c^{-n} Z_n = \infty$, pour tout $c > 1$. Puisque $X_n \geq Z_n$, on en déduit le résultat.

Supposons maintenant que $\mathbb{E}(\ln^+ Z) < \infty$. On appelle $\mathcal{F}_n$ la tribu engendrée par $X_0, X_1, \cdots, X_n$ ainsi que par toutes les variables aléatoires $Z_k, k \in \mathbb{N}$. On a alors

$$\begin{aligned}\mathbb{E}(\frac{X_{n+1}}{m^{n+1}}|\mathcal{F}_n) &= \frac{1}{m^{n+1}}\mathbb{E}(\sum_{i=1}^{X_n} Y_i + Z_{n+1}|\mathcal{F}_n)\\ &= \frac{X_n}{m^n} + \frac{Z_{n+1}}{m^{n+1}}.\end{aligned}$$

Nous en déduisons que $(\frac{X_n}{m^n})_n$ est une sous-martingale, et que, par une récurrence immédiate,

$$\mathbb{E}(\frac{X_n}{m^n}|\mathcal{F}_0) = X_0 + \sum_{k=0}^{n} \frac{Z_k}{m^k}, \qquad \text{pour tout } n \geq 1.$$

Le lemme 3.1.16 entraîne alors que $(\frac{X_n}{m^n})_n$ est une sous-martingale avec des espérances bornées, et donc elle converge p.s. vers une variable aléatoire finie p.s. (Pour la définition d'une sous-martingale et le théorème de convergence, voir MAP 432). □

3.1.4 Les probabilités quasi-stationnaires

Nous venons de voir que dans les cas sous-critique ou critique, la chaîne de BGW s'éteint presque-sûrement. Nous verrons ultérieurement qu'il en est de même pour des processus décrivant certaines dynamiques de populations densité-dépendantes. Mais le temps nécessaire à l'extinction peut-être très long (par exemple dans le cas critique) et dans une échelle de temps qui n'est pas l'échelle de temps humaine. On peut alors dans certains cas observer une apparente stationnarité de la population avant l'extinction. Notre but dans ce paragraphe est de donner un sens mathématique à cette stabilité avant extinction. Mathématiquement, et par analogie avec la définition d'une probabilité invariante (ou stationnaire), on donnera la définition suivante.