

République Algérienne Démocratique et Populaire
Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche Scientifique
Université Mouloud Mammeri de Tizi-Ouzou



Faculté des Sciences
Département de Mathématiques

Mémoire de Master

Spécialité

Mathématiques

Option

Probabilités et Statistique

Thème

Sur quelques modèles aléatoires célèbres en biologie

Présenté par

GUENDOUD Souhila

Sous la direction de

M^{me} MERABET Dalila

Devant le jury

BELKACEM	Cherifa	UMMTO	Présidente
MERABET	Dalila	UMMTO	Rapportrice
BOUALAM	Karima	UMMTO	Examinatrice

Soutenu le 08 / 10 / 2020

Remerciements

Avant tout, je remercie le bon Dieu de m'avoir donnée la santé, le courage et la capacité pour mener ce travail à terme.

Je voudrais tout d'abord adresser toute ma reconnaissance à ma promotrice M^{me} Merabet Dalila, pour sa patience, sa disponibilité et surtout de m'avoir bien conseillée et suivie pendant mon travail.

Je remercie M^{me} BELKACEM Cherifa et M^{me} BOUALAM Karima d'avoir accepté d'examiner mon travail et de participer au jury de ma soutenance.

Je remercie vivement tous mes professeurs qui m'ont accompagnée durant mon cursus universitaire et pour leur aide et le savoir aussi précieux qu'ils m'ont apportée au sein du département de mathématiques à l'UMMTO.

Je tiens aussi à remercier mes amis (es) et tous ceux et celles qui, de loin ou de près m'ont apportée leurs aide et soutien tout au long de ma démarche.

Enfin, un grand merci à ma famille (mes chers frères et sœurs ainsi leurs petits) et particulièrement mes chers parents qui se sont sacrifiés pour mon bien et qui m'ont encouragée et soutenue tout au long de mes études.

Dédicaces

Je tiens à dédier ce travail

A mes très chers parents Mohammed et Djouher pour l'intérêt qu'ils ont porté à mes études et pour leurs sacrifices et soutien durant tout mon parcours. Je prie Dieu le tout puissant de les garder en bonne santé et de les récompenser de toutes les peines et sacrifices donnés auxquels je ne rendrai jamais assez.

Table des matières

Introduction	1
1 Modèles de transmissions de gènes	5
1.1 Introduction	5
1.2 Loi de Hardy-Weinberg	6
1.3 Le modèle de Wright-Fisher simple	7
1.3.1 Probabilité de fixation	9
1.3.2 Hétérozygotie	13
1.3.3 Temps d'absorption	15
1.4 Le modèle de Wright-Fisher avec mutation	17
1.5 Le modèle de Wright-Fisher avec sélection	18
1.6 Modèle de Wright-Fisher avec sélection et mutation	20
1.7 Modèle de Moran	21
1.8 Modèle de Cannings	25
2 Processus de Galton-Watson	29
2.1 Introduction	29
2.2 Processus de Galton-Watson	29
2.2.1 Définition et propriétés	30
2.2.2 Fonction génératrice de Z_n	34
2.3 Le processus de Galton-Watson vu comme un arbre	39
2.3.1 Formalisme d'arbre	39
2.4 Probabilité d'extinction	44
2.5 Comportement asymptotique du processus de Galton-Watson	47
2.5.1 Cas sous-critique (Analyse fine de l'extinction)	53

TABLE DES MATIÈRES

2.6	Exemples	56
2.7	Processus de Galton-Watson avec immigration	61
2.8	Complément : quelques théorèmes limites plus précis	66
2.8.1	Distribution quasi-stationnaires	67
2.9	Processus de Galton-Watson et marche aléatoire	69
2.9.1	Processus de contour	69
3	Modèles mathématiques en épidémiologie	73
3.1	Introduction	73
3.2	Le modèle SI	73
3.3	Le modèle SIS	74
3.4	Le modèle SIR	75
3.5	Les modèles SEI , $SEIR$ et autres extensions	77
3.6	Le modèle probabiliste de Galton-Watson : application au Covid-19	79
3.6.1	Introduction du modèle	79
3.6.2	Application	81
	Conclusion	89
	A Moments et fonction génératrice	92
	B Programme R	97
	Bibliographie	99

Introduction

Les connections entre la biologie et les mathématiques n'ont cessé de s'intensifier aux cours des dernières décennies, par exemple les équations aux dérivées partielles permettent de décrire l'évolution spatiale de populations de grande tailles et les probabilités parviennent à modéliser une partie de la variabilité extraordinaire de la vie.

La biologie recouvre à la fois l'étude de phénomènes à l'échelle microscopique, comme la recherche de séquences sur un brin d'ADN, l'invasion de parasites dans une cellule, l'évolution de tumeurs cancéreuses, . . . , et macroscopique, mentionnons ceux des comportements de grands groupes d'individus et leurs interactions (extinction de populations, équilibre éco-système) ou des problèmes de génétique de populations, . . .

La génétique des populations permet de comprendre comment la diversité génétique d'une population est influencée par de nombreux facteurs complexes comme : la sélection naturelle, les mutations, la recombinaison et la dérive génétique.

Un problème classique en génétique des populations est l'étude de l'évolution au cours du cycle reproductif de la fréquence des allèles dans une population de taille fixe au cours des générations. Le modèle de Wright-Fisher considère une population de taille constante N (comportant donc $2M$ gènes) et suppose que chaque génération "pioche" au hasard dans le patrimoine génétique de la précédente.

Dans ce cadre l'introduction de modèles aléatoires est motivée d'une part par la grande complexité du cycle reproductif qui fait qu'une modélisation déterministe aboutirait à un système non résoluble en pratique, d'autre part le fait que des phénomènes aléatoires sont intrinsèquement mis en jeu au cours de la reproduction (par exemple la mutation des allèles).

Les mécanismes de la génétique ont été considérablement discutés depuis leur découverte par Gregor Mandel aux dix-neuvième siècle. La loi de Godfrey Harold Hardy [12] et de Wilhelm Weinberg à été découverte de manière indépendante par ces deux scientifiques

au tout début du vingtième siècle. Le modèle de Ronald Aylmer Fisher et de Sewall Wright [9,36] date des années 1930, le modèle de John Moran [22] date des années 1950 tandis que le modèle de Chris Cannings [4] date des années 1970.

L'évolution d'une population et la reproduction sont des phénomènes difficiles à décrire précisément. Cependant, il existe de nombreuses modélisations mathématiques, plus ou moins complexes, qui permettent d'en appréhender, chacune à leur manière, les différents aspects. Le modèle le plus simple est le modèle de Maltus [34] proposé en 1798, qui est un modèle discret. Si on note N_i la population à l'instant t_i , alors on a la relation $N_{i+1} = N_i + rN_i$, où r s'interprète comme le taux d'accroissement de la population (différence entre le taux de fécondité et le taux de mortalité). Ce modèle prédit une évolution exponentielle de la population $N_i = N_0(1 + r)^i$. Un des principaux problèmes de ce modèle, c'est le fait de ne pas prendre en compte les différents individus composant la population étudiée. Pour cela il faut faire appel aux probabilités, comme à travers les processus de branchement.

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 et sur-critique 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*" [35]. 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, mais 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 à l'indépendance des lignées.

Plus tardivement, en 1924, Yule [38] développe de manière détaillée un modèle mathématique de l'évolution des espèces en temps continu, pour prendre compte des observations sur ces distributions d'espèces.

Depuis cette époque, l'étude des processus de branchement en temps continu continue à se développer, et de nombreuses questions dont beaucoup liées à problématique biologique, sont posées et non résolues.

Pour une vision globale sur ces problématiques, nous renvoyons le lecteur au livre de *P.Haccou, P.Jagers, V.A.Vatutin. Branching process: Variation, growth an extinction of populations.* [10], M. Kimmel, D.E. Axelrod. Branching processes in biology [21].

Les processus de branchement interviennent aussi dans plusieurs domaines tels que l'astrophysique, où par exemple, les cascades des rayons cosmiques, qui impliquent à la fois des électrons et des photons en interaction, ont été étudiées systématiquement dans [23]. Ils ont aussi servi de base à la formalisation de certains modèles épidémiques actuels [16].

L'épidémiologie est un domaine important, où la modélisation a donné d'importants résultats permettant de prédire l'évolution et la propagation de certaines maladies infectieuses.

Les premiers modèles remontent à Bernoulli [3] en 1766 lors de l'épidémie de variole qui a touché Londres au 18^{ème} siècle, mais les bases solides de l'épidémiologie ont pour point de départ l'oeuvre de Donald Ross [27], qui en 1911 donna le premier modèle mathématique de transmission du paludisme.

En 1927, Willian Ogilvy Kermack et Anderson Gray Mckendrick appliquent les idées de Ross. Ensemble, ils mettent au point le modèle *SIR* (susceptible, infected and recovered), dans un papier demeuré célèbre [19]. L'idée du modèle est de diviser la population en compartiments: les individus susceptibles d'être infectés, ceux qui sont infectieux ou encore ceux qui ont acquis une immunité à la suite de la guérison et à modéliser le passage de l'un à l'autre.

Cette approche est utilisée pour modéliser de très nombreuses maladies et continue d'être un sujet de recherche actif et l'arrivée du Covid-19 les placent aujourd'hui sur le devant de la scène médiatique .

Ce travail est composé de trois chapitres :

Le premier chapitre présente le modèle de Wright-Fisher qui est à la fois classique et simple, celui-ci permet d'observer l'évolution de la diversité génétique et plus particulièrement la perte de diversité allélique au sein d'une population. En effet, il décrit la manière dont les individus transmettent leurs allèles d'une génération à la suivante. Nous avons alors étudié l'évolution de la fréquence d'un allèle dans une population de taille fixée, pour un gène se présentant sous la forme de deux allèles seulement. Nous avons choisi d'étudier le cas d'une population d'individus diploïdes.

Le deuxième chapitre est consacré au processus de Galton-Watson avec et sans immigration, la modélisation des évolutions de population et le calcul de la probabilité d'extinction

à l'aide du processus de Galton-Watson, dont la fonction génératrice constitue l'outil principal.

Dans le troisième chapitre, nous présentons quelques modèles classiques les plus connus en épidémiologie, on citera les modèles *SIS*, *SIR*, *SEIR*. Nous présentons ensuite un modèle probabiliste basé sur le processus de Galton-Watson et on traite un exemple d'application, qui modélise l'évolution du nombre de cas contaminés par le Covid-19 en Algérie et en France et des simulations numériques de ces données avec le logiciel R.

Nous terminons ce travail par une conclusion générale, et quelques perspectives.

Chapitre 1

Modèles de transmissions de gènes

1.1 Introduction

Ce chapitre est consacré à des modèles d'évolution de génotypes au fil des générations dans une population de taille constante.

Le point de départ est la loi de Hardy-Weinberg liée à la théorie de Mendel en population infinie. Nous présentons ensuite quelques modèles classiques en population finie: le modèle de Wright-Fisher puis le modèle de Moran et la dernière section est consacrée au modèle de Cannings qui est une généralisation des précédents.

Rappelons quelques points de vocabulaire en rapport avec la génétique:

- *Une cellule biologique est dite haploïde lorsque les chromosomes qu'elle contient sont chacun en un seul exemplaire.*
- *Une cellule est dite diploïde lorsque les chromosomes qu'elle contient sont en double exemplaire.*
- *Un gamète est une cellule reproductrice de type haploïde.*
- *Un locus est un emplacement précis sur le chromosome. Il peut contenir un gène.*
- *Les allèles sont des versions différentes de l'information génétique codée sur un locus.*
- *L'avantage sélectif d'un allèle est une mesure qui caractérise son aptitude à se transmettre, et qui dépend ainsi de l'aptitude qu'il confère à son porteur à se reproduire, survivre, etc.*
- *Hermaphrodite: qui présente un hermaphrodisme, qui possède les organes reproducteurs*

des deux sexes.

- *La sélection naturelle est un mécanisme de l'évolution qui avantage le type d'individus le plus apte à survivre dans un environnement donné.*
- *Une mutation est une modification de l'information génétique d'une cellule. C'est une modification de la séquence de l'ADN.*

1.2 Loi de Hardy-Weinberg

En 1908, un mathématicien anglais, G.H. Hardy, et un médecin allemand W. Weinberg ont publié simultanément le premier modèle concernant la structure génotypique d'une population, et ont formulé une loi connue sous le nom de loi de Hardy-Weinberg.

Hypothèses du modèle.

Dans ce modèle, on fait un certain nombre d'hypothèses permettant de simplifier les calculs, et qui les rendent essentiellement déterministes (nombre infini de gamètes, population de taille infinie).

On suppose que:

1. Les gamètes s'associent au hasard indépendamment des gènes considérés (hypothèse de panmixie). Cette hypothèse revient à dire que l'on considère une urne avec une infinité de gamètes qui sont appariés au hasard, sans tenir compte du sexe de l'individu.
2. Les générations sont séparées (elles ne coexistent pas).
3. La population est de taille infinie (par la loi des grands nombres, on remplace la fréquence de chaque allèle par sa probabilité).
4. La fréquence des gènes n'est pas modifiée d'une génération à la suivante par mutation, sélection, migration.

On s'intéresse aux fréquences alléliques pour un gène pouvant s'exprimer sous la forme de deux allèles A et B dans une population hermaphrodite diploïde idéale (nous dirons qu'une population est idéale lorsqu'elle satisfait les hypothèses précédente).

Proposition 1.1. *(Loi de Hardy-Weinberg pour la théorie de Mendel)[7]*

Dans une population diploïde idéale, les fréquences alléliques d'un gène s'expriment sous la

forme de deux allèles A et B sont constantes au fil des générations.

Plus précisément, si $p \in [0,1]$ est la proportion d'allèles A dans la population initiale, et $q = 1 - p$ la proportion d'allèles B alors c'est encore le cas à chaque génération suivante.

Démonstration. Sous ces hypothèses, supposons qu'en un locus, les probabilités des allèles A et B soient p et $q = 1 - p$. Alors, à la deuxième génération, après appariement d'un gamète mâle et d'un gamète femelle, on a le génotype AA avec probabilité p^2 , le génotype BB avec probabilité q^2 et le génotype AB avec probabilité $2pq$.

Mais alors, puisque chaque individu a deux copies de chaque gène, la probabilité d'apparition de l'allèle A dans la population, à la deuxième génération sera

$$\frac{2p^2 + 2pq}{2} = p^2 + pq = p.$$

De même, la fréquence de l'allèle B sera q . □

Remarques.

- La loi de Hardy-Weinberg est généralisable à un locus avec plusieurs allèles A_1, \dots, A_k .
- Les relations de dominance entre allèles n'ont pas d'effet sur l'évolution des fréquences alléliques.

Dans la pratique, on observe le phénomène de Hardy-Weinberg dans des populations variées au-delà des hypothèses que nous avons faites ici. Il faut beaucoup s'éloigner de ces hypothèses pour briser cet équilibre et obtenir une évolution au cours des générations.

1.3 Le modèle de Wright-Fisher simple

Le modèle de Wright-Fisher est le plus célèbre (et parmi les plus simples) de l'évolution de la fréquence d'un gène à plusieurs allèles au fil des générations dans une population finie.

Nous voulons étudier la fréquence allélique des deux allèles A et B à un locus donné, au fil des générations. Supposons que l'on connaisse les fréquences alléliques à une certaine génération n . Quelles vont-elles être à la génération $n + 1$?

On fait l'hypothèse de génération séparées, ce qui est une simplification considérable du cycle de reproduction.

Présentons le cadre de notre modèle:

- La population est de taille finie et reste constante au cours du temps, égale à M individus est représentée par un vecteur de $N = 2M$ allèles.
- On note $n \in \mathbb{N}$ les indices de générations successive. Le parent de chaque individu de la génération $n + 1$ est distribué uniformément dans la $n^{\text{ème}}$ génération et indépendamment des autres.
- Les générations ne chevauchent pas, à chaque instant n , la $n^{\text{ème}}$ génération donne naissance aux M individus de la $(n + 1)^{\text{ème}}$ génération et meurt.
- La reproduction à l'instant n ne dépend pas des reproductions précédentes.
- Chaque individu est caractérisé par deux allèles A et B qu'il transmet par hérédité, on a donc $N = 2M$ allèles.

Le modèle de Wright-Fisher est un modèle neutre, cela veut dire qu'il n'y a pas d'avantage sélectif associé à l'un des deux types (qui favorise la reproduction d'un des deux allèles), il n'y a pas de mutation (modèle simple dans la pratique mais très intéressant dans une première approximation).

Définissons la variable aléatoire X_n : qui compte le nombre d'allèles A à la génération n . Plus précisément, sachant que $X_n = i$, la probabilité que $X_{n+1} = j$ est donnée par le résultat suivant

Proposition 1.2 (7). *Pour tout $n \in \mathbb{N}$, pour tout i et j dans $\{0, \dots, N\}$,*

$$\mathbb{P}(X_{n+1} = j | X_n = i) = \binom{N}{j} \left(\frac{i}{N}\right)^j \left(1 - \frac{i}{N}\right)^{N-j}. \quad (1.1)$$

Avec $\binom{N}{j} = \frac{N!}{j!(N-j)!}$

Démonstration. Par définition, pour tout $n \in \mathbb{N}$, la variable aléatoire X_n prend ses valeurs dans $\{0, \dots, N\}$. Il est clair que

$$\mathbb{P}(X_{n+1} = 0 | X_n = 0) = 1 \quad \text{et} \quad \mathbb{P}(X_{n+1} = N | X_n = N) = 1.$$

Plus généralement, soit $1 \leq i \leq N - 1$. Conditionnellement au fait que $X_n = i$, la fréquence

d'allèles A à la génération n est $\frac{i}{N}$ et celle de l'allèle B est $\frac{N-i}{N} = 1 - \frac{i}{N}$. Ainsi, à la génération suivante, chaque individu tire son parent au hasard, sans se préoccuper des autres individus. Cela correspond donc à un tirage avec remise, et le nombre d'individus d'allèle A à la $(n+1)^{\text{ème}}$ génération sachant que $X_n = i$, suit une loi binomiale $\mathcal{B}(N, \frac{i}{N})$. Ainsi,

$$\mathbb{P}(X_{n+1} = j | X_n = i) = \binom{N}{j} \left(\frac{i}{N}\right)^j \left(1 - \frac{i}{N}\right)^{N-j}.$$

□

Remarque. D'après la proposition 1.2, si on note $p_i = \frac{i}{N}$, on a

$$\mathbb{E}(X_{n+1} = j | X_n = i) = Np_i = N\frac{i}{N} = i, \quad (1.2)$$

et donc $\mathbb{E}(X_{n+1} - X_n | X_n = i) = 0$. On a aussi

$$\text{Var}(X_{n+1} | X_n = i) = Np_i(1 - p_i) = N(i/N)(1 - i/N) = i \left(1 - \frac{i}{N}\right). \quad (1.3)$$

Lorsque la population ne contient plus qu'un allèle, on dit qu'il est fixé dans la population. Les questions qui viennent à l'esprit sont par exemple: quel allèle sera fixé (A ou B)? Au bout de combien de temps? Aura-t-on une co-existence?

1.3.1 Probabilité de fixation

Le premier point dans la description de la dérive génétique, ou encore la fixation de l'allèle A est le suivant

Théorème 1.1. ([8])

La suite $(X_n)_{n \in \mathbb{N}}$ est une chaîne de Markov à espace d'états fini et est une martingale bornée. La matrice de transition $P = (p_{ij})$ de la chaîne est donnée pour tous

$0 \leq i, j \leq N$ par

$$P_{ij} = \binom{N}{j} \left(\frac{i}{N}\right)^j \left(1 - \frac{i}{N}\right)^{N-j}. \quad (1.4)$$

Les états 0 et N sont deux états absorbants pour la chaîne.

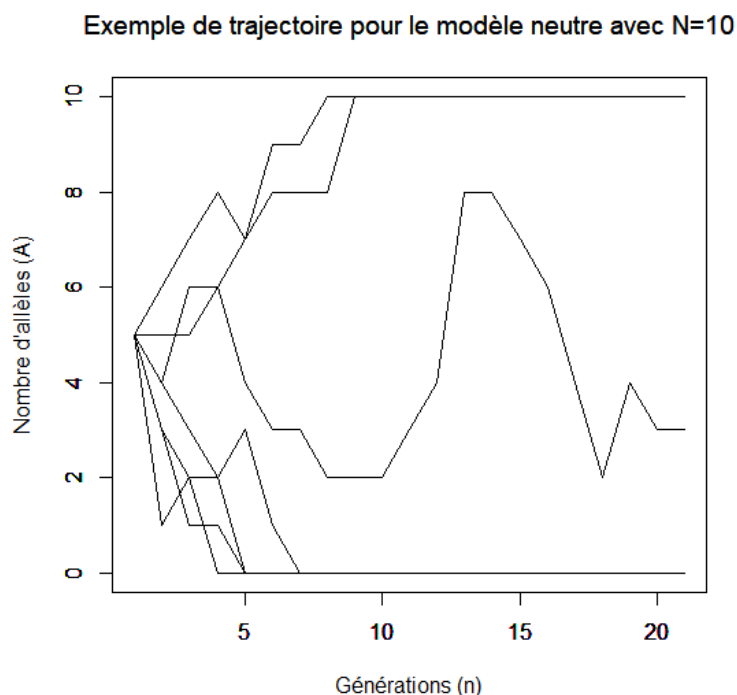


FIG. 1.1 – L'évolution du nombre d'allèles A sur $n=20$ générations avec la taille de population $N=10$ et la fréquence initiale est 0.5 .

Démonstration. Le processus $(X_n)_{n \geq 0}$ prend ses valeurs dans l'ensemble $\{0, \dots, N\}$. On remarque qu'il définit une chaîne de Markov d'espace d'états $\{0, \dots, N\}$, puisque la loi de X_{n+1} conditionnellement à la connaissance de X_n est parfaitement définie par le calcul précédent.

La forme de la matrice de transition a été calculée dans la proposition 1.2. Par ailleurs, si \mathcal{F}_n désigne la filtration engendrée par X_0, \dots, X_n , on a

$$\mathbb{E}(X_{n+1} | \mathcal{F}_n) = \sum_{j=0}^N j \mathbb{P}(X_{n+1} = j | \mathcal{F}_n) = N \frac{X_n}{N} = X_n.$$

Ainsi, le processus (X_n) est bien une martingale, bornée par N .

Il est clair que les états 0 et N sont absorbants. Tous les autres mènent à $\{0, N\}$, ils sont dits transients. \square

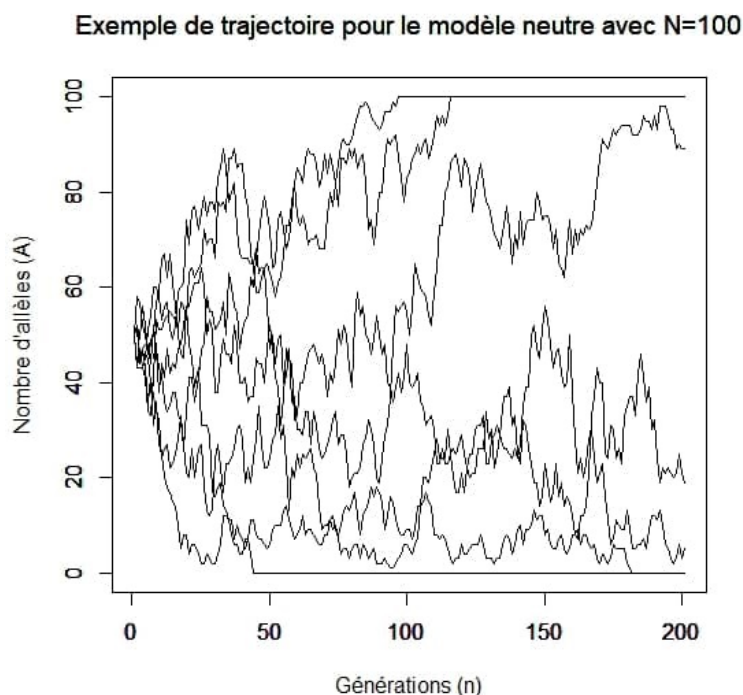


FIG. 1.2 – L'évolution du nombre d'allèles A sur $n=200$ générations avec la taille de population $N=100$ et la fréquence initiale est 0.5.

Remarque. Remarquons que comme le processus $(X_n)_n$ est une martingale, la proportion d'allèles A est constante en moyenne au cours du temps et égale à $\mathbb{E}(X_0)$, si et seulement si le modèle est neutre (il n'y a pas d'avantage sélectif pour un allèle).

Cette propriété de $(X_n)_n$ permet de déterminer la probabilité de fixation (et la probabilité de disparition de l'allèle A).

Nous allons étudier comment les allèles se fixent dans la population en temps long ($n \rightarrow \infty$).

Théorème 1.2 (8). *Quand le nombre de génération n tend vers l'infini, la suite de variables aléatoires $(X_n)_n$ converge presque-sûrement vers une variable aléatoire X_∞ à valeurs dans $\{0, N\}$. De plus,*

$$\mathbb{P}_i(X_\infty = N | X_0 = i) = \frac{i}{N}. \quad (1.5)$$

Remarquons que $\mathbb{P}_i(X_\infty = N)$ est la probabilité de fixation de l'allèle A dans la popu-

lation et que $\mathbb{P}_i(X_\infty = 0)$ est sa probabilité de disparition et de fixation de l'allèle B .

Démonstration. On a $(X_n)_n$ est une martingale bornée (par 0 et N), d'où quand $n \rightarrow \infty$ elle converge presque-sûrement vers une variable aléatoire X_∞ .

Le processus $(X_n)_n$ est une chaîne de Markov d'espace d'états fini. On sait alors que les deux points absorbants 0 et N sont des états récurrents positifs, tous les autres états sont transients. En effet, si $i \in \{1, \dots, N-1\}$, d'après (1.1),

$$p_{i0} = \mathbb{P}(X_1 = 0 | X_0 = i) = \left(1 - \frac{i}{N}\right)^N > 0.$$

Donc i mène à 0 mais 0 ne mène pas à i , puisque 0 est absorbant. On a donc deux classe de récurrence $\{0\}$ et $\{N\}$ et une classe transiente $\{1, \dots, N-1\}$ dont la chaîne sort presque-sûrement à partir d'un certain rang. Ainsi, X_∞ prend ses valeurs dans $\{0, N\}$.

Introduisons le temps de fixation, on appelle fixation de l'allèle A (resp B) l'atteinte de N (resp 0) par la chaîne X_n .

Nous allons maintenant essayer de déterminer la probabilité de fixation de l'allèle A dans la population. On pose τ le temps d'arrêt

$$\tau = \inf \left\{ n \geq 0; X_n = 0 \text{ ou } X_n = N \right\} < \infty \text{ p.s.} \quad (1.6)$$

Utilisant le fait que $X_n = X_\tau$ pour tout $n \geq \tau$, on a

$$i = \mathbb{E}_i(X_n) = \mathbb{E}_i\left(X_\tau \mathbb{I}_{\{\tau \leq n\}}\right) + \mathbb{E}_i\left(X_n \mathbb{I}_{\{\tau > n\}}\right).$$

Quand $n \rightarrow \infty$, et puisque $|X_n| \leq N$ et $\tau < \infty$ p.s., on conclut par le théorème de convergence dominée que

$$\mathbb{E}_i\left(X_\tau \mathbb{I}_{\{\tau \leq n\}}\right) \rightarrow \mathbb{E}_i(X_\tau), \quad \text{et} \quad \mathbb{E}_i\left(X_n \mathbb{I}_{\{\tau > n\}}\right) \rightarrow 0.$$

Par le théorème d'arrêt

$$\mathbb{E}_i(X_\tau) = N\mathbb{P}(X_\infty = N) = \mathbb{E}_i(X_0) = i.$$

On obtient donc le résultat. □

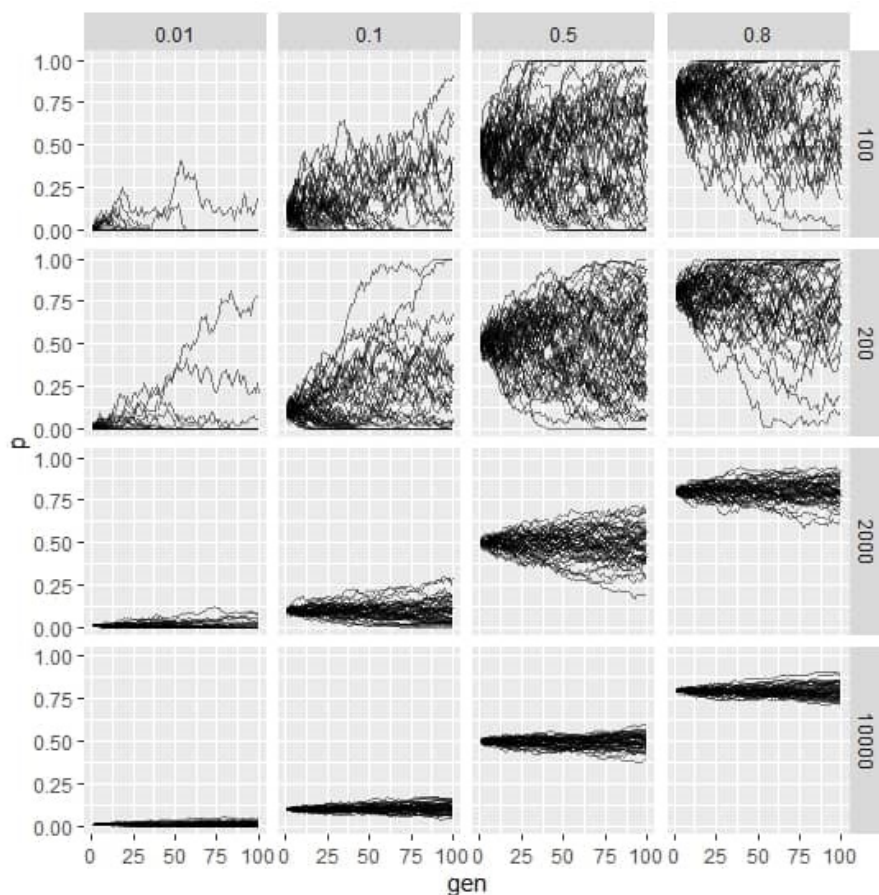


FIG. 1.3 – Simulation du modèle de Wright-Fisher simple.

La facette horizontale est la fréquence de départ et la facette verticale est la taille effective de la population. Nous constatons qu'à mesure que nous augmentons la taille de la population, la trajectoire de fréquence des allèles est moins bruyante. De plus, nous voyons que la probabilité de fixation ou de perte est plus probable lorsque les fréquences alléliques de départ sont de plus en plus élevées.

1.3.2 Hétérozygotie

La notion d'hétérozygotie a pour but de quantifier la variabilité génétique dans la population. Elle est définie, ici, comme la probabilité que deux copies d'un même locus choisies au hasard (sans remise) portent des allèles différents. Soit $h(n)$ cette probabilité, dans le cas où ces copies sont choisies dans la $n^{\text{ème}}$ génération.

Calculons tout d'abord la probabilité H_n d'avoir l'hétérozygotie, conditionnellement à

la connaissance de X_n . Lorsque $X_n = i$, on a alors

$$H_n = \frac{\binom{i}{1} \binom{N-i}{1}}{\binom{N}{2}} = \frac{2i(N-i)}{N(N-1)}.$$

Plus généralement, H_n est la variable aléatoire

$$H_n = \frac{\binom{X_n}{1} \binom{N-X_n}{1}}{\binom{N}{2}} = \frac{2X_n(N-X_n)}{N(N-1)}.$$

On remarque que $H_n = 0$ si $n \geq \tau$ et donc $H_n \xrightarrow[n \rightarrow \infty]{p.s.} 0$. Le théorème suivant montre que l'hétérozygotie moyenne $\mathbb{E}(H_n)$ décroît exponentiellement au cours du temps (cela signifie que la diversité va disparaître au sein de la population presque-sûrement.)

Théorème 1.3 (32). *Pour tout $n \geq 1$,*

$$h(n) = \mathbb{E}(H_n) = \left(1 - \frac{1}{N}\right)^n \mathbb{E}(H_0) \tag{1.7}$$

et

$$\text{Var}(X_n) = \mathbb{E}(X_0) \left(N - \mathbb{E}(X_0)\right) \left(1 - \left(1 - \frac{1}{N}\right)^n\right) + \left(1 - \frac{1}{N}\right)^n \text{Var}(X_0).$$

Démonstration. Pour tout $n \geq 1$, on a

$$\begin{aligned} \mathbb{E}\left(X_n(N - X_n)\right) &= \mathbb{E}(X_n N) - \mathbb{E}(X_n^2) \\ &= N\mathbb{E}(X_{n-1}) - \mathbb{E}\left(\mathbb{E}(X_n^2|X_{n-1})\right) \end{aligned} \tag{1.8}$$

avec

$$\begin{aligned} \mathbb{E}(X_n^2|X_{n-1}) &= \text{Var}(X_n|X_{n-1}) + \mathbb{E}(X_n|X_{n-1})^2 \\ &= X_{n-1} \left(1 - \frac{X_{n-1}}{N}\right) + X_{n-1}^2 \end{aligned} \tag{1.9}$$

En remplaçant (1.9) dans (1.8), on obtient

$$\begin{aligned}\mathbb{E}\left(X_n(N - X_n)\right) &= N\mathbb{E}(X_{n-1}) - \mathbb{E}\left(X_{n-1}\left(1 - \frac{X_{n-1}}{N}\right) + (X_{n-1})^2\right) \\ &= \left(1 - \frac{1}{N}\right)\mathbb{E}\left(X_{n-1}(N - X_{n-1})\right).\end{aligned}$$

Ce qui donne la formule pour $\mathbb{E}(H_n)$.

□

Remarque. Remarquons que si l'on part avec une seule copie d'allèle A , alors

$$X_0 = 1, \quad \text{et} \quad H_0 = \frac{2}{N}.$$

Ainsi, $h(0) = \frac{2}{N}$, et dans ce cas, grâce à (1.7), la probabilité qu'à la génération n , deux copies choisies au hasard aient deux allèles différents vaut $\frac{2}{N}\left(1 - \frac{1}{N}\right)^n$. Cela nous donne la vitesse de décroissance de l'hétérozygotie en fonction de temps.

1.3.3 Temps d'absorption

La question suivante est de mesurer la vitesse de ce phénomène de perte allélique: quel est le temps moyen de disparition d'un des deux allèles?

Cette question consiste à décrire la loi de T le temps de disparition d'un des deux allèles, par exemple en estimant son espérance. Pour le modèle de Wright-Fisher cette question est délicate: il n'existe pas de formule simple pour tout N .

En effet, si l'on note m_i l'espérance du temps d'absorption de la suite $(X_n)_{n \geq 0}$ (en 0 ou en N), sachant que $X_0 = i$, on a $m_0 = m_N = 0$ et, grâce à la propriété de Markov,

$$m_i = 1 + \sum_{j=0}^N p_{ij}m_j.$$

Ce système a $N - 1$ inconnus, n'est pas facile à résoudre. Il est possible d'utiliser l'ordinateur pour trouver une valeur approchée déterministe de la solution. Cependant, dès que N est un peu grand, des problèmes dus au fait que les coefficients p_{ij} sont très petits risquent de fausser le résultat. Il est toute fois possible de trouver un équivalent des m_i lorsque la taille de la population tend vers l'infini.

Notons Z la chaîne de Markov sur $\{0, \frac{1}{N}, \dots, 1\}$ définie par

$$Z_n = \frac{X_n}{N}.$$

Bien entendu, le temps d'atteinte de $\{0, N\}$ pour la suite $(X_n)_{n \geq 0}$ est égale au temps d'atteinte de $\{0, 1\}$ pour la chaîne Z .

Pour tout $x \in \{0, \frac{1}{N}, \dots, 1\}$, notons $t(x)$ l'espérance de T lorsque $Z_0 = x$. Sachant que $Z_0 = x$, alors Z_1 s'écrit $x + X$. D'après la propriété de Markov et la définition de X_n , on a

$$t(x) = 1 + \mathbb{E}(t(x + X)).$$

Supposons que t soit proche d'une fonction de classe \mathcal{C}^∞ . Puisque la variable aléatoire X est bornée, on peut écrire

$$t(x + X) = t(x) + t'(x)X + \frac{1}{2}t''(x)X^2 + O(|X|^3).$$

Or, il est clair que $\mathbb{E}(X) = 0$, $\mathbb{E}(X^2) = \frac{x(1-x)}{N}$.

D'autre part, en vertu du théorème limite central, la loi de $\sqrt{N}X$ est proche de la loi $\mathcal{N}(0, x(1-x))$ et ainsi, par exemple, $\mathbb{E}(X^4)$ est de l'ordre de N^{-2} .

En résumé, on obtient l'expression suivante:

$$t(x) = 1 + t(x) + \frac{1}{2}x(1-x)t''(x) + O(N^{-3/2}).$$

Ce calcul suggère que, si N est très grand, t est proche de la solution de l'équation différentielle ordinaire suivante:

$$\forall x \in]0, 1[, \quad y''(x) = -\frac{2N}{x(1-x)} \quad \text{avec} \quad y(0) = y(1) = 0.$$

On obtient alors l'approximation suivante

Proposition 1.3 (7). *Pour tout $x \in]0, 1[$ tel que $x = \frac{i}{N}$, et pour N assez grand, on a:*

$$m_i \underset{N \rightarrow \infty}{\sim} -2N \left(x \log x + (1-x) \log(1-x) \right).$$

1.4 Le modèle de Wright-Fisher avec mutation

Il est possible que le modèle de Wright-Fisher subisse quelques modifications de façon à le rendre plus près de la réalité et à explorer les conséquences de certaines réalités biologiques sur les fréquences des allèles dans la population.

Nous allons maintenant étudier brièvement, dans le cas d'une population de taille finie, deux des modifications qui peuvent être faites: l'ajout de mutation et de sélection.

La mutation est un phénomène très complexe de nombreuses hypothèses peuvent être faites quand vient le temps de la modéliser. Comme première approche, nous allons supposer un modèle largement simplifié, où les mutations ne créent pas de nouveaux allèles mais permettent simplement aux deux types d'allèles de se muter.

Supposons maintenant qu'au cours de la reproduction, chaque individu puisse muter indépendamment des autres: l'allèle A mute en allèle B avec probabilité $u \in [0,1]$ et B mute en A avec probabilité $v \in \{0,1\}$.

On suppose toujours que le modèle est neutre, c'est-à-dire que les deux allèles ont le même avantage sélectif.

Alors on désigne toujours par $(X_n)_n$ le processus qui décrit le nombre d'allèles A à la génération n , on sait que la loi de X_{n+1} est une loi binomiale de paramètres qui dépendent de la répartition de l'allèle A à la génération n .

Si on a i copies de l'allèles A à la génération n , cette répartition sera donnée par

$$p_i = \frac{i(1-u) + (N-i)v}{N}, \quad (1.10)$$

car un allèle de type A de la génération $n+1$ peut être soit le descendant d'un allèle de type A qui n'a pas muté, ou d'un allèle de type B qui a subi une mutation.

Alors, X_{n+1} suit une loi binomiale $\mathcal{B}(N, p_i)$, et on a

$$\mathbb{P}(X_{n+1} = j | X_n = i) = \binom{N}{j} (p_i)^j (1-p_i)^{N-j}, \quad (1.11)$$

avec $p_i = \frac{i(1-u) + (N-i)v}{N}$.

Remarques. Remarquons que dans ce modèle où les mutations d'un allèle à l'autre sont possibles, le processus $(X_n)_{n \geq 0}$ est bien une chaîne de Markov d'espace d'états $\{0, 1, \dots, N\}$

mais cette fois ci, les états 0 et N ne sont plus absorbants.

La matrice de transition de (X_n) n'a que des coefficients strictement positifs. La chaîne est donc irréductible, récurrente (positive) et apériodique (et ce n'est pas une martingale). Elle admet donc une unique mesure de probabilité invariante $(\rho_k)_{0 \leq k \leq N}$ et, pour toute mesure initiale ν et tout j ,

$$\mathbb{P}_\nu(X_n = j) \xrightarrow[n \rightarrow \infty]{} \rho_j$$

Par raisonnement similaire au cas sans mutation, on a

$$\mathbb{E}(X_{n+1} | X_n = i) = (1 - u)i + v(N - i) = Nv + (1 - u - v)i = i(1 - u - v) + vN,$$

et donc

$$\mathbb{E}(X_{n+1}) = Nv + (1 - u - v)\mathbb{E}(X_n).$$

On peut aussi calculer l'espérance de X_n et de la mesure invariante (par passage à la limite)

$$\mathbb{E}(X_n) = \frac{Nv}{u + v} + \left(\mathbb{E}(X_0) - \frac{Nv}{u + v} \right) (1 - u - v)^n \xrightarrow[n \rightarrow \infty]{} \frac{Nv}{u + v}$$

Toutefois, on ne dispose pas d'expression explicite mesure invariante de la chaîne de Markov.

Notons m la moyenne et σ^2 la variance de la mesure invariante:

$$\begin{aligned} m &= \frac{Nv}{u + v}, \\ \sigma^2 &= \frac{N^2uv}{(u + v)^2(2N(u + v) + 1)} + o_{n \rightarrow \infty}(N). \end{aligned}$$

1.5 Le modèle de Wright-Fisher avec sélection

Nous supposons ici que l'allèle A a un avantage sélectif sur l'allèle B . Cela veut dire qu'une copie portant l'allèle A a plus de chance de se répliquer. Soit $s > 0$ le paramètre décrivant cet avantage. Supposons que les adaptabilités des deux allèles A et B soient données par $1 + s$ et 1 , c'est-à-dire qu'un individu porteur de l'allèle A a $1 + s$ fois plus de chances de survivre qu'un individu porteur de l'allèle B .

Pour construire la population à la génération $n + 1$, sachant que $X_n = i$, tout passe

comme si on tire dans une urne qui contient une proportion p_i telle que

$$p_i = \frac{i(1+s)}{(i(1+s) + N - i)}. \quad (1.12)$$

Le processus $(X_n)_{n \geq 0}$ est une chaîne de Markov sur $\{0, \dots, N\}$, telle que la loi de X_{n+1} sachant $X_n = i$ est la loi binomiale $\mathcal{B}(N, p_i)$. On aura alors

$$\mathbb{P}(X_{n+1} = j | X_n = i) = C_N^j (p_i)^j (1 - p_i)^{N-j}. \quad (1.13)$$

Les états 0 et N sont absorbant tandis que $\{1, \dots, N-1\}$ est une classe transitoire, mais (X_n) n'est plus une martingale. Ceci complique le calcul des probabilités de fixation des allèles A et B .

Notons $(\pi_i)_i$ les probabilités de fixation de la chaîne en N (avant 0) lorsque $X_0 = i$. Supposons que s est d'ordre N^{-1} et posons $\alpha = Ns$. La propriété de Markov assure que

$$\pi_i = \sum_{j=0}^N p_{ij} \pi_j, \quad \text{avec } \pi_0 = 0 \text{ et } \pi_N = 1.$$

Appliquons cette formule à $x = \frac{i}{N}$

$$\pi(x) = \mathbb{E}(\pi(x+Z)) = \pi(x) + \pi'(x)\mathbb{E}(Z) + \frac{1}{2}\pi''(x)\mathbb{E}(Z^2) + O(|Z|^3).$$

En tenant compte de la sélection, on a $Z = \frac{Y}{N} - x$ où Y suit la loi $\mathcal{B}\left(N, \frac{(1+s)x}{(sx+1)}\right)$ donc

$$\mathbb{E}(Z) = \frac{(1+s)x}{sx+1} - x = \frac{sx(1-x)}{sx+1} = \frac{1}{N}\alpha x(1-x) + O(N^{-2}),$$

$$\mathbb{E}(Z^2) = \frac{1}{N^2} \text{Var}(Y) + \left(\frac{\mathbb{E}(Y)}{N-x}\right)^2 = \frac{1}{N}x(1-x) + O(N^{-2}),$$

$$\mathbb{E}(|Z|^3) = O(N^{-3/2}).$$

La fonction π semble donc proche de la solution de l'équation différentielle suivante:

$$Z''(x) + 2\alpha Z'(x) = 0 \quad \text{avec } Z(0) = 0 \quad \text{et} \quad Z(1) = 1,$$

c'est-à-dire

$$\pi(x) \sim Z(x) = \frac{1 - e^{-2\alpha x}}{1 - e^{-2\alpha}}.$$

1.6 Modèle de Wright-Fisher avec sélection et mutation

Plus généralement, on peut combiner les deux ajustements du modèle présentés précédemment en supposons que la mutation et la sélection se produisent successivement, où

$$p_i = \frac{(1 + s)(i(1 - u) + (N - i)v)}{(1 + s)(i(1 - u) + (N - i)v) + iu + (N - i)(1 - v)}. \quad (1.14)$$

Remarquons que la différence $p_i - \frac{i}{N}$ de la fraction d'allèle A à la fin du cycle de la $n^{\text{ème}}$ génération exprime la différence due à la sélection et à la mutation dans le modèle déterministe de population infinie.

1.7 Modèle de Moran

L'une des principales hypothèses du modèle de Wright-Fisher est que les allèles d'une génération meurent tous au moment où ils engendrent la génération suivante.

Cela est très loin de la réalité et le besoin se fait sentir de développer un modèle où les allèles de la génération n peuvent survivre dans les générations suivantes.

Le modèle le plus simple qui permet cela est le modèle de Moran qui ressemble à celui de Wright-Fisher, c'est aussi un cas particulier du modèle de Cannings.

On considère encore une fois une population de taille constante de N allèles (avec deux types d'allèles A et B), hermaphrodite, que les générations sont séparées, qu'il n'y a pas de migration, mutation, sélection.

La transition de la génération n à la génération $n + 1$ se fait en tirant avec remise deux individus dans la génération n , le premier a deux fils, le second aucun, les autres individus ont exactement un descendant. Définissons la variable aléatoire

X_n = le nombre d'allèles A dans la population à la génération n .

Définition 1.1 (17). *Le processus de Moran (qui compte le nombre d'allèles A dans une population de N gènes) est la chaîne de Markov $(X_n)_{n \geq 0}$ d'espace d'états $\{0, \dots, N\}$ et de matrice de transition $P = (p_{ij})$ donnée pour tout $i, j \in \{0, \dots, N\}$ par*

$$P_{ij} = \begin{cases} \frac{i(N-i)}{N^2} & \text{si } |i-j|=1; \\ \left(\frac{i}{N}\right)^2 + \left(1 - \frac{i}{N}\right)^2 & \text{si } j=i; \\ 0 & \text{sinon.} \end{cases}$$

Les états 0 et N sont absorbants. Les autres mènent à $\{0, N\}$ sont donc transitoires.

Le premier instant où un seul allèle est présent est noté

$$T := \inf\{n \geq 0 : X_n \in \{0, N\}\}.$$

On dit que T est le temps de fixation.

L'espace d'états étant fini, le temps d'atteinte T de $\{0, N\}$ est presque sûrement fini et intégrable:

$$\mathbb{P}(T < \infty) = 1 \quad \text{et} \quad \mathbb{E}(T) < \infty.$$

De plus, X_T suit une loi Bernoulli portée par 0 et N et $X_n \xrightarrow[N \rightarrow \infty]{p.s.} X_T$. On a

$$\mathbb{P}(X_T = 0) + \mathbb{P}(X_T = N) = 1.$$

L'événement $\{X_T = N\}$ (resp $\{X_T = 0\}$) signifie que l'allèle A (resp B) est fixé.

Théorème 1.4. (*Lieu et temps de fixation*) [7]

Pour tout i à valeurs dans $\{0, 1, \dots, N\}$,

$$\mathbb{P}(X_T = N) = 1 - \mathbb{P}(X_T = 0) = \frac{i}{N}.$$

De plus, pour tout $p \in]0, 1[$,

$$\mathbb{E}_{[pN]}(T) \underset{N \rightarrow \infty}{\sim} -N^2(p \ln p + (1-p) \ln(1-p)).$$

Démonstration. On a $\mathbb{P}_i(T < \infty) = 1$, on sait que $(X_n)_{n \geq 0}$ converge presque sûrement vers X_T , vu que T est un temps de fixation.

Comme l'espace des états est borné, le théorème de convergence dominée s'applique et la convergence à lieu dans L^1 , d'où on aura

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \mathbb{E}_i(X_n) = \mathbb{E}(X_T) = 0\mathbb{P}_i(X_T = 0) + N\mathbb{P}_i(X_T = N) = N\mathbb{P}(X_T = N).$$

Or d'après la matrice de transition on aura, pour tout $n \geq 1$, $i, j \in \{0, 1, \dots, N\}$

$$\begin{aligned} \mathbb{E}(X_n | X_{n-1} = i) &= \sum_{j=0}^N j \mathbb{P}(X_n = j | X_{n-1} = i) \\ &= \sum_{j=0}^N j P(i, j) \\ &= iP(i, i) + (i-1)P(i, i-1) + P(i, i+1) \\ &= i \left(\frac{1}{N^2} (i^2 + (N-i)^2) \right) + (i-1) \left(\frac{i}{N^2} (N-i) \right) + (i+1) \left(\frac{i}{N^2} (N-i) \right) \\ &= \frac{1}{N^2} \left(i(N-i)^2 + i(i-1)(N-i) + i(i+1)(N-i) \right) \\ &= i, \end{aligned}$$

d'où $\mathbb{E}(X_n) = \mathbb{E}(\mathbb{E}(X_n|X_{n-1})) = \mathbb{E}(X_{n-1}) = \dots = \mathbb{E}(X_0) = i$, ce qui donne enfin

$$\mathbb{P}_i(X_T = N) = \frac{i}{N} = 1 - \mathbb{P}_i(X_T = 0).$$

Notons $m(i) = \mathbb{E}_i(T)$ le temps moyen de fixation pour la chaîne issue de i . On a: $\forall i \in \{1, \dots, N-1\}$, $m(0) = m(N) = 0$, et

$$m(i) = 1 + \sum_{j=0}^N P(i,j)m(j).$$

Or en utilisant la formule de P on obtient,

$$\sum_{j=0}^N P(i,j)m(j) = P(i,i)m(i) + P(i,i-1)m(i-1) + P(i,i+1)m(i+1)$$

d'où

$$m(i) = 1 + \frac{i^2 + (N-i)^2}{N^2}m(i) + \frac{i(N-i)}{N^2}m(i-1) + \frac{i(N-i)}{N^2}m(i+1)$$

$$\iff i(N-i) \left(-2m(i) + m(i-1) + m(i+1) \right) = -N^2$$

ce qui nous donne cette formule de récurrence à trois termes

$$-2m(i) + m(i-1) + m(i+1) = \frac{-N^2}{i(N-i)}.$$

En utilisant le fait que $m(0) = m(N) = 0$ et l'équation de récurrence on trouve:

$$\begin{aligned} \text{pour } i = 1, m(2) - 2m(1) + m(0) &= -\frac{N^2}{N-1} \Rightarrow m(2) = 2m(1) - \frac{N^2}{N-1} \\ \text{pour } i = 2, m(3) - 2m(2) + m(1) &= -\frac{N^2}{2(N-2)} \Rightarrow m(3) = 3m(1) - 2\frac{N^2}{N-1} - \frac{N^2}{2(N-1)} \\ \text{pour } i = 3, m(4) - 2m(3) + m(2) &= -\frac{N^2}{3(N-3)} \Rightarrow m(4) = 4m(1) - 3\frac{N^2}{N-1} - 2\frac{N^2}{2(N-2)} - \frac{N^2}{3(N-3)} \\ &\vdots \end{aligned}$$

$$\Rightarrow m(i) = im(1) - \sum_{j=1}^i \frac{(i-j)N^2}{j(N-j)} \quad (1.15)$$

pour $i = N$, $m(N) = Nm(1) - \sum_{j=1}^{N-1} \frac{(N-j)N^2}{j(N-j)}$ sachant que $m(N) = 0$, on aura

$$m(1) = \frac{1}{N} \sum_{j=1}^{N-1} \frac{(N-j)N^2}{j(N-j)} \quad (1.16)$$

En remplaçant (1.16) dans l'équation (1.15) on obtient

$$\begin{aligned} m(i) &= i \left(\frac{1}{N} \sum_{j=1}^{N-1} \frac{N^2(N-j)}{j(N-j)} \right) - \sum_{j=1}^i \frac{N^2(i-j)}{j(N-j)} \\ &= \frac{i}{N} \sum_{j=1}^{N-1} \frac{N^2}{j} - \sum_{j=1}^i \frac{N^2(i-j)}{j(N-j)} \\ &= N \left(\sum_{j=1}^{N-1} \frac{i}{j} - \sum_{j=1}^i \frac{N(i-j)}{j(N-j)} \right) \\ &= N \left(\sum_{j=1}^i \frac{i}{j} + \sum_{j=i+1}^{N-1} \frac{i}{j} - \sum_{j=1}^i \frac{N(i-j)}{j(N-j)} \right) \\ &= N \left(\sum_{j=1}^i \frac{N-i}{N-j} + \sum_{j=i+1}^{N-1} \frac{i}{j} \right), \end{aligned}$$

d'où

$$m(i) = N \left(\sum_{j=1}^i \frac{N_i}{N_j} + \sum_{j=i+1}^{N-1} \frac{i}{j} \right). \quad (1.17)$$

Soit $p \in]0,1[$, pour tout $N \geq 1$, posons $i_N = [pN]$. On aura alors

$$\begin{aligned}
 m(i_N) &= N \left(\sum_{j=1}^{i_N} \frac{N - i_N}{N - j} + \sum_{j=i_N+1}^{N-1} \frac{i_N}{j} \right) \\
 \frac{m(i_N)}{N^2} &= \frac{1}{N} \sum_{j=1}^{i_N} \frac{N - i_N}{N - j} + \frac{1}{N} \sum_{j=i_N+1}^{N-1} \frac{i_N}{j} \\
 &= \frac{\left(1 - \frac{i_N}{N}\right)}{N} \sum_{j=1}^{i_N} \frac{1}{1 - \frac{j}{N}} + \frac{\frac{i_N}{N}}{N} \sum_{j=i_N+1}^{N-1} \frac{1}{\frac{j}{N}} \\
 &\xrightarrow{N \rightarrow \infty} (1 - p) \int_0^p \frac{1}{1 - x} dx + p \int_p^1 \frac{1}{x} dx \\
 &= -\left((1 - p) \ln(1 - p) + p \ln(p)\right).
 \end{aligned}$$

Ainsi, dans une population de taille N (avec N grand), le temps moyen d'absorption partant de $i = pN$ avec $0 < p < 1$ est d'ordre

$$-N^2 \left(p \ln(p) + (1 - p) \ln(1 - p) \right).$$

□

Remarque. (Lien avec le modèle de Wright-Fisher)

Pour le modèle de Wright-Fisher, l'espérance du temps d'absorption est de l'ordre N tandis qu'il est de l'ordre N^2 pour le modèle de Moran. Cela vient tout simplement du fait que lors d'une transition du modèle de Moran, un seul allèle est modifié tandis que tous sont concernés à chaque transition du modèle de Wright-Fisher.

1.8 Modèle de Cannings

Une généralisation très importante du modèle de Wright-Fisher a été introduite par Cannings [4].

Le modèle de Cannings est très général et recouvre de nombreuses dynamiques de population monotypes et d'effectifs constants. On considère encore une fois une population de taille constante de N allèles, chaque génération est constituée des enfants de la géné-

ration précédente. A chaque génération, le nombre d'enfants d'un groupe d'individus de taille donné sont distribués suivant une loi de probabilité donnée, indépendante du groupe choisi.

Soit $y = (y_1, \dots, y_N)$ une variable aléatoire à valeurs dans \mathbb{N}^N . Pour chaque individu i d'une génération n , y_i représente le nombre de ses enfants dans la nouvelle génération $n + 1$. Il est nécessaire que la loi de y satisfait quelques propriétés:

- $\sum_{i=1}^N y_i = N$ p.s. (Pour conserver une population de taille fixe).
- La loi de y est échangeable, c'est-à-dire invariante par permutation des coordonnées, plus précisément, pour toute permutation $\tau \in \mathcal{S}_N = \{0, \dots, N\}$

$$(y_1, \dots, y_N) \stackrel{\mathcal{L}}{=} (y_{\tau_1}, \dots, y_{\tau_N}).$$

(aucun individus n'est privilégié).

- En particulier, tous les individus ont la même loi de reproduction.
- Comme $\sum_{i=1}^N y_i = N$, on en déduit que $E(y_1) = 1$ et on note $Var(y_1) = \sigma^2$.
- En on déduit également, $Cov(y_1, y_2) = -\frac{\sigma^2}{N-1}$ car
 $0 = Var(\sum_{i=1}^N y_i) = NVar(y_1) + N(N-1)Cov(y_1, y_2)$.
- On suppose que $Var(y_1) > 0$, (Pour éviter le cas trivial).

Comme dans le modèle de Wright-Fisher, dans le cas de deux allèles (A et B), ce mécanisme de transition donne lieu à une chaîne de Markov $(X_n)_{n \geq 0}$ d'espace d'états $\{0, 1, \dots, N\}$ donnée pour tout $i \in \{0, \dots, N\}$ par

$$Loi(X_{n+1}|X_n = i) = Loi(y_1 + \dots + y_i).$$

Les états 0 et N sont absorbants tandis que tous les autres mènent à $\{0, N\}$ et sont donc transitoires.

Notons que $\mathbb{E}(X_{n+1}|X_n = i) = i$, donc $(X_n)_{n \geq 0}$ est une martingale. De plus,

$$\begin{aligned} Var(X_{n+1}|X_n = i) &= Var(y_1 + \dots + y_i) \\ &= i\sigma^2 + i(i-1)Cov(y_1, y_2) \\ &= i\sigma^2 - \frac{i(i-1)\sigma^2}{N-1} \\ &= \sigma^2 \frac{i(N-i)}{N-1}. \end{aligned}$$

En particulier, il est possible de donner une représentation complète du spectre de la matrice de transition de cette chaîne de Markov.

Théorème 1.5. (*Cannings (1974)[4]*).

Les valeurs propres de la matrice de transition du modèle de Cannings sont données par

$$\lambda_0 = 1 \quad \text{et} \quad \lambda_j = \mathbb{E}(y_1 y_2 \dots y_N) \quad \text{pour tout } 1 \leq j \leq N.$$

Démonstration. Considérons V la matrice de Vandermonde, tel que $V \in \mathcal{M}_{N+1, N+1}(\mathbb{R})$,

$$V = \begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 & 0 & \dots & 0 \\ 1 & 1 & 1^2 & 1^3 & \dots & 1^N \\ 1 & 2 & 2^2 & 2^3 & \dots & 2^N \\ 1 & 3 & 3^2 & 3^3 & \dots & 3^N \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots \\ 1 & N & N^2 & N^3 & \dots & N^N \end{pmatrix}$$

On a la matrice V est inversible.

Soit $P = (p_{ij}) \in \mathcal{M}_{N+1, N+1}(\mathbb{R})$ la matrice de transition du modèle de Cannings. Pour tout $i, j \in \{0, 1, \dots, N\}$, on a

$$(PV)_{ij} = \sum_{k=0}^N P_{ik} V_{kj} = \sum_{k=0}^N P_{ik} k^j = \mathbb{E}(X_1^j | X_0 = i).$$

Par ailleurs, comme

$$\text{Loi}(X_1 | X_0 = i) = \text{Loi}(y_1 + \dots + y_i),$$

Pour tout i , il existe des réels $(b_{ij})_j$ tels que

$$\mathbb{E}(X_1^j | X_0 = i) = \mathbb{E}((y_1 + \dots + y_i)^j) = i^{[j]} \mathbb{E}(y_1 y_2 \dots y_j) + \sum_{k=0}^{j-1} b_{ik} i^k,$$

où $i^{[j]} := i(i-1)(i-2)\dots(i-j+1)$.

Pour le voir, on peut procéder par récurrence sur j en observant que $\text{Loi}(y_1, \dots, y_i | y_k)$ est échangeable. Il existe donc une matrice triangulaire supérieure $A \in \mathcal{M}_{N+1, N+1}(\mathbb{R})$ telle que

$A_{00} = 1$, $A_{jj} = \mathbb{E}(y_1 + \dots + y_j)$ pour tout $j \in \{1, \dots, N\}$, et pour tout $i, j \in \{0, 1, \dots, N\}$,

$$\mathbb{E}(X_1^j | X_0 = i) = \sum_{k=0}^j A_{kj} i^k = (VA)_{ij}.$$

On a donc $PV = VA$, et comme V est inversible, les matrices P et A ont donc le même spectre. \square

Remarques.

◇ Dans le cas particulier du modèle de Wright-Fisher, on obtient le résultat explicite suivant:

$$\forall j = 1, \dots, N, \quad \lambda_j = N(N-1) \dots (N-j+1)$$

$\lambda_0 = 1$ et pour tout $1 \leq j \leq N$,

$$\lambda_j = \frac{N(N-1) \dots (N-j+1)}{N^j} = \left(1 - \frac{1}{N}\right) \dots \left(1 - \frac{j-1}{N}\right).$$

Comme $\mathbb{E}(y_1) = 1$, $\lambda_1 = 1$ est une valeur propre double. C'est logique puisque la chaîne possède deux classe de récurrence $\{0\}$ et $\{N\}$. La deuxième plus grande valeur propre est $\lambda_2 = \mathbb{E}(y_1 y_2)$, puisque $\sum y_i$ est constante égale à N , sa variance est nulle et donc $N \text{Var}(y_1) + N(N-1) \text{Cov}(y_1, y_2) = 0$. On a donc

$$\text{Cov}(y_1, y_2) = -\frac{\sigma^2}{N-1} \quad \text{et} \quad \lambda_2 = 1 - \frac{\sigma^2}{N-1}.$$

De même, on peut remarquer que

$$\text{Var}\left(X_{n+1} | X_n = i\right) = \frac{i(N-i)}{N-1} \sigma^2, \text{ et que, si } i(t) = \frac{X(t)}{N},$$

$$\text{Var}\left(i(n+1) | i(t)\right) = \frac{i(t)(1-i(t))\sigma^2}{N-1}.$$

- ◇ Le modèle de Wright-Fisher est un cas particulier du modèle de Cannings, il correspond au cas où la loi de (y_1, \dots, y_N) est une loi multinomiale symétrique.
- ◇ Tout comme le modèle de Wright-Fisher, le modèle de Moran est un cas particulier du modèle de Cannings.

Chapitre 2

Processus de Galton-Watson

2.1 Introduction

Les processus de branchement sont des modèles introduits pour étudier le développement d'une population, dans laquelle les individus se reproduisent indépendamment les uns des autres.

Ces modèles sont particulièrement utilisés en biologie (étude de la croissance d'une colonie de bactéries,...) et en physique nucléaire, mais trouvent leurs origines dans l'étude, au 19^{ème} siècle, des probabilités d'extinction des noms des familles illustres en Grande Bretagne (Francis Galton et Henry Wastson, 1874) [35].

2.2 Processus de Galton-Watson

A l'époque victorienne, certaines personnes ont craint la disparation des noms de familles aristocratiques. Sir Francis Galton posa originellement la question de déterminer la probabilité d'un tel événement dans le Educational Time de 1873, et le Révérend Henry William Watson répondit avec une solution.

Ensemble, ils écrivirent alors, en 1874, un article intitulé: "On the probability of extinction of families" [35].

Leur modèle suppose (cela étant considéré comme allant de soi à l'époque de Galton, et étant encore le cas le plus courant dans la plupart des pays) que le nom de famille est transmis à tous les enfants mâles par leur père. Il suppose également que le nombre de fils d'un individu est une variable aléatoire à valeurs dans \mathbb{N} , et que le nombre de fils d'hommes

différents sont des variables aléatoires indépendantes de même loi.

Plus généralement, supposons qu'une population évolue par générations, et notons Z_n le nombre d'individus de la $n^{\text{ème}}$ génération. Chaque membre de la $n^{\text{ème}}$ génération donne naissance à une famille, éventuellement vide, de la génération suivante; la taille de la famille est une variable aléatoire.

On fait les hypothèses suivantes:

- Les tailles de chaque famille forment une collection de variables aléatoires indépendantes.
- Les tailles des familles suivent toutes la même loi.

Sous ces hypothèses, le processus est bien défini dès que la taille de la population initiale Z_0 est donnée.

2.2.1 Définition et propriétés

On considère une mesure de probabilité ($\mathbf{p} = p_k, k \geq 0$) sur \mathbb{N} , ($p = p_k, k \geq 0$) et ($\sum_{k \geq 0} p_k = 1$), et une famille dénombrable de variables aléatoires indépendantes et identiquement distribuées (v.a.i.i.d.) de loi \mathbf{p} ($\xi_{n,i}, n \in \mathbb{N}, i \in \mathbb{N}^*$).

On se donne également une v.a Z_0 indépendante de la famille ($\xi_{n,i}$).

Définition 2.1. [7]

Le processus de Galton-Watson est la suite de v.a ($Z_n, n \geq 0$) définie par récurrence par:

$$Z_{n+1} = \sum_{i=1}^{Z_n} \xi_{n,i}, \forall n \geq 0. \quad (2.1)$$

Avec la convention qu'une somme de $i = 1$ à 0 vaut 0 .

On voit alors que, si $Z_0 = 1$, alors $Z_1 = \xi_{0,1}$ a pour loi \mathbf{p} , et que chaque individu vivant à la date n a un nombre d'enfants de loi \mathbf{p} indépendant des autres individus.

\mathbf{p} est appelée *loi de reproduction*, et Z_n représente le nombre d'individus vivants à la génération n .

Le plus souvent, la population initiale sera supposée composée d'un seul individu, appelé *ancêtre*, c'est à dire $Z_0 = 1$.

Proposition 2.1. [27]

La suite $(Z_n)_n$ désigne un processus de Galton-Watson de loi de reproduction \mathbf{p} , avec $(Z_0 = u)$ tel que : u est une v.a sur \mathbb{N}^* indépendante de la famille $\{\xi_{n,i}, i \in \mathbb{N}, n \in \mathbb{N}\}$.

La suite $(Z_n)_n$ est une chaîne de Markov homogène sur \mathbb{N} de matrice de transition P , définie par :

$$P(i,j) = \mathbb{P}\left(\sum_{k=1}^i \xi_{0,k} = j\right) \quad \text{pour tout } i,j \in \mathbb{N}. \quad (2.2)$$

- Si $p(1) \neq 1$, l'état 0 est un état absorbant et tous les autres états sont transitoires.
- Si $p(1) = 1$, tous les états sont absorbants.

Démonstration. Soit $n \in \mathbb{N}$ et $k_0, k_1, \dots, k_n \in \mathbb{N}$.

D'après la définition de Z_n

$$Z_{n+1} = \begin{cases} \sum_{i=1}^{Z_n} \xi_{n,i} & \text{si } Z_n \geq 1 \\ 0 & \text{si } Z_n = 0 \end{cases}$$

et on utilisant la convention : $\sum_{i=1}^0 a_i = 0$

$$\mathbb{P}(Z_0 = k_0, \dots, Z_n = k_n) = \mathbb{P}\left(u = k_0, \sum_{i=1}^{k_0} \xi_{0,i} = k_1, \dots, \sum_{i=1}^{k_{n-1}} \xi_{n-1,i} = k_n\right).$$

Par hypothèse, $u, \{\xi_{0,i}, i \in \mathbb{N}\}, \dots, \{\xi_{n-1,i}, i \in \mathbb{N}\}$ sont indépendantes.

Donc,

$$\mathbb{P}(u = k_0, Z_1 = k_1, \dots, Z_n = k_n) = \mathbb{P}(u = k_0) \mathbb{P}\left(\sum_{i=1}^{k_0} \xi_{0,i} = k_1\right) \dots \mathbb{P}\left(\sum_{i=1}^{k_{n-1}} \xi_{n-1,i} = k_n\right).$$

Enfin, comme les variables aléatoires $\xi_{n,i}$ sont toutes de même loi \mathbf{p} ,

$$\mathbb{P}(u = k_0, Z_1 = k_1, \dots, Z_n = k_n) = \mathbb{P}(u = k_0) P(k_0, k_1) \dots P(k_{n-1}, k_n)$$

$$\mathbb{P}(Z_n = k_n \mid Z_0 = k_0, Z_1 = k_1, \dots, Z_{n-1} = k_{n-1}) =$$

$$\mathbb{P} \left(\sum_{i=1}^{k_{n-1}} \xi_{n-1,i} = k_n \middle| u = k_0, \sum_{i=1}^{k_0} \xi_{0,i} = k_1, \dots, \sum_{i=1}^{k_{n-2}} \xi_{n-2,i} = k_{n-1} \right).$$

Donc:

$$\mathbb{P} \left(\sum_{i=1}^{k_{n-1}} \xi_{n-1,i} = k_n \middle| \sum_{i=1}^{k_{n-2}} \xi_{n-2,i} = k_{n-1} \right) = \mathbb{P} \left(Z_n = k_n \middle| Z_{n-1} = k_{n-1} \right) = p(k_{n-1}, k_n)$$

D'où $(Z_n)_n$ est bien une chaîne de Markov.

En posant,

$$P(k,l) = \mathbb{P} \left(\sum_{i=1}^k \xi_{0,i} = l \right) \quad \text{pour tout } k, l \in \mathbb{N}$$

Donc,

$$P(0,j) = \mathbb{P} \left(\sum_{i=1}^0 \xi_{0,i} = j \right) = \mathbb{I}_{\{j=0\}},$$

où $\mathbb{I}_{\{j=0\}}$ est la fonction indicatrice,

et

$$P(i,j) = \mathbb{P} \left(\sum_{k=1}^i \xi_{0,k} = j \right) = \mathbb{P} \left(\xi_{0,1} + \xi_{0,2} + \dots + \xi_{0,i} = j \right) \quad \text{si } i \in \mathbb{N}^*.$$

La nature des états :

- $\mathbf{p}(1)=1$, signifie que chaque individu donne naissance à un unique individu, la taille de la population reste fixe : tous les états sont absorbants.
- On suppose maintenant que $\mathbf{p}(1)<1$,

- Si $\mathbf{p}(0)>0$, alors pour tout $i \in \mathbb{N}^*$, $P(i,0) = \mathbf{p}(0)^i > 0$ (c'est la probabilité que les i individus de la population n'aient pas de descendants).

Comme 0 est un état absorbant ,

$$\mathbb{P}(\text{pour tout } n \in \mathbb{N}^*, Z_n \neq i | Z_0) \geq P(i,0) > 0.$$

Donc, pour tout $n \in \mathbb{N}^*$, i est transitoire.

- Supposons que $\mathbf{p}(0)=0$, cela signifie que tous les individus donnent naissance à au moins un individu avec probabilité 1.

Comme $\mathbf{p}(1)<1$, chaque individu à une probabilité strictement positive d'avoir

au moins 2 descendants.

Donc, partant d'une population avec $i > 0$ individus il y a une probabilité strictement positive que les générations suivantes aient toujours au moins $i+1$ individus.

Précisément, il existe $l \geq 2$ tel que $\mathbf{p}(l) > 0$.

Donc, $P(i, il) > 0$ et comme $P(i, j) = 0$ si $j < i$,

$$\mathbb{P}(Z_n \neq i, \text{ pour tout } n > 0 | Z_0 = i) \geq p(\xi_{0,1} = l, \dots, \xi_{0,i} = l) = \mathbf{p}(l)^i.$$

Cela montre que i est transitoire.

□

Le processus de Galton-Watson peut être vu comme une martingale.

Proposition 2.2. *Soit:* $\mathbb{E}(\xi_{n,i}) = m$

- (Z_n) est une martingale $\Leftrightarrow m = 1$,
- (Z_n) est une sur-martingale $\Leftrightarrow m < 1$,
- (Z_n) est une sous-martingale $\Leftrightarrow m > 1$.

Démonstration. Rappelons qu'un processus $(X_n, n \geq 0)$ est une martingale, (resp sous-martingale, sur-martingale) par rapport à une filtration $(\mathcal{F}_n, n \geq 0)$, si X_n est \mathcal{F}_n -mesurable et $\mathbb{E}(|X_n|) < \infty$ pour tout $n \geq 0$ et

$$\mathbb{E}(X_{n+1} | \mathcal{F}_n) = X_n, \text{ (resp } \mathbb{E}(X_{n+1} | \mathcal{F}_n) \geq X_n, \mathbb{E}(X_{n+1} | \mathcal{F}_n) \leq X_n) \quad \forall n \geq 0, p.s. \quad (2.3)$$

Soit (\mathcal{F}_n) la filtration naturelle du processus (Z_n) : (Z_n) est adapté à (\mathcal{F}_n) et positif.

On a :

$$\mathbb{E}(Z_{n+1} | \mathcal{F}_n) = \mathbb{E}\left(\sum_{i=1}^{Z_n} \xi_{n,i} \middle| \mathcal{F}_n\right) = \sum_{i=1}^{Z_n} \mathbb{E}(\xi_{n,i}) = Z_n \mathbb{E}(\xi_{n,i}) = Z_n m.$$

Car on a les $\xi_{n,i}$ sont indépendants de Z_n .

Donc :

$$\mathbb{E}(Z_{n+1} | \mathcal{F}_n) = m Z_n.$$

D'où :

- (Z_n) est une martingale $\Leftrightarrow m = 1$,
- (Z_n) est une sur-martingale $\Leftrightarrow m < 1$,
- (Z_n) est une sous-martingale $\Leftrightarrow m > 1$.

□

2.2.2 Fonction génératrice de Z_n

Revenant maintenant au processus de Galton-Watson. Etant donné une loi \mathbf{p} sur \mathbb{N} comme donne la section précédente, on notera: $G = G_{\mathbf{p}}$ la fonction génératrice d'une v.a de loi \mathbf{p} , appelée fonction génératrice de reproduction.

Etant donné le processus de Galton-Watson Z_n , issu d'un unique ancêtre ($Z_0 = 1$), on définit également pour tout $n \geq 0$

$$G_n(s) = \mathbb{E}\left(s^{Z_n}\right) = \sum_{k \geq 0} s^k \mathbb{P}\left(Z_n = k\right), \quad \forall s \in [-1,1], \quad (2.4)$$

la fonction génératrice de Z_n .

Remarquons que: $\mathbb{P}(Z_n = 0) = G_n(0)$.

Nous commençons par le lemme suivant :

Lemme 2.1. [27]

Soit Y, X_1, X_2, \dots une suite de v.a indépendantes à valeurs dans \mathbb{N} , telle que les X_i ont tous même loi.

Soit g la fonction génératrice de X_1 et h la fonction génératrice de Y .

Alors, la v.a

$$S = \sum_{i=1}^Y X_i,$$

satisfait

$$\begin{aligned} \mathbb{E}(s^S) &= h \circ g(s), \quad \forall s \in [-1,1] \\ \mathbb{E}(S) &= \mathbb{E}(X_1)\mathbb{E}(Y) \\ \mathbb{E}(S|Y) &= \mathbb{E}(X_1)Y \\ \text{Var}(S) &= \text{Var}(X_1)\mathbb{E}(Y) + \mathbb{E}(X_1)^2\text{Var}(Y). \end{aligned}$$

Démonstration. 1.

$$\begin{aligned}
 \mathbb{E}(s^S) &= \sum_{k \geq 0} \mathbb{E}(s^S | Y = k) \mathbb{P}(Y = k) \\
 &= \sum_{k=0} \mathbb{E}(s^{X_1+X_2+\dots+X_k}) \mathbb{P}(Y = k) \\
 &= \sum_{k \geq 0} \mathbb{E}(s_1^X)^k \mathbb{P}(Y = k) \\
 &= \mathbb{E}\left(\left(\mathbb{E}(s_1^X)\right)^Y\right) \\
 &= \mathbb{E}\left(g(s)^Y\right) = h \circ g(s).
 \end{aligned}$$

2. $\mathbb{E}(S) = \mathbb{E}\left(\mathbb{E}(S|Y)\right) = \mathbb{E}\left(\mathbb{E}(X_1)Y\right) = \mathbb{E}(X_1)\mathbb{E}(Y).$

3. Pour vérifier la dernière relation, par définition de l'espérance conditionnelle, il suffit de montrer que pour toute v.a U $\sigma(Y)$ -mesurable,

$\mathbb{E}(US) = \mathbb{E}(X_1)\mathbb{E}(UY).$ Or une v.a $\sigma(Y)$ -mesurable est une fonction mesurable de la v.a Y , donc on veut montrer que pour tout $F : \mathbb{N} \rightarrow \mathbb{R}_+$

$$\mathbb{E}\left(F(Y) \sum_{i=1}^Y X_i\right) = \mathbb{E}(X_1)\mathbb{E}(F(Y)Y),$$

on a :

$$\mathbb{E}\left(F(Y) \sum_{i=1}^Y X_i\right) = \mathbb{E}\left(\mathbb{E}\left(F(Y) \sum_{i=1}^Y X_i \middle| Y\right)\right) = \mathbb{E}\left(F(Y)\mathbb{E}\left(\sum_{i=1}^Y X_i \middle| Y\right)\right)$$

$$\mathbb{E}\left(\sum_{i=1}^Y X_i \middle| Y\right) = h(y) = Y\mathbb{E}(X_1),$$

où $h(y) = \mathbb{E}(\varphi(X, y)) = \mathbb{E}\left(\sum_{i=1}^y X_i\right) = \sum_{i=1}^y \mathbb{E}(X_i) = y\mathbb{E}(X_1)$

Donc

$$\mathbb{E}\left(F(Y) \sum_{i=1}^Y X_i\right) = \mathbb{E}(X_1)\mathbb{E}(YF(Y)).$$

□

Proposition 2.3. [18]

- a) $G_{n+1}(s) = G_n(G(s))$ pour tout $n \geq 0$.
 b) $G_n(s) = G^{(n)}(s)$, où $G^{(n)}$ est la composition de G par lui-même n fois.

Démonstration. On démontre la propriété b) par récurrence, la propriété a) étant démontrée au passage.

- pour $n = 0$, $G_0(s) = 1$ car $Z_0 = 1$.
- supposons la propriété vraie au rang n .
- montrons qu'elle est vraie au rang $n + 1$

$$\begin{aligned}
 G_{n+1}(s) &= \mathbb{E} \left(s^{\sum_{i=1}^{Z_n} \xi_{n,i}} \right) \\
 &= \mathbb{E} \left(\sum_{k=0}^{\infty} s^{\sum_{i=1}^{Z_n} \xi_{n,i}} \mathbb{I}_{\{Z_n=k\}} \right) \\
 &= \sum_{k=0}^{\infty} \mathbb{E} \left(s^{\sum_{i=1}^{Z_n} \xi_{n,i}} \mathbb{I}_{\{Z_n=k\}} \right) \quad \text{par le théorème de Fubini} \\
 &= \sum_{k=0}^{\infty} \mathbb{E} \left(s^{\sum_{i=1}^{Z_n} \xi_{n,i}} \right) \mathbb{P}(Z_n = k) \quad \text{car } Z_n \text{ est indépendante des } \xi_{n,i} \\
 &= \sum_{k=0}^{\infty} \left(G_k(s) \right) \mathbb{P}(Z_n = k) \quad \text{car les } \xi_{n,i} \text{ sont indépendantes} \\
 &= G_n(G(s)) \\
 &= G^{(n)}(G(s)) \quad \text{par hypothèse de récurrence} \\
 &= G^{(n+1)}(s).
 \end{aligned}$$

Ce qui achève la récurrence. □

En particulier, si l'on note :

$$m = \mathbb{E}(\xi) = G'(1) = \sum_{k \geq 1} k p_k,$$

c'est le nombre moyen d'enfants par individu, aussi appelé moyenne de reproduction.

Et

$$\sigma^2 = \text{Var}(\xi) = G''(1) + G'(1) - G'(1)^2 = \sum_{k \geq 1} k^2 p_k - m^2,$$

est la variance de reproduction.

Alors

$$\mathbb{E}(Z_n) = m\mathbb{E}(Z_{n-1}), \quad (2.5)$$

$$\text{Var}(Z_n) = \sigma^2 \mathbb{E}(Z_{n-1}) + m^2 \text{Var}(Z_{n-1}). \quad (2.6)$$

Il est alors immédiat de vérifier par récurrence le théorème suivant.

Théorème 2.1. [7]

Dans le cas où $Z_0 = 1$, la fonction génératrice de Z_n est G^n , sa moyenne et sa variance sont donnés par

1. $\mathbb{E}(Z_n) = m^n$,
2. $\text{Var}(Z_n) = \begin{cases} \sigma^2 m^{n-1} \frac{m^n - 1}{m - 1} & \text{si } m \neq 1 \\ \sigma^2 n & \text{si } m = 1. \end{cases}$

Remarquons que ses formules sont également vraies si $m = \mathbb{E}(\xi) = +\infty$ et/ou $\mathbb{E}(\xi^2) = +\infty$ (avec la convention dans ce cas que $\sigma^2 = +\infty$).

Dans la suite, sauf lorsque c'est explicitement mentionné, on supposera toujours que :

$$m = \mathbb{E}(\xi) < \infty.$$

Démonstration. 1. En dérivant l'égalité de la proposition 2.3 a), on aura:

$$G'_{n+1}(s) = G'_n(G(s))G'(s).$$

Pour $s = 1$ et comme $G'(1) = \mathbb{E}(\xi) = m$, on obtient que:

$$G'_{n+1}(1) = mG'_n(1).$$

Comme de plus $G_1 = G$, on obtient par récurrence que $G'_n(1) = m^n$. On en déduit la première propriété puisque G_n est la fonction génératrice de Z_n , c'est-à-dire

$$\mathbb{E}(Z_n) = G'_n(1) = m^n.$$

En déduit que:

$$\mathbb{E}(Z_n) \rightarrow \begin{cases} 0, & \text{si } m < 1 \\ 1, & \text{si } m = 1 \\ +\infty, & \text{si } m > 1. \end{cases} \quad \text{lorsque } n \rightarrow \infty$$

Ce résultat indique que le comportement du processus dépend fortement de la valeur de m .

2. On démontre cette propriété ($Var(Z_n)$) par récurrence. On a d'après le théorème A.1

$$Var(Z_{n+1}) = G''_{n+1}(1) + G'_{n+1}(1) - (G'_{n+1}(1))^2, \quad (2.7)$$

pour $n=1$, la propriété est vraie par définition et l'équation (2.8) entraîne que

$$\sigma^2 = G''(1) + G'(1) - (G'(1))^2, \quad (2.8)$$

supposons que la propriété est vraie pour n .

pour appliquer l'équation (2.6), il faut commencer par déterminer $G''_{n+1}(1)$. Or,

$$G''_{n+1}(1) = \left(G'_n(G(1))G' \right)' = (G''_n \circ G)G'^2 + (G'_n \circ G)G'' \quad (2.9)$$

On l'applique en 1, en utilisant l'équation (2.6) pour remplacer $G''_n(1)$, l'équation (2.7) pour remplacer $G''(1)$, et le fait que $G'_n(1) = m^n$.

$$\begin{aligned} G''_{n+1}(1) &= (Var(Z_n) - m^n + m^{2n})m^2 + m^n(\sigma^2 - m + m^2) \\ &= m^2Var(Z_n) + m^n\sigma^2 + m^{2n+2} - m^{n+1}. \end{aligned}$$

En réinjectant dans l'équation (2.6), on obtient:

$$Var(Z_{n+1}) = m^2Var(Z_n) + m^n\sigma^2. \quad (2.10)$$

– Si $m=1$: l'équation (2.9) avec $Var(Z_n) = n\sigma^2$ donne facilement que $Var(Z_{n+1}) = (n+1)\sigma^2$ et que la propriété est vraie au rang $n+1$.

– Si $m \neq 1$: par hypothèse de récurrence,

$$\begin{aligned} \text{Var}(Z_{n+1}) &= m^2 \frac{m^n(m^n - 1)}{m(m-1)} \sigma^2 + m^n \sigma^2 \\ &= \frac{m^{n+1}(m^{n+1} - 1)}{m(m-1)} \sigma^2. \end{aligned}$$

□

2.3 Le processus de Galton-Watson vu comme un arbre

2.3.1 Formalisme d'arbre

Avant d'introduire la notion d'arbre, nous commençons par définir les arêtes de l'arbre. L'ensemble des arêtes est par définition,

$$U = \bigcup_{n=0}^{\infty} (\mathbb{N}^*)^n,$$

où $\mathbb{N}^* = \{1, 2, 3, \dots\}$ est l'ensemble des entiers (strictement) positifs et par convention $(\mathbb{N}^*)^0 = \phi$ est réduit à un seul élément ϕ qu'on interprète comme étant la suite vide, et qui dans notre formalisme d'arbre sera l'ancêtre de la population.

Un élément de U autre que ϕ est donc un n -uplet $u = (i_1, i_2, \dots, i_n)$ que pour simplifier on notera $u = i_1, \dots, i_n$. La longueur (la génération) de u est alors $|u| = n$, et par convention $|\phi| = 0$. Si $j \in \mathbb{N}^*$, on note: $uj = i_1, \dots, i_n, j$ qui est donc une arête de longueur $n + 1$. Les éléments de la forme uj sont les "enfants" de l'arête u .

Plus généralement, pour $v = k_1, \dots, k_m \in U$, on note $uv = j_1 \dots j_n k_1 \dots k_m$. En particulier, on a $u\phi = u$.

Définition 2.2. (*Arbre et notation de Ulam-Harris-Neveu [27]*)

Un arbre ω est un sous-ensemble de U qui satisfait les propriétés suivantes:

- (i) $\phi \in \omega$,
- (ii) si $uv \in \omega$, alors $u \in \omega$,
- (iii) $u \in \omega \Rightarrow \exists N_u(\omega)$ tel que $uj \in \omega, j \geq 1 \iff 1 \leq j \leq N_u(\omega)$.

On notera plutôt N au lieu N_ϕ et N_u à la place de $N_u(\omega)$ quand il n'y aura pas d'ambiguïté. On notera également Ω l'ensemble des arbres muni de la tribu \mathcal{F} engendrée par les Ω_u pour $u \in U$, où $\Omega_u = \{\omega \in \Omega : u \in \omega\}$.

La propriété (i) exprime que l'ancêtre appartient à l'arbre, pour tout arbre ω . La propriété (ii) signifie que le "père" d'une arête de l'arbre appartient aussi à l'arbre. Enfin, la propriété (iii) indique qu'une arête u de l'arbre a exactement N_u enfants dans l'arbre qui sont les arêtes uj pour $j \in \{1, \dots, N_u\}$.

Remarquons que la *v.a.* N_u peut être interprétée comme le nombre d'enfants de u dans l'arbre. Notons également que les N_u sont des *v.a.* définies sur Ω_u mesurables par rapport à \mathcal{F} . Remarquons qu'un arbre peut être fini ou infini.

Une représentation graphique d'un arbre avec la notation précédente est donnée en figure 2.1.

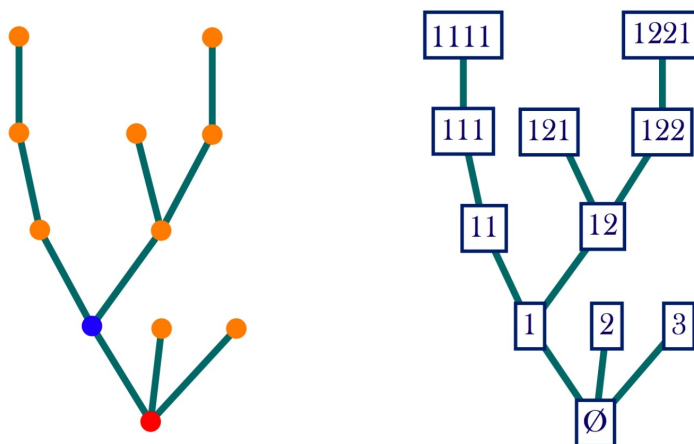


FIG. 2.1 – Un arbre de hauteur 4 et la notation de Ulam-Harris-Neveu de ses nœuds. Le nœud rouge représente l'ancêtre et on adopte la convention que les individus d'une même génération sont numérotés de gauche à droite. Le nœud bleu est donc le premier enfant de l'ancêtre (l'individu noté 1).

On rappelle la terminologie habituelle des arbres:

L'ancêtre est également appelé *racine de l'arbre*, chaque $u \in \omega$ est appelé *sommet* ou *nœud*, chaque $u \in \omega$ tel que $N_u = 0$ est appelé *feuille de l'arbre*, chaque nœud qui n'est pas une feuille est appelé *nœud interne* et enfin chaque paire $(u,v) \in \omega^2$ telle que $v = ui$ pour un certain $i \in \mathbb{N}^*$ est appelée *arête* ou *branche*.

Pour tout entier n , la $n^{\text{ème}}$ génération est définie par:

$$z_n(\omega) = \{u \in \omega : |u| = n\}$$

et sa taille est

$$Z_n(\omega) = \text{Card } z_n(\omega)$$

En particulier, on a $Z_1 = N$. On peut également munir l'espace des arbres Ω d'une filtration \mathcal{F}_n engendrée par les z_m pour $0 \leq m \leq n$. C'est la tribu de toutes les informations disponibles à la génération n et avant.

L'espace Ω peut également être muni des translations

$$\begin{aligned} T_u : \Omega &\rightarrow \Omega \\ \omega &\mapsto T_u(\omega) = \{v \in U : uv \in \omega\}. \end{aligned}$$

$T_u(\omega)$ est le "sous-arbre" issu de l'arête u . Il est immédiat que $T_u(\omega)$ est encore un arbre.

Ainsi, pour tout n et k dans \mathbb{N} ,

$$Z_{n+k} = \sum_{u \in z_n} Z_k \circ T_u. \tag{2.11}$$

Théorème 2.2. Arbre de Galton-Watson [27]

Étant donnée une mesure de probabilité \mathbf{p} sur \mathbb{N} , il existe une unique probabilité $\mathbb{P}_{\mathbf{p}}$ (notée \mathbb{P} quand il n'y a pas d'ambiguïté sur \mathbf{p}) sur (Ω, \mathcal{F}) telle que:

- (i) N a pour loi \mathbf{p} ,
- (ii) conditionnellement à $\{N = j\}$, les v.a. T_1, T_2, \dots, T_j sont i.i.d. de loi $\mathbb{P}_{\mathbf{p}}$.

Démonstration. Soit $n \geq 1$. Si la mesure de probabilités $\mathbb{P}_{\mathbf{p}}$ existe, alors sa restriction $\mathbb{P}_{\mathbf{p}}^n$ à \mathcal{F}_n satisfait que, pour tout $j \geq 0$ et pour tout $A_1, \dots, A_j \in \mathcal{F}_{n-1}$,

$$\mathbb{P}_{\mathbf{p}}^n(T_1 \in A_1, \dots, T_j \in A_j \mid N = j) = \prod_{i=1}^j \mathbb{P}_{\mathbf{p}}^{n-1}(A_i).$$

Nous allons démontrer par récurrence sur $n \geq 1$ qu'il existe une unique telle mesure de probabilité $\mathbb{P}_{\mathbf{p}}^n$ sur \mathcal{F}_n telle que N a pour loi \mathbf{p} .

C'est évidemment vrai pour $n = 1$ puisque $\mathcal{F}_1 = \sigma(z_1) = \sigma(N)$.

Supposons que c'est vrai pour $n \geq 1$. Alors on a nécessairement

$$\mathbb{P}_{\mathbf{p}}^{n+1}\left(N = j, T_1 \in A_1, \dots, T_j \in A_j\right) = p_j \prod_{i=1}^j \mathbb{P}_{\mathbf{p}}^n(A_i),$$

ce qui caractérise $\mathbb{P}_{\mathbf{p}}^{n+1}$ sur la tribu \mathcal{G} engendrée par les événements de la forme

$$\left\{N = j, T_1 \in A_1, \dots, T_j \in A_j\right\} \text{ avec } A_1, \dots, A_j \in \mathcal{F}_n.$$

Puisque $\{N = j\} = \{z_1 = (1, 2, \dots, j)\}$ et par définition de \mathcal{F}_n ,

$A_i = \{z_0 \cup z_1 \cup \dots \cup z_n \in \mathcal{B}_j\}$ pour un certain $\mathcal{B}_j \subset U$, la tribu \mathcal{G} est engendrée par les événements de la forme

$$\left\{z_1 = (1, \dots, j), z_0 \circ T_1 \cup \dots \cup z_n \circ T_1 \in \mathcal{B}_1, \dots, z_0 \circ T_j \cup \dots \cup z_n \circ T_j \in \mathcal{B}_j\right\}. \quad (2.12)$$

Il est alors clair que $\mathcal{G} \subset \mathcal{F}_{n+1}$. Pour l'inclusion inverse, il suffit d'observer qu'un événement de \mathcal{F}_{n+1} , c'est-à-dire un événement de la forme

$$\left\{z_1 = (1, \dots, j), z_2 \cup \dots \cup z_{n+1} \in \mathcal{B}\right\},$$

peut toujours être réécrit sous la forme (2.12) en découpant convenablement \mathcal{B} en

$$\mathcal{B}_1 \cup \dots \cup \mathcal{B}_j.$$

On a donc démontré qu'il existe pour tout $n \geq 1$ une unique probabilité $\mathbb{P}_{\mathbf{p}}^n$ sur \mathcal{F}_n satisfaisant les propriétés souhaitées. Ceci donne directement l'unicité dans le théorème 2.2, et l'existence du prolongement $\mathbb{P}_{\mathbf{p}}$ à \mathcal{F} de la famille des probabilités $(\mathbb{P}_{\mathbf{p}}^n, n \geq 1)$ découle directement du théorème de Daniell-Kolmogorov puisque ces probabilités sont clairement compatibles. \square

Le corollaire suivant donne une première conséquence de ce théorème.

Corollaire 2.1. [27]

Pour tout $n \geq 0$, conditionnellement à \mathcal{F}_n , les v.a. T_u , $u \in z_n$ sont i.i.d. de loi $\mathbb{P}_{\mathbf{p}}$. Autrement dit, pour toutes fonctions mesurables positives f_u , $u \in U$,

$$\mathbb{E}_{\mathbf{p}}\left(\prod_{u \in z_n} f_u \circ T_u \middle| \mathcal{F}_n\right) = \prod_{u \in z_n} \mathbb{E}_{\mathbf{p}}(f_u). \quad (2.13)$$

En particulier, pour tout $s \in [0,1[$,

$$\mathbb{E}_{\mathbf{p}}\left(s^{z_{n+1}} \middle| \mathcal{F}_n\right) = \mathbb{E}_{\mathbf{p}}\left(\prod_{u \in z_n} s^{Z_1 \circ T_u} \middle| \mathcal{F}_n\right) = \mathbb{E}_{\mathbf{p}}\left(s^N\right)^{Z_n} = G(s)^{Z_n}.$$

Puisque la fonction caractéristique caractérise la loi d'une *v.a.*, on en déduit que la loi de Z_{n+1} sachant \mathcal{F}_n ne dépend que de Z_n . C'est exactement la définition d'une chaîne de Markov. De plus, la relation précédente, qui caractérise la matrice de transition de la chaîne de Markov, est également satisfaite par le processus de Galton-Watson des sections précédentes. On en déduit que

Proposition 2.4. [27]

La loi du processus $(Z_n, n \geq 0)$ sur Ω sous $\mathbb{P}_{\mathbf{p}}$ est la même que la loi du processus de Galton-Watson $(Z_n, n \geq 0)$ défini par (2.1) avec $Z_0 = 1$.

Nous déduisons du corollaire 2.1 la propriété de branchement, qui est d'une grande importance dans l'étude des processus de Galton-Watson.

Proposition 2.5. (Propriété de branchement) [7]

Soit $k \in \mathbb{N}^*$ fixé. Le processus de Galton-Watson $(Z_n, n \geq 0)$ défini par (2.1), associé à la mesure \mathbf{p} et avec $Z_0 = k$ a la même loi que le processus

$$\left(Z_n^{(1)} + Z_n^{(2)} + \dots + Z_n^{(k)}, n \geq 0\right),$$

où $Z^{(1)}, Z^{(2)}, \dots, Z^{(k)}$ sont des processus de Galton-Watson *i.i.d.* associés à la même mesure \mathbf{p} et issus de $Z_0^{(1)} = \dots = Z_0^{(k)} = 1$.

Démonstration. Pour $n \geq 0$ fixé, on note Z^n le processus $(Z_{n+k}, k \geq 0)$.

Remarquons que, d'après (2.11), le processus Z^n est égale au processus

$$\left(\sum_{u \in z_n} Z_k \circ T_u, k \geq 0\right).$$

Or, d'après le corollaire 2.1, conditionnellement à z_n , les processus $(Z_k \circ T_u, k \geq 0)$ pour $u \in z_n$ sont des processus de Galton-Watson issus d'un seul ancêtre *i.i.d.*

En particulier, pour tout sous-ensemble z de U formés de k suites de longueur n , le processus Z^n sachant $z_n = z$ a même loi que $Z^{(1)} + \dots + Z^{(k)}$.

En sommant sur tous les z possible, on en déduit la propriété de branchement. \square

Corollaire 2.2. [32]

En particulier, si nous supposons que $Z_0 = k$, la fonction génératrice de Z_n est donnée par:

$$G_n(s) = G^n(s)^k = \mathbb{E}(s^{Z_n} | Z_0 = k), \quad \forall s \in [-1,1].$$

Et

$$\mathbb{E}(Z_n) = \mathbb{E}(Z_n | Z_0 = k) = m^n k,$$

$$\mathbb{P}_k(Z_n \neq 0) \leq \mathbb{E}_k(Z_n) = m^n k.$$

Les deux premiers moments (qui peuvent être infinis) sont:

$$m = \sum_{k=0}^{\infty} k p_k, \quad m_2 = \sum_{k=0}^{\infty} k^2 p_k.$$

2.4 Probabilité d'extinction

Une des premières questions que l'on peut se poser à propos d'un tel processus est de savoir si oui ou non il va continuer indéfiniment. Par exemple, si le premier individu n'a pas d'enfants, ce processus s'arrête tout de suite. Pour la même raison, le processus peut s'arrêter à chaque génération. La question est alors de savoir selon quelle probabilité la descendance va s'éteindre.

Remarquons tout d'abord que la probabilité pour qu'une variable aléatoire X soit nulle se calcule à partir de sa fonction génératrice G_X par

$$\mathbb{P}(X = 0) = G_X(0),$$

en effet,

$$G_X(0) = \sum_{k=0}^{\infty} \mathbb{P}(X = k) 0^k = \mathbb{P}(X = 0).$$

Revenant à notre processus, ceci signifie que la probabilité pour que la descendance ait disparu à la génération n est $G_n(0)$.

La suite $(G_n(0))_{n \in \mathbb{N}}$ est donc croissante (si la génération n n'existe pas, il en va de même pour la génération $n + 1$), et bien sûr majorée par 1. Elle tend vers une limite qui représente la probabilité d'extinction du processus. On note cet événement

$$Ext = \{Z_n \rightarrow 0\} = \bigcup_{n=1}^{\infty} \bigcap_{k=n}^{\infty} \{Z_k = 0\},$$

puisque $Z_n = 0 \Rightarrow Z_{n+k} = 0, \forall k \geq 0$, on a

$$Ext = \{\exists n \geq 1 : Z_n = 0\} = \bigcup_{n=1}^{\infty} \{Z_n = 0\},$$

et

$$\mathbb{P}(Ext) = \lim_{n \rightarrow \infty} \mathbb{P}(Z_n = 0) = \lim_{n \rightarrow \infty} G_n(0).$$

Théorème 2.3. [18]

La probabilité d'extinction $\mathbb{P}(Ext)$ est la plus petite racine positive ou nulle de $G(s) = s$. Si $m \in [0,1]$ et $p_1 \neq 1$, alors $\mathbb{P}(Ext) = 1$.

Si $m \in]1, +\infty]$, alors $\mathbb{P}(Ext) < 1$, et il n'y a pas d'autre solution de $G(s) = s$ dans $[0,1[$.

Démonstration. Rappelons que l'on a exclu le cas trivial $p_1 = 1$ et que $G(1) = 1$. Puisque $G^n(0) = \mathbb{P}(Z_n = 0)$ converge en croissant vers $\mathbb{P}(Ext)$ et que G est continue sur $[0,1]$ et d'après la proposition 2.3, on a : $G_{n+1}(s) = G^{(n+1)}(s) = G(G^n(s))$. En particulier,

$$G_{n+1}(0) = G(G^n(0))$$

c'est-à-dire $\mathbb{P}(Z_{n+1} = 0) = G(\mathbb{P}(Z_n = 0))$, en passant à la limite et par continuité de G , on aura

$$\lim_{n \rightarrow \infty} G(\mathbb{P}(Z_n = 0)) = G\left(\lim_{n \rightarrow \infty} \mathbb{P}(Z_n = 0)\right)$$

par conséquent $\mathbb{P}(Ext) = G(\mathbb{P}(Ext))$

donc: $\mathbb{P}(Ext)$ est une solution de $G(s) = s$.

Soit $a \in [0,1]$ tel que $G(a) = a$. Comme la fonction G est croissante, on a alors :

$$G_0(0) = 0 \leq a$$

Si $G_n(0) \leq a$, alors $G(G_n(0)) \leq G(a)$ c'est-à-dire que $G_{n+1}(0) = 0 \leq G(a) = a$, on en déduit que pour tout n , $G_n(0) \leq a$, c'est-à-dire

$\mathbb{P}(Z_n = 0) \leq a$. Par passage à la limite, on en déduit que $\mathbb{P}(Ext) \leq a$.

$\mathbb{P}(Ext)$ est donc la plus petite racine de $G(a) = a$ dans $[0,1]$.

Cas 1: $\mathbb{P}(Z_1 = 0) + \mathbb{P}(Z_1 = 1) \neq 1$

il existe un $k > 1$ tel que $\mathbb{P}(Z_1 = k) > 0$. La fonction G'' est alors strictement positive donc G' est strictement croissante.

– Si $m \leq 1$, on a pour tout $s < 1$,

$$(G(s) - s)' = G'(s) - 1 < G'(1) - 1 = m - 1 \leq 0.$$

Donc $G(s) - 1$ est strictement décroissante, et $G(s) - s > G(1) - 1 = 0$, on en déduit que $G(s) > s$ pour tout $s \in]0,1[$.

D'où 1 est le seul point fixe de G sur $[0,1]$ et $\mathbb{P}(Ext) = 1$.

– Si $m > 1$, comme $G'(0) = \mathbb{P}(Z_1 = 1) < 1$ et $G'(1) = m > 1$, il existe un unique s_0 tel que $G'(s_0) = 1$.

Une étude de signe de $G(s) - s$ donne alors

s	0	s_0	1
$G'(s) - 1$	-		+
$G(s) - s$		\searrow	\nearrow^0

Cas 2: $\mathbb{P}(Z_1 = 0) + \mathbb{P}(Z_1 = 1) = 1$

Alors $G(s) = \alpha + (1 - \alpha)s$ avec $\alpha = \mathbb{P}(Z_n = 0)$.

Donc $G(s) = s$ entraîne $\alpha = \alpha s$ puis $s = 1$.

Ce cas correspond de plus bien à $m \leq 1$

□

Remarquons au passage que, lorsque $m > 1$, puisque $G(s) - s$ est strictement convexe et change de signe, son minimum est atteint en un point de $]\mathbb{P}(Ext), 1[$, et donc $G'(\mathbb{P}(Ext) - 1) < 0$.

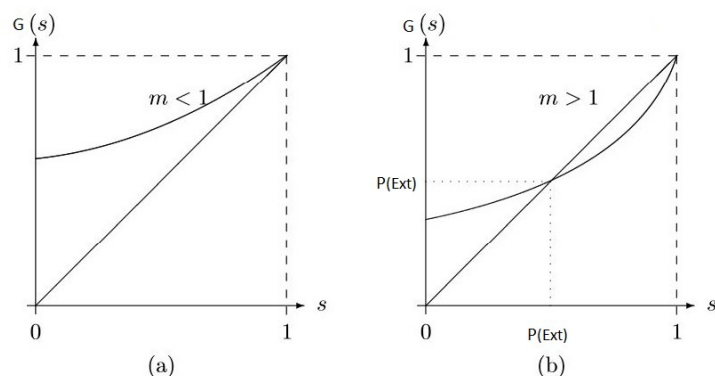


FIG. 2.2 – Graphe de la fonction génératrice G , (a) dans le cas $m < 1$ et (b) le cas $m > 1$ avec $P(\text{Ext})$ probabilité d'extinction.

Au vu du théorème précédent, il est naturel de distinguer entre les cas $m > 1$ et $m \leq 1$. Lorsque $m = 1$, on observe que $Z_n \rightarrow 0$ p.s. mais, d'après le théorème 2.1, sa variance tend vers l'infini. Ce cas est donc également assez particulier et justifie que l'on distingue en fait 3 cas. On dira que le processus de Galton-Watson est

- (i) **Sur-critique** lorsque $m > 1$ (la population s'éteint avec une probabilité $p \in]0,1[$),
- (ii) **Critique** lorsque $m = 1$ (la population s'éteint presque sûrement),
- (iii) **Sous-critique** lorsque $m < 1$ (la population s'éteint presque sûrement).

2.5 Comportement asymptotique du processus de Galton-Watson

On suppose que $m < \infty$. On définit

$$W_n = \frac{Z_n}{m^n}, \quad \forall n \geq 0.$$

Proposition 2.6. [1]

Le processus $(W_n, n \geq 0)$ est une martingale par rapport à la filtration \mathcal{F}_n . Elle converge p.s. vers une v.a. W à valeurs dans $[0, +\infty[$ quand $n \rightarrow \infty$. Dans le cas particulier où $m \leq 1$ la v.a. W est p.s. nulle.

Démonstration. La v.a. Z_n est clairement \mathcal{F}_n -mesurable et on a déjà démontré dans le théorème 2.1 que $\mathbb{E}(Z_n) = m^n < \infty$, et en utilisant (2.3), on obtient

$$\begin{aligned}
 \mathbb{E}(W_{n+1}|\mathcal{F}_n) &= \mathbb{E}\left(\frac{Z_{n+1}}{m^{n+1}}|\mathcal{F}_n\right) \\
 &= \frac{1}{m^{n+1}}\mathbb{E}(Z_{n+1}|\mathcal{F}_n) \\
 &= \frac{1}{m^{n+1}}\mathbb{E}\left(\sum_{i=1}^{Z_n}\xi_{n,i}|\mathcal{F}_n\right) \\
 &= \frac{1}{m^{n+1}}\sum_{i=1}^{Z_n}\mathbb{E}(\xi_{n,i}|\mathcal{F}_n) \\
 &= \frac{1}{m^{n+1}}\sum_{i=1}^{Z_n}\mathbb{E}(\xi_{n,i}) = \frac{1}{m^{n+1}}mZ_n = \frac{Z_n}{m^n} = W_n \quad \text{car les } \xi_{n,i} \text{ sont indépendents,}
 \end{aligned}$$

donc, (W_n) est bien une martingale.

On utilise ensuite la propriété générale que toute martingale positive converge presque sûrement lorsque $n \rightarrow \infty$ vers une v.a. finie p.s. Le fait que $W = 0$ p.s. si $m \leq 1$ découle du fait que $1 = \mathbb{P}(Ext) = \mathbb{P}(\exists n \geq 0 : Z_n = 0) = \mathbb{P}(\exists n \geq 0 : W_n = 0)$ et que $W_{n+k} = 0$ pour tout $k \geq 0$ si $W_n = 0$. \square

Théorème 2.4. [1]

On suppose que $Z_0 = 1$, $m > 1$ et la variance de reproduction σ^2 est finie. Alors W_n converge p.s. et dans $L^2(\Omega)$ vers une v.a. $W \geq 0$ telle que

$$\mathbb{E}(W) = 1 \quad \text{et} \quad Var(W) = \frac{\sigma^2}{m^2 - m}.$$

De plus, $W = 0 = Ext$ p.s.

Afin de retrouver ce résultat, on commence par établir une loi du 0 – 1 pour les processus de Galton-Watson. On rappelle que T_u est le sous-arbre issu de u . On a la définition suivante.

Définition 2.3. [27]

On dit qu'une propriété d'un arbre est **héritée** quand, lorsqu'un arbre possède cette propriété, les arbres T_1, T_2, \dots, T_{Z_1} la possèdent aussi, et si tout arbre fini la possède.

Proposition 2.7. [27]

Conditionnellement à Ext^c , toute propriété héritée est de probabilité 0 ou 1. Autrement dit, la probabilité d'une propriété héritée vaut soit $\mathbb{P}(Ext)$ soit 1.

Démonstration. Soit \mathcal{P} une propriété héréditaire. Soit E l'ensemble des arbres vérifiant \mathcal{P} .

Pour tout arbre T dont la racine possède k enfants, notons: T_1, T_2, \dots, T_k les arbres issus de ses enfants. Alors par définition d'une propriété héritée

$$\begin{aligned} \mathbb{P}(E) &= \mathbb{E}(\mathbb{P}(T \in E | Z_1)) \\ &\leq \mathbb{E}(\mathbb{P}(T_1 \in E, T_2 \in E, \dots, T_{Z_1} \in E | Z_1)) \end{aligned}$$

comme T_1, T_2, \dots, T_{Z_1} sont indépendantes et identiquement distribuées sachant Z_1 , on a:

$$\mathbb{P}(E) \leq \mathbb{E}(\mathbb{P}(E)^{Z_1}) = G(\mathbb{P}(E)).$$

De plus, comme tous les arbres éteints (qui sont finis) vérifient \mathcal{P} , on a $\mathbb{P}(E) \geq \mathbb{P}(Ext)$, et d'après le théorème 2.3, on a nécessairement $\mathbb{P}(E) \in \{\mathbb{P}(Ext), 1\}$. \square

Puisque, d'après (2.11),

$$W = \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{Z_{n+1}}{m^{n+1}} = \sum_{u \in z_1} \frac{Z_n \circ T_u}{m^{n+1}} = \sum_{u \in z_1} W \circ T_u,$$

$\{W = 0\}$ est clairement une propriété héritée et on a la proposition suivante.

Proposition 2.8. [1]

$\mathbb{P}(W = 0) = \mathbb{P}(Ext)$ ou 1. C'est-à-dire $W = 0$ p.s. ou bien $\{W > 0\} = Ext^c = \{Z_n \rightarrow \infty\}$.

Lemme 2.2. ([1])

- (i) Pour tout $n, k \geq 0$, $\mathbb{E}(W_{n+k}W_n) = \mathbb{E}(W_n^2)$
- (ii) Pour tout $n, k \geq 0$, $\mathbb{E}[(W_{n+k} - W_n)^2] \leq \frac{\sigma^2 m^{-n}}{m^2 - m}$.

Démonstration. On prouve le point (ii). En utilisant (i) puis le théorème 2.1,

$$\begin{aligned}
 \mathbb{E}((W_{n+k} - W_n)^2) &= \mathbb{E}(W_{n+k}^2 - 2W_{n+k}W_n + W_n^2) \\
 &= \mathbb{E}(W_{n+k}^2) - 2\mathbb{E}(W_{n+k}W_n) + \mathbb{E}(W_n^2) \\
 &= \mathbb{E}(W_{n+k}^2) - 2\mathbb{E}(W_n^2) + \mathbb{E}(W_n^2) \\
 &= \mathbb{E}(W_{n+k}^2) - \mathbb{E}(W_n^2) \\
 &\leq \mathbb{E}(W_{n+k}^2) = \frac{\sigma^2 m^{-n}}{m^2 - m}.
 \end{aligned}$$

□

Démonstration. (du théorème 2.4)

On déduit du lemme 2.2 que $(W_n, n \geq 0)$ est une suite de Cauchy dans $L^2(\Omega)$. Elle converge donc dans $L^2(\Omega)$ vers une v.a. W , et W_n^2 converge dans $L^1(\Omega)$ vers W^2 . En utilisant le théorème 2.1, on en déduit que

$$\mathbb{E}(W) = \lim_{n \rightarrow \infty} \mathbb{E}(W_n) = \lim_{n \rightarrow \infty} \mathbb{E}\left(\frac{Z_n}{m^n}\right) = \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{m^n} \mathbb{E}(Z_n) = 1$$

$$\begin{aligned}
 \mathbb{E}(W^2) = \lim_{n \rightarrow \infty} \mathbb{E}(W_n^2) &= \lim_{n \rightarrow \infty} \left(\text{Var}\left(\frac{Z_n}{m^n}\right) + \mathbb{E}\left(\frac{Z_n}{m^n}\right)^2 \right) \\
 &= \lim_{n \rightarrow \infty} \left(\sigma^2 m^{-n} \frac{m^n - 1}{m^2 - m} + 1 \right) \\
 &= \frac{\sigma^2}{m^2 - m} + 1.
 \end{aligned}$$

Démontrons maintenant que la convergence de W_n vers W a lieu p.s. Pour cela, nous allons utiliser le lemme de Borel-Contelli pour la suite d'événements $A_n = \{|W_n - W| > \epsilon\}$ pour un $\epsilon > 0$ fixé. En faisant tendre k vers l'infini dans le lemme 2.2 (ii), on a :

$$\mathbb{E}[(W - W_n)^2] \leq \frac{\sigma^2}{m^2 - m} m^{-n}.$$

Donc, par l'inégalité de Markov,

$$\mathbb{P}[|W - W_n| > \epsilon] \leq \frac{\sigma^2}{\epsilon^2(m^2 - m)} m^{-n},$$

et, puisque $m > 1$, la série de terme général $\mathbb{P}(|W - W_n| > \epsilon)$ est convergente. Le lemme

de Borel-Cantelli nous assure alors que, p.s., seulement un nombre fini d'événements A_n se produisent. En d'autres termes, il existe un entier $n(\omega)$ (aléatoire) tel que $|W_n - W| \leq \epsilon$ pour tout $n \geq n(\omega)$. Comme cette propriété est vraie pour tout $\epsilon > 0$, on a démontré que $W_n \rightarrow W$ p.s. Pour terminer, démontrons que $\{W = 0\} = Ext$ p.s., ou autrement dit que $\mathbb{P}(\{W = 0\}) = \mathbb{P}(Ext)$, puisqu'on a l'inclusion évidente $Ext \subset \{W = 0\}$. Or, il est impossible que $\mathbb{P}(\{W = 0\}) = 1$ puisque $\mathbb{E}(W) = 1$, donc le résultat découle directement de la proposition 2.8. \square

Une autre démonstration du théorème 2.4. en utilisant les martingales

On a (W_n) est bien une martingale (d'après la proposition 2.6) donc,

$$\mathbb{E}(W_n) = \mathbb{E}(W_0) = \mathbb{E}\left(\frac{Z_0}{m^0}\right) = \mathbb{E}(Z_0) = 1, \quad \text{et} \quad \mathbb{E}(Z_n) = m^n \mathbb{E}(W_n) = m^n, \quad \forall n \in \mathbb{N}.$$

Et aussi, (W_n) est une martingale positive donc elle converge p.s. vers une v.a. W intégrable.

On sait que (W_n^2) est une sous-martingale, la décomposition de Doob [25] de (W_n^2) s'écrit alors:

$$W_n^2 = M_n + A_n,$$

où (M_n) est une martingale et $A_n = \sum_{l=1}^n \mathbb{E}(W_l^2 | \mathcal{F}_{l-1}) - W_{l-1}^2$ avec $A_0 = 0$.

On vérifie que $A_n = \sum_{l=1}^n \mathbb{E}((W_l - W_{l-1})^2 | \mathcal{F}_{l-1})$.

En effet,

$$\mathbb{E}((W_l - W_{l-1})^2 | \mathcal{F}_{l-1}) = \mathbb{E}((W_l)^2 | \mathcal{F}_{l-1}) + \mathbb{E}((W_{l-1})^2 | \mathcal{F}_{l-1}) - 2\mathbb{E}((W_l W_{l-1}) | \mathcal{F}_{l-1}).$$

On a

$$\mathbb{E}((W_l W_{l-1}) | \mathcal{F}_{l-1}) = W_{l-1} \mathbb{E}((W_l) | \mathcal{F}_{l-1}) = W_{l-1} W_{l-1} = W_{l-1}^2,$$

$$\mathbb{E}((W_{l-1}^2) | \mathcal{F}_{l-1}) = W_{l-1}^2,$$

$$\Rightarrow \mathbb{E}((W_l - W_{l-1})^2 | \mathcal{F}_{l-1}) = \mathbb{E}((W_l^2) | \mathcal{F}_{l-1}) - W_{l-1}^2.$$

On note $A_n = \langle W \rangle_n$ le crochet de $(W)_n$.

On introduit les v.a. $\eta_{n,i} = \xi_{n,i} - m$ $\mathbb{E}((Z_n - mZ_{n-1})^2 | \mathcal{F}_{n-1}) = ?$

On a :

$$\begin{aligned} Z_n - mZ_{n-1} &= (\xi_{n,1} - m) + (\xi_{n,2} - m) + \dots + (\xi_{n,Z_{n-1}} - m) \\ &= \eta_{n,1} + \eta_{n,2} + \dots + \eta_{n,Z_{n-1}} \end{aligned}$$

par indépendance de $\eta_{n,i}$

$$\begin{aligned} \mathbb{E}\left((Z_n - mZ_{n-1})^2 \mid \mathcal{F}_{n-1}\right) &= \mathbb{E}\left((\eta_{n,1} + \dots + \eta_{n,Z_{n-1}})^2 \mid \mathcal{F}_{n-1}\right) \\ &= \mathbb{E}\left((\eta_{n,1} + \dots + \eta_{n,Z_{n-1}})^2\right) \\ &= \mathbb{E}\left(\left(\sum_{i=1}^{Z_{n-1}} \eta_{n,i}\right)^2\right) \\ &= \text{Var}\left(\sum_{i=1}^{Z_{n-1}} \eta_{n,i}\right) \\ &= \sum_{i=1}^{Z_{n-1}} \text{Var}(\eta_{n,i}) \\ &= Z_{n-1}\sigma^2. \end{aligned}$$

Donc

$$\begin{aligned} \mathbb{E}\left((W_n - W_{n-1})^2 \mid \mathcal{F}_{n-1}\right) &= \mathbb{E}\left(\left(\frac{Z_n}{m^n} - \frac{Z_{n-1}}{m^{n-1}}\right)^2 \mid \mathcal{F}_{n-1}\right) \\ &= \frac{1}{m^{2n}} \mathbb{E}\left((Z_n - mZ_{n-1})^2 \mid \mathcal{F}_{n-1}\right) \\ &= \frac{1}{m^{2n}} \sigma^2 Z_{n-1} \\ &= \frac{1}{m^{2n}} \sigma^2 W_{n-1} m^{n-1} \\ &= \frac{\sigma^2}{m^{n+1}} W_{n-1}. \end{aligned}$$

Donc

$$\langle W \rangle_n = \sigma^2 \sum_{l=1}^n \frac{W_{l-1}}{m^{l+1}}.$$

Puisque on a $m > 1$, on va montrer que $\mathbb{E}(\lim_{n \rightarrow \infty} \langle W \rangle_n) < \infty$.

$$\begin{aligned}
 \mathbb{E}\left(\lim_{n \rightarrow \infty} \langle W \rangle_n\right) &= \mathbb{E}(\langle W \rangle_\infty) \\
 &= \mathbb{E}\left(\sigma^2 \sum_{l=1}^{\infty} \frac{W_{l-1}}{m^{l+1}}\right) \\
 &= \sigma^2 \sum_{l=1}^{\infty} \frac{\mathbb{E}(W_{l-1})}{m^{l+1}} \\
 &= \sigma^2 \sum_{l=1}^{\infty} \frac{1}{m^{l+1}} \\
 &= \sigma^2 \frac{1}{m(m-1)} < \infty.
 \end{aligned}$$

D'après l'inégalité maximale de Doob [25]: $\mathbb{E}(\sup_{0 \leq l \leq n} W_l^2) \leq 4\mathbb{E}(W_n^2)$, puisque
 $\mathbb{E}(W_n^2) = \mathbb{E}(M_n) + \mathbb{E}(\langle W \rangle_n)$
 $\mathbb{E}(M_n) = \mathbb{E}(M_0) = \mathbb{E}(W_0^2) = \mathbb{E}(Z_0) = 1$,

d'où

$$\mathbb{E}\left(\sup_{0 \leq l \leq n} W_l^2\right) \leq 4(\mathbb{E}(\langle W \rangle_n) + 1).$$

La convergence monotone implique

$$\mathbb{E}\left(\sup_n W_n^2\right) \leq 4(\mathbb{E}(\langle W \rangle_\infty) + 1) < \infty$$

donc: (W_n) est bornée dans L^2 , par conséquent: (W_n) converge dans L^2 vers W . Comme (W_n) converge aussi dans L^1 , on a $\mathbb{E}(W) = 1$ et

$$Var(W) = \mathbb{E}(W^2) - 1 = \mathbb{E}(M_n) + \mathbb{E}(\langle W \rangle_\infty) - 1 = 1 + \frac{\sigma^2}{m(m-1)} - 1 = \frac{\sigma^2}{m(m-1)}.$$

2.5.1 Cas sous-critique (Analyse fine de l'extinction)

Dans le cas sous-critique (i.e. lorsque $m < 1$), nous souhaitons étudier finement les propriétés du temps d'extinction en fonction de la condition initiale (la taille de la population initiale (i)). Supposons que $m_2 < \infty$ et notons comme précédemment $\sigma^2 = Var(\xi)$.

Proposition 2.9. [32] *Pour tout $i, n \in \mathbb{N}^*$, on a :*

$$\frac{i(1-m)m^{n+1}}{\sigma^2(1-m^n) + m^{n+1}(1-m)} \left(1 - \frac{(i-1)m^n}{2}\right) \leq \mathbb{P}_i(Z_n > 0) \leq im^n.$$

Pour n assez grand, on a

$$\frac{m(1-m)}{\sigma^2} im^n \leq \mathbb{P}_i(Z_n > 0) \leq im^n.$$

Il est intéressant d'étudier le temps moyen d'extinction d'une population sous-critique en fonction de la taille de la population initiale. Le résultat suivant va répondre à cette question pour une population sous-critique initialement très grande.

Proposition 2.10. [32]

Considérons un processus de Galton-Watson $(Z_n)_n$ sous-critique ($m < 1$) et tel que $Z_0 = i$. Supposons de plus que $\sigma^2 < \infty$ et posons $c_1 = \frac{(1-m)m}{\sigma^2}$. Soit T_0 le temps d'atteinte de 0 du processus $(Z_n)_n$. Alors, pour i suffisamment grand,

$$\left(\frac{\ln i - \ln \ln i}{|\ln m|}\right) \left(1 - \frac{1}{i^{c_1}}\right) \leq \mathbb{E}_i(T_0) \leq \frac{\ln i}{|\ln m|} + \frac{2-m}{1-m}.$$

Corollaire 2.3. [32]

Dans les mêmes conditions que ci-dessus, nous avons

$$\mathbb{E}_i(T_0) \underset{i \rightarrow \infty}{\sim} \frac{\ln i}{\ln m}.$$

Remarque. Ce corollaire a des conséquences importantes : même si au temps 0, la population est extrêmement grande, elle va s'éteindre rapidement si le nombre moyen d'enfants par individu est inférieur à 1. En effet, $\log i$ est négligeable devant i quand $i \rightarrow \infty$.

Exemple. *Application à l'extinction des baleines noires en Atlantique du Nord.*[10]

On souhaite modéliser l'évolution d'une population de baleines (femelles), on s'intéresse à leur loi de reproduction. L'unité de temps est un an.

En 1994, des études statistiques estimaient leur nombre à 150. On suppose que l'on connaît (i.e. que l'on a pu estimer statistiquement) la probabilité $\beta \in [0,1]$ qu'une baleine meure et la probabilité d'avoir un petit femelle (en un an) $\alpha \in [0,1]$. D'après les données des sections précédentes, la loi de reproduction est donnée par

$$\begin{aligned} p_0 &= \mathbb{P}(Z_n = 0) = \beta, \\ p_1 &= \mathbb{P}(Z_n = 1) = (1 - \beta)(1 - \alpha), \\ p_2 &= \mathbb{P}(Z_n = 2) = (1 - \beta)\alpha. \end{aligned}$$

En 1994, des estimations ont montré que $p_0 \approx 0.06$ et $\alpha \approx 0.038$. Alors

$$m = p_1 + 2p_2 = (1 - \beta)(1 + \alpha) = 0.976 < 1,$$

c'est-à-dire le processus de Galton-Watson est bien dans le cas sous-critique, avec

$$\sigma^2 = p_1 + 4p_2 \approx 0.095.$$

Cherchons pendant combien d'années nous pouvons être certain qu'avec 99% de chances, il n'y aura pas extinction. On fait le calcul en appliquant la proposition 1.9. On obtient ainsi

$$\begin{aligned} \mathbb{P}(Z_n > 0 | Z_0 = 150) \geq 0.99 \quad \text{dès que} \quad 0.99 \leq \frac{m(1-m)}{\sigma^2} im^n, \\ \text{ce qui est équivalent à } n \leq \frac{\ln\left(\frac{0.99\sigma^2}{(1-m)im}\right)}{\ln m}. \\ \text{par conséquent } n \leq 150. \end{aligned}$$

Ainsi, avec 99% de chances et si il n'y a pas de changement environnemental, les baleines survivront jusqu'en 2144.

Cherchons maintenant dans combien d'années les baleines auront 99% de chances d'avoir disparu. On a

$$\begin{aligned} \mathbb{P}(Z_n = 0 | Z_0 = 150) \geq 0.99 \quad \text{dès que} \quad im^n \leq 0.01 \\ \Leftrightarrow n \geq 395. \end{aligned}$$

Ainsi, nous pouvons assurer avec 99% de chances que si il n'y a pas de changement environnemental, les baleines auront disparu en 2389.

Le corollaire 2.3 appliqué à $m = 0.976$ et $i = 150$ donne que $\mathbb{E}_i(T_0) \simeq 206$.

2.6 Exemples

◇ Loi de reproduction binomiale $\mathcal{B}(n,p)$

Supposons que la loi de reproduction du processus de Galton-Watson suit la loi binomiale, $n \in \mathbb{N}^*$, $p \in [0,1]$ et pour tout $k \in \{0,1,2,\dots,n\}$ on a

$$\mathbb{P}(\xi = k) = \binom{n}{k} p^k (1-p)^{n-k}.$$

Notons $m = \mathbb{E}(\xi)$ l'espérance et $\sigma^2 = Var(\xi)$ la variance de la loi binomiale

$$m = np, \quad \sigma^2 = np(1-p).$$

Posons G la fonction génératrice de la loi binomiale, pour tout $s \in [-1,1]$

$$\begin{aligned} G(s) &= \sum_{k=0}^n \binom{n}{k} s^k p^k (1-p)^{n-k} \\ &= \sum_{k=0}^n \binom{n}{k} (ps)^k (1-p)^{n-k} \\ &= (1 + p(s-1))^n. \end{aligned}$$

Calculons de la probabilité d'extinction:

D'après le théorème 2.3. pour déterminer la probabilité d'extinction il faut résoudre l'équation suivante: $G(s) = s$, $s \in [0,1]$. On pose $n = 2$ pour faciliter les calculs.

$$G(s) = s \iff (p(s-1) + 1)^2 = s,$$

on développe, on obtient:

$$p^2 s^2 + (2p(1-p) - 1)s + (1-p)^2 = 0, \tag{2.14}$$

qui est une équation de second degré en s . On calcule le discriminant,

$$\Delta = (2p-1)^2 \geq 0.$$

Le discriminant est nul si $p = 1/2$, donc on distingue deux cas:

1. Si $p = 1/2$, alors $\Delta = 0$, donc l'équation (1) admet une racine double,

$$s_{p=1/2} = \frac{-(2p(1-p) - 1)}{2p^2} = 1.$$

2. Si $p \neq 1/2$, alors $\Delta > 0$, donc l'équation (1) admet deux racines,

$$\begin{aligned} s_1 &= \frac{-(2p(1-p) - 1) + (2p - 1)}{2p^2} \\ &= 1, \\ s_2 &= \frac{-(2p(1-p) - (2p - 1))}{2p^2} \\ &= \left(\frac{p-1}{p}\right)^2. \end{aligned}$$

Pour $p = 1/2$, $m=1$ (cas critique) par le théorème 2.3. la probabilité d'extinction vaut 1 ($\mathbb{P}(Ext) = 1$).

Pour $p \neq 1/2$, l'équation (2.14) admet deux racines, pour déterminer laquelle est la probabilité d'extinction, il faut distinguer deux cas suivant la valeur de la moyenne:

- Si $p < 1/2$, on aura $m < 1$ (cas sous-critique), donc $\mathbb{P}(Ext) = 1$, c'est aussi la plus petite racine de l'équation (1), on vérifie que $s_1 < s_2$.

$$\text{On a: } s_2 = \left(\frac{p-1}{p}\right)^2 = \left(1 - \frac{1}{p}\right)^2.$$

$$\text{Or } p < 1/2 \Rightarrow 1/p > 2 \Rightarrow (1 - 1/p)^2 > 1, \text{ donc } s_2 > s_1.$$

Par conséquent, s_1 est la plus petite racine, et puisque $s_1 = 1$, on retrouve bien le résultat.

- Si $p > 1/2$, on aura $m > 1$ (cas sur-critique), donc $\mathbb{P}(Ext) \in [0,1[$. Dans ce cas, on vérifie que $s_2 < s_1 = 1$, on a: $s_2 = \left(\frac{p-1}{p}\right)^2 = (1 - 1/p)^2$

$$\text{Or } 1/2 < p < 1 \Rightarrow 0 < (1 - 1/p)^2 < 1 \Rightarrow s_2 < s_1.$$

Par conséquent, s_2 est la plus petite racine, et $\mathbb{P}(Ext) = \left(\frac{p-1}{p}\right)^2$.

On obtient donc la probabilité d'extinction suivante en fonction de p :

$$\mathbb{P}(Ext) = \begin{cases} 1 & \text{si } p \leq \frac{1}{2}, \\ \left(\frac{p-1}{p}\right)^2 & \text{si } p > \frac{1}{2}. \end{cases}$$

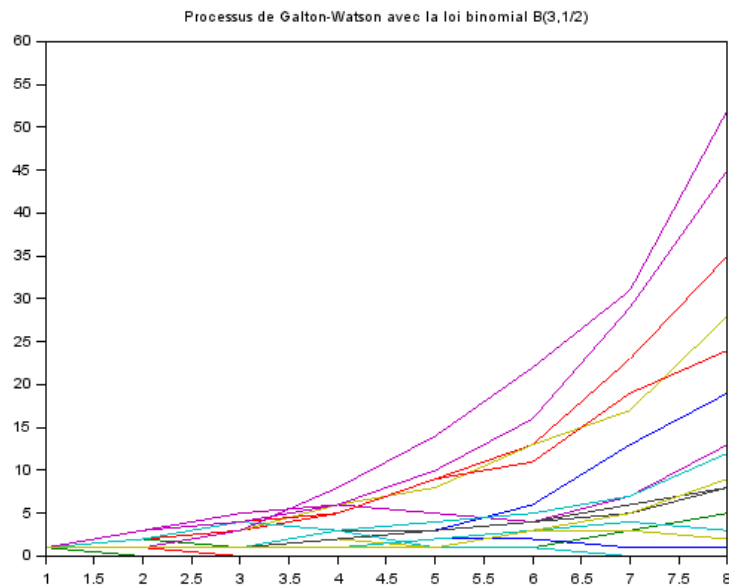


FIG. 2.3 – Exemple de trajectoires de processus Galton-Watson avec loi de reproduction binomiale $B(3,1/2)$.

◇ **Loi de reproduction géométrique décalée $\mathcal{G}(p)$**

Supposons que la loi de reproduction est la loi géométrique décalée de paramètre p , $p \in [0,1]$

$$\mathbb{P}(\xi = k) = p(1-p)^k, \quad k \in \{0,1,2,3,\dots,n\}.$$

Notons m son espérance définit par

$$m = \frac{1-p}{p}.$$

Posons G la fonction génératrice de la loi géométrique décalé est donnée pout tout $s \in [-1,1]$ par

$$\begin{aligned} G(s) &= \sum_{k \geq 0} p(1-p)^k s^k \\ &= p \sum_{k \geq 0} (s(1-p))^k \\ &= \frac{p}{1-s(1-p)}. \end{aligned}$$

Calculons la probabilité d'extinction. D'après le théorème 2.3. pour déterminer la probabilité d'extinction il faut résoudre l'équation suivante

$$G(s) = s, \quad \forall s \in [0,1].$$

$$G(s) = s \iff \frac{p}{1 - s(1 - p)} = s.$$

On développe on obtient

$$(1 - p)s^2 - s + p = 0. \tag{2.15}$$

Calculons le discriminant

$$\Delta = (2p - 1)^2 \geq 0.$$

Le discriminant est nul si $p = 1/2$, par conséquent, on distingue deux cas:

1. Si $p = 1/2$, $\Rightarrow \Delta = 0$, d'où l'équation (2.15) admet une racine double:

$$s_{p=1/2} = \frac{1}{2(1 - p)} = 1.$$

2. Si $p \neq 1/2$, $\Rightarrow \Delta > 0$, d'où l'équation (2.15) admet deux racines:

$$s_1 = \frac{p}{(1 - p)},$$

$$s_2 = 1.$$

Lorsque $p \geq 1/2$, $\Rightarrow m \leq 1$ (cas sous-critique) par le théorème 2.3. la probabilité d'extinction vaut 1 ($\mathbb{P}(Ext) = 1$).

Lorsque $p < 1/2$, $\Rightarrow m > 1$ (cas sur-critique) $\Rightarrow \mathbb{P}(Ext) \in [0,1[$, c'est aussi la plus petite racine ($s_1 < s_2$). Donc, $\mathbb{P}(Ext) = s_1 = \frac{p}{1-p}$.

On obtient donc la probabilité d'extinction suivante en fonction de p :

$$\mathbb{P}(Ext) = \begin{cases} 1 & \text{si } p \geq \frac{1}{2}, \\ \frac{p}{1-p} & \text{si } p < \frac{1}{2}. \end{cases}$$

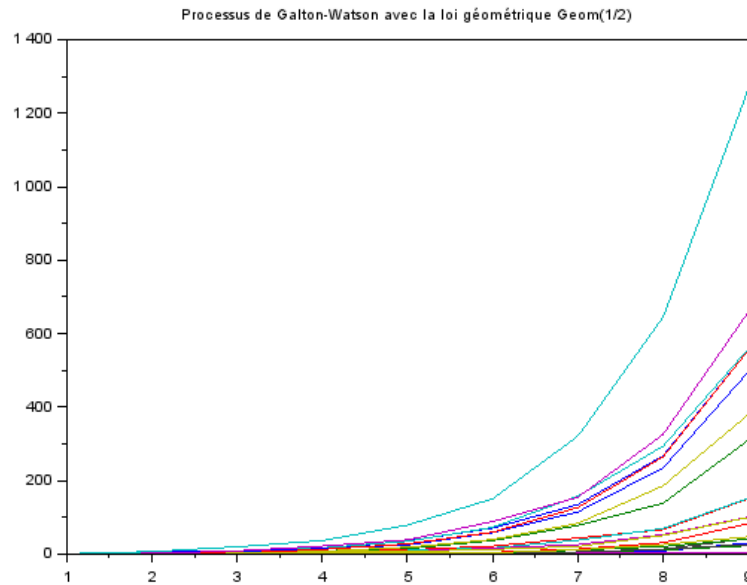


FIG. 2.4 – Exemple de trajectoires de processus de Galton-Watson avec loi de reproduction géométrique $G(1/2)$.

◇ **loi de reproduction Poisson $\mathcal{P}(\lambda)$**

Supposons que la loi de reproduction soit la loi de Poisson de paramètre λ , pour tout $k \in \{0,1,2, \dots\}$, $\lambda > 0$,

$$\mathbb{P}(\xi = k) = \frac{\lambda^k}{k!} \exp^{-\lambda}.$$

Notons m l'espérance et σ^2 la variance de la loi de Poisson

$$m = \lambda, \quad \sigma^2 = \lambda.$$

La fonction génératrice de la loi de Poisson, pour tout $s \in [0,1]$,

$$G(s) = \exp(\lambda(s - 1)).$$

Calculons la probabilité d'extinction:

Si $\lambda \leq 1$, alors la probabilité d'extinction vaut 1

Si $\lambda > 1$, alors la probabilité d'extinction s est l'unique solution sur $]0,1[$ de l'équation

$$\lambda = \frac{\ln s}{s-1}.$$

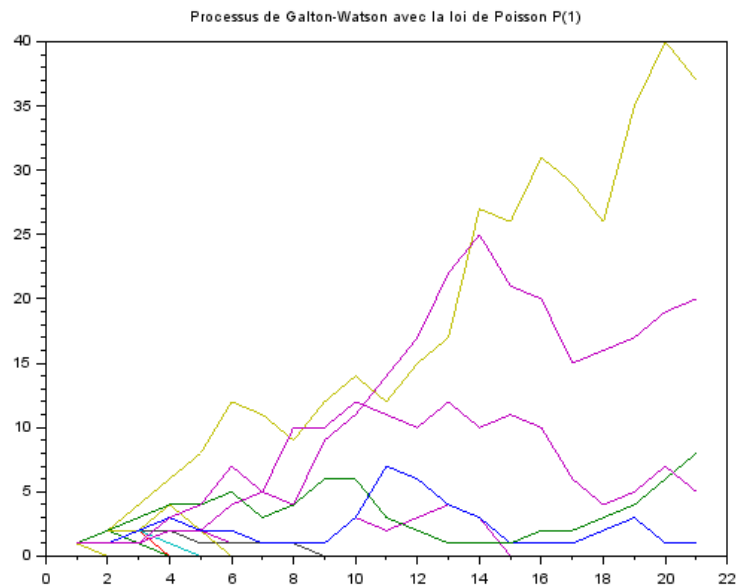


FIG. 2.5 – Exemple de trajectoires de processus Galton-Watson avec loi de reproduction Poisson $P(1)$.

2.7 Processus de Galton-Watson avec immigration

L'idée des modèles présentés dans cette partie est de fournir une modélisation explicite de l'évolution d'une population.

La notion d'immigration correspond au fait que la population de référence peut s'enrichir d'apports extérieurs: on pourra penser par exemple à l'évolution d'un patrimoine génétique, ou encore des exemples bien naturels de tels modèles d'immigration en écologie, en physique des particules ou en épidémiologie.

Si l'on suppose qu'en plus du mécanisme de reproduction dans le processus de branchement, des individus (immigrants) peuvent arriver à chaque pas de temps de façon i.i.d., on obtient un processus de Galton-Watson avec immigration.

Plus précisément, si on se donne une seconde mesure de probabilité \mathbf{q} sur \mathbb{N} , et que l'on considère une suite i.i.d. $(\zeta_k, k \geq 0)$ de loi \mathbf{q} , on construit le processus de Galton-Watson $(Z_n^I, n \geq 0)$ avec loi de reproduction \mathbf{p} et loi d'immigration \mathbf{q} comme suit

(l'exposant I est pour "immigration"):

$$\begin{aligned} Z_0^I &= 0 \\ Z_{n+1}^I &= \zeta_n + \sum_{i=1}^{Z_n^I} \xi_{n,i} \quad \forall n \geq 0. \end{aligned}$$

Remarquons que chaque migrant arrivé à une certaine date n se reproduit ensuite comme un processus de Galton-Watson standard.

On voit facilement comme précédemment que $(Z_n^I, n \geq 0)$ est une chaîne de Markov et que, si $H_n(s)$ est la fonction caractéristique de Z_n^I , on a pour tout $n \geq 0$,

$$H_{n+1}(s) = H(s)(H_n \circ G(s)), \quad \forall s \in [-1,1],$$

où $H(s)$ est la fonction génératrice de \mathbf{q} , c'est à dire $H(s) = H_1(s)$. On déduit alors facilement par récurrence que

$$H_n(s) = \prod_{k=0}^{n-1} H \circ G^k(s), \quad \forall s \in [-1,1],$$

avec la convention que $G^0(s) = s$.

Les résultats principaux de cette section sont les deux suivants.

Théorème 2.5. (Heathcote, 1966) [14]

Supposons que $m < 1$. Alors on a les résultats suivante:

$$\begin{aligned} \mathbb{E}(\log^+ \zeta) < \infty &\Rightarrow (Z_n^I, n \geq 0) \text{ converge en loi,} \\ \mathbb{E}(\log^+ \zeta) = \infty &\Rightarrow (Z_n^I, n \geq 0) \text{ converge en probabilit vers } +\infty, \end{aligned}$$

$$\text{où } \log^+(x) = \begin{cases} \log(x) & \text{si } x \geq 1 \\ 0 & \text{si } x < 1. \end{cases}$$

Théorème 2.6. (Seneta, 1970) [30]

supposons que $m > 1$. Alors on a les résultats suivante:

$$\begin{aligned} \mathbb{E}(\log^+ \zeta) < \infty &\Rightarrow \lim_{n \rightarrow \infty} m^{-n} Z_n^I \text{ existe et finie p.s.,} \\ \mathbb{E}(\log^+ \zeta) = \infty &\Rightarrow \lim_{n \rightarrow \infty} \sup c^{-n} Z_n^I = +\infty \text{ pour tout } c > 0 \text{ p.s.} \end{aligned}$$

Pour prouver ces théorèmes, nous allons utiliser les propositions suivantes:

Proposition 2.11. [27]

Soient X, X_1, X_2, \dots des variables aléatoires indépendantes et de même loi. Alors p.s.:

$$\limsup_{n \rightarrow \infty} \frac{X_n}{n} = \begin{cases} 0 & \text{si } \mathbb{E}[X] < \infty, \\ \infty & \text{si } \mathbb{E}[X] = \infty. \end{cases}$$

Démonstration. 1. Supposons tout d'abord que $\mathbb{E}[X] < \infty$. Soit $\epsilon > 0$. posons $A_n = \{\frac{X_n}{n} \geq \epsilon\}$.

Alors $\mathbb{P}(A_n) = \mathbb{P}(X \geq n\epsilon)$, donc

$$\sum_{n=1}^{\infty} \mathbb{P}(A_n) = \mathbb{E} \left[\sum_{n=1}^{\infty} \mathbb{I}_{\{n \leq \frac{X}{\epsilon}\}} \right] \leq \mathbb{E} \left[\frac{X}{\epsilon} \right] < \infty.$$

Par le lemme de Borel-Cantelli, on a $\mathbb{P}(\limsup_{n \rightarrow \infty} (\{\frac{X_n}{n} \geq \epsilon\})) = 0$,

donc: $\mathbb{P}(\limsup_{n \rightarrow \infty} \frac{X_n}{n} \geq \epsilon) = 0$. D'où:

$$\mathbb{P} \left(\bigcap_{k \geq 0} \left\{ \limsup_{n \rightarrow \infty} \frac{X_n}{n} < 2^{-k} \right\} \right) = 1, \quad \text{i.e. p.s. } \limsup_{n \rightarrow \infty} \frac{X_n}{n} = 0.$$

2. Si $\mathbb{E}[X] = \infty$. Soit $A > 0$. En posant $B_n = \{\frac{X_n}{n} \geq A\}$, $\mathbb{P}(B_n) = \mathbb{P}(X > An)$, donc

$$\sum_{n=1}^{\infty} \mathbb{P}(B_n) = \mathbb{E} \left[\sum_{n=1}^{\infty} \mathbb{I}_{\{n \leq \frac{X}{A}\}} \right] \geq \mathbb{E} \left[\frac{X}{A} - 1 \right] = \infty.$$

Comme les événements B_n sont indépendants, le lemme de Borel-Cantelli dans le cas d'indépendance assure que $\mathbb{P}(\limsup_{n \rightarrow \infty} (\{\frac{X_n}{n} \geq A\})) = 1$.

Par conséquent, $\mathbb{P}(\limsup_{n \rightarrow \infty} \frac{X_n}{n} \geq A = 1)$, et ce pour tout $A > 0$. Ainsi

$$\mathbb{P} \left(\bigcap_{k > 0} \left\{ \limsup_{n \rightarrow \infty} \frac{X_n}{n} \geq k \right\} \right) = 1, \quad \text{i.e. p.s. } \limsup_{n \rightarrow \infty} \frac{X_n}{n} = \infty.$$

□

Proposition 2.12. [27]

Soit X, X_1, X_2, \dots des variables aléatoires indépendantes et de même loi. Alors, pour tout $c \in]0,1[$,

p.s.:

$$\sum_{n=1}^{\infty} e^{X_n} c^n < \infty \quad \text{si } \mathbb{E}[X] < \infty, \quad \sum_{n=1}^{\infty} e^{X_n} c^n = \infty \quad \text{si } \mathbb{E}[X] = \infty.$$

Démonstration.

1. Si $\mathbb{E}[X] < \infty$, alors, p.s., $\limsup_{n \rightarrow \infty} \frac{X_n}{n} = 0$, donc, en posant $\alpha = -\frac{\ln c}{2}$, il existe $n_0(\omega)$ tel que pour tout $n \geq n_0$, $\frac{X_n}{n} \leq \alpha$, donc $X_n \leq \alpha n$, et $e^{X_n} c^n \leq (e^{\alpha + \ln c})^n$, avec $\alpha + \ln c < 0$.
D'où $\sum_{n=1}^{\infty} e^{X_n} c^n < \infty$ p.s.
2. Supposons $\mathbb{E}[X] = \infty$. Alors, p.s., $\limsup_{n \rightarrow \infty} \frac{X_n}{n} = \infty$, donc il existe une sous-suite $(X_{nk}(\omega))_{k \in \mathbb{N}}$ telle que $\lim_{n \rightarrow \infty} \frac{X_n}{n} = \infty$, donc

$$\exists k_0(\omega), \forall k \geq k_0, \frac{X_{nk}}{nk} \geq -\ln c, \text{ et } e^{X_{nk}} c^{nk} \geq 1.$$

D'où $\sum_{n=1}^{\infty} e^{X_n} c^n = \infty$ p.s.

□

Démonstration. (du théorème 2.5)

Soit \mathcal{G} la tribu engendrée par les v.a. $(\zeta_n, n \geq 0)$ (la tribu de l'immigration). Soit $Z_{n,k}$ le nombre de descendants au niveau n des particules immigrées à l'instant k . Ainsi à l'instant n , le nombre total de sommets est $\sum_{k=1}^n Z_{n,k}$. Les v.a. $Z_{n,k}$ pour n fixé sont indépendantes et la loi de $Z_{n,k}$ ne dépend que de $n - k$. De plus, pour tous i_1, \dots, i_n tels que $i_k \geq k$, les v.a. $Z_{i_1,1}, \dots, Z_{i_n,n}$ sont indépendantes. Donc Z_n a la même loi que $T_n = \sum_{k=1}^n Z_{2k-1,k}$. $(T_n)_{n \in \mathbb{N}^*}$ est une suite croissante. Notons Z_∞ sa limite. Prouvons que Z_∞ est finie p.s. ou infinie p.s.

Notons $\mathcal{K}_n = \sigma(Z_{2k-1,k}; k \geq n)$. Comme pour tout k , $Z_{2k-1,k}$ est finie p.s., on a: $Z_\infty = \infty$ si et seulement si pour tout n , $\lim_{k \rightarrow \infty} \sum_{j=n}^k Z_{2j-1,j} = \infty$, donc l'événement $\{Z_\infty = \infty\}$ appartient à \mathcal{K}_n pour tout n . Or les variables $Z_{2k-1,k}$ sont indépendantes. On en déduit par la loi du tout ou de rien que $\mathbb{P}(Z_\infty = \infty) \in \{0,1\}$, i.e. Z_∞ est finie p.s. ou infinie p.s.

Nous allons montrer que $Z_\infty < \infty$ p.s. si et seulement si $\mathbb{E}[\log^+ \zeta] < \infty$.

Supposons que $\mathbb{E}[\log^+ \zeta] < \infty$. On a:

$$\mathbb{E}[Z_\infty | \mathcal{G}] = \sum_{k=1}^{\infty} m^{k-1} \mathbb{E} \left[\frac{Z_{2k-1,k}}{m^{k-1}} | \mathcal{G} \right] = \sum_{k=1}^{\infty} \zeta_k m^{k-1} \leq \sum_{k=1}^{\infty} e^{\log^+ \zeta_k} m^{k-1}.$$

Comme $(m < 1)$, la proposition 2.11 assure que la suite $\langle \sum_{k=1}^n e^{\log^+ \zeta_k} m^{k-1} \rangle$ converge p.s.: Z_∞ est finie p.s.

Supposons $Z_\infty < \infty$ p.s.. Écrivant $Z_{2k-1,k} = \sum_{i=1}^{\zeta_k} Y_k(i)$, où $Y_k(i)$ désigne la population de la $(k-1)^{\text{ème}}$ génération d'un processus de Galton-Watson ordinaire, les $Y_k(i)$ étant indépendantes et identiquement distribuées.

Par conséquent, $Z_\infty = \sum_{k=1}^{\infty} \sum_{i=1}^{\zeta_k} Y_k(i) < \infty$ p.s., donc seul un nombre fini de $Y_k(i)$ sont non nulles.

Quitte à conditionner par la suite $(\zeta_k)_{k \geq 1}$, le lemme de Borel-Cantelli dans le cas d'indépendance assure alors que $\sum_k \sum_{i \leq \zeta_k} \mathbb{P}(Y_k(i) \geq 1) < \infty$, et comme $Y_k(i)$ a même loi que \tilde{Z}_{k-1} (où \tilde{Z}_i est la $i^{\text{ème}}$ génération d'un processus de Galton-Watson classique), $\sum_{k=1}^{\infty} \zeta_k \mathbf{p}(\tilde{Z}_{k-1} \geq 1) < \infty$ p.s. Or $\mathbf{p}(\tilde{Z}_{k-1} \geq 1) \geq \mathbb{P}(\xi > 0)^{k-1}$, donc $\sum_{k=1}^{\infty} e^{\log \zeta_k} \mathbb{P}(\xi > 0)^k < \infty$ p.s. Par la proposition 2.11, il vient: $\mathbb{E}[\log^+ \zeta] < \infty$.

Par conséquent, si $\mathbb{E}[\log^+ \zeta] < \infty$, i.e. si $Z_\infty < \infty$ p.s., alors, puisque $(T_n)_{n \in \mathbb{N}^*}$ converge peresque sûrement (et donc en loi) vers Z_∞ et que Z_n et T_n suivent la même loi, $(Z_n)_{n \in \mathbb{N}^*}$ converge en loi vers Z_∞ .

Si $\mathbb{E}[\log^+ \zeta] < \infty$, i.e. si $Z_\infty = \infty$ p.s., alors $(Z_n)_{n \in \mathbb{N}^*}$ converge en probabilité vers l'infini.

En effet, pour tout $A > 0$, $\mathbb{P}(Z_n > A) = \mathbb{E}[\mathbb{I}_{\{T_n > A\}}]$, donc par le théorème de convergence dominée, $\lim_{n \rightarrow \infty} \mathbb{P}(Z_n > A) = 1$. \square

Démonstration. (du théorème 2.6)

Supposons d'abord que $\mathbb{E}(\log^+ \zeta) = \infty$. D'après la proposition 2.10, $\limsup \frac{\zeta_n}{c^n} = \infty$ p.s. Puisque $Z_n^I \geq \zeta_n$, on en déduit directement le résultat.

Supposons maintenant que $\mathbb{E}(\log^+ \zeta) < \infty$. Soit \mathcal{G} la tribu engendrée par les v.a. $(\zeta_n, n \geq 0)$ (la tribu d'immigration). Pour $k \leq n$, on note $Z_{n,k}$ le nombre de descendants à la génération n des particules immigrantes à l'instant k . Le nombre total de sommets à l'instant n est

$$Z_n^I = \sum_{k=1}^n Z_{n,k}.$$

On déduit que

$$\mathbb{E} \left[\frac{Z_n^I}{m^n} \middle| \mathcal{G} \right] = \mathbb{E} \left[\frac{1}{m^n} \sum_{k=1}^n Z_{n,k} \middle| \mathcal{G} \right] = \sum_{k=1}^n \frac{1}{m^k} \mathbb{E} \left[\frac{Z_{n,k}}{m^{n-k}} \middle| \mathcal{G} \right].$$

Or, pour tout $k \geq 1$, le processus $(Z_{n,k}/m^{n-k}, n \geq k)$ est un processus de Galton-Watson (sans immigration) issu de ζ_{k-1} individus lorsque $n = k$. Donc

$$\mathbb{E} \left[\frac{Z_n^I}{m^n} \middle| \mathcal{G} \right] = \sum_{k=1}^n \frac{\zeta_{k-1}}{m^k}.$$

D'après la proposition 2.11, cette suite converge p.s., et donc, par Fatou, $\liminf Z_n^I/m^n < \infty$ p.s. Enfin, puisque, sachant \mathcal{G} , $\liminf Z_n^I/m^n$ est une sous-martingale d'espérance p.s. bornée, elle converge p.s. \square

2.8 Complément : quelques théorèmes limites plus précis

Nous allons énoncer ici les résultats qui décrivent plus finement le comportement des processus de Galton-Watson avant leur extinction, dans les cas sur-critique, critique et sous-critique. Ce sont des résultats difficiles, que nous admettrons.

Le premier résultat est un raffinement du théorème 2.4 dans le cas sur-critique.

Théorème 2.7. (*Kesten, Stigum, 1966*) [20]

Supposons $m \in]1, \infty[$ et $Z_0 = 1$. Les assertions suivantes sont équivalentes.

- (i) $\mathbb{P}(W = 0) = \mathbb{P}(Ext)$,
- (ii) $\mathbb{E}(W) = 1$,
- (iii) $W_n \rightarrow W$ dans L^1 lorsque $n \rightarrow \infty$,
- (iv) $\mathbb{E}(\sup_n W_n) < \infty$,
- (v) $\sum_{k=2}^{\infty} (k \log k) p_k < \infty$, c'est-à-dire $\mathbb{E}(\xi \log^+ \xi) < \infty$.

Le second résultat décrit le comportement stationnaire d'un Galton-Watson sous-critique au temps n sur l'événement de non survie au temps n .

Théorème 2.8. (*Yaglom, 1947*) [37]

Supposons $0 < m < 1$ et $Z_0 = 1$. Alors

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \mathbb{P}(Z_n = j | Z_n > 0) = Q(j), \quad \forall j \geq 1, \quad (2.16)$$

où Q est une loi de probabilité sur \mathbb{N} . On appelle Q la limite de Yaglom du processus de Galton-Watson.

Le résultat suivant traite le cas critique. On sait déjà (théorème 2.1) que, dans ce cas, $\mathbb{P}(Z_n \rightarrow 0) = 1$, $\mathbb{E}(Z_n) = 1$ et $Var(Z_n) \rightarrow \infty$ lorsque $n \rightarrow \infty$, ce qui suggère que Z_n est grand lorsqu'il n'est pas nul.

Théorème 2.9. [7]

Si $m = 1$ et $\sigma^2 < \infty$, alors

(i) $\lim_{n \rightarrow \infty} n\mathbb{P}(Z_n > 0) = \frac{2}{\sigma^2}$,

(ii) $\lim_{n \rightarrow \infty} \mathbb{E}\left(\frac{Z_n}{n} \mid Z_n > 0\right) = \frac{\sigma^2}{2}$,

(iii) Pour tout $u \geq 0$, $\lim_{n \rightarrow \infty} \mathbb{P}\left(\frac{Z_n}{n} \leq u \mid Z_n > 0\right) = 1 - e^{-2u/\sigma^2}$.

Autrement dit, conditionnellement à la non-extinction, Z_n/n converge en loi vers une v.a. exponentielle de paramètre $2/\sigma^2$.

2.8.1 Distribution quasi-stationnaires

Nous avons vu que dans les cas sous-critique ou critique, le processus de Galton-Watson $(Z_n)_n$ s'éteint presque-sûrement. Mais le temps nécessaire à l'extinction peut être très long (par exemple dans le cas critique). On peut alors dans certains cas observés une apparente stationnarité de la population, alors que celle-ci est en voie d'extinction. Ainsi, une étude faite sur des serpents à sonnettes en Arizona (cf. Renault, Ferrière, Porter, non publié), montre que la moyenne du nombre de descendants vaut $m = 0,91$. Le processus est donc très nettement sous-critique. L'étude expérimentale montre toutefois qu'après une phase de décroissance violente de la population, celle-ci semble s'être stabilisée. Notre but dans ce paragraphe est de donner un sens mathématique à cette stabilité avant extinction. Par analogie avec la recherche d'une probabilité invariante (ou stationnaire).

Nous allons introduire les notions de distribution quasi-stationnaire d'un processus de Galton-Watson et l'existence d'une limite de Yaglom.

Soit $(Z_n)_n$ une chaîne de Markov sur \mathbb{N} absorbée en 0. Nous supposons de plus qu'elle atteint 0 presque-sûrement. Notons comme précédemment par T_{ext} le temps d'atteinte de 0. Ainsi,

$$\mathbb{P}(T_{ext} < +\infty) = 1 \tag{2.17}$$

Pour toute probabilité $Q = (Q_j)_{j \geq 1}$ sur \mathbb{N}^* , nous noterons $\mathbb{P}_Q = \sum_{j \geq 1} Q_j \mathbb{P}_j$.

Définition 2.4. [27]

Une probabilité Q sur \mathbb{N}^* est une probabilité ou distribution quasi-stationnaire pour le processus Z , si elle vérifie que pour tout $j \geq 1$ et pour tout n ,

$$\mathbb{P}_Q(Z_n = j \mid T_{ext} > n) = Q_j.$$

Remarque. Remarquons que l'événement conditionnant $\{T_{ext} > n\} = \{Z_n \neq 0\}$ a une probabilité qui tend vers 0 quand n tend vers l'infini puisque T_{ext} est fini, presque-sûrement. On conditionne donc par un événement de plus en plus rare, quand n augmente.

Proposition 2.13. [27]

Soit Q une probabilité quasi-stationnaire sur \mathbb{N}^* . Alors il existe un nombre réel $\rho(Q) \in (0,1)$ tel que

$$\mathbb{P}_Q(T_{ext} > n) = \rho(Q)^n.$$

Ainsi, si le processus est issu d'une distribution quasi-stationnaire, son temps d'extinction suit une loi géométrique de paramètre $\rho(Q)$.

Démonstration. Par la propriété de Markov, nous avons

$$\begin{aligned} \mathbb{P}_Q(T_{ext} > n+k) &= \mathbb{E}_Q\left(\mathbb{P}_{Z_n}(T_{ext} > k) \mathbb{1}_{T_{ext} > n}\right) \\ &= \mathbb{P}_Q(T_{ext} > n) \mathbb{E}_Q\left(\mathbb{P}_{Z_n}(T_{ext} > k) | (T_{ext} > n)\right). \end{aligned}$$

Par la définition 2.4, nous avons

$$\mathbb{E}_Q\left(\mathbb{P}_{Z_n}(T_{ext} > k) | T_{ext} > n\right) = \mathbb{P}_Q(T_{ext} > k).$$

Ainsi, pour tous n, k ,

$$\mathbb{P}_Q(T_{ext} > n+k) = \mathbb{P}_Q(T_{ext} > n) \mathbb{P}_Q(T_{ext} > k).$$

Un raisonnement élémentaire invoquant (2.17) permet de conclure. □

Théorème 2.10. [32]

Soit $(Z_n)_n$ une chaîne de Galton-Watson et m la moyenne de sa loi de reproduction.

- (i) Il n'y a pas de distribution quasi-stationnaire si la chaîne est critique ou surcritique.
- (ii) Si la chaîne est sous-critique, il existe une limite de Yalgom $Q = (Q_j)_{j \geq 1}$ sur \mathbb{N}^* , telle que $\forall i, j \geq 1$,

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \mathbb{P}_i(Z_n = j | Z_n > 0) = Q_j.$$

De plus, la fonction génératrice H de Q est l'unique solution de l'équation:

$$1 - H(G(s)) = m(1 - H(s)), \quad \forall s \in [0,1],$$

où

$$H(s) = \sum_{j \geq 1} Q(j)s^j, \quad \forall s \in [0,1].$$

- (iii) Il y a une infinité de distribution quasi-stationnaire pour une chaîne de Galton-Watson sous-critique.

2.9 Processus de Galton-Watson et marche aléatoire

2.9.1 Processus de contour

On reprend ici la notation de Hulam-Harris-Neveu de la section 2.3. Nous commençons par décrire un algorithme d'exploration de l'arbre, qui vise à explorer la totalité de l'arbre et à construire une marche, appelée "processus de contour", qui code l'arbre et qui est particulièrement bien adapté à l'étude des propriétés généalogiques de la population décrite par l'arbre.

On rappelle d'abord la notion de marche.

Définition 2.5. (*Marche et marche aléatoire*) [27]

- (i) Étant donnée une suite $(x_k, k \geq 1)$ dans \mathbb{Z} , on appelle **marche de pas** $(x_k, k \geq 1)$ la suite $(s_n, n \geq 0)$ définie par

$$s_n = \begin{cases} 0 & \text{si } n = 0, \\ \sum_{k=1}^n x_k & \text{si } n \geq 1. \end{cases}$$

On associe de même la marche $(s_k, 0 \leq k \leq t)$ à d'un vecteur de pas $(x_k, 1 \leq k \leq t)$ de taille t .

- (ii) Une **marche aléatoire** est une marche $(S_n, n \geq 0)$ de pas aléatoires $(X_k, k \geq 1)$ i.i.d.:

$$S_n = \begin{cases} 0 & \text{si } n = 0, \\ \sum_{k=1}^n X_k & \text{si } n \geq 1. \end{cases}$$

Une **marche aléatoire arrêtée au temps T** (qui peut être aléatoire) est une marche de pas $(X_k, 1 \leq k \leq T)$ pour une suite $(X_k, k \geq 1)$ i.i.d.

Définition 2.6. (*Parcours d'exploration par "contour"*) [27]

Soit $\omega \in \Omega$. On considère l'algorithme d'exploration suivant:

On pose $v_0(\omega) = \emptyset$ (étape 0 de l'algorithme).

Supposons avoir construit $v_0(\omega), \dots, v_k(\omega) \in \omega$, pour un certain $k \geq 0$. Alors

- si $v_k(\omega)$ a un enfant qui n'a pas encore été visité par l'algorithme (c'est-à-dire qui n'est pas l'un des v_0, \dots, v_k), alors on pose $v_{k+1}(\omega)$ le premier enfant (pour l'ordre lexicographique) de $v_k(\omega)$ qui n'a pas encore été visité;
- si $v_k(\omega)$ n'a pas d'enfant ou si tous ses enfants ont déjà été visités,
 - si $v_k(\omega) = 0$, l'algorithme s'arrête à l'étape k ;
 - si $v_k(\omega) \neq 0$, alors on pose $v_{k+1}(\omega)$ le parent de $v_k(\omega)$.

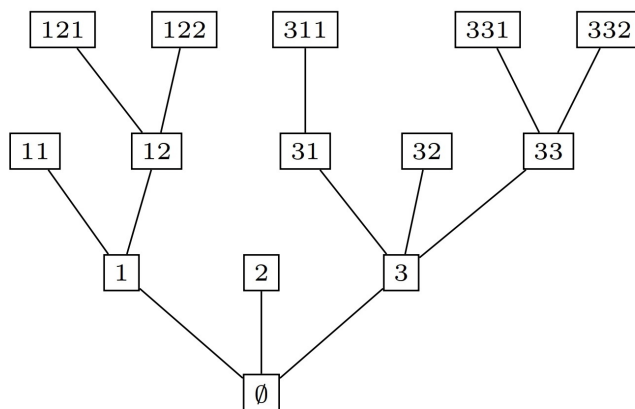


FIG. 2.6 – Un arbre fini avec la notation de Ulam-Harris-Neveu.

On note $T(\omega)$ le nombre d'étapes de l'algorithme. Ainsi, l'algorithme s'arrête à l'étape $T(\omega) - 1$. Par exemple, le processus d'exploration par contour de l'arbre de la figure 2.6 est donné en abscisse de la figure 2.7. Dans cet exemple,

$$v_0 = \emptyset, v_1 = 1, v_2 = 11, v_3 = 1, \dots, v_{26} = \emptyset \text{ et } T(\omega) = 27.$$

On observe que chaque arête de l'arbre est parcourue exactement deux fois, d'abord en descendant en profondeur dans l'arbre, puis en remontant vers la racine. Ainsi, $T(\omega)$ est égal au double du nombre d'arêtes plus 1. De plus, il est facile de voir (par exemple, par récurrence sur le nombre de nœuds) qu'un arbre comporte toujours un nœud de plus que son nombre d'arêtes. Puisque le nombre d'arêtes de l'arbre, également appelée *descendance totale* de l'arbre, est donné par

$$Y = \sum_{n \geq 0} Z_n = \sum_{n=0}^{T_{ext}-1} Z_n,$$

on en déduit que

$$T(\omega) = 2 \sum_{n=0}^{T_{ext}} Z_n(\omega) - 1.$$

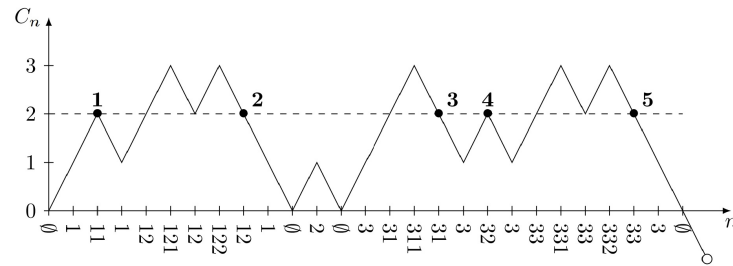


FIG. 2.7 – Le processus de contour de l’arbre de la figure 2.6.

En abscisse se trouve la suite des nœuds visités par l’algorithme de parcours par contour. Les individus vivants à la génération 2 sont indiqués par des \bullet , à l’instant de leur dernière visite par le processus de contour. Ils sont numérotés de 1 à 5, dans l’ordre de leur visite par le processus de contour.

On remarque que les nouveaux individus sont visités par le processus d’exploration dans l’ordre lexicographique. On parle de parcours par *contour* car la suite des nœuds visités par l’algorithme est donnée par la suite des nœuds visités quand on fait le tour de l’arbre en partant à gauche de la racine. Lorsque l’arbre ω est infini, l’algorithme ne s’arrête pas et en général tous les nœuds de l’arbre ne sont pas visités.

Définition 2.7. [27]

Soit $\omega \in \Omega$ et $(v_n, 0 \leq n \leq T - 1)$ la suite des nœuds visités dans l’algorithme d’exploration de ω de la définition 2.6. Le **processus de contour** $(C_n, n \in \{0, 1, \dots, T\})$ de ω est défini par

$$C_n = \begin{cases} |v_n| & \text{si } 0 \leq n \leq T - 1, \\ -1 & \text{si } n = T. \end{cases}$$

Remarquons qu’on a toujours $C_0 = |\emptyset| = 0$. Le processus de contour associé à l’arbre de la figure 2.6 est représenté dans la figure 2.7. Il est clair d’après la définition 2.6 que le processus de contour est une marche dont les pas sont soit 1 soit -1, issue de 0 et arrêtée à son premier temps d’atteinte de -1.

Lorsque l’arbre est fini, le passage du processus de contour à l’arbre qui lui correspond peut se visualiser d’une manière assez commode: supposons que l’on enduise de colle le dessous de la courbe du processus de contour de la figure 2.7, et que l’on écrase la courbe dans la direction horizontale. Les parties du processus de contour qui sont en face les unes des autres seront alors collées, et on obtient l’arbre de la figure 2.6 en dépliant les parties non-collées. Inversement, si on

se donne un arbre comme celui de la figure 2.6, on obtient le processus de contour en découpant en deux toutes les arêtes dans le sens de la longueur, sauf les extrémités des arêtes qui sont des feuilles. Lorsque l'on étire la courbe ainsi obtenue, on retrouve la figure 2.7.

Ceci suggère que l'application qui à un arbre associe son processus de contour est une bijection entre l'ensemble des arbres finis et l'ensemble des marches de pas ± 1 issues de 0 et arrêtées en -1 .

Chapitre 3

Modèles mathématiques en épidémiologie

3.1 Introduction

L'épidémiologie est une discipline qui se prête particulièrement à la mise en place des modèles mathématiques dans le but de comprendre la dynamique d'une maladie infectieuse afin de poser des stratégies convenables permettant d'éradiquer ou du moins réduire l'impact de la pathologie.

Les modèles compartimentaux font parties des premiers modèles mathématiques à avoir été utilisés en épidémiologie. L'idée est de diviser une population en plusieurs groupes d'individus: les individus susceptibles d'être infectés, ceux qui sont infectieux ou encore ceux qui ont acquis une immunité suite à la guérison. Cette approche est utilisée pour modéliser de très nombreuses maladies et continue d'être un sujet de recherche actif surtout avec l'apparition du Covid-19 qui a mis en lumière ces modèles.

Nous étudions d'abord un modèle simple, le modèle SI avant d'étudier les modèles SIS et SIR .

Nous présentons ensuite un modèle épidémiologique probabiliste basé sur le processus de Galton-Watson défini dans le chapitre précédent, on se propose d'appliquer ce modèle à la propagation du virus Sars-Cov2.

3.2 Le modèle SI

Le modèle SI (Susceptible, Infecté) est le premier modèle dynamique simple, il a été proposé par *W.H.Hamer [11] en 1906* . Il suppose au départ qu'il n'y a ni décès ni guérisons et l'individu

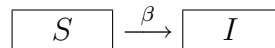


FIG. 3.1 – *Diagramme de transmission du modèle SI*

infecté reste et demeure contagieux jusqu'à la fin de sa vie.

Ce modèle comprend deux compartiments:

- Les individus susceptibles d'être infectés (S);
- Les individus infectés (I).

L'infection se propage par un contact direct d'un des S susceptibles avec un des I infectés avec un facteur β de proportionnalité (aussi appelé taux de transmission ou taux d'infection).

Le modèle de *Hamer* est alors décrit par le système différentiel:

$$\begin{cases} \frac{dS}{dt} = -\beta IS \\ \frac{dI}{dt} = \beta IS, \end{cases}$$

avec $S + I = N$, où N est constant correspondant à la taille de la population totale.

Le système peut être réécrit sous la forme

$$\begin{cases} \frac{dS}{dt} = -\beta S(N - S) \\ \frac{dI}{dt} = \beta I(N - I). \end{cases}$$

Par intégration, on obtient

$$I(t) = \frac{N}{1 + (N - 1) \exp -N\beta t},$$

Ce modèle trop simple, correspond rarement à la réalité en épidémiologie.

3.3 Le modèle *SIS*

Pour bon nombre de maladies, la guérison est possible. Si à chaque unité de temps un individu infecté a une probabilité α de guérir de la maladie et de redevenir susceptible, on a en moyenne (αI) individus guérissant chaque jour.

Ce modèle correspond à certaines maladies comme la tuberculose, c'est un modèle qui ne procure pas d'immunité.

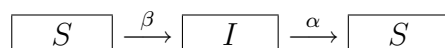


FIG. 3.2 – Diagramme de transmission du modèle SIS.

Le système d'équations devient donc

$$\begin{cases} \frac{dS}{dt} = -\beta IS + \alpha I \\ \frac{dI}{dt} = \beta IS - \alpha I, \end{cases}$$

avec $S + I = N$.

Le système se réduit à

$$\frac{dI}{dt} = \beta \left(\frac{\beta N - \alpha}{\beta} \right) I, \quad I(0) = I_0.$$

La solution est donnée par

$$I(t) = \begin{cases} \frac{I_0(\beta N - \alpha) \exp(\beta N - \alpha)t}{\beta I_0(\exp(\beta N - \alpha)t - 1) + \beta N - \alpha} & \text{si } \beta N - \alpha \neq 0, \\ \frac{I_0}{1 + \beta I_0 t} & \text{sinon.} \end{cases}$$

Posons $R_0 = \frac{\beta N}{\alpha}$, alors

$$I(t) \longrightarrow \begin{cases} N - \frac{\alpha}{\beta} & \text{si } R_0 > 1, \\ 0 & \text{si } R_0 \leq 1. \end{cases}$$

La condition $R_0 \leq 1$ conduit à dire qu'il y a disparition de l'infection.

3.4 Le modèle SIR

Le modèle épidémiologique de base, initialement formulé par W.O.Kermack et A.G.Mckendrick [19] en 1927, est un modèle compartimental déterministe de type *SIR*, qui considère la dynamique d'une maladie directement transmissible dans une seule population divisée en trois classes selon les états épidémiologiques individuels considérés.

- La classe d'individus susceptibles (*S*).
- Celle des infectés (*I*) (où tous les individus infectés sont supposés infectieux).



FIG. 3.3 – Diagramme de transmission du modèle SIR

- Celle des retirés R , qui comprend les individus morts de la maladie et ceux rétablis et immunisés, de sorte qu'ils ne puissent plus être à nouveau infectés.

Leurs modèles ne contiennent que deux paramètres :

β le taux d'infection et γ le taux de retrait dont les valeurs sont déterminées à partir des données observées.

La taille de la population est supposée constante :

$$N = S + I + R.$$

Le modèle se formule par le système différentiel

$$\begin{cases} \frac{dS}{dt} = -\beta IS \\ \frac{dI}{dt} = \beta IS - \gamma I \\ \frac{dR}{dt} = \gamma I. \end{cases} \quad (3.1)$$

Puisque $N = \text{constante} = S(t) + I(t) + R(t)$, l'étude du système (3.1) se réduit donc à l'étude de

$$\begin{cases} \frac{dS}{dt} = -\beta IS \\ \frac{dI}{dt} = \beta IS - \gamma I \end{cases} \quad (3.2)$$

En divisant la deuxième équation du système (3.2) par γI , on a

$$\frac{I'(t)}{\gamma I(t)} = \frac{\beta S(t)}{\gamma} - 1.$$

Une variable clé peut alors être définie, le taux de reproduction épidémique R . Défini à un instant t , cette variable mesure le nombre d'infections secondaires causées par un individu infectieux introduit à l'instant t , durant sa période d'infectiosité. Elle s'écrit pour ce modèle

$$R(t) = \frac{\beta S(t)}{\gamma}.$$

Le taux de reproduction de base noté R_0 , désigne le taux de reproduction initial dans le cas où un individu est introduit à l'instant $t = 0$ dans une population entièrement susceptible ($S_0 = 1$)



FIG. 3.4 – *Diagramme de transmission du modèle SEI.*

(Heathcote [15]) . Il s'écrit alors

$$R_0 = \frac{\beta}{\gamma}. \quad (3.3)$$

A partir de là, il est possible de dégager un effet de seuil sur le taux de reproduction épidémique

- Si $R_0 > 1$, chaque individus infecté contaminera plus d'un individus susceptible, il y aura forcément une épidémie alors que dans le cas contraire,
- si $R_0 < 1$, seuls quelques individus seront infectés avant que la propagation de la maladie ne s'arrête d'elle même (la population infectieuse ne fera que décroître jusqu'à extinction finale).

Remarque. Le système différentiel ci-dessus (3.3) est non linéaire. Si on se fixe une condition initiale, ce système a une solution unique. On a pas de formule explicite pour la solution, mais pour chaque valeur numérique des paramètres β et γ , on peut calculer une solution approchée.

3.5 Les modèles *SEI*, *SEIR* et autres extensions

Une voie possible de compilation du modèle *SIR* de base est la remise en cause de l'hypothèse irréaliste selon laquelle tout individu peut immédiatement transmettre l'infection, un certain temps est normalement nécessaire avant que les symptômes apparaissent et que l'individu devient contagieux. Une façon de tenir compte de ces effets est d'introduire un nouveau compartiment d'individus exposés *E* dans lequel on place tous les individus qui deviendront éventuellement infectés à un taux ρ .

Le système d'équations différentielles suivant présente ces caractéristiques et porte le nom du modèle *SEI*

$$\begin{cases} \frac{dS}{dt} = -\beta IS \\ \frac{dE}{dt} = \beta IS - \rho E \\ \frac{dI}{dt} = \rho E. \end{cases}$$

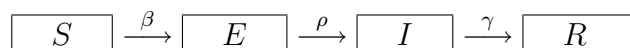


FIG. 3.5 – Diagramme de transmission du modèle SEIR.

Le modèle SEIR s'écrit

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dS}{dt} = -\beta IS \\ \frac{dE}{dt} = \beta IS - \rho E \\ \frac{dI}{dt} = \rho E - \gamma I \\ \frac{dR}{dt} = \gamma I. \end{array} \right.$$

Le modèle SEIR n'est qu'une déclinaison possible du modèle SIR de base. D'autres sont possibles, selon les caractéristiques des maladies modélisées. La considération d'une immunité temporaire amène à ajouter un flux dirigé de la classe des retirés vers celle des susceptibles (modèle de type SIRS, SEIRS). Guérison totale et absence d'immunité donnent par ailleurs des modèles de type SIS, SEIS. Heathcote [15].

Le modèle SIR peut être ainsi complexifié par l'ajout de compartiments supplémentaires, qui permettent de décrire de façon plus précise la population au regard de ses caractéristiques vis-à-vis des processus d'infection et de guérison.

Dans le cadre de l'épidémie du Covid-19, un compartiment E est donc nécessaire pour caractériser les individus exposés au virus mais pas encore symptomatiques, ainsi qu'un compartiment pour caractériser l'intervalle de temps au cours duquel la personne est contagieuse, avant l'arrivée des symptômes. On peut également ajouter des branches parallèles permettant d'affiner les modèles et obtenir ainsi des informations plus précises sur l'évolution de la maladie.

Une variante du modèle SIR est par exemple le modèle SEIRD proposé pour l'épidémie du Covid-19. Il compte deux fois plus de compartiments.

S: Susceptibles,

E: Exposés,

I_a : Infectés asymptomatiques,

I_s : Infectés symptomatiques,

R: Guéris (Recovred),

D: Décés.

Plusieurs travaux sont réalisés dans ce sens, on peut citer les travaux de *Tahar Boulmezaoud* [33], de *Nicolas Bacaër* [24] et celui de *Raphaël Forien, Guodong Pang et Etienne Pardoux* [28].

Une synthèse des travaux sur les modèles de propagation de l'épidémie du Covid-19 peut être trouvée dans le document intitulé "*Synthèse des caractéristiques des modèles de propagation d'épidémies dans les pré (publications) signalées à MODCOV19*". Ces articles (pré (publications)) sont recensés par la plate forme MODCOV19 (www.modcov19.math.cnrs.fr) qui a mis en place une veille bibliographique concernant la modélisation de tous les aspects de l'épidémie du Covid-19.

3.6 Le modèle probabiliste de Galton-Watson : application au Covid-19

Les modèles présentés précédemment sont des modèles déterministes qui se basaient sur l'hypothèse d'une population de grande taille. Lorsque ce n'est pas le cas, les interactions entre les individus ne sont plus uniformes mais possèdent un caractère aléatoire intrinsèque. Donc il peut parfois être pertinent de rendre probabiliste un modèle.

Tous les résultats permettant de décrire l'évolution d'une épidémie faisaient intervenir le paramètre R_0 . Cependant, ce paramètre est difficile à calculer dans certains modèles déterministes.

Nous proposons ici une modélisation qui sera naturellement probabiliste. Nous allons alors définir R_0 de manière plus pertinente à l'aide d'un processus de branchement en particuliers dans le domaine de propagation des virus. Nous allons ensuite appliquer ce modèle à l'évolution de l'épidémie actuelle du Covid-19 dans deux pays : l'Algérie et la France.

3.6.1 Introduction du modèle

Initialement la population étudiée est constituée d'un individu infecté (le premier cas) qui porte le virus.

Nous utilisons la terminologie introduite dans le chapitre précédent.

Posons $Z_0 = 1$ (un ancêtre).

On suppose que la contamination a lieu dans une population isolée de l'extérieur.

Cet ancêtre engendre une génération 1 par contamination suivant une loi de contamination (ou de reproduction) d'une variable aléatoire ξ , $\mathbb{P}(\xi = k) = p_k$ = la probabilité d'avoir k individus (contaminés) à la génération 1.

Après que le cas 1 est détecté et soigné, par la suite il n'intervient plus dans la contamination.

La génération 1 de contaminés va engendrer à son tour une génération 2 de contaminés en

suivant la même loi de contamination de la v.a. ξ . Ainsi de suite, la génération n engendra des descendants contaminés pour la génération $n + 1$, de façon suivante: Chaque individus "i" de la génération n engendra un nombre ξ_i , de descendants contaminés pour la génération $n + 1$ suivant la même loi de contamination ci-dessus: $\mathbb{P}(\xi_i = k) = p_k$, c'est-à-dire la loi de probabilité de ξ , sa moyenne $\mu = \mathbb{E}(\xi)$ (ou taux de contamination) représente la moyenne des individus contaminés par un individu atteint du virus.

Ainsi, la loi de contamination est la même et ne dépend ni de l'individu i ni de la génération n .

Ces conditions restrictives simplifient l'étude du modèle.

On note $Z_n =$ le nombre d'individus contaminés à la génération n .

$$Z_{n+1} = \sum_{i=1}^{Z_n} \xi_{n,i}, \quad \forall n \geq 0. \quad (3.4)$$

Le problème majeur ici est l'extinction de la chaîne Z_n (extinction de la contamination):

Existe-il une génération N avec 0 contaminés ou d'une autre façons existe t-il un entier N fini tel que $Z_N = 0$? Dans ce cas, on aura $Z_n = 0$ pour tout $n \geq N$, et ainsi on aura l'extinction de la contamination.

L'évaluation de la probabilité d'extinction ($\mathbb{P}(Ext)$) de la chaîne $(Z_n)_n$, $\mathbb{P}(Ext) = \mathbb{P}(\exists n : Z_n = 0)$ repose sur la détermination du taux de contamination (moyenne de reproduction) $\mu = \mathbb{E}(\xi)$. On distingue trois cas possibles:

(i) Si $\mu = \mathbb{E}(\xi) < 1$

alors il y a extinction de la chaîne $(Z_n)_n$ et donc extinction de la contamination.

(ii) Si $\mu = \mathbb{E}(\xi) = 1$

il y a extinction de la contamination avec probabilité égale à 1.

(iii) Si $\mu = \mathbb{E}(\xi) > 1$

il y a survie de la contamination.

L'une des difficultés rencontrées dans l'étude d'une épidémie provient des données collectées, notamment celles concernant le nombre d'individus infectés. Il est alors difficile, ou parfois impossible de connaître la loi de reproduction (contamination). On cherche alors à trouver un estimateur empirique $\hat{\mu}$ de la moyenne de reproduction μ .

- Lorsque $\hat{\mu} \leq 1$, alors on aura extinction de la contamination. Il reste à déterminer l'entier n pour lequel $Z_n = 0$ (il se fait souvent par des simulations numériques avec des choix variés de la loi de contamination).
- Si $\hat{\mu} > 1$, chaque individu infecté contaminera plus d'un individu susceptible, ce qui signifie que le nombre de contamination croit.

Il faut évaluer la probabilité d'extinction et voir si elle est proche de 1 (on aura extinction probable de la contamination). Cela peut se faire en estimant la loi de contamination de ξ , ce qui fournit un estimateur pour la fonction génératrice des moments G et on pourra ainsi obtenir un estimateur de la probabilité d'extinction qui vérifie $G_n(\mathbb{P}(Ext)) = \mathbb{P}(Ext)$. Lorsque on connaît les valeurs Z_0, Z_1, \dots, Z_n , on peut utiliser les deux estimateurs les plus usuels du paramètre μ :

(i) Estimateur d'Harris [13]:

$$\hat{\mu}_n = \frac{Z_1 + \dots + Z_n}{Z_0 + \dots + Z_n}. \quad (3.5)$$

(ii) Estimateur de Nagaev [24]:

$$\check{\mu}_n = \begin{cases} \frac{Z_n}{Z_{n-1}} & \text{si } Z_{n-1} > 0, \\ 1 & \text{si } Z_{n-1} = 0. \end{cases} \quad (3.6)$$

Lorsque la loi de contamination n'est pas connue, en supposant qu'il existe un nombre maximum k de descendants par individus, un estimateur de la probabilité d'extinction est proposé par Bailey [2], noté $\hat{\pi}$ tel que

$$\hat{\pi} = \begin{cases} 1 & \text{si } \hat{\mu}_n < 1 \\ \exp\left(2(1 - \hat{\mu}_n)\right)/\sigma^2 & \text{si } \hat{\mu}_n > 1, \end{cases} \quad (3.7)$$

avec, $\hat{\mu}_n = \frac{(Z_1 + Z_2 + \dots + Z_n)}{(Z_0 + Z_2 + \dots + Z_{n-1})}$, $\hat{\sigma}^2 = n^{-1} \left(\sum_{j=0}^{n-1} (Z_{j+1} - \hat{\mu}_n Z_j)^2 / Z_j \right)$.

3.6.2 Application

En utilisant le logiciel statistique R, nous appliquons le modèle de Galton-Watson au cas de la propagation du virus Covid-19 en Algérie, ainsi qu'en France (sur le nombre de cas contaminés par jour).

Z_n : représente ici le nombre de cas contaminés à la génération n .

n représente le jour (puisque actuellement les relevés sont journaliers).

(I) Evolution du début de l'épidémie jusqu'au 30/04/2020

◇ En Algérie

Le nombre cumulé des cas contaminés et le nombre de nouveau cas contaminés en

Algérie à partir du premier cas détecté le 25 février 2020 jusqu'au 30 avril 2020 est représenté par la figure 3.6.

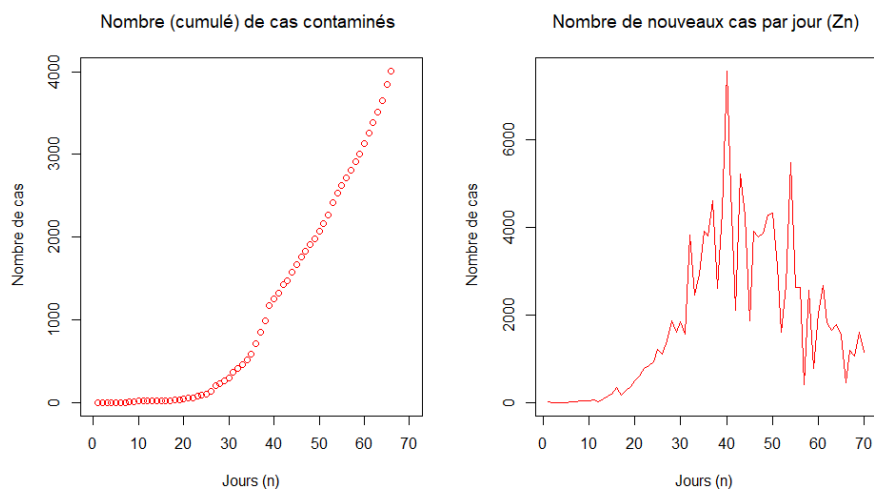


FIG. 3.6 – Les graphes représentent le nombre cumulé (à gauche) et les nouveaux cas quotidiennes (à droite) des cas contaminés en Algérie du 25/02/2020 jusqu'au 30/04/2020.

On utilise l'estimateur proposé par *Nagaev* (3.6) pour estimer le taux de contamination quotidien, le résultat est donné par la figure 3.7.

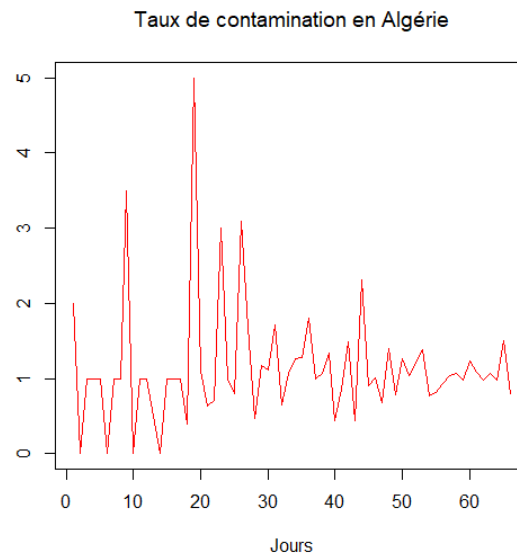


FIG. 3.7 – *Evolution du taux de contamination en Algérie (par l'estimateur de Nagaev ($\tilde{\mu}$)).*

Pour estimer la probabilité d'extinction, on utilise l'estimateur de $\mathbb{P}(Ext)$ proposé par *Bailey* ($\hat{\pi}$) qui est basé sur l'estimateur d'*Harris* ($\hat{\mu}_n$). Un calcul nous donne $\hat{\mu}_n = 1.040853$. On remarque qu'il est supérieur à la valeur critique 1 (on est dans le cas sur-critique), c'est-à-dire la probabilité d'extinction est strictement inférieure à 1. Donc, en appliquant (3.7) on obtient $\hat{\pi} = 0.9904391$ ce qui est proche de 1, donc extinction probable de la contamination.

◇ **En France**

On représente les données des cas contaminés (cumulés et quotidiens) dans la figure 3.8.

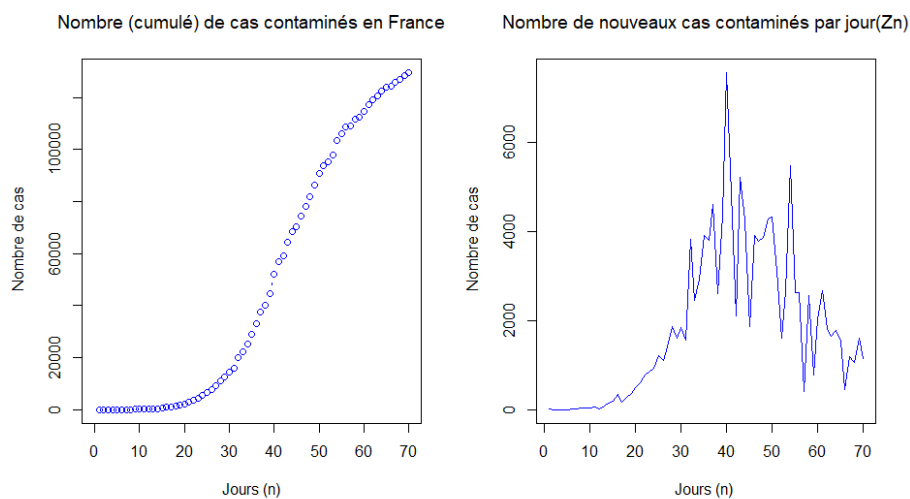


FIG. 3.8 – Les graphes représentent le nombre cumulé (à gauche) et les nouveaux cas quotidiens (à droite) des cas contaminés en France (du 21/02/2020 jusqu'au 30/04/2020).

On passe à l'estimation de taux de contamination, en utilisant l'estimateur proposé par *Nagaev* $\check{\mu}_n$, les résultats sont donnés dans la figure 3.9.

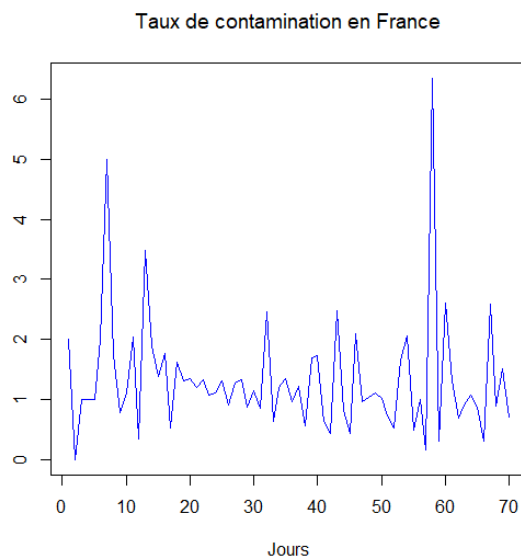


FIG. 3.9 – Evolution du taux de contamination en France (par l'estimateur de Nagaev).

On utilise l'estimateur d'*Harris* pour estimer la moyenne de contamination afin d'évaluer la probabilité d'extinction de la contamination. On obtient $\hat{\mu}_n = 1.008774$ qui est bien supérieur à la valeur critique 1. Donc $\mathbb{P}(Ext) < 1$, pour la déterminer on utilise l'estimateur de *Bailey*, ce qui nous donne $\hat{\pi} = 0.999902$ qu'est proche de 1 (donc extinction probable de la contamination).

Remarque 3.1.

- En regardant de près, les valeurs des $\check{\mu}_n$, on constate qu'au début de l'épidémie (en dehors de mesures de restrictions et de confinement), ces valeurs sont nettement plus grandes que 1.
- Soit $moyn = \frac{\sum_{i=1}^n Z_i}{n}$ (la moyenne empirique des Z_n), si on applique le test de Kolmogorov-Smirnov sur Z_n sous l'hypothèse $\{H_0 = Z_n \text{ suit la loi de Poisson de paramètre } (moyn)\}$, on trouve que la $p - value < 0.05$ donc on rejette H_0 , c'est la même chose pour la loi géométrique de paramètre $(1/moyn)$, (par rapport aux données d'Algérie), figure 3.10.

Pour les données de la France, si on applique ce test on trouve une $p - value < 0.05$ sous $\{H_0 = Z_n \text{ suit la loi de Poisson de paramètre } (moyn)\}$, mais on remarque que la $p - value > 0.05$ sous $\{H_0 = Z_n \text{ suit la loi géométrique de paramètre } (1/moyn)\}$, figure 3.11.

```

> ks.test(Zn,"ppois",moyALG)

      One-sample Kolmogorov-Smirnov test

data:  Zn
D = 0.46264, p-value = 1.074e-12
alternative hypothesis: two-sided

Warning message:
In ks.test(Zn, "ppois", moyALG) :
  aucun ex-aequo ne devrait être présent pour le test de Kolmogorov-Smirnov
>
> ks.test(Zn,"pgeom",1/moyALG)

      One-sample Kolmogorov-Smirnov test

data:  Zn
D = 0.19375, p-value = 0.0141
alternative hypothesis: two-sided

Warning message:
In ks.test(Zn, "pgeom", 1/moyALG) :
  aucun ex-aequo ne devrait être présent pour le test de Kolmogorov-Smirnov
>
>

```

FIG. 3.10 – *Test Kolmogorov-Smirnov (données d'Algérie).*

```

> ks.test(Zn,"ppois",moyn)

      One-sample Kolmogorov-Smirnov test

data:  Zn
D = 0.55714, p-value < 2.2e-16
alternative hypothesis: two-sided

Warning message:
In ks.test(Zn, "ppois", moyn) :
  aucun ex-aequo ne devrait être présent pour le test de Kolmogorov-Smirnov
>
> ks.test(Zn,"pgeom",1/moyn)

      One-sample Kolmogorov-Smirnov test

data:  Zn
D = 0.14652, p-value = 0.09902
alternative hypothesis: two-sided

Warning message:
In ks.test(Zn, "pgeom", 1/moyn) :
  aucun ex-aequo ne devrait être présent pour le test de Kolmogorov-Smirnov
>
>

```

FIG. 3.11 – *Test Kolmogorov-Smirnov (données de la France).*

(II) Evolution du l'épidémie du 25/02/2020 jusqu'au 19/09/2020

◇ En Algérie

Le nombre cumulé des cas contaminés et le nombre de nouveau cas contaminés en Algérie à partir du 25/02/2020 jusqu'au 19/09/2020 sont donnés par la figure 3.12.

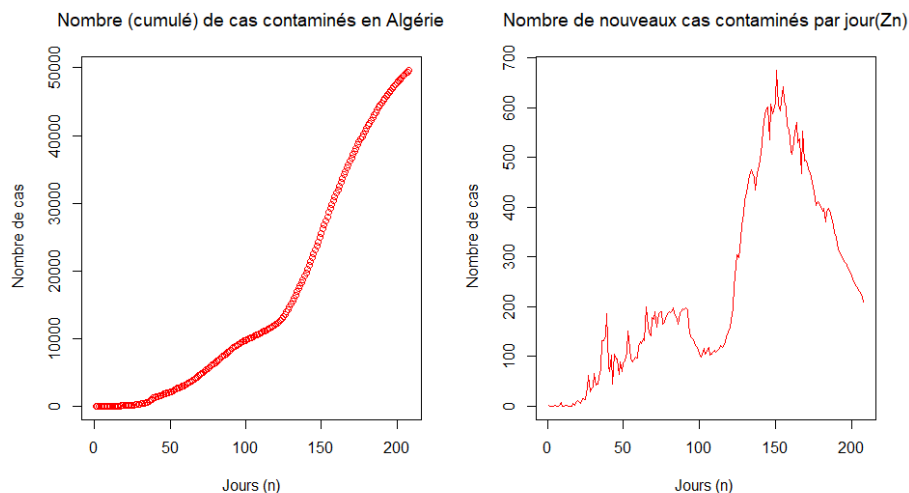


FIG. 3.12 – Les graphes représentent le nombre cumulé (à gauche) et les nouveaux cas quotidiens (à droite) des cas contaminés en Algérie (du 25/02/2020 jusqu'au 19/09/2020).

Le taux de contamination $\check{\mu}_n$ est représenté dans la figure 3.13.

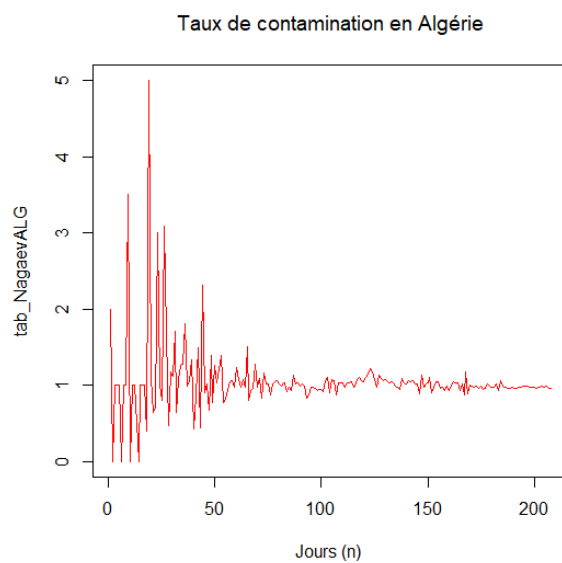


FIG. 3.13 – Evolution du taux de contamination en Algérie (par l'estimateur de Nagaev) ($\check{\mu}$).

En utilisant (3.5), on obtient $\hat{\mu}_n = 1.00423$, un calcul nous donne $\hat{\pi} = 0.9976789$ qui est proche de 1, donc extinction probable de la contamination.

◇ **En France**

Le nombre cumulé de cas contaminés et le nombre de nouveau cas en France à partir du 21/02/2020 jusqu'au 19/09/2020 est représenté dans la figure 3.14

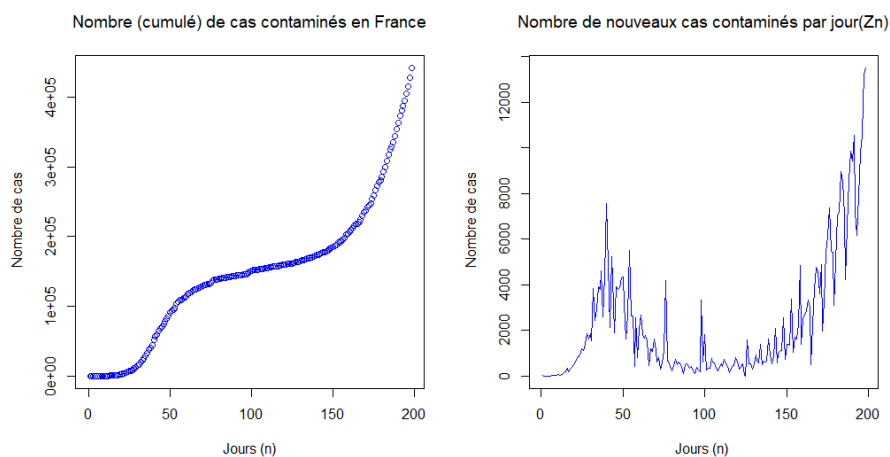


FIG. 3.14 – Les graphes représentent le nombre cumulé (à gauche) et les nouveaux cas quotidiens (à droite) des cas contaminés en France (du 21/02/2020 jusqu'au 19/09/2020).

Le taux de contamination quotidien estimé par (3.6) est donné par la figure 3.15.

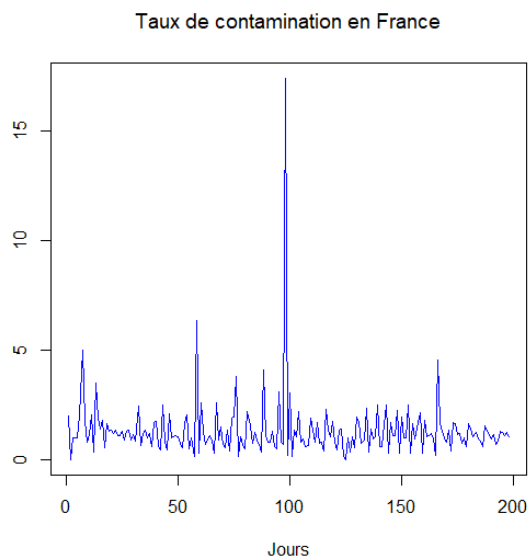


FIG. 3.15 – Evolution du taux de contamination en France (par l'estimateur de Nagaev).

L'estimateur de la probabilité d'extinction pour la valeur $\hat{\mu}_n = 1.031402$ nous donne $\hat{\pi} = 0.9999902$ qui est proche de 1, donc extinction probable de la contamination.

Remarque 3.2.

On constate que pendant la période de confinement (dans les deux pays) le taux de contamination commence à baisser légèrement jusqu'à atteindre une certaine stabilité (les valeurs de $\check{\mu}_n$ sont autour de 1).

Remarque 3.3.

Si on suppose que la loi de contamination est de Poisson de paramètre $\lambda = \hat{\mu}_n = 1.008774$, alors on aura les trajectoires de Z_n suivantes en fonction de différentes valeurs de n .

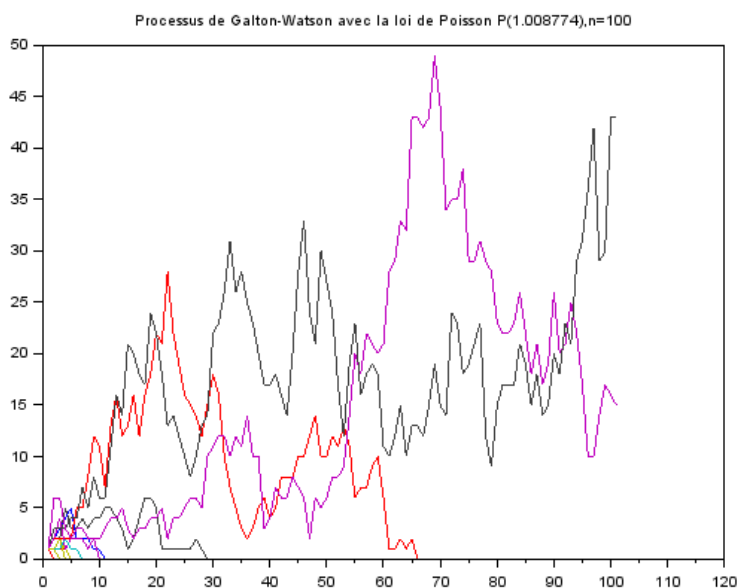


FIG. 3.16 – Quelques trajectoires de Z_n avec la loi de contamination Poisson $P(\lambda)$ et $n = 100$.

La figure 3.16 représente l'évolution de la contamination sur 100 jours avec $\lambda = 1.008774$. On observe une grande variabilité, et notamment deux trajectoires qui croissent et cinq trajectoires qui se sont éteintes. Or que dans la figure 3.17 on remarque que toutes les trajectoires sont éteintes avant $n = 350$.

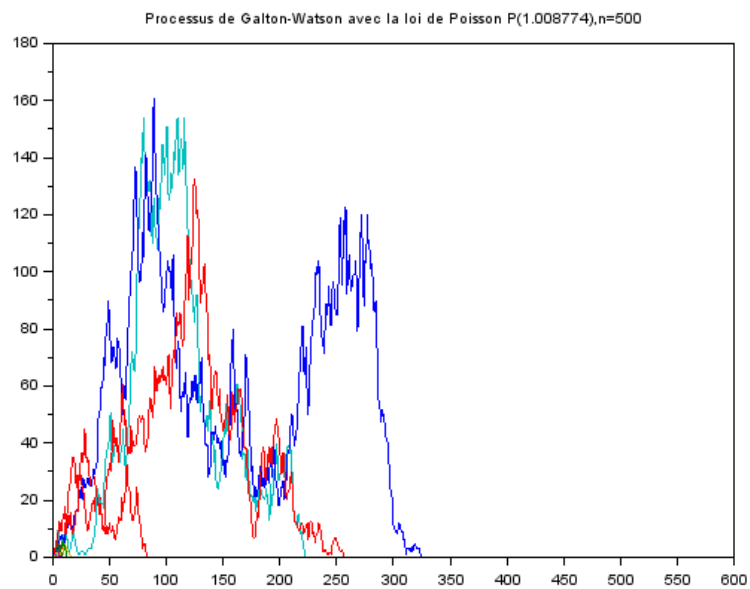


FIG. 3.17 – Quelques trajectoires de Z_n avec loi de contamination Poisson $P(\lambda)$ et $n = 500$.

Conclusion

Dans ce travail, en premier lieu, on s'est intéressé au modèle de Wright-Fisher (le modèle simple, avec mutation, sélection et avec mutation et sélection à la fois), puis on a introduit le modèle de Moran et celui de Cannings qui est une généralisation des deux. Cependant le modèle de Wright-Fisher présente des inconvénients: il est basé sur beaucoup d'hypothèses, il ne prend pas en compte tous les facteurs comme par exemple la fluctuation démographique, la ploïdie, les mutations créant de nouveaux allèles, De plus, la méthode de reproduction est ici très loin de la réalité puisque ce sont les enfants qui choisissent leur parent. Cependant, ce modèle nous fournit une première idée de l'évolution de la diversité génétique dans une population. Les résultats sont à la fois simples et assez réalistes; on peut alors s'en servir pour trouver une nouvelle approche et déterminer un meilleur modèle.

Par la suite, on a abordé le processus de Galton-Watson où on a cité quelques notions et concepts de base (la fonction génératrice, calcul de la probabilité d'extinction, le comportement asymptotique et la marche aléatoire ... avec des exemples d'illustrations et leurs graphes).

A la fin, nous avons présenté quelques modèles classiques en épidémiologie en particulier les modèles SIR. Un exemple de modèles probabilistes simples en temps discret était le processus de Galton-Watson. Ce modèle est appliqué au cas de propagation du virus Covid 19 sur des données réelles.

Comme perspective, on peut essayer de proposer d'autres modèles aléatoires basé sur des processus de branchement plus généraux: multi-types, avec immigration, avec mutation... On peut aussi considérer une échelle de temps continu. Des modèles *SIR* peuvent être également proposé sous la version stochastique.

Annexe A

Moments et fonction génératrice

Une bonne façon de décrire une variable aléatoire X à valeurs entières est de donner sa fonction génératrice G_X définie par :

$$G_X(s) = \mathbb{E}[s^X] = \sum_{k \geq 0} s^k \mathbb{P}(X = k), \quad \forall s \in [-1, 1]. \quad (\text{A.1})$$

Une telle fonction contient toutes les informations disponibles sur la loi de la v.a X , puisque l'on peut retrouver tous les nombres $\mathbb{P}(X = k)$ à partir de G_X . En outre, la fonction génératrice G_X de la v.a X nous donne aisément; si elles existent, l'espérance et la variance de X .

Lemme A.1. [28]

La fonction G_X est convexe et strictement croissante sur $[0, 1]$, elle vérifie :

$$G_X(0) = \mathbb{P}(X = 0) \geq 0 \quad \text{et} \quad G_X(1) = 1.$$

Démonstration. Rappelons que la fonction génératrice G_X est définie par (A.1)

où: $\mathbb{P}(X = k) \geq 0$ et $\sum_{k=0}^{\infty} \mathbb{P}(X = k) = 1$.

D'où :

$$G_X(1) = \sum_{k=0}^{\infty} \mathbb{P}(X = k) 1^k = \sum_{k=0}^{\infty} \mathbb{P}(X = k) = 1 \quad \text{et} \quad G_X(0) = \mathbb{P}(X = 0) \geq 0.$$

Chaque terme de la série définissant une fonction strictement croissante, la fonction G_X est donc elle-même strictement croissante.

De plus G_X étant une série entière de rayon de convergence au moins 1, on peut dériver terme à terme pour obtenir:

$$\forall s \in [0,1[, \quad G'_X(s) = \sum_{k=0}^{\infty} k s^{k-1} p_k.$$

Ceci montre que la fonction G'_X est elle même croissante sur $[0,1]$, et donc la fonction G_X est convexe sur $[0,1]$. \square

Théorème A.1. [1]

Si la v.a X possède une espérance (resp.une variance) finie, alors on obtient cette espérance (puis cette variance) à partir de la fonction génératrice de X , par la relation:

$$\begin{aligned} \mathbb{E}(X) &= G'_X(1), \\ \mathbb{V}(X) &= G''_X(1) - \mathbb{E}(X)^2 + \mathbb{E}(X) \\ &= G''_X(1) - G'_X(1)^2 + G'_X(1). \end{aligned}$$

Démonstration. En effet, l'espérance $\mathbb{E}(X)$ de la v.a entière X , lorsqu'elle existe, est définie par :

$$\mathbb{E}(X) = \sum_{k=0}^{\infty} k \mathbb{P}(X = k).$$

La fonction G_X est définie comme une série entière, à coefficients positifs et majorés (par 1 puisqu'ils sont de somme 1).

Le rayon de convergence de la série est donc au moins 1, et sur l'intervalle $[0,1]$, on peut dériver terme à terme la série pour obtenir :

$$G'_X(s) = \sum_{k=0}^{\infty} k s^{k-1} \mathbb{P}(X = k).$$

(Pour la valeur $s=1$, la série peut ne pas converger). Lorsque l'espérance $\mathbb{E}(X)$ existe, on a la relation

$$\lim_{s \rightarrow 1} G'_X(s) = \mathbb{E}(X).$$

En effet, la fonction G'_X est alors croissante sur $[0,1]$, majorée (par la valeur 1 de la série entière, c'est-à-dire $\mathbb{E}(X) = \sum_{k=0}^{\infty} k \mathbb{P}(X = k)$), donc admet une limite en 1.

Or, pour tout entier N et pour tout réel $s \in [0,1]$, on a l'encadrement:

$$\sum_{k=0}^N k s^{k-1} \mathbb{P}(X = k) \leq G'_X(s) \leq \sum_{k=1}^{\infty} k \mathbb{P}(X = k).$$

Soit, en passant à la limite en s ,

$$\sum_{k=0}^N k\mathbb{P}(X = k) \leq \lim_{s \rightarrow 1} G'_X(s) \leq \sum_{k=1}^{\infty} k\mathbb{P}(X = k)$$

Ceci étant vrai pour tout N , on a donc bien

$$\lim_{s \rightarrow 1} G'_X(s) = \mathbb{E}(X).$$

La fonction G_X étant continue sur l'intervalle $[0,1]$ et de classe C^1 sur $[0,1[$, le théorème de limite des dérivées nous permet alors d'affirmer que G_X est dérivable en 1, de dérivée $G'_X(1) = \lim_{s \rightarrow 1} G'_X(s)$. On a bien:

$$G'_X(1) = \mathbb{E}(X).$$

Passons à la variance

$$Var(X) = \sum_{k=0}^{\infty} k^2\mathbb{P}(X = k) - \left(\sum_{k=0}^{\infty} k\mathbb{P}(X = k) \right)^2.$$

Alors, la somme $\sum_{k \geq 0} \mathbb{P}(X = k)k(k-1)$ converge elle aussi (elle est majorée par $\sum_{k \geq 0} \mathbb{P}(X = k)k^2$, qui converge) et tout comme pour la dérivée de G_X tend vers $\sum_{k \geq 0} \mathbb{P}(X = k)k(k-1)$, lorsque s tend vers 1.

Donc, G_X est deux fois dérivable en 1 et on a :

$$\begin{aligned} G''_X(1) &= \sum_{k=0}^{\infty} \mathbb{P}(X = k)k(k-1) \\ &= \sum_{k=0}^{\infty} \mathbb{P}(X = k)k^2 - \sum_{k=0}^{\infty} \mathbb{P}(X = k)k \\ &= \mathbb{E}(X^2) - \mathbb{E}(X) \\ G''_X(1) &= Var(X) + \mathbb{E}(X)^2 - \mathbb{E}(X), \end{aligned}$$

c'est-à-dire,

$$Var(X) = G''_X(1) - \mathbb{E}(X)^2 + \mathbb{E}(X).$$

□

Propriété A.1. [19]

Si le moment d'ordre k existe, alors G_X est k -fois dérivable sur $] -1,1[$. De plus, si $G_X^{(k)}$ existe et

continue en 1, alors

$$G_X^{(k)}(1) = \mathbb{E}\left(X(X-1)\dots(X-k+1)\right).$$

Démonstration. Une série entière étant indéfiniment dérivable sur l'intérieur de son domaine de convergence, $G_X^{(k)}$ existe pour $|s| < 1$ et

$$G_X^{(k)}(s) = \sum_{n \geq k}^{\infty} n(n-1)\dots(n-k+1)s^{n-k}.$$

Le fait que $\mathbb{E}(X^k)$ existe signifie que $\sum_{n \geq 0} s^n \mathbb{P}(X = n)$ converge.

Or, pour $|s| < 1$,

$$\left|n(n-1)\dots(n-k+1)s^{n-k}\right| \leq n^k.$$

Donc, par le théorème de convergence dominée,

$$\lim_{s \rightarrow 1} G_X^{(k)}(s) = \sum_{n=0}^{\infty} \mathbb{P}(X = n)n(n-1)\dots(n-k+1),$$

le deuxième membre est égal à $\mathbb{E}(X(X-1)\dots(X-k+1))$ et le premier vaut $G_X^{(k)}(1)$ par continuité de $G_X^{(k)}$. \square

Les fonctions génératrices possèdent la propriété suivante :

Propriété A.2. [29]

Soient X et Y deux v.a indépendantes, à valeurs dans \mathbb{N} . Leur somme $X + Y$ est encore une v.a à valeurs entières, et sa fonction génératrice est:

$$G_{X+Y}(s) = G_X(s)G_Y(s) \quad \forall s \in [-1,1]. \tag{A.2}$$

Démonstration. Soit k un entier naturel, la somme $X + Y$ prend la valeur k si et seulement si les variables aléatoires X et Y prennent des valeurs i et j vérifiant $i + j = k$. c'est-à-dire que :

$$\mathbb{P}(X + Y = k) = \sum_{i=0}^k \mathbb{P}(X = i, Y = k - i)$$

les deux variables X et Y étant indépendantes,

$$\mathbb{P}(X = i, Y = k - i) = \mathbb{P}(X = i)\mathbb{P}(Y = k - i)$$

et donc

$$\mathbb{P}(X + Y = k) = \sum_{i=0}^k \mathbb{P}(X = i, Y = k - i).$$

En utilisant cette égalité dans la formule (A.1), on obtient :

$$\begin{aligned} G_{X+Y}(s) &= \sum_{k=0}^{\infty} \mathbb{P}(X + Y = k) s^k \\ &= \sum_{k=0}^{\infty} \sum_{i=0}^k \mathbb{P}(X = i, Y = k - i) s^k \\ &= \sum_{k=0}^{\infty} \sum_{i=0}^k \mathbb{P}(X = i) s^i \mathbb{P}(Y = k - i) s^{k-i} \\ &= \left(\sum_{k=0}^{\infty} \mathbb{P}(X = i) s^i \right) \left(\sum_{j=0}^{\infty} \mathbb{P}(Y = j) s^j \right) \\ G_{X+Y}(s) &= G_X(s) G_Y(s) \end{aligned}$$

Bien sûr ce résultat se généralise par une récurrence immédiate à la somme de n.v.a indépendantes. □

Annexe B

Programme R

✧ Exemple de trajectoires du modèle Wright-Fisher.

```
WF <- function(N,p,n)
  NbrA <- p ;
  Trajct <- p;
  for (i in 1:n)
    NbrA <- rbinom(1,N,NbrA/(N));
    Trajct <- c(Trajct ,NbrA);
  Trajct ;
WF(100,50,200 );
N <- 100;
p <- 50; n <- 200 ;
T1 <- WF(N,p,n);
T2 <- WF(N,p,n);
T3 <- WF(N,p,n);
T4 <- WF(N,p,n);
T5 <- WF(N,p,n);
T6 <- WF(N,p,n);
T7 <- WF(N,p,n);
plot(T1, ylim=c(0,N), type="l", col="black", ann=FALSE);
par(new=TRUE)
plot(T2, ylim=c(0,N), type="l", col="black", ann=FALSE);
par(new=TRUE)
plot(T3, ylim=c(0,N), type="l", col="black", ann=FALSE);
```

```

par(new=TRUE)
plot(T4, ylim=c(0,N), type="l", col="black", ann=FALSE);
par(new=TRUE)
plot(T5, ylim=c(0,N), type="l", col="black", ann=FALSE);
par(new=TRUE)
plot(T6, ylim=c(0,N), type="l", col="black", ann=FALSE);
par(new=TRUE)
plot(T7, ylim=c(0,N), type="l", col="black", ann=FALSE);

```

✠ Simulation du modèle Wright-Fisher.

```

library(ggplot2)
library(dplyr)
library(tidyr)
library(viridis)
N <- 20
P <- matrix(NA, ncol = N + 1, N + 1)
P-df <- data.frame()
for(i in 0:(N))
  for(j in 0:(N))
    P[i+1, j+1] <- dbinom(j, N, (i / (N)))
P-df <- bind-rows(P-df, data.frame(i = i, j = j, p = P[i+1, j+1]))
wf-df <- data.frame()
taille-pop <- c(100, 200, 2000, 10000)
initial-p <- c(.01, .1, .5, .8)
nbr-n <- 100
nbr-siml <- 50
for(N in taille-pop)
  for(p in initial-p)
    p0 <- p
    for(j in 1:nbr-n)
      X <- rbinom(nbr-siml, N, p)
      p <- X / (N)
    rows <- data.frame(replicate = 1:nbr-siml, N = rep(N, nbr-siml), gen = rep(j,
nbr-siml), p0 = rep(p0, nbr-siml), p = p)
    wf-df <- bind-rows(wf-df, rows)

```

ANNEXE B. PROGRAMME R

```
p <- ggplot(wf-df, aes(x = gen, y = p, group = replicate)) + geom-path(alpha =  
.5) + facet-grid(N ~ p0) + guides(colour=FALSE)
```

Bibliographie

- [1] Athreya.K.B, Ney.P.E. Branching Processes. Springer, (1972).
- [2] Bailey, N. The Elements of stochastic Processes with Applications to the Natural Sciences. Wiley, New York, (1964).
- [3] Bernoulli.D. Essai d'une nouvelle analyse de la mortalité causée par la petite vérole. Mem. Math. Phys. Acad. Roy. Sci., Paris 1, (1766).
- [4] Cannings.C. The latent roots of certain Markov chains arising in genetics: a new approach 1. Haploid models. Adv. Appl. Prob. 6, 260-290, (1974).
- [5] Caswell.H, Fujiwara.M, Brault.S. Declining survival probability threatens the North Atlantic right whale. Proc. Natl. Acad. Sci. USE, Vol. 96, 3308-3313, (1999).
- [6] Dietz.K, Heesterbeek.J, Daniel Bernoulli. Epidemiological model revisited, Math. Biosci., 180 (2002), pp. 1,21.
- [7] Djalil Chafaï, Florent Malrieu. Recueil de Modèles Aléatoires. Springer, (2015).
- [8] Djalil Chafaï, Florent Malrieu. Modèles Markoviens en Biologie. (2007).
- [9] Fisher.R. A. On the dominance ratio. Proc. Roy. Soc. Edin, 42:321-431, (1922).
- [10] Haccou.P, Jagers.P, Vatutin.V.A. Branching process: Variation, growth an extinction of populations. Cambridge University. (2005).
- [11] Hamer, W. H. The Milroy Lectures on Epidemic Disease in England-The Evidence of Variability and Persistence of Type. The Lancet, 1, 733-739.(1906).
- [12] Hardy. G. H. Mendelian proportion in a mixed population. Science. (1908).
- [13] Harris. T. E. Branching Processes. Annals of Mathematical Statistics, 19, 474-494. (1948).
- [14] Heathcote. C. R. Corrections and comments on the paper "A branching process allowing immigration". J. Roy. Statist. Soc. Ser. B. 28, 213-217. (1966).
- [15] Heathcote. H. W. The basic epidemiology model. In: Mathematical understanding of infectious disease dynamics. S. Ma et Y. Xia (éd). National University of Singapore, Institute for Mathematical Sciences, Lecture Notes Series 16:2-62. (2005).

BIBLIOGRAPHIE

- [16] Jacob.C. Branching processes: their role in epidemiology. *International journal of environmental research and public health*, 7.(3), 1186-1204. 2010,3.
- [17] Jean Hubert, Smith Lacroix. Modèles de Wright-Fisher et $n - coalescent$. Université LAVAL Québec. Août (2005).
- [18] Jürgen ANGST. Modèles Aléatoires en Biologie. (2012).
- [19] Kermack.W.O, Mckendrick.A.G. A contribution to the mathematical theory of epidemics Part II *Proc. R. Soc. Lond. (A)* 138 (1932) 55-83.
- [20] Kessten.H, Stigum.B.P. A limit theorem for multidimensional Galton-Watson processes. *Ann. Math. Statist.* 37 part 3, (28), 1211-1223. (1966).
- [21] Kimmel.M, Axelrod.D.E. *Branching processes in biology*. springer, (2002).
- [22] Moran. P.A. P. *Random processes in genetics*. *Camb. Phil. Soc.* 54, 60-71, (1958).
- [23] Mrde.C.J. *Multiple branching processes: theory and applications*, volume 34. American Elsevier Pub. Co. (1971). 3.
- [24] Nagaev. A. V. On Estimating the Expected Number of Direct Descendants of a Particle in a Branching Process. *Theory of Probability and its Applications* 12 314-320. (1967).
- [25] Neveu. J. *Martingales discrettes*. Masson, (1972).
- [26] Nicolas Bacaër. Un modèle mathématique des débuts de l'épidémie de Coronavirus en France. *Math. model. Nat. Phenom* 15(2020). 29.
- [27] Nicolas Champagnat. *Processus de Galton-Watson en dynamiques des populations*. Octobre (2015).
- [28] Raphaël Forien, Guoding Pang, Etienne Pardoux, hal 02902471 (2020).
- [29] Ross.R. *The prevention of malaria*. John Murray. (1911).
- [30] Seneta. E. On the supercritical Galton-Watson process with immigration. *Math. Biosci.* 7, 9-14. (1970).
- [31] Seneta.E, Vere-Jones.D. On quasi-stationary distributions in discrete-time Markov chains with a denumerable infinity of states. *J. App. Prob.* 3, 403-434, (1966).
- [32] Sylvie Méléard. *Modèles Aléatoires en Ecologie et Evolution*. Springer, (2009).
- [33] Tahar Boulmezaoued. Un modèle de prédiction de l'épidémie Covid-19 et une stratégie ZigZag pour le contrôler, hal 02561051. (2020).
- [34] Thomas Maltus. *An essay on the principle of population*. London. J.Johnson, in St. Paul's Church-Yard. (1798).
- [35] Watson.H.W, Galton. F. On the probability of the extinction of families. *J. Anthropol. Instt. Great Britain and Ireland.* 4, 138-144. (1874).

BIBLIOGRAPHIE

- [36] Wright.S. Evolution in Mendelian population. *Genetics*, 16:97-159,(1931).
- [37] Yalgom. A.M. Certain limit theorems of the theory of branching stochastic process (in Russian). *Doki. Akad. Nauk. SSSR (n. s)* 56, 795-798, (1947).
- [38] Yule. G. U. A mathematical theory of evolution, based on the conclusions of Dr. J. C. Willis. *Philos. R. Soc. London, Ser. B* 213:21-87. (1924).