

Processus de Poisson

Processus de Naissances et Morts

E. Lebarbier, S. Robin
AGROPARISTECH

Table des matières

1	Introduction	4
2	Processus de Poisson	5
2.1	Définition	5
2.2	Loi du nombre d'événements et interprétation	7
2.2.1	Loi de $N(t)$	7
2.2.2	Interprétation des résultats	9
2.2.3	Loi des dates d'arrivée des événements	10
2.3	Comparaison avec un modèle déterministe	10
2.3.1	Application à la définition de la distance génétique	11
2.4	Temps séparant deux événements successifs	12
2.4.1	Loi de la durée séparant deux événements	12
2.4.2	Date du n -ème événement	13
3	Processus de naissances, processus de morts, processus de naissances et morts	15
3.1	Processus de naissances	15
3.1.1	Exemple de la division cellulaire	15
3.1.2	Loi de la taille de la population	16
3.1.3	Loi de la durée entre deux événements successifs	19
3.1.4	Autres formes de l'intensité	19
3.1.5	Comparaison avec un modèle déterministe	20
3.2	Processus de morts	21
3.2.1	Loi de $N(t)$	21
3.2.2	Loi de la durée entre deux événements.	22
3.2.3	Date d'extinction.	22
3.3	Processus de naissances et morts	23
3.3.1	Modèle	23
3.3.2	Résultats	23
3.3.3	Extinction de la population	26
3.3.4	Comparaison avec le modèle déterministe	26
3.3.5	Exemple de processus : modèle Proies-Prédateurs.	27
3.4	Vision markovienne	28

3.4.1	Le processus des nombres d'événements $\{N_i\}_i$	28
3.4.2	Le processus des durées	29
3.4.3	Matrice de taux de transition et distribution stationnaire	30
3.4.4	Exemples	31
4	Estimation des paramètres	36
4.1	Approche Naive	36
4.1.1	Processus de Poisson.	36
4.1.2	Processus de naissances et processus de morts.	36
4.2	Estimation directe par la méthode du maximum de vraisemblance	37
4.2.1	Cas général.	37
4.2.2	Les différents processus étudiés.	37
4.3	Comparaison des deux approches	40
4.4	Annexes	42
4.4.1	Propriétés de la loi exponentielle	42
4.4.2	Loi binomiale négative	43

Chapitre 1

Introduction

Processus de comptage. On s'intéresse ici à un type particulier de processus $N(t)$ appelés processus de comptage où $N(t)$ est un effectif à la date t . Par exemple

- $N(t)$ = nombre de poissons capturés dans l'intervalle de temps $[0, t]$;
- $N(t)$ = taille d'une population à la date t .

Ces processus sont des processus

- à *temps continu* (le temps t varie continûment, contrairement aux chaînes de Markov, par exemple)
- à *espace de d'états discret* (un comptage n est un nombre entier), éventuellement infini.

Processus de Poisson. Nous considérerons dans un premier temps le processus de comptage le plus élémentaire, le processus de Poisson qui est fréquemment utilisé pour modéliser les occurrences d'un événement pouvant survenir à tout instant avec une probabilité constante et indépendamment des occurrences passées.

Processus de naissances pur. Nous adapterons ensuite ce processus au cas de la croissance d'une population pour lequel il semble raisonnable de tenir compte de la taille de la population pour modéliser la fréquence des naissances. Le processus de morts au sein d'une population sera traité dans le même mouvement.

Processus de naissances et morts. Nous nous intéresserons enfin au cas général dans lequel on considère l'évolution d'une population qui connaît à la fois des naissances et des morts.

Chapitre 2

Processus de Poisson

2.1 Définition

On s'intéresse ici au *comptage du nombre d'occurrences d'un événement*, par exemple la naissance d'un individu. On note $N(t)$ le nombre d'événements survenus dans l'intervalle $[0, t]$. Un tel processus a une trajectoire en escalier (voir figure 2.1). L'événement d'intérêt survient aux dates t_1, t_2, \dots ; à chacune de ces dates, le comptage $N(t)$ augmente de 1 :

$$\begin{aligned} N(t) &= 0 && \text{si } t < t_1, \\ &= 1 && \text{si } t_1 \leq t < t_2, \\ &\vdots && \\ &= k && \text{si } t_k \leq t < t_{k+1}, \\ &&& \text{etc.} \end{aligned}$$

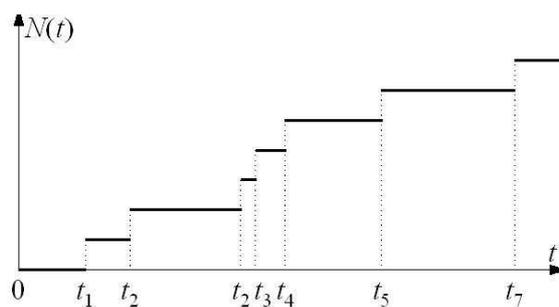


FIGURE 2.1 – Exemple de trajectoire d'un processus de comptage

Exemples. Les exemples de ce genre de ce processus ne se limitent évidemment pas à la biologie :

- Appels téléphoniques à un standard,
- Prise d'un poisson par un pêcheur,

- Arrivée d'un client à un guichet,
- Passage d'un autobus.

Définition. On dit qu'un tel processus est poissonnien s'il vérifie les hypothèses suivantes :

A *Le processus est sans mémoire* : l'occurrence d'événements avant la date t n'influe en rien sur l'occurrence d'événements après t :

$$N(t+h) - N(t) \perp N(t) - N(t-k).$$

B *Le processus est homogène dans le temps* : la loi de l'accroissement $[N(t+h) - N(t)]$ du processus ne dépend que de h et pas de t (et est donc la même que celle de $N(h)$)^[1] :

$$N(t+h) - N(t) \stackrel{\mathcal{L}}{=} N(h) - N(0).$$

Remarques.

- L'hypothèse **A** induit que le processus de comptage de événements vérifie l'*hypothèse de Markov* : toute l'information issue du passé du processus qui conditionne la loi de $N(t)$ est résumée par $n(t^-)$.
- Pour l'hypothèse **B**, on parle parfois d'hypothèse d'*homogénéité temporelle* ou de *stationnarité*.

Loi de probabilité. En terme de probabilités, si on considère la probabilité qu'un événement survienne dans un intervalle d'amplitude Δt

$$\Pr \{N(t + \Delta t) - N(t) = 1\}$$

en opérant un développement limité au premier ordre, et en remarquant que $\Pr \{N(t) - N(t) = 1\} = 0$, on obtient

$$\Pr \{N(t + \Delta t) - N(t) = 1\} = 0 + \lambda \Delta t + o(\Delta t)$$

et les hypothèses **A** et **B** impliquent que λ ne dépend pas de t .

λ est appelé *intensité du processus*.

Système différentiel. Pour Δt suffisamment petit, le résultat précédent nous permet d'écrire le système

$$\begin{cases} \Pr \{N(t + \Delta t) - N(t) \geq 2\} = o(\Delta t), \\ \Pr \{N(t + \Delta t) - N(t) = 1\} = \lambda \Delta t + o(\Delta t), \\ \Pr \{N(t + \Delta t) - N(t) = 0\} = 1 - \lambda \Delta t + o(\Delta t). \end{cases}$$

1. La notation $X \stackrel{\mathcal{L}}{=} Y$ signifie que les variables aléatoires X et Y ont la même loi de probabilité, pas la même valeur.

2.2 Loi du nombre d'événements et interprétation

2.2.1 Loi de $N(t)$

D'après le système différentiel, en notant

$$p_n(t) = \Pr \{N(t) = n\},$$

on a

$$\begin{aligned} p_n(t + \Delta t) &= \Pr \{N(t) = n\} \Pr \{N(t + \Delta t) - N(t) = 0\} \\ &\quad + \Pr \{N(t) = n - 1\} \Pr \{N(t + \Delta t) - N(t) = 1\} + o(\Delta t) \\ &= p_n(t) \times (1 - \lambda \Delta t) + p_{n-1}(t) \times \lambda \Delta t + o(\Delta t) \\ &= p_n(t) + \lambda \Delta t [p_{n-1}(t) - p_n(t)] + o(\Delta t) \end{aligned}$$

d'où

$$\frac{p_n(t + \Delta t) - p_n(t)}{\Delta t} = \lambda [p_{n-1}(t) - p_n(t)] + \frac{o(\Delta t)}{\Delta t},$$

or

$$p'_n(t) = \lim_{\Delta t \rightarrow 0} \frac{p_n(t + \Delta t) - p_n(t)}{\Delta t}$$

et donc, en passant à la limite pour $\Delta t \rightarrow 0$, il vient

$$p'_n(t) = \lambda [p_{n-1}(t) - p_n(t)].$$

Il faut cependant isoler le cas particulier $n = 0$:

$$\begin{aligned} p_0(t + \Delta t) &= \Pr \{N(t) = 0\} \Pr \{N(t + \Delta t) - N(t) = 0\} \\ &= p_0(t) \times [1 - \lambda \Delta t + o(\Delta t)] \end{aligned}$$

qui donne

$$p'_0(t) = -\lambda p_0(t).$$

Les fonctions $p_n(t)$ vérifient donc le système différentiel

$$\begin{cases} p'_0(t) = -\lambda p_0(t), \\ p'_n(t) = \lambda [p_{n-1}(t) - p_n(t)] \quad \text{pour } n > 0. \end{cases}$$

Résolution du système.

1. On a $p'_0(t) = -\lambda p_0(t) \Leftrightarrow p_0(t) = C_0 e^{-\lambda t}$ or $p_0(0) = 1$ donc

$$p_0(t) = e^{-\lambda t}.$$

2. On a $p_1'(t) = \lambda p_0(t) - \lambda p_1(t) = \lambda e^{-\lambda t} - \lambda p_1(t)$.

On résout tout d'abord

$$p_1'(t) = -\lambda p_1(t) \Leftrightarrow p_1(t) = C_1 e^{-\lambda t}$$

puis on fait varier la constante $C_1 = C_1(t)$ ce qui donne

$$p_1'(t) = e^{-\lambda t} [C_1'(t) - \lambda C_1(t)]$$

et en reportant dans l'équation de départ, on a

$$\begin{aligned} e^{-\lambda t} [C_1'(t) - \lambda C_1(t)] &= e^{-\lambda t} [\lambda - C_1(t)] \Rightarrow C_1'(t) = \lambda \\ &\Rightarrow C_1(t) = \lambda t + c_1 \end{aligned}$$

d'où

$$p_1(t) = (\lambda t + c_1)e^{-\lambda t} \quad \text{or} \quad p_1(0) = 0$$

donc

$$p_1(t) = \lambda t e^{-\lambda t}.$$

3. **Exercice.** Montrer par récurrence que

$$\forall n \geq 0, \quad p_n(t) = e^{-\lambda t} \frac{(\lambda t)^n}{n!}.$$

Solution.

$$p_n(t) = e^{-\lambda t} \frac{(\lambda t)^n}{n!} \Rightarrow p_{n+1}'(t) = \lambda \left[e^{-\lambda t} \frac{(\lambda t)^n}{n!} - p_{n+1}(t) \right]$$

on a donc

$$p_{n+1}(t) = C_{n+1}(t)e^{-\lambda t} \Rightarrow p_{n+1}'(t) = e^{-\lambda t} [C_{n+1}'(t) - \lambda C_{n+1}(t)]$$

et, en reportant

$$e^{-\lambda t} [C_{n+1}'(t) - \lambda C_{n+1}(t)] = e^{-\lambda t} \left[\lambda \frac{(\lambda t)^n}{n!} - \lambda C_{n+1}(t) \right]$$

d'où

$$C_{n+1}'(t) = \lambda \frac{(\lambda t)^n}{n!} \Rightarrow C_{n+1}(t) = \frac{(\lambda t)^{n+1}}{(n+1)!} + c_{n+1}$$

et, en utilisant,

$$p_{n+1}(0) = 0$$

on obtient finalement

$$p_{n+1}(t) = e^{-\lambda t} \frac{(\lambda t)^{n+1}}{(n+1)!}.$$

La propriété étant vérifiée pour $n = 0$ (et $n = 1$), elle est ainsi démontrée pour tout n . ■

La solution du système différentiel est donc

$$\Pr \{N(t) = n\} = p_n(t) = e^{-\lambda t} \frac{(\lambda t)^n}{n!}$$

Cela signifie que, à tout instant t , la variable $N(t)$ suit une loi de Poisson de paramètre λt :

$$N(t) \sim \mathcal{P}(\lambda t).$$

2.2.2 Interprétation des résultats

Espérance et variance. On en déduit immédiatement l'espérance et la variance de $N(t)$:

$$\mathbb{E}[N(t)] = \lambda t, \quad \mathbb{V}[N(t)] = \lambda t.$$

On a donc

$$N(1) \sim \mathcal{P}(\lambda) \quad \iff \quad \mathbb{E}[N(1)] = \lambda$$

ce qui signifie que le nombre moyen d'événements survenant en une unité de temps est égal à λ .

On peut aussi donner un intervalle de prédiction pour niveau $1 - \alpha = 0.95$ donné, comme présenté en figure 2.2 : on fait l'approximation de la loi de Poisson par une loi normale :

$$\mathcal{P}(\lambda t) \approx \mathcal{N}(\lambda t, \lambda t)$$

Ainsi, à t fixé, un intervalle de prédiction pour $N(t)$ est

$$[\lambda t \pm 1.96\sqrt{\lambda t}]$$

Interprétation binomiale. On peut retrouver ce résultat par une autre approche : on découpe l'intervalle $[0, t]$ en m intervalles de taille $\frac{t}{m}$ (voir figure 2.3) suffisamment petits pour que chacun puisse contenir au plus un événement et ce, avec probabilité $\frac{\lambda t}{m}$:

$$\text{soit } I_k = \left[k \frac{t}{m}; (k+1) \frac{t}{m} \right], \quad \Pr \{A \in I_k\} = \frac{\lambda t}{m}.$$

Pour tout k , la variable qui vaut 1 si l'événement se produit dans l'intervalle I_k (et 0 sinon) suit une loi de Bernoulli de paramètre $\frac{\lambda t}{m}$.

$N(t)$ est la somme de toutes ces variables, donc

$$N(t) \sim \mathcal{B}\left(m, \frac{\lambda t}{m}\right)$$

et on sait que quand n tend vers l'infini et $n\pi$ tend vers une constante, la loi binomiale $\mathcal{B}(n, \pi)$ tend vers la loi de Poisson $\mathcal{P}(n\pi)$, or ici m peut être pris arbitrairement grand et $m \times \frac{\lambda t}{m} = \lambda t$, donc

$$N(t) \sim \mathcal{P}(\lambda t).$$

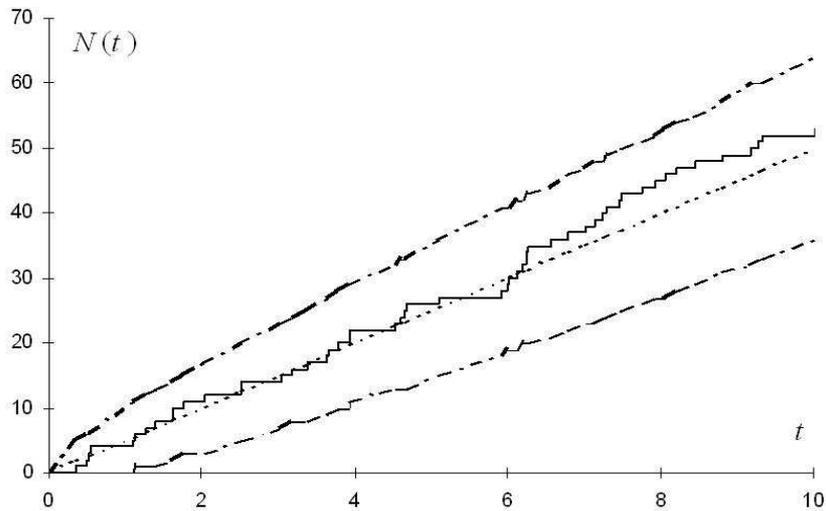


FIGURE 2.2 – Trajectoire d'un processus de Poisson ($\lambda = 5$) + Espérance + Intervalle à 95%

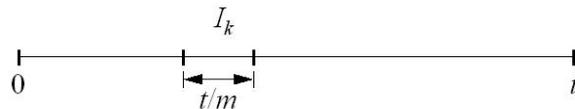


FIGURE 2.3 – Approche binomiale

2.2.3 Loi des dates d'arrivée des événements

Un processus $\{N(t), t \geq 0\}$ ne peut se décrire uniquement à partir du nombre d'occurrences de l'événement à l'instant t , $N(t)$. Il faut savoir à quelles dates se sont passés les événements. On appelle T_k la variable aléatoire représentant la date à laquelle se produit le k ème événement. Conditionnellement à $N(t) = n$, on connaît la loi de ces temps : si on note $T_{(1)} < T_{(2)} < \dots < T_{(n)}$ la statistique d'ordre de (T_1, T_2, \dots, T_n) , on a que

$$T_{(1)} < T_{(2)} < \dots < T_{(n)} | N(t) = n \sim \mathcal{U}_{[0,t]^n}$$

Cela signifie que si on connaît le nombre d'événements qui sont survenus sur l'intervalle $[0, t]$, les dates (ordonnées) auxquelles les événements se produisent sont uniformément répartis sur l'intervalle sur $[0, t]$.

2.3 Comparaison avec un modèle déterministe

On note

$n(t)$ = le nombre d'événements observés dans l'intervalle $[0, t]$,

L'équation différentielle correspondant aux hypothèses (**A** = absence de mémoire du processus) et (**B** = homogénéité temporelle) s'écrit

$$n'(t) = \lambda$$

avec la condition initiale naturelle $n(0) = 0$.

On obtient ainsi l'équation

$$n(t) = \lambda t$$

qui correspond au comportement "moyen" (*i.e.* en espérance) du processus de Poisson.

2.3.1 Application à la définition de la distance génétique

Modèle On suppose que les crossing-over se produisent le long du chromosome selon un processus de Poisson (homogène) d'intensité λ . On note

$N(t)$ = le nombre de crossing-over apparaissant dans une portion de longueur t ,

On a donc que

$$N(t) \sim \mathcal{P}(\lambda t).$$

Probabilité que deux locus distants de t aient une origine commune. On note $p(t)$ cette probabilité. Pour que deux loci distants de t aient une origine commune, il faut qu'il y ait eu 2 crossing-over ou 4, 8, etc ... ainsi il faut que le nombre de crossing-over qui sont survenus soit pair :

$$p(t) = \Pr\{N(t) \text{ est pair}\} = \sum_k \Pr\{N(t) = 2k\} = \sum_k e^{-\lambda t} \frac{(\lambda t)^{2k}}{(2k)!}.$$

En remarquant que $e^{\lambda t} + e^{-\lambda t} = 2 \sum_{k \geq 0} [(\lambda t)^{2k} / 2k!]$, on obtient

$$p(t) = (1 + e^{-2\lambda t}) / 2$$

Cette probabilité tend vers 1/2 quand t tend vers l'infini.

Probabilité de recombinaison. On en déduit la probabilité de recombinaison, notée $q(t)$, qui est la probabilité pour deux loci (distants de t) soient issus de deux parents différents :

$$q(t) = 1 - p(t)$$

Quand t est petit, on a

$$q(t) = \frac{1}{2} (1 - e^{-2\lambda t}) \simeq \lambda t$$

Définition de la distance génétique. L'unité de distance génétique est le CentiMorgan (cM) : un Centimorgan correspond à une fréquence de recombinaison de 1% (un crossing-over pour cent méioses) entre deux loci. On a donc que 1 cM correspond à une distance d telle que

$$q(d) = 0.01$$

i.e.,

$$\frac{1}{2} (1 - e^{-2\lambda d}) = 0.01,$$

soit

$$d = -\frac{\log(0.98)}{2\lambda}.$$

Ainsi si la distance t est exprimée en cM, on a que

$$\begin{aligned} q(tcM) &= \frac{1}{2} \left\{ 1 - e^{\left[2\lambda t \frac{\log(0.98)}{2\lambda}\right]} \right\} \\ &= \frac{1}{2} (1 - 0.98^t). \end{aligned}$$

qui tend aussi vers 1/2 quand t tend vers l'infini.

2.4 Temps séparant deux événements successifs

2.4.1 Loi de la durée séparant deux événements

On s'intéresse maintenant à la durée (aléatoire) séparant deux occurrences de l'événement. On se place à une date t_0 et on s'intéresse à la variable T :

T = temps d'attente jusqu'à l'occurrence du prochain événement.

On a

$$\begin{aligned} \Pr \{T > t\} &= \Pr \{N(t_0 + t) - N(t_0) = 0\} \\ &= \Pr \{N(t) = 0\} \quad \left(\begin{array}{l} \text{grâce à l'hypothèse} \\ \text{d'indépendance temporelle} \end{array} \right) \\ &= p_0(t) = e^{-\lambda t} \end{aligned}$$

La loi de T est donc indépendante de t_0 , et on a

$$\begin{aligned} \Pr \{T > t\} &= e^{-\lambda t} \\ \iff \Pr \{T \leq t\} &= 1 - e^{-\lambda t} \\ \iff T &\sim \mathcal{E}(\lambda) \end{aligned}$$

Il est important de remarquer qu'*on ne se préoccupe pas de savoir si t_0 est elle-même une date d'occurrence ou pas* : cela ne change pas la loi de T à cause de l'hypothèse d'indépendance temporelle.

Interprétation. T suit une loi exponentielle de paramètre λ , on a donc

$$\mathbb{E}(T) = \frac{1}{\lambda}$$

ce qui signifie que la durée moyenne séparant deux événements est égale à $\frac{1}{\lambda}$.

Remarque. On démontre au passage que la loi de Poisson de paramètre λ est la loi du nombre d'événements survenant dans une unité de temps quand ces événements sont séparés par des durées exponentielles indépendantes. Cette propriété fournit un algorithme de simulation d'une variable aléatoire poissonnienne à partir de variables aléatoires exponentielles :

1. on simule des X_i .i.i.d, $X_i \sim \mathcal{E}(\lambda)$;
2. on calcule $S_i = \sum_{j \leq i} X_j$;
3. on prend $N = n$ tel que $S_n \leq 1 < S_{n+1}$.

N est distribuée selon une loi de Poisson $\mathcal{P}(\lambda)$.

2.4.2 Date du n -ème événement

On rappelle que T_n représente la date (aléatoire) à laquelle survient le n -ème événement. On vient de voir que

$$T_1 \sim \mathcal{E}(\lambda)$$

et, de façon générale, que

$$T_n - T_{n-1} \sim \mathcal{E}(\lambda) \text{ pour } n > 0 \text{ et avec } T_0 = 0,$$

donc, T_n est la *somme de n variables exponentielles de paramètre λ* ; sa loi est appelée loi gamma et notée

$$T_n \sim \gamma(n, \lambda)$$

Exercice. Calculer l'espérance et la variance de T_n .

Solution. On utilise le fait que les différences $T_i - T_{i-1}$ sont des variables exponentielles indépendantes :

$$\begin{aligned} \mathbb{E}(T_n) &= \mathbb{E}\left(\sum_{i=1}^n T_i - T_{i-1}\right) = \sum_{i=1}^n \mathbb{E}(T_i - T_{i-1}) = \sum_{i=1}^n \frac{1}{\lambda} = \frac{n}{\lambda}, \\ \mathbb{V}(T_n) &= \mathbb{V}\left(\sum_{i=1}^n T_i - T_{i-1}\right) = \sum_{i=1}^n \mathbb{V}(T_i - T_{i-1}) = \sum_{i=1}^n \frac{1}{\lambda^2} = \frac{n}{\lambda^2}. \end{aligned}$$

Densité. On peut facilement calculer la densité $f_2(t)$ de T_2 ; on considère tout d'abord la fonction de répartition $F_2(t)$:

$$\begin{aligned}
 F_2(t) &= \Pr \{T_2 \leq t\} \\
 &= \int_0^t f_1(u) \Pr \{T_2 - T_1 \leq t - u\} du = \int_0^t \lambda e^{-\lambda u} [1 - e^{-\lambda(t-u)}] du \\
 &= \int_0^t \lambda e^{-\lambda u} - \lambda e^{-\lambda t} du = [-e^{-\lambda u}]_0^t - \lambda t e^{-\lambda t} \\
 &= 1 - e^{-\lambda t} - \lambda t e^{-\lambda t} = 1 - e^{-\lambda t}(1 + \lambda t)
 \end{aligned}$$

puis on calcule

$$f_2(t) = \frac{d}{dt} F_2(t) = \lambda^2 t e^{-\lambda t}.$$

On montre par récurrence que

$$f_n(t) = \frac{\lambda^n}{(n-1)!} e^{-\lambda t} t^{n-1}.$$

Ces densités sont présentées dans la figure 2.4.

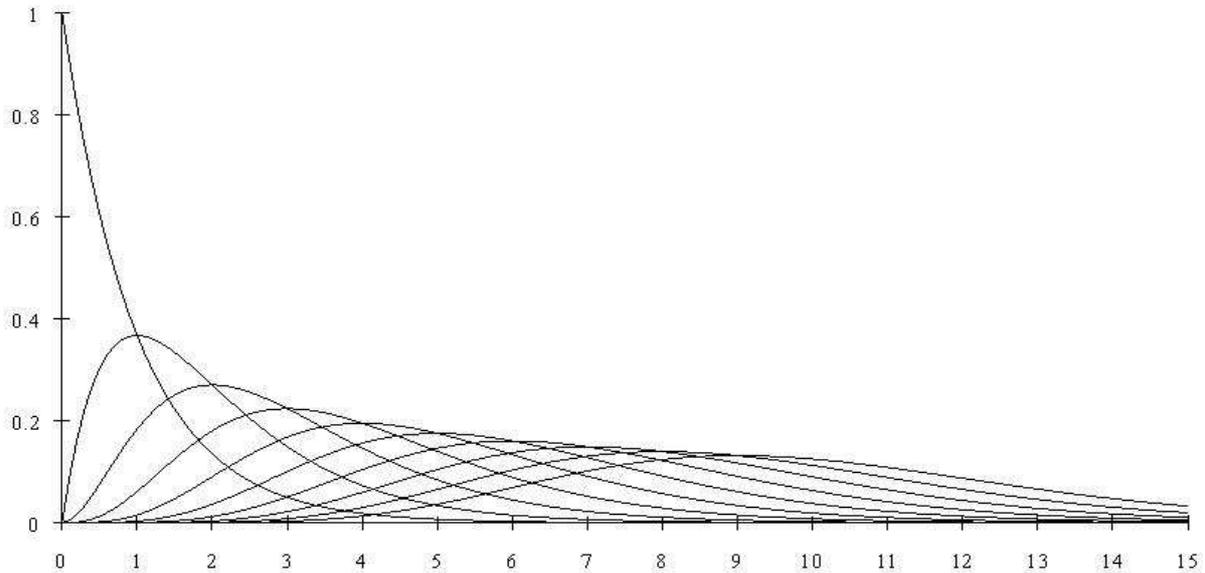


FIGURE 2.4 – Densité de la loi $\gamma(n, 1)$ pour $n = 1..10$

$$\mathbb{E} [N(t)] = n_0 e^{\lambda t},$$

Chapitre 3

Processus de naissances, processus de morts, processus de naissances et morts

3.1 Processus de naissances

3.1.1 Exemple de la division cellulaire

On s'intéresse au nombre $N(t)$ de cellules dans une culture à la date t . On suppose que chaque cellule a la même probabilité $\lambda\Delta t$ de se diviser durant un intervalle de durée Δt ce qui analogue aux hypothèse initiales du processus de Poisson. Une fois qu'une cellule est divisée, on considère qu'on a affaire à deux cellules "neuves" susceptibles de se diviser à leur tour.

Il faut bien noter qu'on s'intéresse ici seulement à la naissance de nouveaux individus et non à leur mort et qu'on obtient donc une modélisation nécessairement croissante de la taille de la population.

Équation de récurrence. Pour une cellule donnée, on a

$$\begin{aligned}\Pr\{0 \text{ division durant } [t; t + \Delta t]\} &= 1 - \lambda.\Delta t + o(\Delta t), \\ \Pr\{1 \text{ division durant } [t; t + \Delta t]\} &= \lambda.\Delta t + o(\Delta t), \\ \Pr\{2 \text{ divisions ou plus durant } [t; t + \Delta t]\} &= o(\Delta t).\end{aligned}$$

Si on considère l'ensemble de la population, la probabilité pour que 2 cellules se divisent dans un même intervalle de temps Δt assez courts est négligeable. On a donc

$$\begin{aligned}\Pr\{N(t + \Delta t) = N(t)\} &= \Pr\{0 \text{ division durant } [t; t + \Delta t]\}, \\ \Pr\{N(t + \Delta t) = N(t) + 1\} &= \Pr\{1 \text{ division durant } [t; t + \Delta t]\}, \\ \Pr\{N(t + \Delta t) = N(t) + k, k \geq 2\} &= o(\Delta t);\end{aligned}$$

et si on tient compte de l'effectif au début de l'intervalle $[t; t + \Delta t]$, il vient

$$\begin{aligned}\Pr \{N(t + \Delta t) = N(t)\} &= 1 - \lambda N(t)\Delta t + o(\Delta t), \\ \Pr \{N(t + \Delta t) = N(t) + 1\} &= \lambda N(t)\Delta t + o(\Delta t), \\ \Pr \{N(t + \Delta t) = N(t) + k, k \geq 2\} &= o(\Delta t).\end{aligned}$$

On retrouve des équations semblables à celle obtenues pour un processus poissonnien mais elles ne sont *plus homogènes dans le temps* puisqu'elles dépendent de l'effectif $N(t)$.

3.1.2 Loi de la taille de la population

Équations différentielles. Si on note maintenant $p_n(t)$ la probabilité que l'effectif de la population soit égal à n à la date t :

$$p_n(t) = \Pr \{N(t) = n\}$$

on obtient l'équation suivante

$$\begin{aligned}p_n(t + \Delta t) &= p_n(t) \times \Pr \{\text{aucune division durant } [t; t + \Delta t]\} \\ &\quad + p_{n-1}(t) \times \Pr \{\text{une division durant } [t; t + \Delta t]\} \\ &\quad + o(\Delta t) \\ &= p_n(t) \{1 - \lambda n \Delta t\} + p_{n-1}(t) \lambda (n-1) \Delta t + o(\Delta t)\end{aligned}$$

qui s'écrit également

$$\frac{p_n(t + \Delta t) - p_n(t)}{\Delta t} = -\lambda n p_n(t) + \lambda (n-1) p_{n-1}(t) + \frac{o(\Delta t)}{\Delta t}.$$

Par passage à la limite, on obtient l'équation différentielle (récurrente)

$$p'_n(t) = -\lambda n p_n(t) + \lambda (n-1) p_{n-1}(t). \quad (3.1)$$

Loi de $N(t)$. On note n_0 l'effectif initial de la population ($N(0) = n_0$). Comme les cellules sont supposées se diviser indépendamment les unes des autres, on peut considérer que la croissance d'une population de taille initiale n_0 est équivalente à la croissance de n_0 populations de tailles initiales 1. $N(t)$, qui est la taille de la population au temps t , s'écrit comme la somme de la taille des n_0 populations : si on note $N_i(t)$ la taille de la i ème population au temps t , on a

$$N(t) = \sum_{i=1}^{n_0} N_i(t).$$

Ainsi pour obtenir la loi de $N(t)$, on va s'intéresser à la loi de $N_i(t)$. Comme elles suivent toutes le même processus, il suffit de regarder la loi de $N(t)$ pour le cas $n_0 = 1$.

Cas $n_0 = 1$. Les fonctions $p_n(t)$ vérifient l'équation différentiel donné par (3.1) avec en plus que $p_0(t) = 0$ puisque la taille de la population i initiale est 1 et que l'on s'intéresse ici à un processus de naissance pur. Pour obtenir $p_n(t)$, on utilise la même méthode que pour le processus de Poisson (cf paragraphe 2.2).

1. On a $p_1'(t) = -\lambda p_1(t) \Leftrightarrow p_1(t) = C_1 e^{-\lambda t}$ or $p_1(0) = 1$ donc

$$p_1(t) = e^{-\lambda t}.$$

2. On a $p_2'(t) = \lambda p_1(t) - 2\lambda p_2(t) = \lambda e^{-\lambda t} - \lambda p_2(t)$.

On résout tout d'abord

$$p_2'(t) = -2\lambda p_2(t) \Leftrightarrow p_2(t) = C_2 e^{-2\lambda t}$$

puis on fait varier la constante $C_2 = C_2(t)$ ce qui donne

$$p_2'(t) = e^{-2\lambda t} [C_2'(t) - 2\lambda C_2(t)]$$

Par analogie avec l'équation de départ, on a que

$$\begin{aligned} C_2'(t) &= \lambda e^{\lambda t} \\ \Rightarrow C_2(t) &= e^{\lambda t} + c_2 \end{aligned}$$

d'où

$$p_2(t) = (e^{\lambda t} + c_2) e^{-2\lambda t} \quad \text{or} \quad p_2(0) = 0$$

donc

$$p_2(t) = e^{-\lambda t} (1 - e^{\lambda t}).$$

3. On peut montrer par récurrence que

$$p_n(t) = e^{-\lambda t} (1 - e^{-\lambda t})^{n-1}.$$

On résout tout d'abord

$$p_{n+1}'(t) = -\lambda(n+1)p_{n+1}(t) \Leftrightarrow p_{n+1}(t) = C_{n+1}(t) e^{-\lambda(n+1)t}$$

On a donc

$$\begin{aligned} C_{n+1}'(t) &= \lambda n e^{\lambda(n+1)t} p_n(t) \\ &= \lambda n e^{\lambda n t} (1 - e^{-\lambda t})^{n-1} \\ &= \lambda n e^{\lambda t} (e^{\lambda t} - 1)^{n-1} \end{aligned}$$

En intégrant, on obtient

$$C_{n+1}(t) = (e^{\lambda t} - 1)^n + c_n$$

D'où

$$p_{n+1}(t) = ((e^{\lambda t} - 1)^n + c_n) e^{-\lambda(n+1)t} \quad \text{or} \quad p_{n+1}(0) = 0$$

donc

$$p_{n+1}(t) = e^{-\lambda t} (1 - e^{-\lambda t})^n.$$

On reconnaît la distribution géométrique :

$$N(t) \sim \mathcal{G} [e^{-\lambda t}].$$

Cas général $N(0) = n_0$. $N(t)$ est donc une somme de n_0 variables aléatoires indépendantes qui suivent chacune une distribution géométrique de paramètre $e^{-\lambda t}$. La distribution d'une telle somme est la loi binomiale négative de paramètres n_0 et $e^{-\lambda t}$ (cf paragraphe 4.4.2) :

$$N(t) \sim \mathcal{BN}(n_0, e^{-\lambda t}).$$

On a que

$$p_n(t) = \binom{n-1}{n_0-1} (e^{-\lambda t})^{n_0} (1 - e^{-\lambda t})^{n-n_0}.$$

Cette distribution est présentée en figure 3.1.

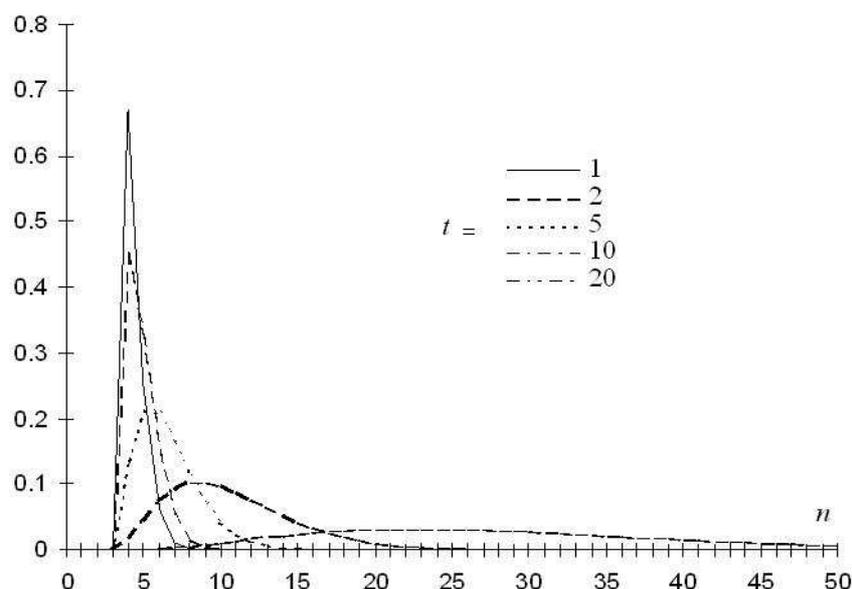


FIGURE 3.1 – Loi de $N(t)$ pour $\lambda = 0.1$, $n_0 = 4$ et différentes dates t

Propriétés. En utilisant les définitions de l'espérance et de la variance d'une la loi binomiale négative (données dans le paragraphe 4.4.2), il vient

$$\mathbb{E}[N(t)] = n_0 e^{\lambda t},$$

c'est à dire qu'avec ce modèle, la croissance de la population est exponentielle en espérance.

D'autre part

$$\mathbb{V}[N(t)] = n_0 e^{\lambda t} (e^{\lambda t} - 1).$$

On peut ainsi noter que le coefficient de variation vaut

$$\text{C.V.}[N(t)] = \frac{\mathbb{E}[N(t)]}{\sqrt{\mathbb{V}[N(t)]}} = \frac{n_0 e^{\lambda t}}{\sqrt{n_0 e^{\lambda t} (e^{\lambda t} - 1)}} \xrightarrow{t \rightarrow \infty} \frac{1}{\sqrt{n_0}},$$

ce qui signifie que la variabilité relative autour de l'espérance tend à devenir constante et d'autant plus faible que la population initiale est grande.

3.1.3 Loi de la durée entre deux événements successifs

Comme pour le processus de Poisson, on s'intéresse à la loi de la durée séparant deux événements successifs. On note X_k la variable aléatoire représentant la durée entre le k ème et le $k + 1$ ème événement. On a que

$$X_k = T_{k+1} - T_k,$$

si T_k représente le temps où le k ème événement se produit.

Prenons tout d'abord $k = 0$. X_0 représente le temps d'attente jusqu'à la division d'une cellule sachant qu'il y a n_0 cellules. Si on note X_0^i le temps d'attente jusqu'à que la cellule i se divise, le temps d'attente jusqu'au premier événement pour toute la population correspond au premier temps d'attente des n_0 cellules, donc X_0 est

$$X_0 = \inf\{X_0^i, i = 1, \dots, n_0\}$$

Par analogie avec le processus de Poisson, on a que X_0^i suit une loi exponentielle de paramètre λ . De plus, on a supposé que les n_0 cellules se comportent indépendamment les unes des autres, ce qui implique que les variables X_0^i sont indépendantes. En utilisant la loi de l'inf d'exponentielle donnée en Annexe 4.4.1, on montre que X_0 suit une loi exponentielle de paramètre la somme des paramètres des n_0 exponentielles, donc

$$X_0 \sim \mathbb{E}(\lambda n_0)$$

De la même façon, on peut montrer que

$$X_k \sim \mathbb{E}(\lambda n_k)$$

où n_k est le nombre de cellules à l'instant T_k , i.e. soit $n_0 + k$.

3.1.4 Autres formes de l'intensité

Le modèle présenté ci-dessus débouche sur une croissance exponentielle de la population qui n'est évidemment pas toujours réaliste. Pour mieux rendre compte de l'expansion on peut utiliser des modèles hétérogènes avec une intensité λ dépendant de l'effectif

$$\lambda = \lambda(n).$$

Modèle logistique (ou de densité-dépendance). On peut introduire une limite supérieure n_{\max} pour l'effectif avec une fonction de freinage de la forme

$$\lambda(n) = \lambda \left(1 - \frac{n}{n_{\max}} \right).$$

Quand l'effectif $N(t)$ s'approche de la borne n_{\max} , l'intensité des naissances tend vers 0 et la population cesse de croître.

Le modèle déterministe équivalent est gouverné par l'équation différentielle

$$n'(t) = \lambda n(t) \left(1 - \frac{n(t)}{n_{\max}} \right).$$

dont la solution est

$$n(t) = \frac{n_{\max} n_0}{n_0 + (n_{\max} - n_0) \exp(-\lambda t)},$$

on reconnaît la forme de la fonction logistique.

Intensité quadratique. On peut également envisager des modèles de croissance encore plus rapide que l'exponentielle. C'est ce qu'on obtient si on suppose que l'intensité des naissances est proportionnelle à la taille de la population

$$\lambda(n) = \lambda n,$$

ce qui revient à prendre en compte le nombre de rencontres possibles entre tous les individus. Ce modèle est dit quadratique puisque $\lambda(n)\Delta t$ est la probabilité qu'un individu donne naissance à un autre dans un intervalle de temps Δt ; quand il y a n individus, cette probabilité vaut $n \times \lambda(n) = \lambda n^2$.

L'espérance vaut alors

$$\mathbb{E}[N(t)] = \frac{n_0}{1 - \lambda n_0 t},$$

et n'est pas définie au-delà de $t = (\lambda n_0)^{-1}$. On montre qu'avec une telle intensité, la taille de la population explose (tend vers l'infini) en un temps fini : les naissances ont lieu de plus en plus fréquemment, à une vitesse telle qu'elle deviennent infiniment fréquentes.

3.1.5 Comparaison avec un modèle déterministe

Si on voulait construire un modèle déterministe la fonction

$$n(t) = \text{taille de la population à la date } t,$$

l'équation différentielle correspondant aux hypothèses serait

$$n'(t) = \lambda n(t)$$

avec la condition initiale $n(0) = n_0$ dont la solution est

$$n(t) = n_0 e^{\lambda t}.$$

Ici encore, on retrouve le comportement "moyen" (*i.e.* en espérance) du processus de naissances. Cette propriété est également vérifiée pour les autres formes d'intensités.

La figure 3.2 présente un exemple de trajectoire stochastique comparée à la version déterministe pour une intensité λ constante.

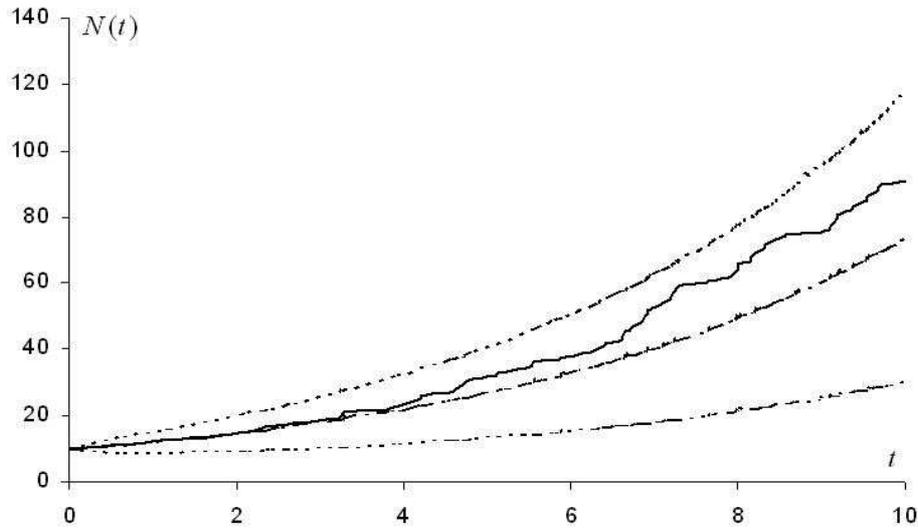


FIGURE 3.2 – Exemple de processus de naissance pur ($\lambda = 0.2$, $n_0 = 10$)

3.2 Processus de morts

On peut facilement construire un modèle analogue pour la décroissance d'une population en supposant qu'à chaque instant t , toutes les cellules vivantes ont une probabilité $\mu\Delta t$ de mourir dans un intervalle de temps $[t; t + \Delta t]$. Cela revient à supposer que la durée de vie des individus est distribuée exponentiellement avec un paramètre μ .

On obtiendra ainsi une décroissance aléatoire de l'effectif $N(t)$ depuis une valeur initiale n_0 jusqu'à 0.

3.2.1 Loi de $N(t)$.

Si on considère que les durées de vie des individus sont exponentielles et indépendantes, on a

$$\Pr\{\text{un individu donné est encore vivant en } t\} = \exp(-\mu t) = p(t)$$

d'après la fonction de répartition de la loi exponentielle $F(t) = 1 - \exp(-\mu t)$. Le nombre d'individu encore vivant à la date t parmi le n_0 initiaux suit donc une loi binomiale :

$$N(t) \sim \mathcal{B}[n_0, p(t)]$$

et donc

$$\begin{aligned} p_n(t) &= \Pr\{\text{il y a encore } n \text{ individu vivants en } t\} \\ &= \binom{n_0}{n} p(t)^n [1 - p(t)]^{n_0 - n} \\ &= \binom{n_0}{n} e^{-n\mu t} (1 - e^{-\mu t})^{n_0 - n} \quad (\text{pour } 0 \leq n \leq n_0). \end{aligned}$$

Propriétés et interprétations. On en déduit immédiatement que

$$\begin{aligned}\mathbb{E}[N(t)] &= n_0 p(t) = n_0 e^{-\mu t}, \\ \mathbb{V}[N(t)] &= n_0 p(t) [1 - p(t)] = n_0 e^{-\mu t} (1 - e^{-\mu t}),\end{aligned}$$

c'est à dire que la taille de la population décroît, en espérance, à vitesse exponentielle et que sa variance diminue également à vitesse exponentielle.

Ce modèle présente les mêmes défauts que le processus de naissances vu plus haut : sa rusticité le rend peu réaliste et on utilise le plus souvent des fonctions $\mu(n)$ hétérogènes pour compenser ces défauts.

On peut remarquer que l'espérance $n(t) = n_0 e^{-\mu t}$ est solution de l'équation différentielle déterministe

$$n'(t) = -\mu n(t).$$

3.2.2 Loi de la durée entre deux événements.

Comme pour le processus de naissances, la loi de la durée entre deux événements est une loi exponentielle qui dépend de la taille de la population. Si on note $X_k = T_{k+1} - T_k$ la durée entre le k ème et le $k + 1$ ème événement et si $N(0) = n_0$,

$$X_k \sim \mathcal{E}(\mu(n_0 - k))$$

3.2.3 Date d'extinction.

Loi de la date d'extinction

On déduit la probabilité d'extinction de la population de la loi de $N(t)$. Si on note T^* la date d'extinction : $T^* = \inf\{t : N(t) = 0\}$, on a

$$P\{T^* \leq t\} = \Pr\{N(t) = 0\} = p_0(t),$$

donc

$$P\{T^* \leq t\} = (1 - e^{-\mu t})^{n_0}.$$

Temps moyen d'extinction

La date d'extinction s'exprime en fonction des durées entre deux événements successifs :

$$T^* = X_0 + X_1 + \dots + X_{n_0-1}.$$

D'après la loi de la durée entre deux événements, on en déduit que le temps moyen d'extinction vaut

$$\mathbb{E}[T^*] = \sum_{i=0}^{n_0-1} X_i = \sum_{i=1}^{n_0} \frac{1}{\mu i} \approx \frac{1}{\mu} [0.577 + \log n_0].$$

3.3 Processus de naissances et morts

3.3.1 Modèle

Une description réaliste du développement d'une population doit évidemment tenir compte à la fois des naissances et des morts des individus qui la compose.

Un modèle simple s'obtient en combinant les deux modèles précédents.

Équation de récurrence. On utilise le même raisonnement que dans les modèles précédents :

$$\begin{aligned} p_n(t + \Delta t) &= p_n(t) \times \Pr \{ \text{aucune naissance ni mort durant } [t; t + \Delta t] \} \\ &+ p_{n-1}(t) \times \Pr \{ \text{une naissance durant } [t; t + \Delta t] \} \\ &+ p_{n+1}(t) \times \Pr \{ \text{une mort durant } [t; t + \Delta t] \} \\ &+ o(\Delta t) \end{aligned}$$

et on obtient, avec les notations des modèles précédents,

$$\begin{aligned} p_n(t + \Delta t) &= p_n(t) \times [1 - n(\lambda + \mu)\Delta t] \\ &+ p_{n-1}(t) \times (n - 1)\lambda\Delta t \\ &+ p_{n+1}(t) \times (n + 1)\mu\Delta t \\ &+ o(\Delta t). \end{aligned}$$

Équation différentielle. L'équation différentielle qui découle de la relation de récurrence précédente est

$$p'_n(t) = -n(\lambda + \mu)p_n(t) + (n - 1)\lambda p_{n-1}(t) + (n + 1)\mu p_{n+1}(t) \quad (3.2)$$

mais sa résolution est particulièrement complexe dans le cas général, c'est à dire pour une taille initiale n_0 quelconque.

3.3.2 Résultats

Comme pour le processus de naissances, on suppose que l'évolution d'une population de taille initiale n_0 est équivalente à l'évolution de n_0 populations indépendantes d'effectif initial 1.

Solution dans le cas $n_0 = 1$. Dans le cas où la population initiale est de taille 1, la solution de cette équation différentielle est

$$\begin{aligned} p_0(t) &= \mu g(t), \\ p_n(t) &= [1 - \mu g(t)] [1 - \lambda g(t)] [\lambda g(t)]^{n-1}, \end{aligned}$$

avec

$$g(t) = \frac{1 - e^{(\lambda-\mu)t}}{\mu - \lambda e^{(\lambda-\mu)t}}.$$

On en déduit l'espérance et la variance

$$\begin{aligned}\mathbb{E}[N(t)] &= e^{(\lambda-\mu)t}, \\ \mathbb{V}[N(t)] &= \frac{\lambda + \mu}{\lambda - \mu} e^{(\lambda-\mu)t} [e^{(\lambda-\mu)t} - 1]\end{aligned}$$

Conditionnellement au fait que la population n'est pas éteinte à la date t (probabilité $1 - \mu g(t)$), on reconnaît une distribution géométrique pour $N(t)$:

$$N(t) | \{N(t) > 0\} \sim \mathcal{G}[1 - \lambda g(t)].$$

La probabilité $p_0(t)$ est appelée *probabilité d'extinction* de la population :

$$p_0(t) = \Pr\{\text{la population s'est éteinte avant } t\}.$$

La figure 3.3 montre l'évolution de cette probabilité pour plusieurs valeurs du couple (λ, μ) . Cette probabilité tend vers 1 dès que $\mu > \lambda$ (1, 1.1) et peut rester très forte pour λ peu supérieur à μ (1.1, 1). Pour $\lambda > \mu$ (2, 1) elle demeure non nulle, même si λ est nettement supérieur à μ (10, 1).

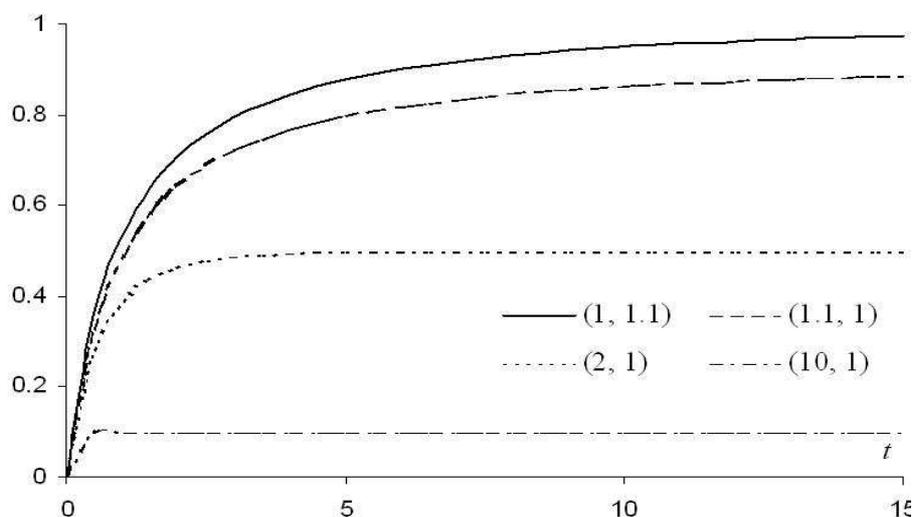


FIGURE 3.3 – Probabilité d'extinction : légende = couple (λ, μ)

Extension au cas général. On utilise donc le résultat pour $n_0 = 1$ pour étudier le comportement d'une population d'effectif initial n_0 quelconque. On obtient ainsi l'espérance

$$\mathbb{E}\{N(t) | N(0) = n_0\} = n_0 \mathbb{E}\{N(t) | N(0) = 1\} = n_0 e^{(\lambda-\mu)t}$$

et la variance

$$\begin{aligned}\mathbb{V}\{N(t) \mid N(0) = n_0\} &= n_0 \mathbb{V}\{N(t) \mid N(0) = 1\} \\ &= n_0 \frac{\lambda + \mu}{\lambda - \mu} e^{(\lambda - \mu)t} [e^{(\lambda - \mu)t} - 1].\end{aligned}$$

Le résultat sur l'espérance généralise de façon naturelle les résultats obtenus pour les modèles de naissances et de morts étudiés séparément.

En ce qui concerne la variance, il faut également tenir compte de la différence relative entre λ et μ . On peut noter les résultats suivants concernant la variabilité relative de l'évolution :

$$\begin{aligned}\lambda > \mu : \quad \text{C.V.}(t) &\approx \sqrt{\frac{\lambda + \mu}{n_0(\lambda - \mu)}}, \\ \lambda = \mu : \quad \text{C.V.}(t) &= \sqrt{\frac{2\lambda t}{n_0}}, \\ \lambda < \mu : \quad \text{C.V.}(t) &\approx \sqrt{\frac{(\mu + \lambda)e^{(\mu - \lambda)t}}{n_0(\mu - \lambda)}}.\end{aligned}$$

La figure 3.4 présente une exemple d'évolution de la taille d'une population selon un tel processus.

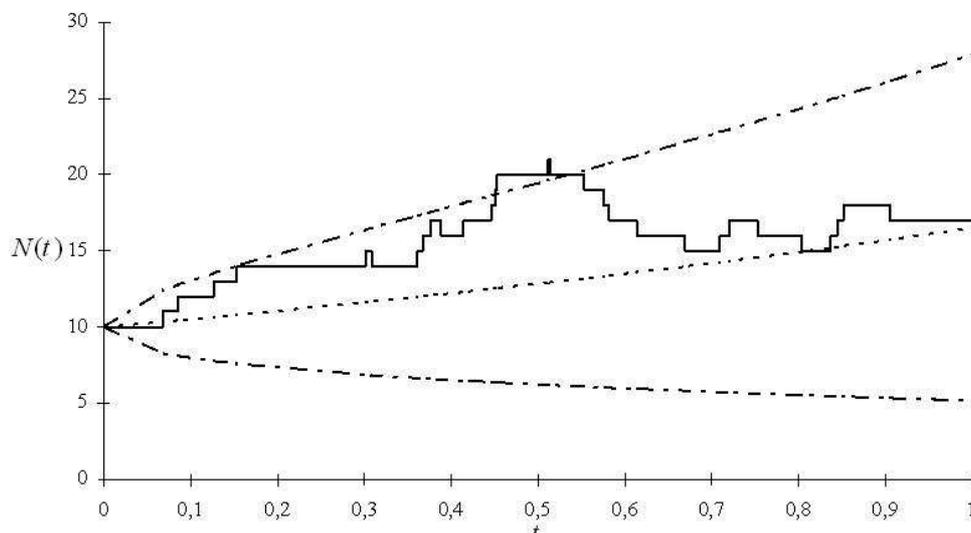


FIGURE 3.4 – Processus de naissance et mort : $\lambda = 1$, $\mu = 0.5$, $n_0 = 10$

3.3.3 Extinction de la population

Probabilité d'extinction de la population

Dans le cas où la taille initiale de la population est n_0 , la probabilité d'extinction de la population est égale à la probabilité que toutes les populations (indépendantes) de tailles initiales 1 soient éteintes :

$$p_0(t) = (\mu g(t))^{n_0} = \left(\frac{\mu e^{(\lambda-\mu)t} - \mu}{\lambda e^{(\lambda-\mu)t} - \mu} \right)^{n_0}$$

Comportement asymptotique

On en déduit le comportement de la probabilité d'extinction ultime de la population (la probabilité d'extinction de la population à l'infini) :

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} p_0(t)$$

- si $\lambda < \mu$,

$$p_0(t) \rightarrow (-\mu / -\mu)^{n_0} = 1,$$

et l'extinction est certaine.

- si $\lambda > \mu$,

$$p_0(t) \rightarrow (\mu / \lambda)^{n_0},$$

donc même si le taux de naissances est supérieure au taux de morts, la population peut s'éteindre : par exemple si $n_0 \leq 3 \log_{10} (\lambda / \mu)$ alors la probabilité d'extinction est inférieure à 0.001.

- si $\lambda = \mu$ (il faut dans ce cas recommencer le calcul de la probabilité d'extinction),

$$p_0(t) = \left(\frac{\lambda t}{1 + \lambda t} \right)^{n_0} \rightarrow 1,$$

et donc dans ce cas aussi l'extinction est certaine.

3.3.4 Comparaison avec le modèle déterministe

Si on veut construire le modèle déterministe correspondant, on écrit l'équation différentielle qui rend compte du fait que les naissances et les morts se font en proportion de la taille de la population à l'instant t :

$$n'(t) = + \underbrace{\lambda n(t)}_{\text{naissances}} - \underbrace{\mu n(t)}_{\text{morts}}$$

(avec la condition initiale $n(0) = n_0$) dont la solution correspond à l'espérance du processus de naissances et morts

$$n(t) = n_0 e^{(\lambda-\mu)t}.$$

3.3.5 Exemple de processus : modèle Proies-Prédateurs.

On peut généraliser ces modèles en considérant simultanément plusieurs populations. On étudie alors un processus multivarié

$$\mathbf{N}(t) = [N_1(t), N_2(t), \dots, N_k(t)]$$

où $N_i(t)$ est l'effectif de la population i à la date t .

Modèle de Lotka-Volterra. Un exemple classique de ce type de processus est le modèle de Lotka-Volterra dans lequel on considère les effectifs de deux populations

$$\begin{aligned} n_1(t) &= \text{nombre de proies,} \\ n_2(t) &= \text{nombre de prédateurs.} \end{aligned}$$

La version déterministe de ce modèle est donnée par le système différentiel

$$\begin{cases} n_1'(t) = +an_1(t) - bn_1(t)n_2(t) \\ n_2'(t) = -cn_2(t) + dn_1(t)n_2(t) \end{cases} .$$

On peut interpréter ces paramètres en termes de taux de naissance et de mort pour chacune des populations :

$$\begin{aligned} a = \lambda_1(t) &: \text{taux de naissance des proies,} \\ bn_2(t) = \mu_1(t) &: \text{taux de mort des proies,} \\ dn_1(t) = \lambda_2(t) &: \text{taux de naissance des prédateurs,} \\ d = \mu_2(t) &: \text{taux de mort des prédateurs} \end{aligned}$$

et définir le processus bivarié $[N_1(t), N_2(t)]$ gouverné par ces paramètres. Les taux sont hétérogènes puisqu'ils dépendent du temps t au travers des effectifs $n_1(t)$ et $n_2(t)$.

Comportement. La prise en compte de la dimension aléatoire de phénomène induit un changement qualitatif de son comportement. Contrairement au cas déterministe, pour certaines valeurs des paramètres $a, b, c, d, n_1(0)$ et $n_2(0)$, on montre que l'une des deux populations peut (et parfois doit) s'éteindre.

- Si les prédateurs s'éteignent les premiers, la population des proies n'est plus limitée et se met à croître à vitesse exponentielle a .
- Si les proies s'éteignent les premières, le taux de naissance $dn_1(t)$ des prédateurs devient nul, ils entrent en compétition entre eux et s'éteignent à vitesse exponentielle d .

La figure 3.5 présente un exemple d'évolution dans lequel les proies s'éteignent les premières, entraînant ainsi l'extinction des prédateurs.

Exercice. Donner les estimateurs du maximum de vraisemblance de $\lambda_1, \mu_1, \lambda_2$ et μ_2 (cf partie suivante).

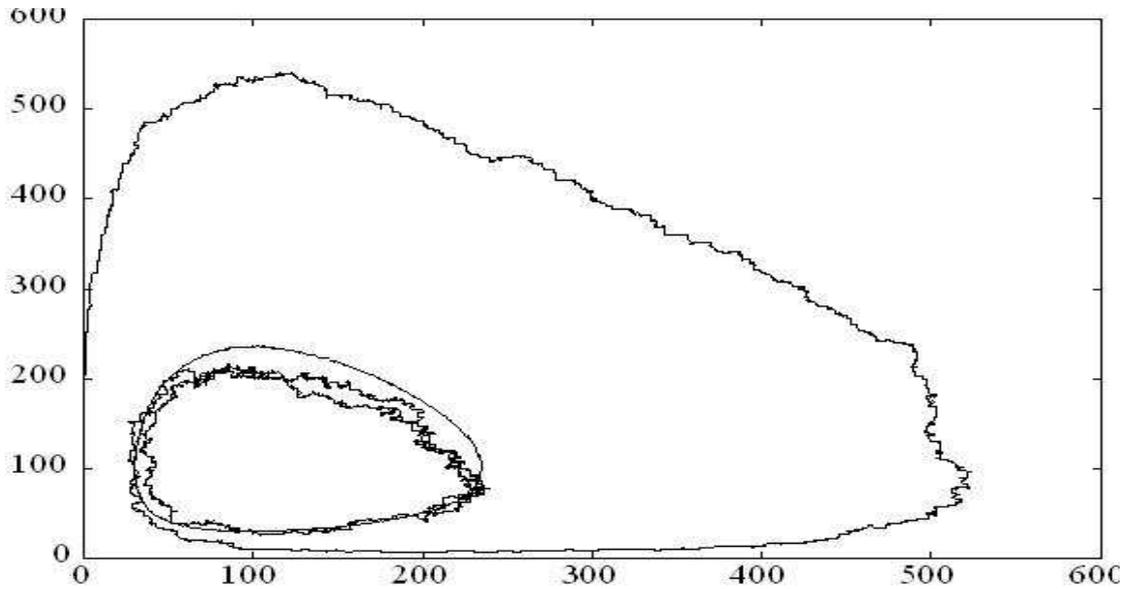


FIGURE 3.5 – Version stochastique du modèle de Lotka-Volterra : $n_1(0) = 200$, $n_2(0) = 50$, $a = c = 1$, $b = d = 0.01$, abscisse = n_1 , ordonnée = n_2

3.4 Vision markovienne

La trajectoire d'un processus $\{N(t), t \geq 0\}$ a deux structures sous-jacentes :

1. une structure en ordonnée qui décrit l'évolution du nombre d'événements, les $N_i = N(T_i)$,
2. une structure en abscisse qui représente la structure temporelle et rend compte des durées où le processus de comptage $N(t)$ reste dans l'état N_i , soit les $T_{i+1} - T_i$.

Ainsi on peut voir le processus $\{N(t), t \geq 0\}$ comme la combinaison de deux processus : un processus des nombre d'événements et un processus des durées

3.4.1 Le processus des nombres d'événements $\{N_i\}_i$

Tous les processus décrits ici vérifient la propriété suivante : le nombre d'événements N_{i+1} (nombre d'événements à l'instant T_{i+1}) dépend uniquement du nombre d'événements à l'instant précédent, i.e. N_i . Ainsi, la séquence $\{N_i\}_i$ n'est autre qu'une chaîne de Markov (sans prendre en compte le temps) dont les probabilités de transition sont différentes selon le processus d'intérêt.

Processus de Poisson et processus de naissances. Pour ces deux processus, le comptage augmente de 1 à chaque temps. On a donc

$$\Pr\{N_{i+1} = j | N_i = n\} = 1 \quad \text{si } j = n + 1 \text{ et } 0 \text{ sinon.}$$

Distribution stationnaire

Si on note π la distribution stationnaire du processus, d'après l'équation (3.3), elle vérifie

$$0 = \pi R.$$

C'est donc le vecteur propre (à gauche) de la matrice de taux R associé à la valeur propre 0.

3.4.4 Exemples

Exemple d'un processus de naissances densité-dépendante

On a que

- la taille initiale de la population est $N(0) = n_0$,
- le taux de naissance est $\lambda(n) = \lambda \left(1 - \frac{n}{n_{\max}}\right)$

où n_{\max} est la taille maximale de la population.

En choisissant les paramètres suivant : $n_0 = 1, n_{\max} = 5, \lambda = 1$, on obtient la matrice de taux de transition suivante :

$$R = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & -0.8 & 0.8 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & -1.2 & 1.2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & -1.2 & 1.2 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & -0.8 & 0.8 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \end{pmatrix}$$

La chaîne de Markov possède deux états absorbants qui sont les états où il n'y a plus d'individus dans la population ($N = 0$) et où la taille maximale de la population est atteinte ($N = n_{\max}$). Ainsi la chaîne n'est pas réductible et a deux distributions stationnaires :

$$\begin{aligned} \pi &= [1 \ 0 \ 0 \ 0 \ 0 \ 0] \\ \pi' &= [0 \ 0 \ 0 \ 0 \ 0 \ 1] \end{aligned}$$

Remarquons que la chaîne ne pourra jamais atteindre π puisque la taille de la population initiale est $n_0 = 1$.

La figure 3.6 donne l'évolution des probabilités $p_n(t)$, l'espérance de la taille de la population à l'instant t ainsi que son intervalle de confiance, et les deux distributions stationnaires. La taille de la population croît donc jusqu'à atteindre n_{\max} .

Exemple d'un processus de naissances et morts (1)

On suppose toujours qu'on est dans le modèle de densité-dépendance pour les naissances. Le taux de mort $\mu(n)$ est supposé constant : $\mu(n) = \mu$. On choisit les paramètres

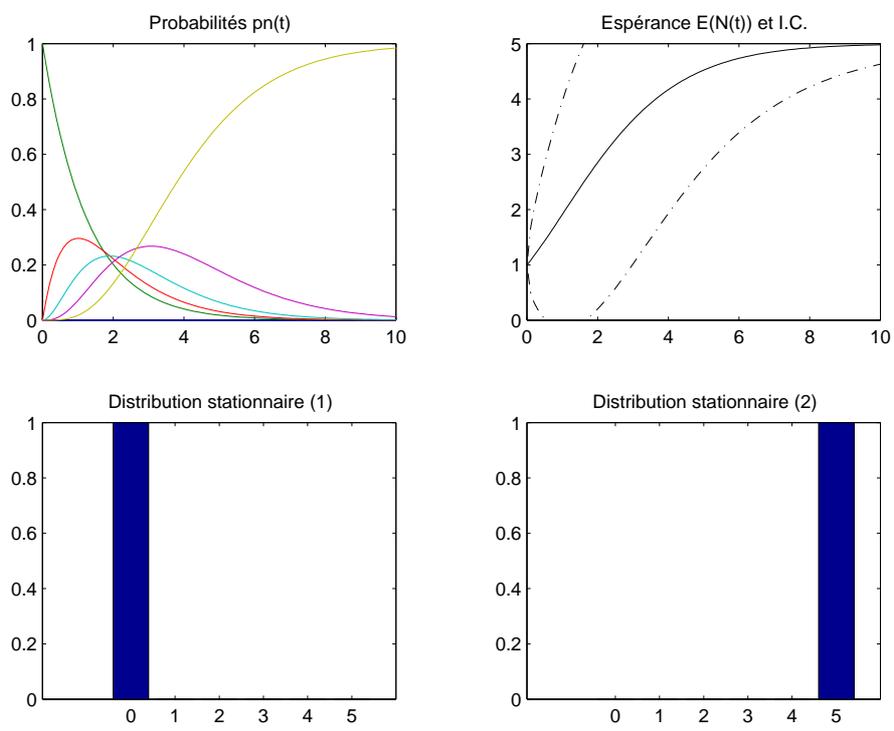


FIGURE 3.6 – Processus de naissances densité-dépendante

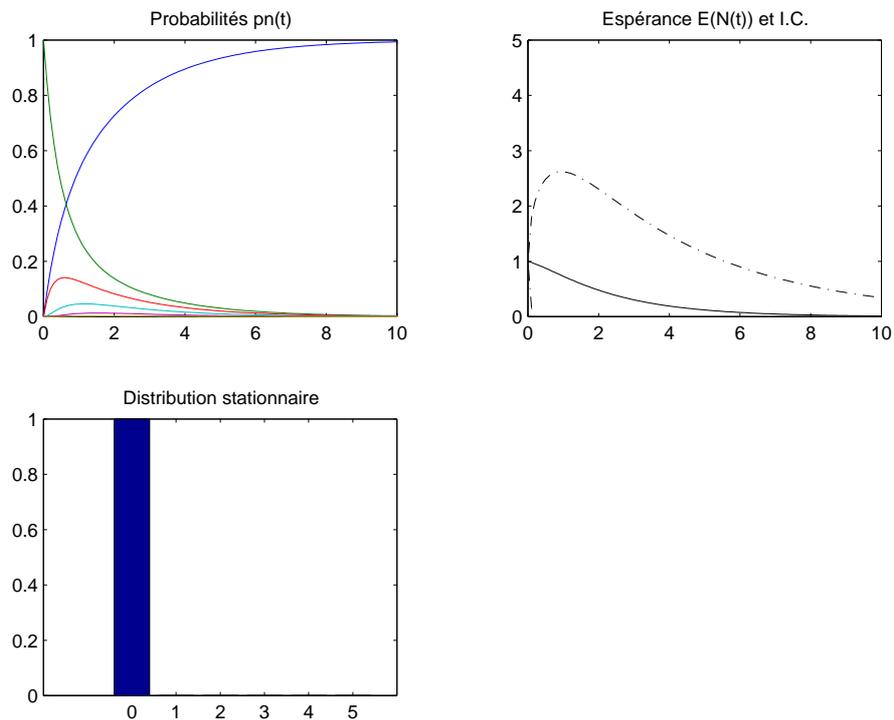


FIGURE 3.7 – Processus de naissances densité-dépendante et morts (1)

suivants : $n_0 = 1, n_{\max} = 5, \lambda = 1, \mu = 1$. On obtient

$$R = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 1 & -1.8 & 0.8 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 2 & -3.2 & 1.2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 3 & -4.2 & 1.2 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 4 & -4.8 & 0.8 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 5 & -5 \end{pmatrix}$$

La figure 3.7 donne l'évolution de $p_n(t)$. Il n'y a plus qu'un état absorbant ($N = 0$) vers lequel le processus converge : la population finit par s'éteindre.

Exemple d'un processus de naissances et morts (2)

En diminuant le taux de mort $\mu = 0.5$, on obtient

$$R = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0.5 & -1.3 & 0.8 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & -2.2 & 1.2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1.5 & -2.7 & 1.2 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 2 & -2.8 & 0.8 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 2.5 & -2.5 \end{pmatrix}$$

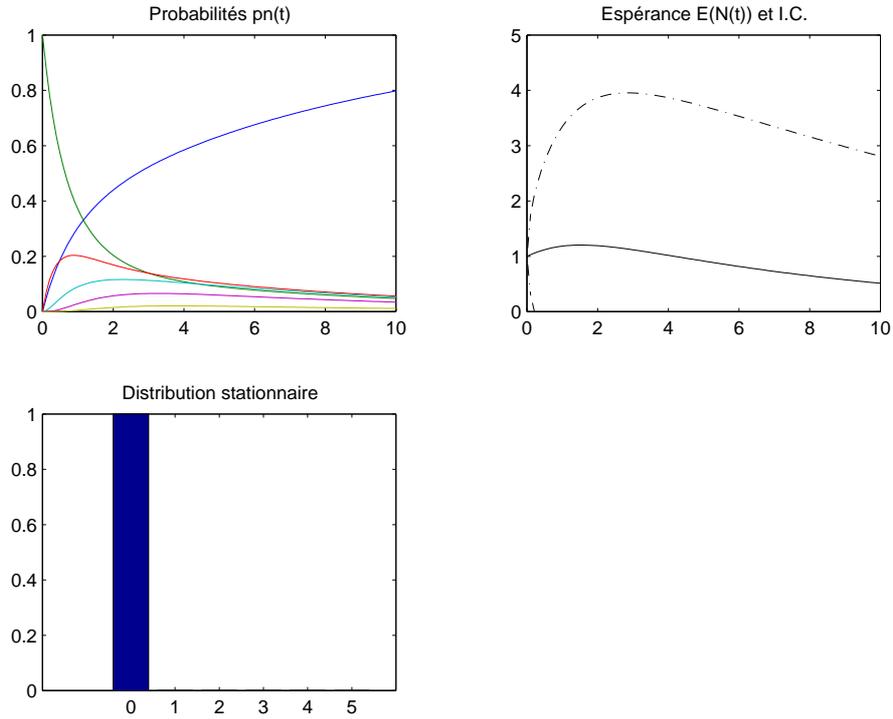


FIGURE 3.8 – Processus de naissances densité-dépendante et morts (2)

La figure 3.8 donne l'évolution de $p_n(t)$. En réduisant le taux de mort, on ne fait que ralentir l'extinction de la population.

Exemple d'un processus de naissances et morts avec immigration

Dans ce cas, l'apparition d'un nouvel individu dans la population est due soit à une naissance soit à une immigration. Le taux d'immigration est noté γ . Un processus d'immigration pur correspond tout simplement à un processus de Poisson : le nombre d'événements qui survient ne dépend pas de la taille de la population. Dans ce cas, on a les équations suivantes :

$$\begin{aligned}
 \Pr \{N(t + \Delta t) - N(t) = -1\} &= \Pr \{1 \text{ mort durant } [t; t + \Delta t]\} \\
 &= \mu N(t) \Delta t + o(\Delta t), \\
 \Pr \{N(t + \Delta t) - N(t) = 1\} &= \Pr \{1 \text{ naissance ou 1 immigration durant } [t; t + \Delta t]\} \\
 &= (\lambda N(t) + \gamma) \Delta t + o(\Delta t), \\
 \Pr \{N(t + \Delta t) - N(t) = 0\} &= 1 - (\lambda N(t) + \mu N(t) + \gamma) \Delta t + o(\Delta t);
 \end{aligned}$$

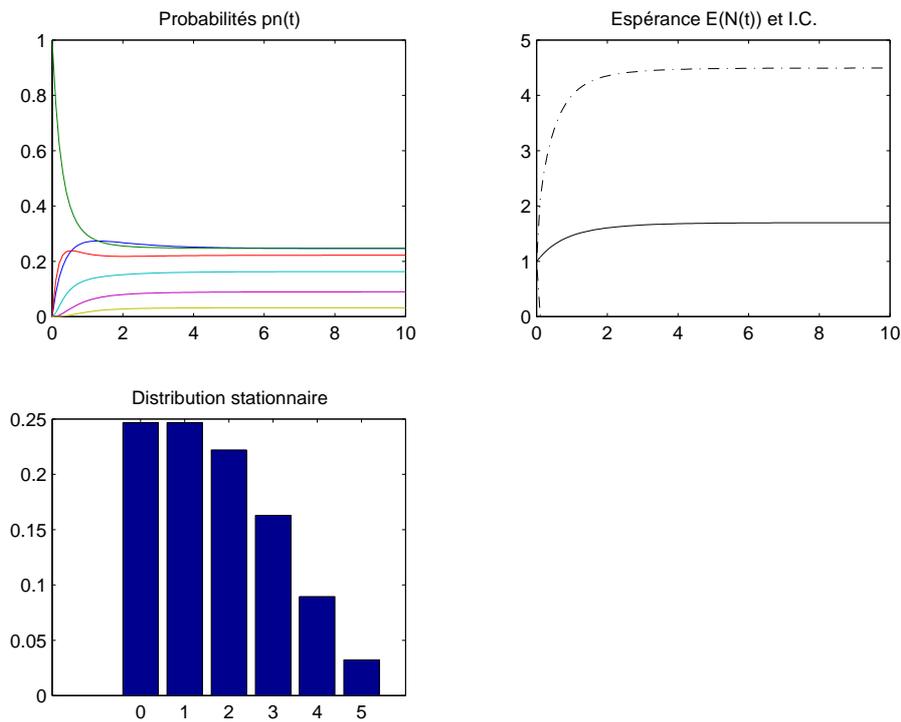


FIGURE 3.9 – Processus de naissances densité-dépendante et morts avec immigration

Si on choisit les paramètres suivants : $n_0 = 1, n_{\max} = 5, \lambda = 1, \mu = 1, \gamma = 1$, on obtient

$$R = \begin{pmatrix} -1 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 1 & -2.8 & 1.8 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 2 & -4.2 & 2.2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 3 & -5.2 & 2.2 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 4 & -5.8 & 1.8 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 5 & -5 \end{pmatrix}$$

La figure 3.9 donne l'évolution de $p_n(t)$. Il n'y a pas d'état absorbant, la chaîne est irréductible à espace d'état finie, elle possède donc une unique distribution stationnaire qui est :

$$\pi = [0.247 \quad 0.247 \quad 0.22 \quad 0.16 \quad 0.09 \quad 0.03]$$

Chapitre 4

Estimation des paramètres

Une fois le modèle posé, on s'intéresse à l'estimation des paramètres du modèle.

4.1 Approche Naive

La première méthode consiste à utiliser un modèle de régression linéaire et à estimer les paramètres du modèle par la méthode des moindres carrés.

4.1.1 Processus de Poisson.

On a vu que l'espérance de $N(t)$ est une fonction linéaire du temps : $\mathbb{E}[N(t)] = \lambda t$. On peut poser le modèle de régression suivant :

$$N(t) = \lambda t + \varepsilon(t)$$

Ainsi en régressant $N(t)$ par le temps, on obtient une estimation de λ .

4.1.2 Processus de naissances et processus de morts.

Dans ces deux modèles, l'espérance est une fonction exponentielle du temps et donc qu'une transformation logarithmique la ramène à une fonction linéaire :

$$\begin{array}{ll} \text{processus de naissances :} & \ln \{\mathbb{E}[N(t)]\} = \ln(n_0) + \lambda t, \\ \text{processus de morts :} & \ln \{\mathbb{E}[N(t)]\} = \ln(n_0) - \mu t. \end{array}$$

On peut donc assez facilement estimer les paramètres n_0 et λ (ou μ) par une régression linéaire du logarithme de l'effectif sur le temps.

4.2 Estimation directe par la méthode du maximum de vraisemblance

4.2.1 Cas général.

On s'intéresse à la trajectoire d'un processus quelconque sur $[0, T]$, $\{N(t), 0 \leq t \leq T\}$. En reprenant la vision markovienne de ce processus donnée dans la section 3.4, la trajectoire est entièrement décrite par les comptages N_i et les durées entre deux événements successifs $T_i - T_{i-1}$ que l'on note X_{i-1} . Ainsi toute l'information dont on doit disposer est portée par l'ensemble des couples (N_i, X_i) . C'est ce qu'on appelle la *statistique exhaustive*.

On suppose ici que M événements sont survenus entre 0 et T . La vraisemblance de la trajectoire s'écrit

$$V = V(\{N(t), 0 \leq t \leq T\}) = V((N_1, X_0), \dots, (N_M, X_{M-1}), (N(t), T - T_M))$$

D'après ce qu'on a vu,

- les variables N_i et X_{i-1} dépendent uniquement de N_{i-1} (sauf pour le processus de Poisson où X_{i-1} ne dépend pas de N_{i-1}),
- les variables $X_i|N_i$ sont indépendantes entre elles.

Donc la vraisemblance s'écrit

$$V = \prod_{i=1}^M f(X_{i-1}|N_i)P(N_i|N_{i-1}) \times P_S(T - T_M|N_M)$$

où P_S est ce qu'on appelle la probabilité de survie : c'est la probabilité qu'aucun événement survienne sur l'intervalle de temps considéré, ici $[T_M, T]$.

4.2.2 Les différents processus étudiés.

On écrit pour chacun des processus la vraisemblance et on donne les estimateurs du maximum de vraisemblance des paramètres.

Processus de Poisson.

Pour ce processus homogène, on obtient

$$\begin{aligned} V &= \lambda e^{-\lambda X_0} \times \lambda e^{-\lambda X_1} \times \dots \times \lambda e^{-\lambda X_{M-1}} \\ &\times \Pr \{ \text{''aucun événement entre } T_M \text{ et } T'' \} \\ &= \lambda^M e^{-\lambda \sum_{i=1}^M X_{i-1}} e^{-\lambda(T-T_M)} \\ &= \lambda^M e^{-\lambda T} \end{aligned}$$

La log-vraisemblance s'écrit alors

$$\log V = M \log \lambda - \lambda T$$

L'estimateur du maximum de vraisemblance est obtenu en annulant la dérivée de la log-vraisemblance :

$$\frac{M}{\lambda} - T = 0$$

On obtient donc que $\lambda = M/T$ où M est le nombre d'événements sur $[0, T]$, c'est-à-dire $N(t)$ dans un processus de Poisson. L'estimateur du maximum de vraisemblance de λ est donc

$$\hat{\lambda} = \frac{N(t)}{T}.$$

C'est un estimateur sans biais puisque $\mathbb{E}[N(t)] = \lambda$. Cet estimateur n'a pas une forme surprenante. En effet, on a vu que λ s'interprétait comme le nombre moyen d'événements survenus en une unité de temps.

Processus de naissances.

La différence avec le processus de Poisson est que la loi des durée entre deux événements successifs dépend de la taille de la population. On obtient la vraisemblance suivante :

$$\begin{aligned} V &= \lambda N_0 e^{-\lambda X_0 N_0} \times \lambda N_1 e^{-\lambda X_1 N_1} \times \dots \times \lambda (M-1) e^{-\lambda X_{N_0+M-1} (N_0+M-1)} e^{-\lambda (T-T_M) (N_0+M)} \\ &= \lambda^M \prod_{i=0}^{M-1} N_i e^{-\lambda (X_i N_i)} e^{-\lambda (T-T_M) (N_0+M)} \end{aligned}$$

Or dans un processus de naissances, si la taille de la population initiale est $N_0 = n_0$, on a que $N_i = n_0 + i$. La log-vraisemblance s'écrit alors :

$$\log V = M \log \lambda - \lambda n_0 T - \lambda \sum_{i=1}^M (T - T_i) + \text{Cste}$$

avec $T_0 = 0$. L'estimateur du maximum de vraisemblance est :

$$\hat{\lambda} = \frac{N(t) - n_0}{n_0 T + \sum_{i=1}^{N(t)-n_0} (T - T_i)}$$

On peut donner une interprétation simple de cet estimateur : c'est le rapport entre le nombre d'événements qui surviennent sur l'intervalle $[0, T]$ et la durée de vie totale des $N(t)$ individus. Dans un processus de naissances, on a en effet n_0 individus qui vivent sur l'intervalle $[0, T]$ donc pendant une durée T , 1 individu qui vit sur $[T_1, T]$ donc pendant une durée $T - T_1$, etc ..., et 1 individu qui vit pendant $T - T_M$.

Processus de morts.

La vraisemblance du processus de morts est analogue à celle du processus de naissances sauf que le taux de naissances λ est remplacé par un taux de morts μ et que la population

décroît, c'est-à-dire que $N_i = n_0 - i$. La log-vraisemblance d'un processus de morts est donc :

$$\begin{aligned}\log V &= M \log \mu - \mu n_0 T_M + \mu \sum_{i=0}^{M-1} (T_{i+1} - T_i) - \mu(n_0 - M)(T - T_M) + \text{Cste} \\ &= M \log \mu - \mu \sum_{i=1}^M T_i - \mu(n_0 - M)T + \text{Cste}\end{aligned}$$

D'où l'estimateur du maximum de vraisemblance de μ :

$$\hat{\mu} = \frac{n_0 - N(t)}{N(t)T + \sum_{i=1}^{n_0 - N(t)} T_i}$$

Comme pour l'estimateur de μ , $\hat{\mu}$ correspond au rapport entre le nombre de morts survenues entre 0 et T et la durée totale de vie des individus ($n_0 + M = N(t)$) sont encore en vie à T , 1 a vécu de 0 à T_1 , etc ..., 1 à vécu de T_{M-1} à T_M).

Processus de naissances et morts.

Dans le cas où les taux de naissances et morts ne dépendent pas de la taille de la population ($\lambda(n) = \lambda$ et $\mu(n) = \mu$), la vraisemblance s'écrit :

$$V = \prod_{i=0}^{M-1} (\lambda + \mu) N_i e^{-(\lambda + \mu) N_i X_i} \times e^{-(\lambda + \mu) N_M (T - T_M)} \times \prod_{\text{Nb nais}} \frac{\lambda}{\lambda + \mu} \times \prod_{\text{Nb morts}} \frac{\mu}{\lambda + \mu}$$

Le premier terme de ce produit concerne la loi des durées entre les événements, le second terme est la probabilité qu'il n'y ait pas d'événements entre T_M et T , le troisième concerne la probabilité qu'il y ait "Nb nais" naissances et le dernier la probabilité qu'il y ait "Nb morts" morts. Comme on a supposé ici que les taux de naissances et de morts ne dépendaient pas de l'effectif, il en est de même pour les probabilités d'avoir une naissance ou une mort. Par contre, si ce n'est plus le cas, il faut prendre en compte les effectifs N_i pour chaque probabilité!

Comme Nb nais + Nb morts = M , l'expression de la log-vraisemblance se simplifie :

$$\log -V = -(\lambda + \mu) \left(\sum_{i=0}^{M-1} N_i X_i + N_M (T - T_M) \right) + \text{Nb nais} \log \lambda + \text{Nb morts} \log \mu$$

En dérivant par rapport à λ , on obtient

$$-\sum_{i=0}^{M-1} N_i X_i + N_M (T - T_M) + \frac{\text{Nb nais}}{\lambda} = 0,$$

c'est-à-dire que

$$\hat{\lambda} = \frac{\text{Nb nais}}{\sum_{i=0}^{M-1} N_i X_i + N_M(T - T_M)}$$

De la même façon,

$$\hat{\mu} = \frac{\text{Nb morts}}{\sum_{i=0}^{M-1} N_i X_i + N_M(T - T_M)}$$

Ils représentent donc le nombre de naissances (respectivement de morts) sur le nombre de vie totale des individus sur $[0, T]$.

4.3 Comparaison des deux approches

Le modèle de régression fait l'hypothèse que les erreurs sont issues d'une distribution gaussienne de moyenne nulle et de variance homogène. Or il est clair que dans les modèles de régression considérés ici, la variance des erreurs n'est pas homogène. Par exemple, pour le processus de Poisson, la variance de $N(t)$ est λt . Pour pouvoir utiliser ce modèle et estimer les paramètres, il faudra donc stabiliser la variance en passant au logarithme par exemple.

L'utilisation massive de la régression pour l'estimation des paramètres tient dans le fait que la connaissance précise de tous les instants de sauts n'est pas nécessaire, ce qui n'est pas le cas de l'approche directe. En effet, pour la régression, la seule connaissance des effectifs en certaines dates suffit. Et en pratique, l'expérimentateur possède rarement tous les instants d'arrivées des événements.

On peut de plus s'intéresser à la taille initiale de la population, soit n_0 . Par l'approche directe, cette quantité n'est clairement plus inconnue. En effet, il faut connaître tous les instants d'arrivée des événements, donc on en déduit n_0 . Puisque ce n'est pas le cas pour l'approche par régression, on peut obtenir facilement une estimation de n_0 . Par exemple, pour le processus de naissances ou de morts, le logarithme de cette quantité n'est autre que la constante de la droite de régression (après passage au logarithme).

Bibliographie

- [1] S. Karlin, (69), *Initiation aux processus stochastiques*, Dunod.
- [2] E. Renshaw, (91), *Modelling biological populations in space and time*, Cambridge University Press
- [3] A. Hillion, (86), *Théorie mathématique des populations*, P.U.F., col. Que-sais-je ?

4.4 Annexes

4.4.1 Propriétés de la loi exponentielle

Loi conditionnelle. On peut remarquer que

$$\begin{aligned}\Pr\{T > s+t \mid T > s\} &= \frac{\Pr\{T > s+t, T > s\}}{\Pr\{T > s\}} = \frac{\Pr\{T > s+t\}}{\Pr\{T > s\}} \\ &= \frac{e^{-\lambda(t+s)}}{e^{-\lambda s}} = e^{-\lambda t} = \Pr\{T > t\}.\end{aligned}$$

Conséquence. La propriété précédente est à l'origine du paradoxe suivant : si un usager attend un bus d'une ligne sur laquelle les passages sont poissonniens, la loi (et donc notamment l'espérance) du temps d'attente reste constante au cours du temps. En d'autres termes, si les bus passent en moyenne toutes les 10 minutes et que cet usager a déjà attendu 7 minutes, l'espérance du temps qui lui reste à attendre est de ... 10 minutes !

$$\mathbb{E}(T) = \mathbb{E}(T - t \mid T > t) \equiv \frac{1}{\lambda}.$$

Loi de l'inf de deux variables exponentielles. Soient X et Y deux variables exponentielles indépendantes de paramètres respectifs λ et μ :

$$X \sim \mathcal{E}(\lambda), \quad Y \sim \mathcal{E}(\mu), \quad (X, Y) \text{ indépendants};$$

soit Z la plus petite de ces deux variables

$$Z = \inf(X, Y),$$

on a

$$\begin{aligned}(i) \quad & Z \sim \mathcal{E}(\lambda + \mu); \\ (ii) \quad & \Pr\{Z = X\} = \frac{\lambda}{\lambda + \mu}, \quad \Pr\{Z = Y\} = \frac{\mu}{\lambda + \mu}.\end{aligned}$$

Démonstration.

$$(i) \quad \text{On a } \Pr\{Z > z\} = \Pr\{X > z, Y > Z\} = \Pr\{X > z\} \Pr\{Y > Z\} = e^{-\lambda z} e^{-\mu z} = e^{-(\lambda + \mu)z}.$$

$$(ii) \quad \text{On a } \Pr\{Z = X\} = \Pr\{X < Y\} = \int_0^{+\infty} f_X(x) \Pr\{Y > x\} dx = \int_0^{+\infty} \lambda e^{-\lambda x} e^{-\mu x} dx = \int_0^{+\infty} \lambda e^{-(\lambda + \mu)x} dx = \frac{\lambda}{\lambda + \mu}; \text{ l'autre résultat s'obtient par symétrie. } \blacksquare$$

4.4.2 Loi binomiale négative

Définition. La loi binomiale négative de paramètres n et p ,

$$\mathcal{BN}(n, p),$$

est la loi du nombre d'essais nécessaires pour observer n fois un événement de probabilité p . Si on note X la variable aléatoire représentant ce nombre d'essais,

$$\Pr\{X = k\} = \binom{n-1}{k-1} p^n (1-p)^{k-n} \quad \text{pour } k = n, n+1, \dots, \infty$$

X admet comme espérance et variance :

$$\mathbb{E}[X] = \frac{n}{p} \quad \mathbb{V}[X] = \frac{n(1-p)}{p}$$

Propriété. La loi binomiale négative de paramètres n et p est la loi de la somme de n lois géométriques indépendantes, où rappelons que la loi géométrique est la loi du nombre d'essais nécessaires pour voir apparaître un événement de probabilité p :

$$\Pr\{X = k\} = p(1-p)^{k-1}$$