



**HAL**  
open science

# Processus de branchement, génétique des populations et généalogies aléatoires

Amaury Lambert

► **To cite this version:**

Amaury Lambert. Processus de branchement, génétique des populations et généalogies aléatoires. Mathématiques [math]. Université Pierre et Marie Curie - Paris VI, 2007. tel-00252415

**HAL Id: tel-00252415**

**<https://theses.hal.science/tel-00252415v1>**

Submitted on 12 Feb 2008

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

UNIVERSITÉ PARIS 6 « PIERRE ET MARIE CURIE »

HABILITATION À DIRIGER DES RECHERCHES

*Discipline* : Mathématiques

présentée et soutenue publiquement  
par

**Amaury LAMBERT**

le 14 décembre 2007

*Titre* :

PROCESSUS DE BRANCHEMENT,  
GÉNÉTIQUE DES POPULATIONS ET GÉNÉALOGIES ALÉATOIRES

*Jury* :

Brigitte CHAUVIN }  
(Richard DURRETT) } *rapporteurs*  
Peter JAGERS }

Jean BERTOIN }  
Jean-François LE GALL } *examineurs*  
Sylvie MÉLÉARD }  
Alain ROUAULT }



Dédicacer et remercier sont des exercices qui requièrent d'y mettre un peu de son cœur à nu ; il m'aurait été impossible de le faire sans confesser çà et là certaines dispositions d'esprit construites en grande partie au cours des sept années qui me séparent du doctorat, au gré des rencontres, des lectures, des actions collectives. Que le lecteur me pardonne cette licence, qu'il se sente libre de juger mes propos déplacés, agaçants ou scandaleux, mais qu'il n'en ressente nulle offense, qu'il n'y voie que l'expression sincère de quelques sentiments, aussi virulents qu'il puisse parfois les trouver. Inspirer le dédain, au pire, et au mieux susciter le débat, l'émotion peut-être, je souhaite tout, tout sauf provoquer, accuser ou blesser.

A.L.



*Le quotidien prend vite un goût d'opium, tout spécialement dans la recherche, où il se consume dans la contemplation enivrante et solitaire des beautés abstraites, et il faut alors se faire violence pour affronter celle qui sévit au dehors.*

*Parce que la cruauté de certains régimes n'est pas un blanc-seing pour le nôtre, dont nous ne devons pas oublier qu'il vit de la vindicte populiste à laquelle il livre les fonctionnaires, les contestataires, les pauvres et les étrangers, légiférant contre eux sans relâche et se nourrissant de la résignation du plus grand nombre, de la complicité des nantis, de l'opportunisme des intellectuels et de la myopie complaisante, voire de la collusion affichée des journalistes, je veux dédier ce mémoire...*

*...à toutes les victimes du retour à l'ordre moral, de l'acharnement répressif contre l'insoumission politique, des faux témoignages policiers impunis, de l'incurie et de l'arbitraire de la justice quand la politique du chiffre la rend expéditive, et de l'humiliation carcérale;*

*...à toutes les victimes de ce concept sulfureux que la machine à expulser nomme « identité nationale », aux réfugiés traqués par les C.R.S. du Nord-Pas de Calais qui les débusquent de leurs abris de fortune pour les rouer de coups, voler leurs chaussures et gazer leurs couvertures, aux sans-papiers raflés dans les stations de métro et les quartiers populaires de Paris spécialement bouclés à cette fin, aux familles dévastées par l'expulsion d'un des leurs, menotté, voire bâillonné, et la plupart du temps privé d'argent et de bagages, aux demandeurs d'asile déboutés ici puis assassinés là-bas, quelques mois après l'atterrissage de l'avion Air France qui les rendait à leurs bourreaux, à Ricardo Barrientos, Argentin de 52 ans, et Getu Hagos Mariame, Somalien de 24 ans, morts respectivement le 30 décembre 2002 et le 18 janvier 2003, tous deux aux mains de la police française, à bord d'un avion Air France;*

*...à tous les détenus des prisons de mon pays, tant il est vrai que l'enfermement est toujours une torture morale;*

*...à toutes celles et tous ceux, enfin, qui continuent à lutter malgré les intimidations, quand ce n'est pas la menace même de l'enfermement ou de l'éloignement.*



## Avant–Propos

Avant de vous laisser lire les maths<sup>1</sup>, et avant même de vous exprimer, avec une délectation avouée, ma reconnaissance, il me faut commencer par cet

**Exorde expiatoire.** Loin de mes croyances sont l'idéologie du mérite justement récompensé et le mythe inoxydable des grands destins, tant il est vrai que le métier de chercheur, comme bien d'autres, s'exerce dans des conditions d'une disparité qui confine parfois au scandale. Alors, comme il m'est aussi agréable de me réjouir pour de bonnes raisons qu'il m'est insupportable de le faire pour de mauvaises, je tiens ici à vous dire lesquelles.

Je ne me réjouis pas, d'abord, parce que je pense à ces étudiants en sciences humaines et sociales qui se ruinent la santé à rédiger des thèses qu'à mon âge ils terminent à peine ; parce que je connais bien la maturité scientifique, l'exigence intellectuelle (et la liste de publications !) de certains jeunes docteurs de toutes disciplines qui alignent pourtant les contrats précaires, et ne comprennent pas qu'on leur parle d'améliorer « l'attractivité des carrières scientifiques » quand ils accepteraient un poste permanent sans conditions ; et parce que je vois ces collègues de petites universités dont la créativité étouffe sous les charges d'administration et d'enseignement, dont le budget dépasse tout juste les frais d'inscription des conférences, et qu'on couvre d'opprobre parce qu'ils ne publient pas assez.

Je ne me réjouis pas non plus qu'aujourd'hui encore, ce soit un homme, blanc, de famille aisée et cultivée, en un mot un « héritier », qui s'apprête à entrer dans le sanctuaire feutré des titulaires du « plus haut des diplômes français ». Je ne me réjouis pas qu'il faille être comme moi un « épargné » pour avoir une bonne chance de l'obtenir, car je pense être autant redevable à ma santé, à mes présavoirs, à mon sexe, à ma discipline et à mes filiation et affiliation académiques, qu'à ma vivacité ou à ma pugnacité —et que prétendre le contraire serait quand même jeter quarante ans de sociologie française aux orties.

Je me réjouis encore moins que les diplômes ne servent seulement à qualifier ceux qui les ont, mais aussi, malheureusement, à disqualifier ceux qui ne les ont pas.

Mais parce que la profondeur et la qualité de ce que les femmes et les hommes sont capables d'écrire ne sont pas l'apanage intemporel de certains élus —contrairement à la conception ordinaire qu'ont les technocrates de ce qu'ils appellent « l'excellence »— mais le fruit sublime, rare et fragile de rencontres fugaces et éternellement recommencées, je suis aujourd'hui infiniment reconnaissant.

J'entends pourtant certains m'enjoindre de ne pas boudier mon plaisir, quand ce serait pour ne pas ternir le leur, m'intimer de reconnaître objectivement mes propres mérites, voire me reprocher de chercher à me distinguer par un *confiteor* fleurant son bouquet de narcisses. Et je

---

<sup>1</sup>mais rien ne vous y oblige



## II

ne saurais leur donner tort... Mais je ne voulais pas qu'avant de nous livrer à ce rituel de l'introspection, dont je serai bien le dernier à renier la double et nécessaire fonction de renforcement du groupe et de jubilation collective, je me rende coupable de ne pas voir ce que ce diplôme, je n'ose, donc, parler d'accomplissement personnel, doit à ma naissance et à mes connaissances. Mes premiers remerciements vont donc à ma famille, les seconds à mes collègues et amis. Je ne développerai ici que ce dernier point.

À vous six, illustres membres de ce jury, Brigitte Chauvin, Peter Jagers (je commence par vous qui avez pris la patience de rapporter ce mémoire, ainsi que Richard Durrett ; thanks for your time, Rick, in case you ever read these lines), Jean Bertoin, Jean-François Le Gall, Sylvie Méléard, Alain Rouault, à vous six dont je suis en quelque sorte un descendant spirituel —si vous l'acceptez— j'adresse mon admiration et ma gratitude les plus sincères, pas seulement parce que votre présence m'honore, mais par-dessus tout parce que vous êtes, tous les six et en dépit de votre « importance », d'un si grand dévouement et d'une si grande gentillesse. En plus d'un honneur, c'est un vrai plaisir de vous avoir aujourd'hui parmi nous.

Je mentionne immédiatement Régis Ferrière, qui est mon hôte depuis septembre 2001 au laboratoire d'écologie de Paris 6 et de l'École Normale, et dont le large sourire est pour quelque chose dans l'ambiance de fête qui règne au sein de notre équipe d'écologie et évolution mathématiques. Il m'a d'abord protégé des données statistiques qui accouraient, moi qui ne savais alors pas ce qu'est une analyse de variance, m'a légué quelques bonnes ficelles, et, surtout, me voyant un peu seul au milieu des systèmes dynamiques, est parti à la recherche d'une camarade de jeux probabiliste. Et non des moindres, puisqu'il a réussi à attirer une certaine Sylvie Méléard, dont l'esprit combatif et incroyablement rompu au dialogue interdisciplinaire a pu par la suite, malgré des épreuves de toute première catégorie, jeter les bases d'une théorie stochastique de la dynamique adaptative.

En fait, au moment où Sylvie et Régis ont débuté ce premier groupe de travail mathématique sur l'évolution des populations structurées, je me débattais dans mon coin pour ne pas rester un tireur isolé, arc-bouté sur des problèmes trop difficiles, avec pour unique consolation l'espoir vain de les avoir résolus seul, poursuivi par une timidité absurde m'empêchant de prendre les conseils de mes pairs —timidité vestigiale héritée de l'étudiant du fond de la classe que j'étais— et pétrifié à l'idée de devenir, version académique de l'ostracisme ordinaire, un « mauvais chercheur ». Vous aurez d'ailleurs sûrement remarqué, chères consœurs, chers confrères, que cette figure de la relégation dépasse les frontières de notre (tout) petit monde : combien de fois nos amis, qui ne savent pourtant pas grand chose de notre activité scientifique, ont-ils éprouvé le besoin, en nous présentant comme un chercheur, de préciser « oui mais attention, un *bon* chercheur » ? C'est-à-dire un chercheur qui trouve (car il paraîtrait qu'on en cherche) ?

Fin de l'aparté, revenons à Sylvie. Merci à elle de m'avoir sorti de ma tanière en répondant à mes questions stupides, en me faisant rapporter des papiers, en me présentant des collaborateurs d'ici et d'ailleurs. Et finalement en me rappelant que l'habilitation, cela n'arrive pas qu'aux autres. Autant dire que sans elle nous ne serions pas ensemble aujourd'hui le sourire aux lèvres et l'œil pétillant.

Et bien entendu sans mes autres co-auteurs non plus, qui sont aussi des amis, et dont j'espère continuer toute ma vie à apprendre. Tout spécialement, je ne saurais dire à quel point j'apprécie d'échanger avec Nicolas Champagnat.

Il faut s'imaginer aussi qu'être mathématicien dans un laboratoire de biologie n'est pas forcément une sinécure. C'est d'abord tout un système de valeurs qui est remis en cause : l'exigence de rigueur, le goût de la solution élégante et de la formule explicite, le traitement exhaustif des cas particuliers sont un peu délaissés au profit de l'efficacité, de la clarté de l'exposé et de l'intelligibilité de l'interprétation ; la précarité est un mal si ordinaire qu'on ne s'en étonne plus ; les rires sonores sont de mise dans les couloirs ; l'enseignement concerne assez peu les chercheurs, bien plus nombreux qu'en mathématiques, et partant, passe pour une activité plus ou moins accessoire ; la dictature du facteur d'impact des revues scientifiques déprécie la valeur apparente des journaux mathématiques, dont la diffusion est plus confidentielle ; enfin, lorsqu'elle est faite, la distinction entre probabilités et statistiques reste assez floue...

Quand après un effort pédagogique soutenu, vos collègues finissent par saisir cette distinction, le dialogue ne s'établit pas tout de suite. Surtout quand vous ne comprenez rien à la gastrulation, ni à la sélection de parentèle, ni à la parthénogénèse, que vous ne voyez pas de différence entre sexué, dioïque et diploïde, ni de rapport entre la théorie des jeux et l'origine de la multicellularité, et qu'il vous faut enseigner les gradients latitudinaux de diversité spécifique, la théorie du soma jetable et la spéciation chez les angiospermes (non, ça c'est pas vrai). Je peux vous dire que dans ce genre de situation, vous êtes bien content de trouver un Andy Gonzalez, ainsi qu'un Thomas Tully, un Guillaume Chapron et un Jean-François Le Galliard, pour vous épilucher les concepts subtils que l'observation de la vie a suscités.

Quant aux pays mathématique de la biologie des populations, il y vit deux sortes de personnes. Celles pour qui les populations sont de taille variable et composées d'individus, et celles pour qui elles sont de taille constante et composées de séquences ADN. Parmi les premières, j'ai eu la chance, grâce à Christine Jacob, de rencontrer Peter Jagers, homme de lettres, fin gourmet et insurpassable amphitryon, ainsi que ses bons vivants d'invités, dont les russophones Fima Klebaner, Serik Sagitov et Vladimir Vatutin. Beaucoup parmi les secondes que je connais m'ont été présentées par Frantz Depaulis. Et c'est avec Michaël Blum, Olivier François et Alexandre Sibert que je partage à la fois les discussions les plus enrichissantes et les plus franches rigolades.

Je veux enfin, en ce qui risque d'apparaître bientôt comme une double litote, dire publiquement mon affection (et d'une) à quelques personnes (et de deux) :

À tous les membres de l'équipe d'écologie et évolution mathématiques et à ceux du réseau « modèles aléatoires pour l'évolution du vivant », dont les réunions me procurent une authentique joie, oui, une joie toujours renouvelée ; et à ceux des deux laboratoires d'écologie de l'ENS, dont Sophie Gargan, anciennement Nathalie Guillory et Marie-Bernadette Tesson, avec qui faire équipe simplifie bien des choses ;

À tous mes amis sans la moindre exception, vous tous, mes chers amis, dont les voix, les mains, les rires et les étreintes sont ce qui me rattache à la vie ; à Léonie Hatoumata Simaga en particulier, pour tout ce qu'elle est, et parce qu'elle a 29 ans aujourd'hui ;

À Maria-Emilia, Raúl, Paula, Gabriela, Pablo, Gerónimo, Victor, Juan-Carlos, Ricardo, Guadalupe, et à quelques autres amis mexicains, mais aussi à tous les Mexicains anonymes, à leur regard mélancolique dont on ne sait pas très bien s'il va se faire sourire ou sanglot, à cette lucidité mêlée d'espérance qu'ont les enfants trop mûrs, à la prévenance et à l'indulgence qu'ils réservent à leurs semblables, à la simplicité rassurante d'un « *¿ Pues, quién sabe ?* » dit en

## IV

haussant les épaules et en écarquillant les yeux, à la complicité mi-affectueuse mi-goguenarde d'un « *jY tú güero!* » lancé dans un sourire lumineux, à cet humour un rien gaulois de ceux que l'adversité n'a pas soumis, à ceux qui s'excusant par avance de leur curiosité, jettent leur question comme pour s'en débarrasser, à ceux qui s'adressent à vous comme à l'ami exilé enfin de retour, et à la douce vitalité de ceux que la mort n'effraie pas car ils vivent avec elle ;

Aux habitués de chez Youcef, le café polyglotte dont la fermeture (estivale) est une vraie tristesse, à sa superbe équipe (Maryline, Mangala, et anciennement Kosseïla) et à son gérant éponyme, lui qui est devenu en quelques années le meilleur ami de tout le quartier Ulm–Gay-Lussac, et l'un des miens en particulier, et dont l'extraordinaire générosité nous a donné les fêtes, les engueulades et les rigolades les plus truculentes. Merci à toi mon ami, que Dieu bénisse tes parents ! *Thanmirthik ayemdakliw, adhyarhem rabi lwaldinik!* dirait-on en Kabylie ;

Enfin, aux *compañeras* et aux *compañeros*, qui se reconnaîtront vite, de la merveilleuse association Autremonde, des jeunes chercheurs contre la précarité, du collectif anti-expulsions, du collectif anti-cpe de l'ENS, et du réseau éducation sans frontières, à toutes celles et tous ceux qui savent la tension des assemblées générales chauffées à blanc, les longues heures à rédiger les tracts et à peindre les calicots, le silence concentré et angoissant de l'attente avant l'occupation, le plaisir du café partagé quand le froid ronge les os ou que la pluie les glace, la surprise exaltante du murmure qui enflé lorsque les foules se sont donné rendez-vous comme en un pacte immense, la voix cassée à marteler les slogans qui vous sourdent des entrailles, la peur animale des boucliers et des matraques, la haine muette que provoquent leurs coups, l'enthousiasme que la détermination et le courage physique inspirent, la rage inutile contre l'ignorante arrogance des politiques, le sadisme des flics, le cynisme des procureurs ou l'inclémence des juges, l'exultation bienfaisante des petites victoires —car toutes le sont— et la reconnaissance fraternelle envers ceux qui sont restés tard et dont on sait qu'ils reviendront bientôt.

Paris, le 14 décembre 2007.



# Table des matières

|  |           |
|--|-----------|
| <b>Présentation</b>  | <b>1</b>  |
| <b>1 Génétique des Populations Mathématique</b>                            | <b>13</b> |
| 1.1 Le processus de branchement logistique (#5)                            | 14        |
| 1.2 Probabilités de fixation pour diffusions de Feller en interaction (#6) | 15        |
| 1.3 La diffusion canonique de la dynamique adaptative (#7)                 | 16        |
| <b>2 Quasi-stationnarité et <math>h</math>-transformées</b>                | <b>21</b> |
| 2.1 Processus de Lévy confiné dans un intervalle (#1)                      | 22        |
| 2.2 Quasi-stationnarité et CB-processus (#8)                               | 23        |
| 2.3 Quasi-stationnarité et diffusions de Feller généralisées (#12)         | 24        |
| <b>3 CB-Processus et Processus de Lévy</b>                                 | <b>26</b> |
| 3.1 La généalogie des CB-processus avec immigration (#3)                   | 26        |
| 3.2 Arbres de ramification (#13)   | 27        |
| 3.3 Preuve(s) de la représentation de Lamperti (#16)                       | 30        |
| <b>4 Coalescence</b>   | <b>32</b> |
| 4.1 Ensembles régénératifs emboîtés (#2)                                   | 33        |
| 4.2 Temps de coalescence pour le CB-processus (#4)                         | 34        |
| 4.3 Coalescents tronqués en génétique des populations (#9)                 | 35        |
| 4.4 Bonus  | 36        |
| 4.4.1 Coalescent de Kingman et fragmentation lente (#5)                    | 36        |
| 4.4.2 Le processus ponctuel de coalescence (#13)                           | 36        |
| <b>5 Écologie Théorique et Biologie de la Conservation</b>                 | <b>39</b> |
| 5.1 Fécondité des animaux à soin parental (#11)                            | 39        |
| 5.2 Impact du braconnage chez les grands félins (#14)                      | 39        |
| 5.3 Invasion par un ingénieur écologique (#15)                             | 40        |
| <b>A Processus de Lévy</b>   | <b>42</b> |
| <b>B CB-Processus</b>  | <b>44</b> |
| <b>Références</b>  | <b>46</b> |
| <b>Liste des travaux</b>   | <b>54</b> |

# Présentation

Depuis la dynamique et la génétique des populations jusqu'à la modélisation de l'évolution, en passant par l'étude fine des généalogies aléatoires, l'axe principal de mon travail de recherche est la *modélisation probabiliste en biologie des populations*. Le dénominateur commun de ces recherches est le *processus de branchement*.

Il y a une manière relativement cohérente, et technique, de classer mes travaux en thèmes de recherche :

1. génétique des populations et dynamique adaptative
2. quasi-stationnarité et transformées harmoniques de Doob
3. processus de branchement à espace d'états continu et liens avec les processus de Lévy
4. étude de la coalescence
5. applications des mathématiques à l'écologie théorique et à la biologie de la conservation.

Chacun de ces thèmes fait l'objet d'un *chapitre*. Chaque chapitre est découpé en *sections*, et chaque section est consacrée à la description d'un *article*, publié ou soumis. Le titre de chaque section est agrémenté d'un numéro entre parenthèses précédé du signe #, faisant référence à la *liste des travaux* figurant à la toute fin du présent mémoire.

Les développements qui sont faits dans la suite reposent souvent sur une connaissance fine des *processus de Lévy*, ainsi que des *processus de branchement à espace d'états continu*, appelés en anglais « continuous-state branching processes », et notés pour cette raison *CB-processus*. Les premiers sont l'équivalent continu des *marches aléatoires* et les seconds, des *processus de Bienaymé–Galton–Watson* (BGW). Les processus de Lévy sans sauts négatifs sont caractérisés par leur *exposant de Laplace*  $\psi$  qui est une fonction réelle convexe définie sur  $[0, \infty)$ . Les CB-processus sont en correspondance biunivoque avec les processus de Lévy sans sauts négatifs [22] (via diverses transformations, dont la plus connue est un ralentissement aléatoire du temps appelé transformation de Lamperti [92]), si bien qu'on les note  $CB(\psi)$ , où  $\psi$  est l'exposant de Laplace du processus de Lévy associé, appelé pour l'occasion *mécanisme de branchement*.

Pour des ouvrages sur les processus de Lévy, on pourra consulter [9, 90, 117]. Pour les processus de branchement, voir [3, 4, 69, 74] ou les plus récents [42, 65, 80]. À chacune de ces deux classes d'objets est consacrée une *Annexe* rassemblant quelques prérequis.

Collaborer avec des biologistes requiert toujours un apprentissage et un effort de dialogue assez exigeants. Mes propres collaborations (génétique des populations, écologie théorique, biologie de la conservation) sont décrites précisément dans le corps du mémoire (Section 4.3 et Chapitre 5), mais ne constituent qu'une partie mineure de mes recherches. Le reste de mes travaux est

présenté de façon linéaire dans la suite de cette introduction. En un sens, le fil conducteur de cette présentation est la construction d'une *génétique des populations branchantes*.

Une telle construction nécessite d'abord de modifier les arbres branchants de manière à en obtenir des versions *stationnaires*. Nous faisons cela de deux manières, en introduisant des *interactions* entre les individus, de manière à réguler la taille de la population, ou en appliquant divers *conditionnements*, au sens des *h-processus de Doob* : conditionnement du processus de Lévy associé à rester dans un intervalle, conditionnement à la non-extinction des CB-processus, ainsi que des CB-processus avec interactions, mais sous leur forme diffusion.

Nous étudions ensuite la *probabilité de fixation* d'un mutant, qui est une question centrale de la génétique des populations, mais ici dans une population branchante. En utilisant la théorie des diffusions, nous proposons un cadre unifié permettant de comparer deux modèles classiques et un modèle branchant avec interactions. Nous passons de la génétique des populations à la *dynamique adaptative*, en munissant les individus d'un trait quantitatif soumis à de possibles mutations, et par une approche micro-macro, nous suivons l'évolution (diffusive) du trait résident.

Nous étudions enfin la généalogie associée aux CB-processus, notamment aux CB-processus avec *immigration*, dont un cas particulier est le CB-processus (sous-)critique conditionné à la non-extinction. Nous construisons des arbres branchants (dont la largeur n'est pas markovienne), dits *arbres de ramification*, sur lesquels se voient directement les deux généalogies classiques associées aux CB-processus, découvertes par J.-F. Le Gall et ses collaborateurs. Des CB-processus, puis des arbres de ramification, nous étudions la structure généalogique de façon *rétrospective*, ce qui constitue une des approches phares de la génétique des populations moderne, dite *coalescence* (voir introduction du Chapitre 4).

**Génétique vs Dynamique des populations.** Le processus de branchement constitue sans nul doute l'objet le plus naturel pour modéliser la dynamique d'une population [65]. Il se définit de manière très parcimonieuse, puisqu'il est caractérisé par la loi d'une seule variable aléatoire, qui est le nombre d'individus *per capita* laissés à la génération suivante. En dépit de sa simplicité, il suscite, aujourd'hui encore, de nombreux développements du point de vue mathématique. Même si aujourd'hui ce sont plutôt les chercheurs en écologie théorique [88] qui utilisent le processus de branchement (par exemple en biologie de la conservation, voir Chapitre 5), ce sont néanmoins les trois fondateurs de la *génétique des populations* qui, au début du XXème siècle [56, 57, 67, 68], lui ont donné un second souffle, longtemps après les travaux de Bienaymé [70], Galton et Watson [123]. Ces trois pionniers, Haldane, Fisher et Wright, cherchaient à répondre à la question suivante : dans une population composée d'individus de deux types différents, un type dit *résident*, ou sauvage, et un type dit *mutant*, quelle est la probabilité que la descendance du type mutant envahisse la population ? Le calcul de cette probabilité, dite de *fixation*, est un problème fondamental de génétique des populations, puisqu'il conditionne l'évolution de la diversité. La réponse dépend du type de modèle choisi, en particulier de l'*avantage sélectif*  $s$  du mutant. Dans le modèle primitif, les deux sous-populations de résidents et de mutants sont supposées être indépendantes et modélisées toutes deux par des processus de BGW de lois de reproduction poissonniennes, l'une de paramètre 1, et l'autre de paramètre  $1+s$ . Puisque la sous-population résidente est de type critique, son extinction se produit avec probabilité 1, et la fixation du mutant coïncide donc avec sa non-extinction, dont la probabilité est équivalente à  $2s$ , lorsque  $s$  est (positif et) proche de 0 [67]. Ce résultat, très surprenant dans une

atmosphère totalement imprégnée des théories darwinistes sur la sélection du plus apte, est un des premiers à avoir rendu compte de l'importance de la *dérive génétique*, c'est-à-dire des causes purement stochastiques des fluctuations alléliques, comparée à l'action de la sélection naturelle.

Depuis ces travaux, les généticiens des populations ont délaissé les processus de branchement au profit de modèles plus simples où la population est par hypothèse de taille constante (modèles de Cannings, de Wright–Fisher, de Moran, voir par exemple [52] ou mon cours mexicain #10). Ce sont d'ailleurs ces modèles qui ont inspiré les développements les plus récents de génétique des populations mathématique : modèles de Fleming–Viot [48], coalescent de Kingman [84] et  $\Lambda$ -coalescents [14, 110], processus de Fleming–Viot généralisés [17, 18, 19]. Toutefois, ma fascination pour la beauté simple du processus de branchement m'a poussé à m'intéresser plutôt à la génétique des populations *branchantes*. Il faut bien avouer, cependant, que les processus de branchement ont un inconvénient majeur par rapport aux modèles à taille de population constante, c'est qu'ils n'ont pas d'état stationnaire autre que l'extinction.

Si l'on veut s'attaquer à des questions de génétique des populations non triviales, on a pourtant besoin de modèles simples ayant des comportements stationnaires. Pour autant, on peut ne pas se satisfaire de l'hypothèse de taille de population constante, qui, moins qu'une hypothèse, devrait être, selon un principe de parcimonie, une approximation résultant de l'existence de stationnarité dans un modèle phénoménologique rendant compte des interactions de type écologique entre les individus. Ainsi, tout en laissant la taille de population varier aléatoirement, il nous faut empêcher le processus de branchement, ici le CB-processus, de prendre des valeurs arbitrairement grandes, ou de s'éteindre. À chacune de ces deux tâches est consacrée ci-dessous un paragraphe.

**CB-processus à croissance logistique (Section 1.1).** La première tâche a été remplie par plusieurs auteurs (voir par exemple [85] et les références qui y sont mentionnées), qui ont construit et étudié des versions diverses de ce qu'on appelle un processus de branchement *densité-dépendant*, c'est-à-dire dont la loi de reproduction dépend de la taille de la population. La façon dont j'ai voulu répondre moi-même à cette question s'est inspirée d'un objet mathématique utilisé depuis plus de 150 ans en écologie et en démographie, appelé le *modèle de croissance logistique* [34]. Il s'agit du modèle malthusien, où les taux de naissance et de mort *per capita* sont constants, mais auquel on a ajouté des morts dont le taux *per capita* est proportionnel à la taille de la population, rendant ainsi compte de la compétition pour les ressources. La taille  $Z_t$  de la population au temps  $t$  est donc la solution d'une équation différentielle du type suivant :

$$dZ_t = rZ_t dt - cZ_t^2 dt \quad t \geq 0,$$

qui possède, lorsque  $r > 0$ , un état globalement asymptotiquement stable non trivial valant  $r/c$ . Cette façon de modéliser la dynamique d'une population consiste à écrire le comportement en champ moyen d'une dynamique dont la définition même est en fait dès le départ *individuo-centrée* : chaque individu donne naissance à un taux constant et meurt à un taux *affine* en la taille de la population. Une fois cette observation faite, il n'est plus difficile de définir, en temps continu, ce que j'ai appelé le *processus de branchement logistique*, ou *LB-processus*. Ainsi, pour la population entière, les transitions de  $n$  vers  $n+k$  (naissance d'une portée de  $k$  individus) se font-elles à taux  $n\pi_k$  et les transitions de  $n$  vers  $n-1$  (mort d'un individu) à taux  $nd+cn(n-1)$ . On remarque que ce processus peut également s'interpréter comme la masse d'un *coalescent*



de Kingman (taux  $c$ ) auquel on a adjoint un processus d'érosion (taux  $d$ ) mais surtout de fragmentation (taux  $\pi_k$  par bloc, de *fragmentation* en  $k + 1$  sous-blocs).

Dans le cas où l'espace d'états est continu (c'est-à-dire la demie droite positive), le LB-processus est défini comme le changé de temps (aléatoire) d'un processus de type Ornstein–Uhlenbeck. Il est caractérisé par son mécanisme de branchement  $\psi$  (l'exposant de Laplace d'un processus de Lévy sans sauts négatifs) et son *taux de compétition*  $c > 0$ . Dans le cas où  $\psi$  est un polynôme du second degré, le LB-processus est une diffusion satisfaisant l'équation différentielle stochastique (EDS) suivante

$$dZ_t = rZ_t dt - cZ_t^2 dt + \sqrt{\sigma Z_t} dB_t \quad t \geq 0, \quad (1)$$

et baptisée *diffusion de Feller logistique* [46].

On dit que  $\psi$  vérifie la condition  $(\log L)$  lorsque la mesure de Lévy associée à  $\psi$  intègre le logarithme (et  $(L \log L)$  si elle intègre  $x \log(x)$ ), ce qui est bien entendu toujours le cas pour les diffusions.

**Théorème 1** *Tout LB-processus satisfaisant la condition  $(\log L)$  admet une loi d'entrée en  $+\infty$ .*

Ce résultat peut s'interpréter, dans le cas discret, comme une extension du théorème de Kingman, puisqu'il assure qu'à l'instar du coalescent de Kingman, un processus échangeable à coalescence rapide et fragmentation lente [8] *descend* aussi *de l'infini* (voir Sous-section 4.4.1).

Le comportement en temps long de ce processus est exposé dans la Section 1.1. Notamment, il est ergodique en l'absence de morts naturelles. Nous obtenons donc, comme nous le souhaitions, un processus de Markov qui se définit tout aussi simplement que le processus de branchement (on se donne un seul paramètre supplémentaire,  $c$ ), qui rend compte d'interactions classiques en écologie (compétition), et qui possède un état stationnaire non trivial.

**Conditionnement des CB-processus (Section 2.2).** La deuxième tâche que nous nous sommes fixés est d'empêcher le CB-processus de s'éteindre. Dans le cas surcritique, l'extinction a une probabilité strictement inférieure à 1, et conditionner à la non-extinction prend son sens habituel. Dans les cas critique et sous-critique, l'extinction a probabilité 1, et l'idée est alors de conditionner les événements  $\mathcal{F}_t$ -mesurables du processus par l'événement  $\{T > s\}$ , où  $T$  désigne le *temps d'extinction*, puis de faire tendre  $s \rightarrow \infty$ . On obtient un nouveau processus de Markov, appelé  $Q$ -processus [4], qui est le processus de branchement initial *conditionné à ne jamais s'éteindre*. Il peut aussi se définir par *transformation harmonique de Doob* du processus initial (voir introduction du Chapitre 2), ou encore comme un CB-processus avec *immigration*, ce qui fournit une décomposition en épine dorsale de l'arbre associé, ou « spine decomposition » [45, 49, 98]. Dans le cas critique, le  $Q$ -processus tend vers  $+\infty$  p.s.

Dans le cas sous-critique, on s'intéresse aussi à la limite des marginales uni-dimensionnelles au temps  $t$  du CB-processus  $Z$  conditionné par  $\{T > t\}$ . Nous montrons que cette limite existe toujours dans le cas sous-critique. Elle est appelée *distribution quasi-stationnaire de Yaglom* [128]. De manière générale, une distribution quasi-stationnaire (DQS) est une loi de probabilité  $\nu$  telle que pour tout temps  $t$  et tout borélien  $A$  de  $(0, \infty)$ ,

$$\mathbb{P}_\nu(Z_t \in A \mid T > t) = \nu(A).$$

Soit  $-\rho < 0$  le paramètre malthusien du CB-processus sous-critique  $Z$ .

**Théorème 2** *Les DQS de  $Z$  forment une suite  $(\nu_\lambda)$  stochastiquement décroissante indicée par  $\lambda \in (0, \rho]$ . La DQS  $\nu_\rho$  est la distribution quasi-stationnaire de Yaglom. Les assertions suivantes sont équivalentes :*

- (i) *le processus  $Z$  satisfait la condition  $(L \log L)$*
- (ii)  *$\int_{(0, \infty)} x \nu_\rho(dx) < \infty$*
- (iii) *le  $Q$ -processus est ergodique.*

*De plus, dans ce cas, la distribution stationnaire du  $Q$ -processus est la DQS de Yaglom biaisée par la taille.*

Cette dernière relation de biais par la taille entre distribution de Yaglom et distribution stationnaire du  $Q$ -processus est bien connue dans le cas des processus de BGW. Vincent Bansaye [6], doctorant co-encadré par Jean Bertoin et moi-même, en a donné une explication conceptuelle grâce à un modèle [79] où les cellules d'une population en division binaire contiennent des parasites qui se reproduisent eux-mêmes selon des processus de BGW.

Le thème de la quasi-stationnarité est développé en détail dans le Chapitre 2. Nous y étudions la quasi-stationnarité des processus de Lévy tués lorsqu'ils sortent d'un intervalle, et celle de certaines diffusions dites de Feller généralisées, comprenant en particulier la diffusion de Feller logistique. C'est ce que nous allons maintenant décrire.

**Processus de Lévy confiné (Section 2.1).** Dans la Section 2.1, nous considérons un processus de Lévy sans sauts positifs  $X$ , que nous cherchons à conditionner à rester dans un intervalle fini, soit  $(0, a)$ . Comme le temps de sortie de tout intervalle fini par un processus de Lévy est fini p.s., ce conditionnement ne peut se faire au sens classique du terme, et nous procédons de la même manière que pour le CB-processus, en prenant cette fois comme définition de  $T$  le temps de sortie de  $(0, a)$ . Le processus confiné dans l'intervalle  $(0, a)$  ainsi défini s'obtient une fois encore à partir de  $X$  par transformation harmonique de Doob. Lorsque  $a = \infty$ , nous récupérons le processus de Lévy conditionné à rester positif de Chaumont (voir Annexe A), et dans le cas où  $X$  est le mouvement brownien, nous retrouvons le processus brownien tabou de Knight [86]. Le conditionnement que nous étudions a des applications dans certains domaines mercantiles liés à la théorie des probabilités, mais notre but était plutôt d'utiliser ce conditionnement pour l'appliquer aux CB-processus, via la transformation de Lamperti (voir Chapitre 3). L'idée était d'obtenir ainsi un processus de branchement conditionné simultanément à ne pas s'éteindre et ne pas prendre de valeurs arbitrairement grandes, ce que nous avons échoué à faire, en raison de la dépendance en temps de la martingale dérivée de la loi du processus confiné par rapport à celle du processus initial. En étudiant la mesure d'excursion hors d'un point du processus confiné, nous obtenons en particulier le résultat suivant :

**Théorème 3** *Soit  $S_t$  le supremum des valeurs prises sur  $[0, t]$  par un processus de Lévy confiné dans  $(0, a)$ . Alors*

$$\limsup_{t \rightarrow \infty} \frac{t(a - S_t)}{\ln(\ln(t))} = c(a) \quad p.s.,$$

*où  $c(a)$  est une constante non nulle qui vaut  $a^3/\pi^2$  dans le cas du brownien tabou. De plus,  $t(a - S_t)$  converge en loi vers une v.a. exponentielle d'espérance  $c(a)$ .*

**Conditionnement des diffusions de Feller généralisées (Section 2.3).** La quasi-stationnarité est encore plus intéressante à étudier pour des processus de branchement densité-

dépendants que pour le processus de branchement classique. Ces processus permettent de modéliser des populations dont le *taux de croissance* (espéré)

- est positif lorsque la population est de petite taille ;
- est suffisamment négatif aux grandes tailles de population pour que l’extinction se produise avec probabilité 1.

Notre exemple de prédilection est le processus de branchement logistique, dont le taux de croissance espéré, en fonction de la taille de la population, décrit une parabole concave. De telles populations peuvent donc voir leur taille osciller très longtemps avant de s’éteindre, beaucoup plus longtemps que pour un processus de branchement sous-critique. Pour le biologiste qui observe la dynamique d’une telle population sur de grandes échelles de temps, il s’agit de comprendre et de quantifier cette apparente stationnarité. Nous considérons donc dans la Section 2.3 des diffusions de la forme

$$dZ_t = h(Z_t) dt + \sqrt{\sigma Z_t} dB_t \quad t \geq 0,$$

où  $h$  est une fonction de classe  $C^1$  telle que  $h(0) = 0$  et  $\lim_{z \rightarrow \infty} h(z)/\sqrt{z} = -\infty$ . Dans le cas où  $h$  est linéaire, une telle diffusion est appelée *diffusion de Feller* (qui est d’ailleurs un CB-processus, voir Annexe B), si bien que nous baptisons les solutions de telles EDS *diffusions de Feller généralisées*. Elles apparaissent comme limites de processus de naissance et de mort renormalisés. Par des méthodes de théorie spectrale, nous montrons (avec cinq co-auteurs) l’existence d’une DQS de Yaglom et d’un  $Q$ -processus pour toutes ces diffusions. De plus, ce  $Q$ -processus est ergodique.

**Théorème 4** *La distribution stationnaire du  $Q$ -processus d’une diffusion de Feller généralisée  $Z$  est absolument continue par rapport à sa DQS de Yaglom, et la dérivée de Radon–Nikodym associée est croissante.*

*Les deux assertions suivantes sont équivalentes :*

- (i) *la diffusion  $Z$  admet une loi d’entrée en  $+\infty$*
- (ii) *la distribution de Yaglom de  $Z$  est sa seule et unique DQS.*

Le premier résultat énoncé dans le précédent théorème implique notamment une relation de domination stochastique entre la distribution stationnaire du  $Q$ -processus et la DQS de Yaglom. Cette relation s’explique par le fait que les conditionnements du type  $Q$ -processus sont plus exigeants que ceux du type Yaglom, et ont ainsi tendance à charger davantage les hautes trajectoires. Il s’agit en fait d’un résultat général (énoncé et démontré dans le papier #8) sur les processus de Markov en dynamique des populations.

Le deuxième résultat du théorème énonçant l’équivalence entre descente de l’infini et unicité de la DQS est à comparer au Théorème 2. En effet, ce dernier donne *a contrario* l’existence, pour les CB-processus sous-critiques, d’une *infinité* de DQS  $\nu_\lambda$  indicées par un réel positif  $\lambda$  variant dans un intervalle fini. En fait, ce réel  $\lambda$  est le taux de perte de masse de  $(0, \infty)$  par unité de temps, de la loi du processus  $Z$  dans son état quasi-stationnaire  $\nu_\lambda$ . Plus ce taux  $\lambda$  est faible, et plus la DQS  $\nu_\lambda$  doit charger les hauts états. Cette multiplicité des DQS ne peut se produire dans le cas où  $Z$  *descend de l’infini*, dans la mesure où les « hauts états » sont quittés en temps uniformément borné (stochastiquement). Un critère suffisant de descente de l’infini pour la diffusion de Feller généralisée est  $\int_1^\infty (1/|h|) < \infty$ .

Nous avons donc vu comment rendre stationnaire un processus de branchement : soit en le

conditionnant à ne jamais s'éteindre, soit en lui adjoignant des interactions négatives entre individus (compétition), puis en conditionnant éventuellement à nouveau le processus obtenu à ne pas s'éteindre. Nous continuons donc notre programme de construction d'une génétique des populations branchantes, en étudiant le problème de base de la génétique des populations : la *probabilité de fixation* d'un mutant. Les résultats que nous obtenons dans chacun des deux prochains paragraphes concernent le régime de *sélection faible*, c'est-à-dire le cas où les caractéristiques démographiques du mutant sont voisines de celles du résident.

**Génétique des populations pour diffusions en interaction (Section 1.2).** Dans la Section 1.2, nous comparons trois modèles de diffusions pour deux populations en interaction (mutante et résidente). Le but de cette comparaison est de proposer un cadre unifié qui permet de distinguer les propriétés des modèles du type primitif (deux processus de BGW indépendants), des modèles à taille de population constante, et des modèles d'inspiration écologique, c'est-à-dire les processus de branchement densité-dépendants.

Nous traduisons d'abord le modèle historique de Fisher et Haldane, en considérant deux diffusions de Feller indépendantes (modèle I). Nous montrons qu'en conditionnant deux telles diffusions à rester de somme constante, on obtient une *diffusion de Fisher–Wright* [81, 82, 125, 126], que nous appelons modèle II et qui est l'analogue continu des modèles de type Moran ou Wright–Fisher. Notre modèle III consiste en deux diffusions de Feller logistiques avec interactions croisées :

$$\begin{cases} dZ_t^{(1)} &= r_1 Z_t^{(1)} dt + \sqrt{\sigma_1 Z_t^{(1)}} dB_t^{(1)} - Z_t^{(1)} (c_{11} Z_t^{(1)} + c_{12} Z_t^{(2)}) dt \\ dZ_t^{(2)} &= r_2 Z_t^{(2)} dt + \sqrt{\sigma_2 Z_t^{(2)}} dB_t^{(2)} - Z_t^{(2)} (c_{21} Z_t^{(1)} + c_{22} Z_t^{(2)}) dt, \end{cases} \quad (2)$$

où  $B^{(1)}$  et  $B^{(2)}$  sont deux mouvements browniens indépendants. Lorsque les indices 1 et 2 sont interchangeables, ce qui équivaut à la *neutralité sélective*, la dynamique de la population est caractérisée par trois paramètres démographiques : le *taux de croissance*  $r$ , la *variance démographique*  $\sigma$ , et (dans le modèle III) le *taux de compétition*  $c$ . Dans ce cas, la probabilité de fixation  $u$  du mutant vaut exactement sa fréquence initiale  $p$ .

Nous étudions alors la façon dont  $u$  s'écarte de  $p$  lorsque les caractéristiques démographiques s'écartent légèrement de la neutralité. Nous faisons toutefois l'hypothèse que  $c_{11} = c_{12}$  et que  $c_{21} = c_{22}$ , c'est-à-dire que la sensibilité à la compétition d'un individu ne dépend pas de son compétiteur. Enfin on ôte l'indice 1 aux traits du résident, et l'on écrit  $r_2 = r + dr$ ,  $\sigma_2 = \sigma - d\sigma$ , et  $c_{22} = c - dc$ .

**Théorème 5** *Au voisinage de la neutralité, la probabilité de fixation se factorise dans les trois modèles selon :*

$$u = p + p(1 - p)(g_r dr + g_\sigma d\sigma + g_c dc) + o(dr, d\sigma, dc),$$

où les coefficients d'invasibilité  $g_r$ ,  $g_\sigma$  et  $g_c$  ne dépendent que de la taille initiale de la population  $z$  et des caractéristiques  $(r, \sigma, c)$  du résident.

Nous pouvons également donner l'allure exacte de  $g_r$ ,  $g_\sigma$  et  $g_c$  en fonction de l'abondance initiale  $z$ , et comparer cette allure entre les trois modèles. En particulier, dans chacun des trois modèles,  $g_\sigma = 1/\sigma$  et  $g_r \sim z/\sigma$  lorsque  $z \rightarrow 0^+$ .

**De la génétique des populations à la dynamique adaptative (Section 1.3).** Dans la Section 1.3, nous faisons également l'étude des probabilités de fixation grâce à des processus de branchement logistiques en interaction, mais cette fois dans le cas discret, et sans faire l'hypothèse que la sensibilité à la compétition d'un individu est indépendante de son compétiteur. Nous avons toujours trois traits démographiques dans le cas neutre, qui sont maintenant le *taux de naissance*  $b$ , le *taux de mort naturelle*  $d$  et le *taux de compétition*  $c$ . Les déviations entre traits résidents et mutants s'expriment de la même manière que précédemment pour les deux premiers traits, tandis que les déviations des taux de compétition se décomposent en coefficients d'*attaque*, de *défense*, et d'*isolement* (voir le détail dans la Section 1.3). La même factorisation par  $p(1-p)$  (de l'écart entre probabilité de fixation  $u$  et fréquence initiale  $p$  du mutant) que dans le Théorème 5, reste vraie pour les quatre premiers traits, mais doit être modifiée en  $p(1-p)(1-2p)$  pour l'isolement.

En réalité, si nous voulons suivre l'évolution de la diversité, il ne suffit pas de calculer ces probabilités de fixation, qui nous renseignent uniquement sur la façon dont la diversité diminue, mais il faut également modéliser la façon dont cette diversité *augmente*. On suppose alors que chaque individu est caractérisé par un *trait* quantitatif  $x \in \mathbb{R}^k$ . Plus généralement que précédemment, la démographie peut à présent dépendre de la composition globale de la population, qui est donnée par une mesure ponctuelle sur l'espace des traits  $\mathbb{R}^k$ . Nous faisons l'hypothèse que la dynamique de toute population monomorphe est ergodique. La diversité est incrémentée par *mutation* à la naissance, du trait  $x$  de la mère en un trait mutant appartenant à l'intervalle de largeur  $dh$  autour de  $x+h$  avec la probabilité  $M(x, dh)$ , où  $M$  est appelé *noyau de mutation*.

Nous allons maintenant introduire deux asymptotiques.

L'asymptotique des *mutations rares* revient à séparer les échelles de temps écologique et évolutive en faisant tendre la probabilité de mutation vers 0, de manière à n'avoir jamais plus de deux types différents présents dans la population. Cette asymptotique est caractéristique de la théorie de la *dynamique adaptative* [27, 35, 36, 37], et permet de se ramener au calcul de la probabilité de fixation dans une population dimorphe.

L'asymptotique des *mutations de faible amplitude* signifie que l'on contracte le noyau de mutation. Évidemment chacune de ces asymptotiques s'accompagne d'une accélération adéquate du temps.

Dans le théorème suivant, on désigne par  $\sigma$  la racine carrée de la matrice de variance-covariance du noyau de mutation, et par  $\nabla_2$  le gradient par rapport à la *seconde* variable.

**Théorème 6** *Sous les asymptotiques successives des mutations rares et des mutations de faible amplitude, le processus du trait résident converge faiblement au sens de Skorohod vers une diffusion  $(Z_t, t \geq 0)$  appelée diffusion canonique de la dynamique adaptative, satisfaisant l'EDS suivante :*

$$dZ_t = \beta(Z_t)\sigma^2(Z_t) \cdot \nabla_2\chi(Z_t, Z_t)dt + \sqrt{\beta(Z_t)\chi(Z_t, Z_t)}\sigma(Z_t) \cdot dB_t,$$

où  $\beta(x)$  est le taux moyen de production de mutants dans une population monomorphe de trait  $x$  à l'équilibre, et  $\chi(x, y)$  est la probabilité de fixation d'un mutant de trait  $y$ , ayant survécu dans une population monomorphe de trait  $x$  à l'équilibre.

Le terme diffusif est responsable de la *dérive génétique*, car il ne fait intervenir que des quantités calculées dans une population monomorphe.

Le terme de dérive est responsable de la *sélection*, car il dirige l'évolution du trait dans le sens des mutants avantageux. On notera qu'ici la notion d'avantage sélectif est *locale*, puisqu'elle dépend du trait résident. Ainsi n'a-t-on pas besoin de définir d'avantage sélectif *a priori* comme il est fait en général en génétique des populations. Pour plus de précisions sur la dynamique adaptative, ses hypothèses et ses résultats, lire en détail la Section 1.3.

On remarquera aussi que le gradient présent dans le terme de dérive est calculé au voisinage de la neutralité sélective, et fait donc intervenir le comportement de la probabilité de fixation sous le régime de la sélection faible. Nous utilisons donc les calculs mentionnés plus haut pour expliciter ce terme.

Jusqu'ici, nous nous sommes contentés d'étudier la dynamique du *nombre* d'individus (dynamique des populations), ou du *nombre* d'individus de chacun des types présents (génétique des populations), voire encore celle du *trait résident* dans la population (dynamique adaptative), mais toujours en faisant abstraction de la généalogie sous-jacente. Dans ce qui suit, nous allons nous intéresser de près à la généalogie des processus de branchement. Dans les dix dernières années, deux techniques ont été mises en évidence pour définir des généalogies aléatoires continues liées aux CB-processus : la première [42, 96] utilise des *fonctionnelles* dites *de hauteur* d'un processus de Lévy, et l'autre [16] un *flot de subordinateurs* (à la Bochner). Il nous semble que l'on peut les voir simultanément à partir d'un unique objet (du moins dans le cas à variation finie) : les *arbres de ramification*.

Une fois ces généalogies posées, nous nous intéresserons à deux questions. Les CB-processus qui ne s'éteignent pas sont de deux types, CB-processus surcritiques, ou CB-processus sous-critiques (ou critiques) conditionnés à ne jamais s'éteindre (*Q*-processus). Notre première question porte sur la structure généalogique associée à ces deux CB-processus, et notamment celle du nombre de *branches infinies* (réponse : un squelette discret du type arbre de Yule pour les premiers, et une seule branche infinie pour les autres). Notre deuxième question concerne une approche centrale de la génétique des populations moderne, à savoir la *coalescence* (description rétrospective des arbres généalogiques, voir introduction du Chapitre 4).

**Arbres de ramification et généalogie des CB-processus (Section 3.2).** On considère une collection (au plus dénombrable) d'individus  $u$  munis de leur *date de naissance*  $\alpha(u)$  et de leur *date de mort*  $\omega(u)$ . La population a un unique ancêtre  $\emptyset$  né au temps 0 et mort au temps  $\chi$ . À part l'ancêtre, chaque individu  $u$  a un unique parent  $v$  tel que  $\alpha(u) \in (\alpha(v), \omega(v))$ . En plus de cette généalogie discrète, ceci définit un arbre réel (voir Fig. 3.1 p.28), dont les éléments sont les instants vécus par chaque individu. Chaque *point* de l'arbre est donc caractérisé par un couple  $(u, \tau)$ , où  $u$  est un individu, élément de l'arbre discret, et  $\tau \in (\alpha(u), \omega(u)]$  est la *date* de ce point.

La loi de cet arbre est définie de façon récursive comme suit. À chaque individu  $u$  né au temps  $\alpha$  et mort au temps  $\omega$ , on donne une collection au plus dénombrable d'enfants, dont les dates de naissance et durées de vie  $(\alpha_i, \zeta_i)_i$  forment un nuage de Poisson sur  $(\alpha, \omega) \times (0, \infty)$  de mesure intensité  $dt \Lambda(dr)$  où  $\Lambda$  est une mesure positive sur  $(0, \infty)$  telle que  $\int_0^\infty (1 \wedge r) \Lambda(dr) < \infty$ . Conditionnellement à  $(\alpha, \omega)$ , ce nuage de Poisson est supposé indépendant des ancêtres de  $u$  et des lignées adjacentes. Un tel arbre est appelé *arbre de ramification*, en anglais « *splitting tree* ».

Le nombre  $\Xi_\tau$  d'individus vivant au temps  $\tau$  n'est pas une fonction markovienne du temps

$\tau$  (sauf si  $\Lambda$  a une densité exponentielle). Lorsque l'arbre est fini, c'est-à-dire que  $\Xi_\tau$  est nul pour tous temps  $\tau$  suffisamment grands, nous définissons un processus indicé par la variable  $t$  (différente du temps réel, qui est symbolisé de préférence par une lettre grecque), à valeurs dans l'arbre, qui visite chaque point de l'arbre exactement une fois. On désigne par  $X_t$  la *date* du point visité en  $t$ . Le *processus de contour*  $(X_t; t \geq 0)$  ainsi défini se démarque des processus de contour traditionnels [41, 95] qui visitent chaque point *deux* fois, à la « montée » et à la « descente » : ici les montées ne se font que par sauts, de date de naissance en date de mort associée (voir détail dans la Section 3.2).

**Théorème 7** *Soit  $\tau > 0$ , et  $\mathbb{T}_\tau$  un arbre de ramification qu'on a privé des points dont les dates sont postérieures à  $\tau$ . Alors le processus de contour de  $\mathbb{T}_\tau$  est un processus de Lévy sans sauts négatifs réfléchi sous  $\tau$  et tué lorsqu'il atteint 0. Il est à variation finie, de coefficient de dérive  $-1$  et de mesure de Lévy  $\Lambda$ .*

En étudiant de près le processus de contour, on montre également que la *génération* dans l'arbre discret de l'individu visité en  $t$ , est donnée par

$$H_t := \text{Card}\{s \leq t : \inf_{s \leq u \leq t} X_u = X_s\}. \quad (3)$$

Ainsi le réel  $Z_n$  défini par

$$Z_n := \int_0^\infty dt \mathbf{1}_{H_t=n} \quad (4)$$

est la somme des durées de vie des individus de la génération  $n$ . À partir de notre construction, on peut voir que  $(Z_n; n \geq 0)$  est un processus de branchement markovien, appelé *processus de Jirina* :  $Z_{n+1} = S_{n+1}(Z_n)$ , où les  $(S_i)$  sont des subordonateurs i.i.d. sans dérive et de mesure de Lévy  $\Lambda$ .

Cette description peut se comprendre si l'on envoie les intervalles de vie des individus de la génération  $n$  sur une même droite, en les concaténant en un intervalle  $[0, Z_n]$ . Le subordonateur  $S_{n+1}$  est alors défini sur cet intervalle : ses sauts sont les durées de vie des individus de la génération  $n + 1$ . Les temps de saut des subordonateurs correspondent donc exactement aux points de branchement de l'arbre réel.

Observons que nous avons retrouvé directement sur l'arbre de ramification, avec le *caveat* qu'il n'est défini que dans le cas à variation finie,

- la généalogie à la Bertoin–Le Gall définie par un *flot de subordonateurs* [16] ;
- la généalogie à la Duquesne–Le Gall–Le Jan définie (dans les cas critique et sous-critique) à partir d'un processus de Lévy  $X$  sans sauts négatifs [42, 96].

D'autres applications peuvent être faites du théorème précédent, en particulier du point de vue de la coalescence (voir plus bas). Dans un travail en cours [91], je montre que dans le cas surcritique, conditionnellement à la non-extinction, l'arbre de ramification restreint à ses branches infinies, est un *arbre de Yule*. Ce résultat reste vrai dans le cas à variation infinie, ce qui met en évidence le caractère discret mais à croissance géométrique, du squelette infini d'un CB-processus.

Dans le paragraphe suivant, nous allons nous intéresser à l'arbre associé à un CB-processus conditionné à ne pas s'éteindre, et plus généralement à un CB-processus avec immigration, noté CBI-processus (voir Annexe B).

**Généalogie des CB-processus avec immigration (Section 3.1).** Dans le cas des processus de BGW, on peut associer une généalogie aux processus avec immigration en ajoutant aux sous-arbres issus des migrants une épine dorsale infinie simple sur laquelle on greffe les paquets de migrants arrivant à la même génération [98]. En nous inspirant de cette idée nous construisons l'analogue du processus de contour du paragraphe précédent, soit  $X^*$ , correspondant à un arbre avec immigration.

Un CBI-processus est caractérisé par son mécanisme de branchement  $\psi$ , exposant de Laplace d'un processus de Lévy  $X$  sans sauts négatifs, et par un mécanisme d'immigration  $\phi$ , exposant de Laplace d'un subordonateur  $Y$  (voir Annexe B). Un processus  $X^*$  est alors défini comme le processus  $X$  tué lorsqu'il atteint 0, et ressuscité instantanément par les sauts de  $Y$  (voir Section 3.1 pour plus de détails, en particulier si  $Y$  a un coefficient de dérive non nul). Nous lui appliquons la *fonctionnelle de hauteur* similaire à (3), sauf qu'ici les trajectoires sont à variation infinie, et nous devons donc écrire :

$$H_t^* := \lim_{\varepsilon \downarrow 0} \frac{1}{\varepsilon} \int_0^t \mathbf{1}_{\{X_s^* - \inf_{s \leq r \leq t} X_r^* < \varepsilon\}} ds.$$

Alors  $(H_t^*; t \geq 0)$  est transient (mais n'est pas markovien), et nous pouvons définir le processus de ses *temps locaux*  $Z^*$ , c'est-à-dire que  $(Z_a^*, a \geq 0)$  est la densité de sa mesure d'occupation de  $[0, \infty)$  (de façon similaire à (4)). Nous montrons enfin que  $Z^*$  est un CBI( $\psi, \phi$ ). Ce résultat a pour corollaire le théorème suivant.

**Théorème 8** *Soit  $X$  un processus de Lévy sans sauts négatifs, d'exposant de Laplace  $\psi$ , récurrent, conditionné à rester positif, issu de 0 (voir Annexe A). Soit  $H$  sa fonctionnelle de hauteur. Alors le processus des temps locaux de  $H$  est un CBI( $\psi, \phi$ ), avec  $\phi(\lambda) = \psi(\lambda)/\lambda$ .*

Lorsque  $\psi(\lambda) = \lambda^2/2$ , ce dernier théorème se réduit au *théorème de Ray–Knight–Williams* [124], dont on peut donc en voir ici une généralisation. Le mouvement brownien conditionné à rester positif est un *processus de Bessel* de dimension 3 (BES(3)), invariant en loi par la fonctionnelle de hauteur. Le théorème de Ray–Knight–Williams assure que le processus des temps locaux d'un BES(3) est un *carré de Bessel* de dimension 2, qui n'est autre, en effet, qu'un CBI( $\psi, \phi$ ), avec  $\psi(\lambda) = \lambda^2/2$  et  $\phi(\lambda) = \lambda/2$ .

Nous terminons ce programme en nous attaquant à une approche populaire en génétique des populations : la *coalescence*, que nous cherchons à appliquer à nos populations branchantes.

### Coalescence pour les arbres de ramification (Section 4.2 et Sous-section 4.4.2).

Les deux travaux que nous voulons résumer ici peuvent s'exprimer dans un même cadre, celui des arbres de ramification.

Dans la Section 4.2, même si ce n'est pas manifeste à la première lecture, nous échantillons  $n$  points d'un arbre de ramification, soit  $(u_i, \tau_i)_{i=1, \dots, n}$  uniformément au hasard dans l'ensemble des instants de vie vécus par les individus de la génération  $k$  (fixé). Les individus  $u_i$  peuvent être distincts ou pas, et ils ont la profondeur généalogique  $|u_i| = k$ . Nous nous intéressons ici à la structure généalogique discrète de l'échantillon  $(u_i)$ . Le *temps de coalescence* entre deux individus est le nombre de générations qu'il faut remonter avant de trouver leur plus récent ancêtre commun.

Nous avons désigné par  $Z_k$  la mesure de Lebesgue de l'ensemble des instants vécus par les individus de la génération  $k$ , c'est-à-dire la somme de leurs durées de vie. Rappelons que



$Z_k = S(Z_{k-1})$  où  $S$  est un subordonateur indépendant de  $Z_{k-1}$ , et que les sauts de  $S$  sont lesdites durées de vie. Ainsi deux points ont un temps de coalescence égal à 0 s'ils sont dans la même composante connexe de l'image de  $S$ . S'ils sont dans deux composantes connexes distinctes, on peut leur associer deux temps de sauts distincts, qui sont à nouveau deux points indépendants et uniformément distribués dans l'intervalle  $[0, Z_{k-1}]$ . Cette récursion ne peut se faire si simplement dans le cas à variation infinie, qui est traité dans la Section 4.2, mais utilise les flots continus de subordonateurs définis dans [16]. Contrairement au cas discret, on trouve alors que pour un échantillon uniforme, trois points ou plus ne peuvent avoir d'ancêtre commun à la même génération (qui est ici un nombre réel), c'est-à-dire que les *collisions multiples* ont une probabilité nulle.

De plus, en faisant tendre la génération  $t$  de l'échantillonnage vers l'infini, nous déterminons la loi quasi-stationnaire du coalescent d'un échantillon uniforme. Dans le cas brownien, date et génération se confondent, si bien que la génération  $t$  est l'intersection de la droite horizontale de hauteur  $t$  avec le graphe du mouvement brownien réfléchi (qui est ici le processus de contour). En faisant tendre  $t \rightarrow \infty$  et en renormalisant, nous obtenons l'excursion brownienne conditionnée à atteindre la hauteur 1, dont la généalogie est très proche de celle de l'*arbre continu brownien* (CRT d'Aldous [1], qui, lui, est associé à l'excursion brownienne conditionnée à être de durée de vie 1).

**Théorème 9** *Le temps de coalescence  $T$  entre deux points pris uniformément au hasard à la hauteur 1, de l'arbre associé à l'excursion brownienne conditionnée (à atteindre la hauteur 1) a une densité donnée par*

$$\mathbb{P}(T \in ds)/ds = -2 \frac{1+s}{(1-s)^3} \ln s - \frac{4}{(1-s)^2} \quad s \in (0, 1).$$

Son espérance vaut  $\mathbb{E}(T) = (\pi^2/3) - 3$ .

Dans la Sous-section 4.4.2, nous nous intéressons cette fois à tous les points  $(u_i, \tau_i)_i$  tels que  $\tau_i = \tau$  pour tout  $i$ , c'est-à-dire que les  $(u_i)$  sont exactement les individus vivant au temps  $\tau$ , en nombre  $\Xi_\tau$ . Ces individus  $u_1, \dots, u_{\Xi_\tau}$  sont rangés dans l'ordre dans lequel ils sont visités par le processus de contour. Dans l'étiquetage de Ulam–Harris–Neveu, cet ordre est l'ordre lexicographique associé à la numérotation des fratries qui débute par le plus *jeune*. Pour  $i < \Xi_\tau$ , on appelle  $a_i$  la date où la lignée continue commune à  $u_i$  et  $u_{i+1}$  issue de 0 se divise en deux (et  $a_{\Xi_\tau} := 0$ ), c'est-à-dire que  $\tau - a_i$  est le temps de coalescence entre deux points consécutifs de date  $\tau$ , dans l'arbre réel (voir Fig. 4.1 p.37). En utilisant le Théorème 7, et en recyclant sa notation  $X$  pour le processus de contour, qui est donc un processus de Lévy sans sauts négatifs, on obtient le résultat suivant.

**Théorème 10** *La suite  $(a_i)_{1 \leq i \leq \Xi_\tau - 1}$  est une suite de v.a. indépendantes tuée à son premier 0. De plus, ces v.a. sont toutes distribuées comme  $\inf_t X_t$  où  $X$  est issu de  $\tau$  et tué lorsqu'il sort de l'intervalle  $(0, \tau]$ .*

Dans le cas à variation infinie, il faut remplacer cette suite de v.a. i.i.d. par un processus ponctuel (travail en cours). Cette description permet également d'obtenir des résultats sur la composition allélique de la population, lorsque l'on jette sur l'arbre un nuage poissonien de mutations ponctuelles [91].

# Chapitre 1

## Génétique des Populations et Dynamique Adaptative

### Introduction

Après que Irénée-Jules Bienaymé [70] puis Sir Francis Galton et son ami le Révérend Watson [123] eurent défini et étudié le processus de branchement [78], il a fallu attendre les années 1920 pour que l'on s'y penchât à nouveau. Il est tout à fait remarquable que ce regain d'intérêt pour les processus dits de *Bienaymé–Galton–Watson* (BGW) ait été dû à des questions de *génétique des populations*, discipline initiée par les trois pionniers qu'en furent J.B.S Haldane, S. Wright et R.A. Fisher (voir par exemple [58, 68, 127]). Parmi les innombrables travaux de référence écrits par (les ennemis jurés qu'étaient) ces deux derniers, on n'a pas oublié le *modèle de Wright–Fisher*, où la population est par hypothèse de taille *constante*. Depuis, les généticiens des populations ont traditionnellement travaillé sous cette hypothèse [32, 44, 52, 99], et ce sont plutôt les chercheurs en écologie, ou écologues, qui utilisent les processus de branchement [88, 113].

Une des questions centrales en génétique des populations est de comprendre comment survient le changement dans la structure génétique d'une population. Le nombre de types présents augmente par mutation (ou migration) et diminue par extinction (ou migration). En l'absence de mutations, cette question se réduit à étudier les événements de *fixation* (par exemple, leur probabilité ou leur temps espéré), c'est-à-dire les instants où la population devient monomorphe, un type remplaçant tous les autres. En simplifiant la biologie à l'extrême, on distingue les effets de la stochasticité démographique (aléa lié aux événements de naissance et de mort), appelée *dérive génétique*, de ceux de la *sélection* (situation où les porteurs de certains types laissent davantage de descendants aux générations à venir). Lorsque, dans nos modèles, la population est *échangeable*, on parle de *neutralité sélective*, et la seule force à l'œuvre est la dérive génétique. Si au contraire, des types différents confèrent des comportements reproductifs différents à leurs porteurs, il peut être utile de tenter de définir une *valeur sélective*, ou « fitness », qui indique l'avantage (positif ou négatif) de chaque type du point de vue de la sélection.

Dans les deux ou trois dernières décennies, la recherche mathématique en génétique évolutive a connu deux développements parallèles, l'un initié par la théorie de la *coalescence* [2, 14, 44, 84] (voir Introduction du Chapitre 4), et l'autre par la théorie de la *dynamique adaptative*

[35, 36, 37]. La première se situe dans le sillage de la génétique des populations, tandis que la deuxième appartient plutôt à l'écologie théorique. La théorie de la dynamique adaptative s'attache à rendre compte de deux aspects de biologie des populations qui sont occultés par la génétique des populations classique : 1) la complexité des interactions écologiques (compétition, coopération, prédation, etc.) et 2) la façon dont la fitness d'un type peut dépendre de l'état global de la population (en particulier la fréquence des autres types).

Le fait qu'un processus de branchement surcritique puisse connaître une expansion indéfinie est un inconvénient, tant du point de vue de la dynamique des populations (tailles de populations illimitées) que de la génétique des populations (coexistence indéfinie de plusieurs types). Supposer, comme dans les modèles classiques de génétique des populations, que la taille de la population est constante, n'est pas non plus satisfaisant. En effet, cette dernière hypothèse est une approximation de la stationnarité des populations. Mais cette stationnarité devrait plutôt, à mon sens, émerger de modèles de dynamique où l'abondance de la population s'auto-régule, par exemple sous l'effet de la compétition pour les ressources. Un tel modèle, le processus de branchement logistique, est présenté dans la Section 1.1, où il est étudié dans le cadre de la dynamique des populations (comportement asymptotique). Dans la Section 1.2, ce modèle est exploité sous l'angle de la génétique des populations (probabilités de fixation). Enfin, dans la Section 1.3, nous nous plaçons dans l'échelle des temps de la dynamique adaptative, où la population est dans son état stationnaire, et où les événements de fixation sont quasi-instantanés.

## 1.1 Le processus de branchement logistique (#5)

Nous cherchons ici à munir le processus de branchement d'un mécanisme d'autorégulation de la densité, en ajoutant aux naissances et aux morts naturelles qui arrivent avec des taux linéaires (en la taille de la population), des morts supplémentaires qui surviennent à un taux quadratique. Ce terme de mort additionnelle, dit de compétition, est motivé par l'utilisation intensive en écologie du modèle de *croissance logistique*, depuis A. Quételet et P.F. Verhulst (vers 1835, voir [34]) et leurs héritiers (R. Pearl, L. Reed, A. Lotka, V. Volterra,...). Ce modèle est défini via l'équation différentielle ordinaire (EDO) suivante :

$$dZ_t = rZ_t dt - cZ_t^2 dt \quad t \geq 0. \quad (1.1)$$

La version stochastique que nous en donnons est un processus de branchement en temps continu dit *densité-dépendant*, que nous appelons « processus de branchement logistique », en abrégé *LB-processus*.

Dans le cadre discret, les individus donnent naissance comme dans le cas du branchement pur (indépendamment, à taux constant  $b$ , à des portées de tailles i.i.d.), mais peuvent mourir soit naturellement (à taux constant  $d$ ), soit par pression de compétition (quand la population est de taille totale  $n$  : à taux  $c(n-1)$ , proportionnellement au nombre de conspécifiques vivants). Par conséquent, les taux de transition du processus de branchement logistique sont

$$\begin{cases} n \rightarrow n+k & \text{à taux } n\pi_k \\ n \rightarrow n-1 & \text{à taux } dn + cn(n-1), \end{cases}$$

Le taux de naissance  $b$  est donc égal à  $\sum_k \pi_k$ . Le taux de croissance naturelle de la population est la différence entre le taux de naissance et le taux de mort naturelle, soit  $r := b - d$ . On remarque qu'en changeant de temps le processus de branchement logistique via la fonctionnelle

additive  $\int_0^t Z_s ds$ , on obtient un processus  $R$  dont le premier saut de  $n$  vers  $n+k$  arrive à taux  $\pi_k$  et le premier saut de  $n$  vers  $n-1$  à taux  $d+c(n-1)$ .

Dans le cadre continu, l'analogue du processus  $R$  est un processus de type Ornstein-Uhlenbeck [117, p.104], solution d'une équation différentielle stochastique (EDS) du type  $dR_t = dX_t - cR_t dt$ , où  $X$  est un processus de Lévy sans sauts négatifs. Le LB-processus est alors construit en changeant de temps le processus  $R$  via la fonctionnelle additive  $\int_0^t ds/R_s$ . Dans le cas précis où le LB-processus a des trajectoires continues p.s., il peut être caractérisé comme l'unique solution forte d'une EDS du type

$$dZ_t = rZ_t dt - cZ_t^2 dt + \sqrt{\sigma Z_t} dB_t \quad t \geq 0. \quad (1.2)$$

Dans ce cas, nous retenons le nom proposé par A. Etheridge dans [46], « diffusion de Feller à croissance logistique » (voir Annexe B, équation (B.1)).

Dans tous les cas (diffusion donnée par (1.2) ou processus à sauts), nous avons la dichotomie suivante. En l'absence de morts naturelles, c'est-à-dire lorsque le processus de Lévy  $X$  associé est croissant ( $d=0$  dans le cas discret), le LB-processus est *récurrent*. S'il est sans dérive (pas de naissances « infinitésimales »), et que sa mesure de Lévy est de masse *finie*  $\rho$  vérifiant en plus  $\rho < c$ , alors il est *récurrent-nul* et dans ce cas il converge en probabilité vers 0. Sinon, il est *récurrent-positif* et sa probabilité stationnaire est caractérisée en fonction de  $c$  et du mécanisme de branchement  $\psi$ .

En présence de morts naturelles, le LB-processus s'éteint p.s. Il tend vers 0 sans l'atteindre ou bien est absorbé en 0 selon le même critère que le CB-processus associé (l'absorption est équivalente à l'intégrabilité de  $1/\psi$  au voisinage de l'infini, voir Annexe B). Dans ce cas, la loi de son temps d'extinction est caractérisée grâce à la solution d'une équation de Riccati faisant intervenir  $c$  et  $\psi$ .

Mais surtout, le LB-processus admet une loi d'entrée en  $+\infty$ . Dans le cadre discret, ceci généralise le théorème de Kingman, qui assure que le coalescent « descend de l'infini », aux processus de fragmentation et coalescence échangeables, dits à fragmentation lente et coalescence rapide, vérifiant une condition de type  $\log L$ . Ce résultat est utilisé dans [8] dans le cadre des processus de fragmentation et coalescence, et dans [72], pour l'étude de populations spatialisées en interaction. Il est exposé plus en détail dans la sous-section 4.4.1.

## 1.2 Probabilités de fixation pour diffusions de Feller en interaction (#6)

Nous cherchons ici à modéliser la dynamique d'une population dimorphe, c'est-à-dire composée de deux types, le premier étant dit *résident*, ou *sauvage*, et le deuxième *mutant*. Il s'agit de calculer la probabilité de *fixation* du mutant, ou, autrement dit, de l'extinction du résident. Notre but est de confronter trois modèles classiques de diffusions bidimensionnelles dans un cadre unifié : le modèle I est l'analogue d'un modèle pionnier pour les questions de fixation, le modèle II est le modèle standard en génétique des populations moderne, et le modèle III est d'inspiration écologique (voir section précédente).

Nous commençons par montrer que l'approximation-diffusion classique du modèle de Wright-Fisher, dite *diffusion de Fisher-Wright* (voir par exemple [52, 81, 82]), peut être obtenue directement à partir de diffusions de Feller (voir Annexe B, équation (B.1)) indépendantes conditionnées à rester de *somme constante* (que l'on appelle modèle II). Nous faisons ensuite

le lien avec des travaux de J.B.S. Haldane [66, 67] et R.A. Fisher [56, 57] sur les processus de BGW, qui font encore date en génétique des populations, en modélisant notre population dimorphe par un couple de diffusions de Feller indépendantes (modèle I). Enfin, nous améliorons ces deux premiers modèles en autorisant la taille de la population à fluctuer aléatoirement et en couplant les deux dynamiques par de la compétition, grâce à l'utilisation du processus de branchement logistique dans sa version diffusion (1.2) (modèle III). Ce couplage est donné par l'équation (2) de la Présentation.

Dans ce cadre unifié, chaque type dans la population (mutant ou résident) est caractérisé par trois traits démographiques : son taux de croissance intrinsèque  $r$ , sa variance de reproduction  $\sigma$  et sa sensibilité à la compétition  $c$  (supposée indifférente au type du compétiteur). Nous nous intéressons alors à la probabilité de fixation  $u$  du mutant, comme fonction de sa fréquence initiale  $p$  dans la population, de la taille totale initiale de la population  $z$ , et des six *traits* démographiques. Nous montrons que l'on peut linéariser  $u$  au voisinage de la neutralité sélective, c'est-à-dire sous le régime de la *sélection faible*, de la façon suivante :

$$u = p + p(1 - p)[g_r s_r + g_\sigma s_\sigma + g_c s_c] + o(s_r, s_\sigma, s_c),$$

où  $s_r = r' - r$ ,  $s_\sigma = \sigma - \sigma'$  et  $s_c = c - c'$  sont les coefficients de sélection du type mutant, et  $g_r, g_\sigma, g_c$  sont les *coefficients d'invasibilité* correspondants (l'apostrophe fait référence au trait mutant). Les coefficients d'invasibilité sont ainsi nommés car ils sont positifs et ne dépendent pas de  $p$ . Dans chacun des trois modèles, nous prouvons que  $g_\sigma = \sigma^{-1}$  uniformément en les paramètres, et que  $g_r \sim z/\sigma$  pour les petites valeurs de  $z$ . Comme résultat général, nous confirmons qu'une réduction de la variance de reproduction augmente toujours la probabilité de fixation (toutes choses égales par ailleurs).

Dans le modèle I, les populations résidentes les moins robustes, c'est-à-dire les plus susceptibles d'être envahies par un mutant avantageux, sont les populations résidentes en régime *critique* ( $r = 0$ ).

Dans le modèle II, nous obtenons des formules exactes pour  $u$  qui nous permettent de mettre en évidence un arbitrage du type « moyenne vs variance ». Plus précisément, il est possible de définir une fitness  $V(r, \sigma) = r - \sigma/z$ , dans la mesure où  $u - p$  est du signe de la différence  $V' - V$  entre fitness du mutant et du résident (voir aussi [61]). On peut également montrer qu'une déviation de l'isocline d'invasion  $V' = V$  est plus bénéfique aux allèles de faible  $\sigma$  (et donc faible  $r$ ) qu'à ceux de fort  $r$  (et donc fort  $\sigma$ ).

Dans le modèle III, nous étudions le comportement des coefficients d'invasibilité :  $g_c$  croît avec  $z$  comme  $\ln(z)/c$ , tandis que  $g_r(z)$  reste au-dessus de  $z/\sigma$  pour  $z < K := r/c$  (taille typique de la population à l'équilibre) pour converger vers une limite finie  $L > K/\sigma$  (voir Fig. 1.1). Ceci prouve en particulier qu'en négligeant les interactions écologiques du type compétition, les généticiens des populations sous-estiment en général les probabilités de fixation dans les populations en croissance, et les surestiment dans les populations en décroissance.

### 1.3 La diffusion canonique de la dynamique adaptative (#7)

On appelle *échelle des temps écologiques* l'ordre de grandeur typique du temps mis par une population à atteindre son état stationnaire ou celui du temps mis par la fixation d'un mutant dans une population polymorphe; on appelle *échelle des temps évolutifs* l'ordre de grandeur

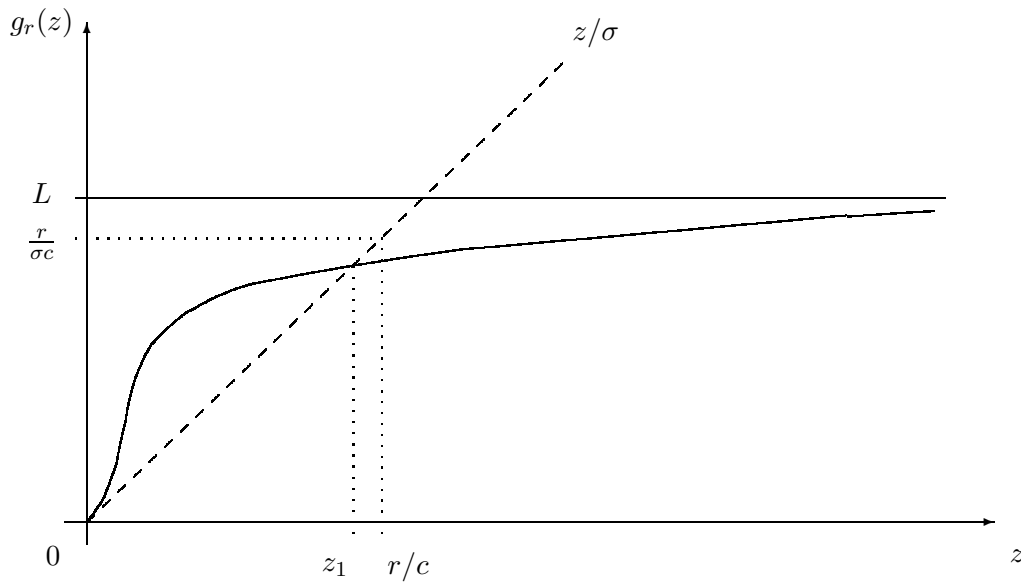


FIG. 1.1 – Graphe du coefficient d’invasibilité  $g_r$  (modèle III, taux de croissance  $r > 0$ ) en fonction de la taille  $z$  de la population. Ce graphe montre la pente  $1/\sigma$  en  $0^+$ , le changement de convexité, l’intersection avec la droite  $z \mapsto z/\sigma$  en  $z_1 < r/c =: K$ , et l’asymptote en  $L > K/\sigma$ . À comparer au modèle I (régime critique) et au modèle II, où  $g_r(z) = z/\sigma$ .

typique du temps d’apparition d’un mutant dans une population isolée. L’asymptotique des *mutations rares* (taux de mutation très faibles), permet de séparer l’échelle des temps écologiques de l’échelle des temps évolutifs : dans cette dernière échelle de temps, les événements de fixation sont quasiment instantanés, si bien que les populations peuvent être considérées comme perpétuellement monomorphes (clonales). La *dynamique adaptative* est l’étude de la dynamique d’un trait quantitatif (âge à la maturité, taille adulte,...) élément de  $\mathbb{R}^k$  dont la valeur, dans l’échelle des temps évolutifs, est à tout instant commune à toute la population (qui est donc clonale, même si cette valeur commune du trait peut changer au cours du temps).

Nous considérons d’abord un processus de naissance et de mort multitype, où les taux de naissance et de mort de chaque individu dépendent non seulement de leur trait, mais également de l’état de la population dans son ensemble. On suppose qu’avec la probabilité  $\gamma\mu(x)M(x, dh)$ , l’enfant d’une mère de trait  $x$  est un mutant dont le trait appartient à un intervalle de longueur  $dh$  et centré sur  $x+h$ , où  $M(x, \cdot)$  est une mesure de probabilité appelée *noyau de mutation*. On note  $b(x, n)$  le taux de naissance commun à tous les individus dans une population monomorphe de trait  $x$  et de taille  $n$ . On suppose également qu’un individu seul ne peut mourir (car il ne subit pas de compétition) et que les taux de mort  $d(x, n)$  sont minorés en  $n$  de telle manière que la taille de la population soit ergodique. Ainsi, on peut définir  $\xi(x)$  la taille stationnaire d’une population clonale de trait  $x$  en l’absence de mutations. Enfin, toujours en l’absence de mutations, pour une population comprenant initialement  $m$  individus de trait  $y$  (les mutants) et  $n$  de trait  $x$  (les résidents), on désigne la *probabilité de fixation* (du trait mutant) par  $u_{n,m}(x, y)$ .

En tout temps  $t$ , la population est caractérisée par une mesure de comptage  $\nu_t$  égale à la somme sur tous les individus des masses de Dirac en leur trait. L’asymptotique des mutations rares est obtenue en faisant tendre  $\gamma$  vers 0 et en accélérant simultanément le temps  $t$  en  $t/\gamma$ .

Comme il a été dit précédemment, la population est clonale dans cette asymptotique. Plus précisément, nous montrons la convergence faible dans l'espace de Skorohod, du support de la mesure de comptage vers un singleton se comportant comme un processus de Markov de saut pur appelé *processus des substitutions de trait*, en anglais « trait substitution sequence » (ou TSS, voir [103]). Le générateur de ce processus est donné par les taux de saut  $q(x, dh)$  de  $x$  vers  $x + h$ , où

$$q(x, dh) := \beta(x)\chi(x, x + h)M(x, dh).$$

Le *taux moyen de production de mutants*  $\beta(x)$  est donné par :

$$\beta(x) = \mu(x)\mathbb{E}(\xi(x)b(x, \xi(x))),$$

tandis que  $\chi(x, y)$  est la *fitness d'invasion* (voir aussi [102]) d'un mutant de trait  $y$  dans une population résidente de trait  $x$ . Plus précisément,  $\chi(x, y)$  est la probabilité de fixation d'un unique individu mutant de trait  $y$  dans une population résidente de trait  $x$  prise dans son état stationnaire, mais *biaisé par sa taille et son taux de naissance* :

$$\chi(x, y) = \sum_{n \geq 1} \mathbb{P}(\xi(x) = n) \frac{nb(x, n)}{\mathbb{E}(\xi(x)b(x, \xi(x)))} u_{n,1}(x, y).$$

Cette fitness d'invasion contraste avec la fitness d'invasion traditionnelle, prise *égale au taux de croissance de la sous-population mutante*. Il est à noter que dans les deux cas la fitness d'un individu de trait  $y$  n'est pas donnée de façon absolue mais dépend tout particulièrement du trait  $x$  de la population résidente. Mentionnons que si le support de la mesure de comptage converge faiblement, il n'en est pas de même pour la mesure elle-même, dont la masse ne converge qu'au sens des marginales fini-dimensionnelles.

Une deuxième asymptotique classique en dynamique adaptative est celle des *petites mutations*. On suppose d'abord que le mutant moyen est identique à sa mère, c'est-à-dire que le moment d'ordre 1 du noyau de mutation  $\int hM(x, dh)$  est *nul* pour tout  $x$ . Ensuite le noyau de mutation est renormalisé par la contraction  $h \mapsto \epsilon h$  et le temps  $t$  est accéléré en  $t/\epsilon^2$ . Quelques hypothèses techniques additionnelles permettent d'obtenir la convergence faible du processus des substitutions de trait vers une diffusion  $(Z_t, t \geq 0)$  appelée *diffusion canonique de la dynamique adaptative*, satisfaisant l'équation différentielle stochastique suivante :

$$dZ_t = \beta(Z_t)\sigma^2(Z_t) \cdot \nabla_2 \chi(Z_t, Z_t) dt + \sqrt{\beta(Z_t)\chi(Z_t, Z_t)} \sigma(Z_t) \cdot dB_t, \quad (1.3)$$

où  $\sigma$  est la racine carrée de la matrice de variance-covariance du noyau de mutation,  $B$  est le mouvement brownien  $k$ -dimensionnel standard, et  $\nabla_2$  désigne le gradient par rapport à la *seconde* variable. On peut alors voir la diffusion obtenue comme une version stochastique de ce qu'on appelle l'*équation canonique de la dynamique adaptative* [25, 26, 36]. Mais cette équation canonique ne peut s'obtenir qu'après une asymptotique de *grandes populations*, seule la fixation de mutants avantageux y est possible. Ici, au contraire, le terme diffusif additionnel dans (1.3) incarne la *dérive génétique*, c'est-à-dire à la fixation occasionnelle de mutants par stochasticité, indépendamment de leur fitness.

Nous considérons maintenant une population modélisée par un processus de branchement logistique ou par un processus de Moran à deux types. L'objectif est de déterminer le comportement de la probabilité de fixation d'un mutant au voisinage de la neutralité dans la même veine que dans la Section 1.2. Remarquons effectivement grâce à (1.3), que la seule difficulté

dans la détermination des coefficients de la diffusion canonique de la dynamique adaptative, consiste à calculer le *gradient* de la fitness d'invasion, et donc des probabilités de fixation, au voisinage de la neutralité.

Dans le cas du processus de branchement logistique, les caractéristiques dynamiques sont, pour  $i, j \in \{1, 2\}$ , le taux de naissance  $b_i$  (resp. de mort  $d_i$ ) du morphe  $i$ , et  $c_{ij}$  le taux de compétition subie par le morphe  $i$  de la part du morphe  $j$ . Ainsi le processus des substitutions de trait, appliqué au cas logistique, suit la dynamique du trait  $(b_1, c_{11}, d_1)$  de la population dans son état clonal, dans l'échelle des temps évolutifs.

Il est pratique de décomposer les déviations entre résident et mutant en cinq coefficients fondamentaux, de manière à exprimer les caractéristiques dynamiques de la population, soit  $B$  (vecteur des taux de naissance),  $C$  (matrice des taux de compétition),  $D$  (vecteur des taux de mort), sous la forme

$$B = b\mathbf{1} + \begin{pmatrix} 0 \\ \lambda \end{pmatrix}, \quad C = c\mathbf{1} - \begin{pmatrix} 0 & 0 \\ \delta & \delta \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} 0 & \alpha \\ 0 & \alpha \end{pmatrix} - \begin{pmatrix} 0 & \varepsilon \\ \varepsilon & 0 \end{pmatrix}, \quad D = d\mathbf{1} - \begin{pmatrix} 0 \\ \sigma \end{pmatrix},$$

où  $\mathbf{1}$  désigne une matrice de 1 aux dimensions *ad hoc*, et où nous appelons  $\mathbf{s} := (\lambda, \delta, \alpha, \varepsilon, \sigma)'$  les coefficients de sélection du mutant par, resp., la *fertilité*, la *défense*, l'*agressivité*, l'*isolement* et la *survie*. Nous montrons alors que la probabilité de fixation  $u$  du mutant sous faible sélection se linéarise en

$$u = p + \mathbf{v}' \cdot \mathbf{s} + o(\mathbf{s}),$$

où  $p := n/n+m$  est la fréquence initiale du mutant et  $\mathbf{v} = (v^\lambda, v^\delta, v^\alpha, v^\varepsilon, v^\sigma)$  est appelé *gradient de sélection*. Plus précisément, les coefficients du gradient peuvent s'écrire

$$\begin{aligned} v_{n,m}^\iota &= p(1-p) g_{n+m}^\iota & \iota \neq \varepsilon, \\ v_{n,m}^\varepsilon &= p(1-p)(1-2p) g_{n+m}^\varepsilon \end{aligned}$$

Les coefficients  $g$  dépendent uniquement des caractéristiques  $b, c, d$  du résident, et de la taille initiale totale de la population  $n+m$ . Nous les appelons par conséquent *coefficients d'invasibilité* (du résident), et caractérisons leur comportement asymptotique (en la taille  $n$  de la population). Par ailleurs, il est intéressant de noter que  $g^\alpha = g^\sigma$ . Les coefficients d'invasibilité  $g_n^\delta$  et  $g_n^\varepsilon$  se comportent comme  $\ln(n)/c$  lorsque la taille  $n$  de la population résidente est grande, tandis que les invasibilités  $g_n^\lambda$ ,  $g_n^\alpha$  et  $g_n^\sigma$  convergent vers une valeur finie lorsque  $n \rightarrow \infty$ .

Dans le cas où le trait est scalaire et où le taux de compétition  $c(x, y)$  ne dépend que de  $|x - y|$ , la diffusion canonique ne dépend pas de  $c$  et est donnée par

$$dZ_t = r(Z_t)dt + \sigma(Z_t)\mu(Z_t)^{1/2} \left( \frac{b(Z_t)}{1 - e^{-b(Z_t)}} - 1 \right)^{1/2} dB_t,$$

où

$$r(z) = \frac{1}{2}\mu(z)\sigma(z)^2 \left( 1 + \frac{4}{b(z)} + \frac{b(z) - 4}{1 - e^{-b(z)}} \right) b'(z).$$

Dans le cas du modèle de Moran dimorphe à taille fixée  $N + 1$ , chaque paire d'individus de traits  $(x, y)$  est remplacée par une paire d'individus de traits  $(y, y)$ , à taux *constant* égal à  $c_1(x, y)$  si  $x$  est le trait résident et  $c_2(x, y)$  si  $y$  est le trait résident. On peut alors montrer que la diffusion canonique est donnée par :

$$dZ_t = r(Z_t)dt + \sigma(Z_t)\sqrt{N\mu(Z_t)c(Z_t, Z_t)}dB_t,$$



où  $c(x, x) := c_1(x, x) = c_2(x, x)$ , où

$$r(z) = \frac{1}{2}\mu(z)N^2\sigma(z)^2\frac{\partial}{\partial y}f(z, z),$$

et  $f$  est la *fitness d'invasion* donnée par  $f(x, y) := c_1(x, y) - c_2(y, x)$ .

## Chapitre 2

# Quasi-stationnarité et transformées harmoniques de Doob

### Introduction

Soit  $Y$  un processus de Markov fort, et  $T$  son premier temps de sortie du borélien  $B$ , qui sera pris égal à  $(0, a)$  dans la première section, et à  $(0, \infty)$  dans les deux autres. Dans ce dernier cas,  $T$  s'interprète comme un temps d'*extinction*.

Dans ce cadre, une *distribution quasi-stationnaire* (DQS) pour  $Y$  est une mesure de probabilité  $\nu$  sur  $B$  telle que pour tout borélien  $A \subset B$ ,

$$\mathbb{P}_\nu(Y_t \in A \mid T > t) = \nu(A) \quad t \geq 0.$$

Lorsqu'elle existe, une DQS particulière est la distribution  $\mu$  dite *distribution de Yaglom* [128], définie comme la limite des marginales conditionnelles de  $Y$  pour des mesures initiales de type Dirac :

$$\mu(A) := \lim_{t \rightarrow \infty} \mathbb{P}_x(Y_t \in A \mid T > t).$$

Une autre approche consiste à construire le processus  $Y$  conditionné à ne jamais quitter  $B$ , dit aussi, lorsque  $B = (0, \infty)$ , conditionné à ne jamais s'éteindre. Il s'agit du processus dont les trajectoires  $\mathcal{F}_t$ -mesurables sont les limites de celles de  $Y$  conditionnées par  $T > t + s$ , lorsque  $s \rightarrow \infty$ . Dans le cas où  $B = (0, \infty)$ , le nouveau processus est fréquemment appelé  $Q$ -processus [4]. La loi  $\mathbb{P}^\dagger$  du processus conditionné à ne pas quitter  $B$  peut généralement être obtenue à partir de  $\mathbb{P}$  grâce à une  $h$ -transformée, ou *transformée harmonique de Doob*, via une certaine martingale  $D$ , c'est-à-dire que pour tout événement  $\Theta \in \mathcal{F}_t$ ,

$$\lim_{s \rightarrow \infty} \mathbb{P}_x(\Theta \mid T > t + s) =: \mathbb{P}_x^\dagger(\Theta) = \mathbb{E}_x \left( \frac{D_t}{D_0}, \Theta \right).$$

L'étude de la quasi-stationnarité est due originalement à l'école russe, dans le cadre des processus de BGW [87, 120, 128], puis s'est généralisée aux chaînes de Markov [119] et aux processus de naissance et de mort [39], mais toujours dans l'esprit de conditionner à la non-extinction. Dans ce même esprit, cette étude s'est étendue aux processus de diffusion [93], et aux superprocessus [47, 50, 115], parallèlement à une étude plus systématique (que la non-extinction) des processus de Markov [122], en particulier des diffusions (voir le papier fondateur

de P. Mandl [100] suivi de nombreux articles parmi lesquels [31, 55, 121]) et des superprocessus [105]. La littérature sur ce sujet est abondante, et l'on pourra trouver une bibliographie régulièrement mise à jour sur la page web de P.K. Pollett [112].

Le plan de ce chapitre est simple. Dans la Section 2.1, nous étudions les processus de Lévy sans sauts positifs conditionnés à ne jamais quitter un intervalle fini. La Section 2.2 est consacrée à l'étude des DQS des CB-processus, et de leur conditionnement à ne pas s'éteindre. La même question est traitée pour les diffusions de Feller généralisées dans la Section 2.3.

## 2.1 Processus de Lévy confiné dans un intervalle (#1)

On considère un processus de Lévy sans sauts positifs  $X$  dont les marginales sont absolument continues. On désigne par  $T$  le premier temps de sortie de  $(0, a)$ . Le processus  $X$  conditionné à ne jamais quitter l'intervalle  $(0, a)$ , au sens donné plus haut, est un processus de Markov dit processus de Lévy *confiné* dans  $(0, a)$ . F.B. Knight [86] avait déjà montré l'existence du mouvement brownien confiné dans  $(0, a)$ , que L. Chaumont [28] a généralisé aux processus de Lévy, mais uniquement dans le cas où  $a = \infty$ . Le premier de ces processus est appelé *processus brownien tabou* avec états tabous 0 et  $a$ , et le deuxième est appelé *processus de Lévy conditionné à rester positif* (voir Annexe A).

La loi  $\mathbb{P}^\dagger$  du processus confiné peut être obtenue comme  $h$ -transformée de  $\mathbb{P}$  au sens de Doob, via une certaine martingale  $(D_t; t \geq 0)$ , que l'on a pu exhiber grâce à un travail antérieur de J. Bertoin [10], et qui est reliée à la fonction d'échelle  $W$  du processus de Lévy initial (voir Annexe A).

Sous  $\mathbb{P}^\dagger$ ,  $X$  est ergodique dans  $(0, a)$ , et nous caractérisons sa mesure stationnaire. Cette mesure de probabilité possède une densité qui est *unimodale*, et, de plus, *symétrique* par rapport à  $a/2$ . Ce dernier point peut être vu comme une conséquence du fait que l'excursion du processus confiné hors de  $\{a/2\}$  est invariante par retournement simultané du temps et de l'espace (dualité des processus de Lévy).

Nous donnons également la loi sous  $\mathbb{P}^\dagger$  des premiers temps de sortie d'un sous-intervalle, de passage au-dessus, et de passage en-dessous, d'un certain niveau. Par ailleurs, il s'ensuit que les opérations qui consistent à conditionner un processus de Lévy à rester dans un intervalle, fini ou infini, *commutent*.

Une section est dédiée à la mesure d'excursion du processus confiné hors d'un point, qui est absolument continue par rapport à la mesure d'excursion du processus initial. La dérivée de Radon–Nikodym associée est simplement  $e^{\rho V} \mathbf{1}_{V < T}$ , où  $V$  est la durée de vie de l'excursion, et  $\rho$  est le taux de décroissance exponentielle de la queue de  $T$  sous  $\mathbb{P}$ .

Nous étudions ensuite le comportement asymptotique du suprémum  $S_t = \sup_{s \leq t} X_s$ , quand  $t \rightarrow \infty$ . Nous montrons d'abord, grâce au théorème des fonctions implicites, que le taux de décroissance  $\rho$  comme fonction de la largeur  $a$  de l'intervalle, est une fonction strictement décroissante de classe  $C^1$  sur  $(0, \infty)$ . Nous montrons alors que  $t(a - S_t)$  converge en loi quand  $t \rightarrow \infty$  vers une v.a. exponentielle de paramètre  $|\rho'(a)|$ , et que

$$\limsup_{t \rightarrow \infty} \frac{t(a - S_t)}{\ln(\ln(t))} = \frac{1}{|\rho'(a)|} \quad \text{p.s.}$$

En particulier, dans le cas du mouvement brownien confiné (le brownien tabou de Knight),

$$\limsup_{t \rightarrow \infty} \frac{t(a - S_t)}{\ln(\ln(t))} = \frac{a^3}{\pi^2} \quad \text{p.s.}$$

Les processus de Lévy confinés définis dans ce travail ont été utilisés ultérieurement à diverses reprises, voir notamment [5, 38, 89, 108, 109].

## 2.2 Quasi-stationnarité et CB-processus (#8)

On désigne par  $Z$  un  $\text{CB}(\psi)$  et par  $-\rho := -\psi'(0+)$  son *paramètre malthusien*. Cette dénomination est due au fait que  $\mathbb{E}(Z_t) = \mathbb{E}(Z_0) \exp(-\rho t)$  (voir Annexe B). On suppose que  $Z$  est critique ( $\rho = 0$ ) ou sous-critique ( $\rho > 0$ ). On fait également l'hypothèse que  $Z$  est *absorbé* en 0 p.s. (voir [106] lorsque ce n'est pas le cas). On appelle *temps d'extinction*  $T$  son premier temps d'atteinte de 0.

Nous montrons que dans le cas sous-critique les DQS de  $Z$  forment une famille *stochastiquement décroissante*  $(\nu_\lambda)$  de probabilités indicées par  $\lambda \in (0, \rho]$ . De plus, la DQS  $\nu_\rho$  est la *distribution de Yaglom*, au sens donné en introduction.

Dans les cas sous-critique comme critique, on peut définir le processus  $Z$  *conditionné à ne pas s'éteindre*, ou  $Q$ -processus. Sa loi  $\mathbb{P}^\uparrow$  peut être obtenue à partir de  $\mathbb{P}$  grâce à une  $h$ -transformée de Doob via la martingale  $D$ , où  $D_t = Z_t e^{\rho t}$ .

Le  $Q$ -processus est en fait un  $\text{CBI}(\psi, \phi)$ , c'est-à-dire un CB-processus avec immigration (voir Annexe B), où  $\phi$  est (l'exposant de Laplace d'un subordonateur) donné par  $\phi = \psi' - \rho$ . Ce résultat indique que l'arbre conditionné à ne pas s'éteindre peut être décomposé en une épine dorsale infinie (« spine »), sur laquelle sont greffés des sous-arbres (sous-)critiques de mécanisme de branchement  $\psi$ , dont les tailles initiales sont décrites par le mécanisme d'immigration  $\phi$ . Voir chapitre suivant, Section 3.1.

Dans le cas sous-critique, et sous une condition de type  $L \log L$ , le  $Q$ -processus est ergodique, et sa loi stationnaire est la *biaisée par la taille* de la distribution de Yaglom  $\nu_\rho$ . En particulier, la loi stationnaire du  $Q$ -processus *domine stochastiquement* la loi quasi-stationnaire du processus initial. Nous montrons en fait que ceci est un résultat plus général qui s'applique à tous les processus de Markov  $Y$  à valeurs positives absorbés p.s. en 0, pourvu que les applications  $x \mapsto \mathbb{P}_x(Y_t > 0)$  soient toutes croissantes.

Nous nous penchons enfin sur le cas où  $\psi$  est un polynôme du second degré (processus de diffusion) ou une fonction puissance d'exposant  $\alpha \in (1, 2)$  (processus stables). Dans le cas des diffusions, il existe  $\sigma > 0$  et  $r \leq 0$  tels que

$$dZ_t = rZ_t dt + \sqrt{\sigma Z_t} dB_t,$$

où  $B$  est le mouvement brownien, et alors le  $Q$ -processus  $Z^\uparrow$  est solution de

$$dZ_t^\uparrow = rZ_t^\uparrow dt + \sqrt{\sigma Z_t^\uparrow} dB_t + \sigma dt,$$

où le dernier terme s'interprète donc naturellement comme une immigration infinitésimale instantanée. Dans le cas stable, nous montrons que le CB-processus  $Z$  est solution de

$$dZ_t = Z_{t-}^{1/\alpha} dX_t,$$

où  $X$  est un processus de Lévy sans sauts négatifs d'exposant de Laplace  $\lambda \mapsto \lambda^\alpha$ , et que le  $Q$ -processus vérifie alors

$$dZ_t^\uparrow = (Z_{t-}^\uparrow)^{1/\alpha} dX_t + d\sigma_t,$$

où  $\sigma$  est un subordonateur d'exposant de Laplace  $\psi'$  indépendant de  $X$ , qui peut être vu, ici encore, comme un terme d'immigration instantanée.

Une partie de ce papier était contenue dans ma thèse de doctorat, et a été reprise dans plusieurs travaux, voir notamment [40] et [90, Chapitre 10]. Une intersection non vide a été publiée indépendamment dans [97], toutefois l'existence du  $Q$ -processus dans toute sa généralité remonte à [115].

### 2.3 Quasi-stationnarité et diffusions de Feller généralisées (#12)

Le point de départ de ce travail était la diffusion de Feller logistique (1.2), mais nous allons considérer plus généralement les diffusions du type

$$dZ_t = h(Z_t)dt + \sqrt{\sigma Z_t}dB_t \quad t \geq 0,$$

appelées *diffusions de Feller généralisées*, par référence à la diffusion de Feller où  $h$  est linéaire (CB-processus), voire nulle (voir Annexe B, équation (B.1)). Ces diffusions apparaissent comme limites de processus de naissance et de mort dont la somme des taux *per capita* de naissance et de mort ne dépend pas de la taille  $z$  de la population, mais dont la différence (qui est aussi le *taux de croissance*) varie avec  $z$  comme  $h(z)/z$ . La fonction  $h$  de référence est  $h(z) = rz - cz^2$  (diffusion de Feller logistique).

Par un changement de variable déterministe, on se ramène à l'étude des diffusions  $X$  du type

$$dX_t = dB_t - q(X_t)dt \quad t \geq 0,$$

où  $q$  est une fonction qui tend vers  $+\infty$  aux deux bornes de son intervalle de définition  $(0, \infty)$ .

On note  $T_0$  le premier temps d'atteinte de 0 par  $X$ , dont on suppose qu'il est fini p.s. (H1), et l'on définit  $\mu$  comme la mesure sur  $(0, \infty)$  dont la densité est  $x \mapsto \exp(-2 \int_1^x q(y) dy)$ . Nous montrons alors que toutes les densités marginales de la diffusion  $X$  issue de  $x$  et tuée en  $T_0$  sont dans  $\mathbb{L}^2(\mu)$ , puis que son générateur infinitésimal  $L$  s'étend à un opérateur auto-adjoint sur  $\mathbb{L}^2(\mu)$ . Sous une hypothèse technique supplémentaire (H2), nous utilisons la théorie spectrale des opérateurs de Schrödinger [7] pour prouver que  $-L$  a un spectre purement discret  $0 < \lambda_1 < \lambda_2 < \dots$ , ce qui nous permet d'écrire uniformément pour  $(t, x, y)$  dans tout compact de  $(0, \infty)^3$ ,

$$\mathbb{P}_x(X_t \in dy, t < T_0) = \sum_{k=1}^{\infty} e^{-\lambda_k t} \eta_k(x) \eta_k(y) dy,$$

où  $(\eta_k)$  est une base orthonormée de  $\mathbb{L}^2(\mu)$ , telle que pour tout entier  $k$ ,  $L\eta_k = -\lambda_k \eta_k$ , et  $\eta_1$  est croissante et strictement positive sur  $(0, \infty)$ .

Nous exhibons ensuite deux conditions (H3 et H4) sur  $q$ , dont chacune constitue une condition suffisante pour que  $\eta_1$  soit dans  $\mathbb{L}^1(\mu)$ . Lorsque tel est le cas, nous définissons la mesure  $d\nu_1 := (\int \eta_1 d\mu)^{-1} \eta_1 d\mu$ . Nous montrons que pour toute probabilité initiale à support compact, la loi conditionnelle de  $X_t$  (sachant  $t < T_0$ ) converge (exponentiellement vite à taux  $\lambda_2$ ) vers  $\nu_1$ , qui est donc sa *distribution quasi-stationnaire de Yaglom*.

Nous montrons également l'existence d'un  $Q$ -processus (processus  $X$  conditionné à ne jamais atteindre 0) dont la loi, ici encore, s'obtient par transformée harmonique de Doob via une martingale  $D$ , où  $D_t = e^{\lambda_1 t} \eta_1(X_t)$ . De plus, ce  $Q$ -processus est ergodique, et sa probabilité stationnaire est  $\eta_1^2 d\mu$ , qui est donc absolument continue par rapport à la DQS de Yaglom  $\nu_1$ , avec dérivée de Radon-Nikodym *croissante*, égale à  $(\int \eta_1 d\mu) \eta_1$ . Cette domination stochastique de la DQS de Yaglom par la probabilité stationnaire du  $Q$ -processus pouvait être prédite grâce à un résultat cité dans la section précédente.

Nous nous intéressons enfin à la question de l'*unicité* de la DQS. Nous montrons d'abord de manière générale, qu'une diffusion admettant une unique DQS doit nécessairement *descendre de l'infini*, au sens où il existe un réel  $y > 0$  et un temps  $t > 0$  tels que

$$\lim_{x \uparrow \infty} \downarrow \mathbb{P}_x(T_y < t) > 0.$$

Nous exhibons ensuite une condition (H5) qui équivaut au fait que  $X$  descende de l'infini. Si en plus de H5, les conditions H1, H2 et H3 (ou H4) sont vérifiées alors (il existe une DQS  $\nu_1$  et)  $\nu_1$  est la *seule* DQS. Nous aurions aimé savoir si la descente de l'infini garantit non seulement l'unicité, mais aussi l'existence, d'une DQS ; nous montrons que c'est le cas pour les processus de naissance et de mort.

Pour revenir aux diffusions de Feller généralisées, l'existence de la DQS de Yaglom et du  $Q$ -processus sont garanties dès que  $h(x)/\sqrt{x}$  tend vers  $-\infty$  lorsque  $x \rightarrow \infty$ . Pour avoir la descente de l'infini et l'unicité de la DQS, il suffit que  $1/h$  soit intégrable au voisinage de l'infini.

## Chapitre 3

# Processus de Branchement à Espace d'États Continu et Processus de Lévy

### Introduction

Nous ne donnons pas ici de précisions techniques comme dans les chapitres précédents, et nous laissons plutôt le lecteur se reporter aux Annexes A et B.

Dans la Section 3.1, nous généralisons la généalogie des CB-processus découverte par J.-F. Le Gall et ses collaborateurs (Y. Le Jan, T. Duquesne) aux CB-processus avec immigration. Ce travail nous permet d'obtenir une extension du théorème de Ray–Knight–Williams [124]. Dans la Section 3.2, nous étudions les arbres de ramification et leur contour, ce qui fournit un lien entre les généalogies de CB-processus à la Le Gall–Le Jan [96], et les généalogies à la Bertoin–Le Gall [16]. Ces deux types de généalogies induisent d'ailleurs des bijections entre CB-processus et processus de Lévy sans sauts négatifs, au premier rang desquelles figure la représentation de Lamperti. Une démonstration probabiliste de cette représentation est exposée dans la Section 3.3.

### 3.1 La généalogie des CB-processus avec immigration (#3)

Dans le but d'étendre la construction des super-mouvements browniens aux superprocessus à mécanismes de branchement quelconques (le lecteur intéressé pourra se référer à [94]), J.-F. Le Gall, en collaboration avec Y. Le Jan [96] puis avec T. Duquesne [42], a mis en évidence la généalogie des processus de branchement à espace d'états continu (CB-processus). Cette généalogie est décrite par un processus non-markovien appelé le *processus de hauteur*. Son équivalent dans le cas discret est le processus des profondeurs successives des sommets d'un arbre fini parcourus dans l'ordre lexicographique. Nous définissons ici la généalogie des processus de branchement avec immigration (CBI), dans la même veine, dont nous dérivons une extension du *théorème de Ray–Knight–Williams*. La construction de cette généalogie est inspirée des décompositions en épine dorsale (« spine ») des processus de branchement conditionnés à ne pas s'éteindre (voir chapitre précédent, Section 2.2), que l'on peut aisément décrire dans le cas discret : étant donné un arbre de BGW avec immigration, où les migrants n'ont donc pas de

parent, on se donne une lignée infinie simple d'individus « adoptifs », et pour tout entier  $n$ , les migrants arrivant à la génération  $n$  sont adoptés par l'individu adoptif de la génération  $n - 1$ .

Soient  $X$  un processus de Lévy spectralement positif ne dérivant pas vers  $+\infty$  d'exposant de Laplace  $\psi$ , et  $Y$  un subordonateur indépendant d'exposant de Laplace  $\phi$ . Nous construisons trajectoriellement un processus de codage généalogique  $X^*$  à partir de  $X$  et  $Y$ , qui est le processus  $X$  tué lorsqu'il atteint 0, et ressuscité instantanément par les sauts de  $Y$ . Alternativement nous nous servons du théorème de synthèse d'Itô [73] pour construire sa loi  $\mathbb{P}^*$  à partir de sa mesure d'excursion hors de  $\{0\}$ . Plus précisément, si  $\Gamma$  est la mesure de Lévy de  $Y$  et  $\delta$  son coefficient de dérive, alors  $X^*$  est le processus de Markov dont la mesure d'excursion  $N^*$  hors de  $\{0\}$  est donnée par

$$N^* := \int_0^\infty \Gamma(dr)N_r + \delta N_0,$$

où  $N_r$  est simplement la loi de  $X$  issu de  $r$  et tué lorsqu'il atteint 0, tandis que  $N_0$  est la mesure d'excursion hors de  $\{0\}$  du processus  $X$  réfléchi sur son infimum.

Nous définissons ensuite le processus de hauteur  $H^*$  associé à  $X^*$  par

$$H_t^* = \lim_{\varepsilon \downarrow 0} \frac{1}{\varepsilon} \int_0^t \mathbf{1}_{\{X_s^* - \inf_{s \leq r \leq t} X_r^* < \varepsilon\}} ds.$$

Nous prouvons alors que la mesure d'occupation du processus de hauteur  $H^*$  admet p.s. une densité càdlàg  $(Z_a^*, a \geq 0)$ , et le résultat fondamental est que  $Z^*$  est un CBI( $\psi, \phi$ ).

Nous montrons enfin une extension du théorème de Ray–Knight–Williams. Le point de départ est la question suivante : les processus de Lévy qui dérivent vers  $+\infty$ , et les processus de Lévy conditionnés à rester positifs (voir Annexe A), codent-ils pour une certaine généalogie dont la distribution serait à déterminer ?

Supposons par exemple que  $X$  désigne un processus de Lévy récurrent (d'exposant de Laplace  $\psi$ ) conditionné à rester positif. Des arguments d'absolue continuité justifient l'existence d'un processus de hauteur  $H$  construit à partir des trajectoires de  $X$  comme précédemment. Dans le cas brownien, le processus  $X$  est le processus de Bessel de dimension 3 (BES(3)). On montre à l'aide du théorème d'équivalence de Lévy que le processus de hauteur  $H$  a même loi que  $X$ . Le célèbre théorème de Ray–Knight–Williams [124] assure alors que le processus des temps locaux d'un BES(3) est un carré de Bessel de dimension 2 (BESQ(2)). Par des identités connues entre processus de branchement et carrés de Bessel, on en conclut que lorsque  $X$  est un mouvement brownien conditionné à rester positif, le processus  $H$  associé est le processus de hauteur d'un CBI de mécanisme de branchement  $\lambda \mapsto \lambda^2/2$  et de mécanisme d'immigration  $\lambda \mapsto \lambda/2$ . Les résultats précédents et des opérations sur les excursions nous permettent en fait de généraliser ce théorème comme suit : lorsque  $X$  est un processus de Lévy sans sauts négatifs, d'exposant de Laplace  $\psi$ , conditionné à rester positif, le processus  $H$  associé est le processus de hauteur d'un CBI( $\psi, \phi$ ), où  $\phi(\lambda) := \psi(\lambda)/\lambda$ .

Ces travaux ont été repris dans [64]. Voir également [40].

### 3.2 Arbres de ramification (#13)

Soit  $\Lambda$  une mesure  $\sigma$ -finie sur  $(0, \infty)$  telle que  $\int_0^\infty (1 \wedge r)\Lambda(dr) < \infty$ , que l'on appelle *mesure de longévité*. On définit récursivement un *arbre de ramification* (« splitting tree ») de la façon suivante : chaque individu (sommet de l'arbre discret associé) donne naissance, au cours de sa



vie  $(\alpha, \omega)$ , à une collection (au plus dénombrable) de copies de lui-même dont les instants de naissance et les durées de vie sont les atomes d'une mesure de Poisson d'intensité  $dt \Lambda(dr)$  sur  $(\alpha, \omega) \times (0, \infty)$ . L'arbre de ramification est la réunion des intervalles de vie  $(\alpha_i, \omega_i)$  indicés par cette collection (au plus) dénombrable d'individus. Il s'agit d'un espace localement compact muni d'une distance faisant de lui un  $\mathbb{R}$ -arbre (voir par exemple [51, 95]), d'une mesure de Lebesgue, et d'un *ordre* total, que nous ne détaillons pas ici, mais qui va nous permettre de définir un sens de parcours.

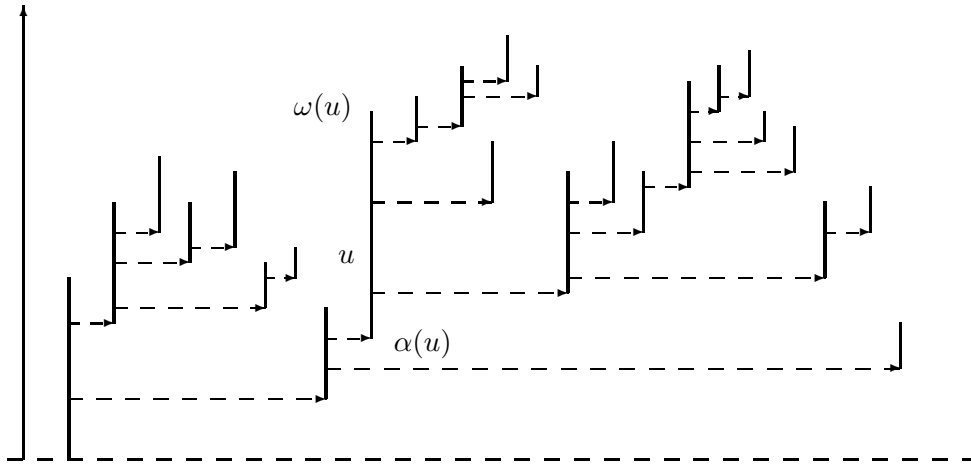


FIG. 3.1 – Réalisation d'un arbre de ramification dans le cas où la mesure de longévité  $\Lambda$  est finie. L'axe des temps est vertical. L'individu  $u$  naît à la date  $\alpha(u)$  et meurt à la date  $\omega(u)$ .

On désigne par  $\Xi_\tau$  le nombre d'individus vivant au temps  $\tau$ . Alors  $\Xi_\tau$  est p.s. fini pour presque tout  $\tau$ , et  $(\Xi_\tau; \tau \geq 0)$  est un processus de branchement non markovien appelé, lorsque  $\Lambda$  est finie, *processus de Crump–Mode–Jagers* binaire homogène.

On s'intéresse au *processus de contour*  $X$  d'un tel arbre, issu d'un individu né en 0 et mort en  $\chi$ , et que l'on a tronqué préalablement en lui ôtant tous les instants de vie ultérieurs à la date  $\tau$  (les points de l'arbre à distance supérieure à  $\tau$  de la racine). Le processus  $X$  est à valeurs dans  $[0, \tau]$  et  $X_0 = \chi \wedge \tau$ . Il parcourt l'ensemble des instants vécus par tous les individus, en commençant par  $\chi \wedge \tau$ , et s'arrête lors de la visite de l'instant 0 de naissance de l'ancêtre. Dans le cas où  $\Lambda$  est finie, on peut en faire la description suivante : partant de la date de décès d'un individu, le processus décroît de manière linéaire déterministe (pente  $-1$ ) jusqu'à la (date de) naissance de son *dernier* enfant. À cet instant, il saute à la date de décès de cet enfant dont il parcourt également la vie dans le sens inverse du sens chronologique. Le processus  $X$  est ainsi défini récursivement, en sachant qu'arrivé à la date de naissance d'un individu, le parcours continue où il s'était arrêté dans la vie de son parent. Le parcours s'arrête lorsque tout l'arbre a été visité, c'est-à-dire à la date de naissance 0 de l'ancêtre. Il est intéressant de noter que le parcours inverse est étudié dans [60], mais donne moins de résultats, car le processus de contour associé n'est (en particulier) pas markovien. Voir également [111].

Au contraire, nous montrons ici que  $X$  un processus de Lévy sans sauts négatifs réfléchi

sous  $\tau$  et tué à son premier temps d'atteinte de 0, et dont l'exposant de Laplace vaut

$$\psi(\lambda) = \lambda - \int_0^\infty (1 - e^{-\lambda r}) \Lambda(dr).$$

De plus, la hauteur généalogique de l'individu visité au temps  $t$  vaut

$$H_t = \text{Card}\{s \leq t : \inf_{s \leq u \leq t} X_u = X_s\},$$

et le réel  $Z_n$  défini par

$$Z_n = \int_0^\infty dt \mathbf{1}_{H_t=n}$$

est donc la somme des durées de vie des individus de la génération  $n$ , dont on montre qu'il est un processus de branchement markovien, appelé *processus de Jirina*. En effet, conditionnellement aux durées de vie  $(\zeta_i)_i$  des individus de la génération  $n-1$ ,  $Z_n = \sum_i V_i$ , où les  $(V_i)_i$  sont des v.a. positives ou nulles indépendantes, telles que pour tout  $i$ ,  $V_i$  est la somme des atomes d'une mesure de Poisson d'intensité  $dt \Lambda(dr)$  sur  $(0, \zeta_i) \times (0, \infty)$ . Autrement dit  $V_i$  a la même loi que  $S(\zeta_i)$ , où  $S$  est un subordonateur sans dérive et de mesure de Lévy  $\Lambda$ . Comme  $Z_n = \sum_i V_i$ , où les  $V_i$  sont indépendantes, et que  $Z_{n-1} = \sum_i \zeta_i$ ,  $Z_n$  a même loi que  $S(Z_{n-1})$ . Ceci nous permet donc de voir directement pourquoi  $Z_n(\chi)$ , comme fonction de la durée de vie  $\chi$  de l'ancêtre, est la composée de Bochner de  $n$  subordonateurs i.i.d. d'exposant de Laplace  $\phi(\lambda) := \int_0^\infty (1 - e^{-\lambda r}) \Lambda(dr)$ . Cette interprétation donne un éclairage nouveau au processus de codage généalogique de [42, 96] (voir section précédente), et fait également le lien entre cette dernière généalogie et la définition alternative de généalogie des CB-processus donnée dans [16].

D'autres implications importantes peuvent être tirées de la connaissance de la loi du processus de contour. Soit  $\eta$  la plus grande racine de  $\psi$  ( $\eta$  est strictement positive uniquement dans le cas surcritique, voir Annexes).

- la probabilité d'extinction de l'arbre vaut  $e^{-\eta x}$
- le nombre d'individus  $\Xi_\tau$  vivant au temps  $\tau$

$$\Xi_\tau := \text{Card}\{t : X_t = \tau\}$$

conditionné à être non nul, suit la loi *géométrique* de probabilité de succès

$$\mathbb{P}_\tau(T_0 < T_{(\tau, +\infty)}),$$

où l'on a noté  $T_A$  le premier temps d'atteinte du borélien  $A$  par le processus de Lévy  $X$ .

- l'arbre de ramification surcritique conditionné à s'éteindre est un arbre de ramification *sous-critique* de mesure de longévité  $e^{-\eta r} \Lambda(dr)$
- Soit  $p := \psi'(\eta) \leq 1$ . On classe les individus vivant au temps  $\tau$  selon que leur descendance est infinie ou finie, soit  $\Xi_\tau = \Xi_\tau^\infty + \Xi_\tau^f$ . On montre alors la *convergence en loi* de  $e^{-\eta \tau} (\Xi_\tau^\infty, \Xi_\tau^f)$  vers le couple  $(p\xi, (1-p)\xi)$ , où  $\xi$  est une variable aléatoire exponentielle de paramètre  $p$  (sous une condition de type  $L \log L$ , la convergence des premières coordonnées est trajectorielle).

Dans un travail en cours [91], je montre que l'arbre de ramification lui-même, restreint à ses branches infinies, est un *arbre de Yule* de paramètre  $\eta$  (en particulier  $(\Xi_\tau^\infty; \tau \geq 0)$  est un processus de Yule). Voir également [15], où les « individus » de descendance infinie sont appelés « prolifiques ».

Dans le cas surcritique, nous pouvons également considérer la famille projective des processus de contour de l'arbre tronqué au niveau  $\tau$ , pour  $\tau$  variant dans  $(0, \infty)$ . Une question est de savoir en quel sens on a convergence, lorsque  $\tau$  tend vers l'infini, du processus de hauteur et de ses temps locaux vers un CB-processus surcritique? Cela constituerait une manière relativement simple de construire un arbre de Lévy surcritique (voir aussi [43]). De plus, l'application d'un tel résultat au cas brownien avec dérive positive devrait constituer un *troisième théorème de type Ray–Knight* (travail en préparation).

### 3.3 Preuve(s) de la représentation de Lamperti (#16)

Dans une population branchante discrète, rappelons que chaque individu donne naissance (à des portées i.i.d.) à taux *constant*  $b$ , et meurt, à taux *constant*  $d$ , indépendamment du reste de la population. Par conséquent, lorsque la taille  $Z_t$  de la population au temps  $t$  vaut  $n$ , elle saute de  $-1$  à taux  $dn$ , et saute de  $+k$  à taux  $bnp_k$  (où  $p_k$  est la probabilité, aux instants de naissance, de donner naissance à  $k$  individus simultanément). Définissons alors

$$\theta_t := \int_0^t Z_s ds,$$

et notons  $\kappa$  l'inverse à droite de la fonction  $\theta$  : sur  $[0, \theta_\infty)$ ,  $\kappa$  est l'application réciproque de  $\theta$  ; sur  $[\theta_\infty, \infty)$ ,  $\kappa$  est constante égale à  $\lim_{t \rightarrow \infty} Z_t \in \{0, \infty\}$ .

Soit maintenant  $X$  le changé de temps  $Z \circ \kappa$ . Un résultat standard est que  $X$  est une chaîne de Markov à temps continu dont les taux de transition sont donnés par :

$$\begin{cases} n \rightarrow n+k & \text{à taux } bp_k \mathbf{1}_{\{n \neq 0\}} \\ n \rightarrow n-1 & \text{à taux } d \mathbf{1}_{\{n \neq 0\}}, \end{cases}$$

c'est-à-dire que  $X$  est une *marche aléatoire*, dite continue à gauche (au sens où  $X_{T_n} = n$  pour tout  $n \leq X_0$ ), *arrêtée en 0*. Réciproquement, si l'on part d'une telle marche aléatoire  $X$ , que l'on définit  $\kappa_t = \int_0^{t \wedge T_0} (1/X_s) ds$  et que  $Z$  désigne le changé de temps  $X \circ \theta$ , où  $\theta$  est l'inverse à droite de  $\kappa$ , alors on récupère le processus de branchement initial.

Lorsque  $Z$  est un CB-processus, cette transformation porte le nom de *transformée de Lamperti*. Le changé de temps  $X$  est alors un processus de Lévy sans sauts négatifs arrêté lorsqu'il atteint 0. Ce résultat a été annoncé dans [92], sans qu'il en soit donné de démonstration. En rédigeant le mini-cours que j'ai donné à Guanajuato (Mexique) en novembre 2006 (travail #10), je me suis rendu compte que non seulement cette démonstration n'apparaissait nulle part dans la littérature, mais aussi qu'elle était loin d'être évidente. Comme Maria-Emilia Caballero et Gerónimo Uribe partageaient le même constat au même moment, nous avons entrepris la rédaction de cette preuve. En réalité, nous en donnons deux.

La première démonstration est fondamentalement probabiliste, et repose sur l'étude d'une *martingale* exponentielle, pour le sens direct, et, pour la réciproque, sur une *équation intégrale stochastique* (combinant intégrales brownienne et poissonnienne) vérifiée par le processus de Lévy changé de temps. La seconde démonstration se sert de la propriété énoncée pour les processus de branchement discrets, le passage à la limite étant possible grâce à la continuité de la transformation de Lamperti sur un espace de Skorokhod compactifié.

Donnons quelques idées de la première démonstration. Partant d'un CB-processus  $Z$ , qui est défini comme un processus de Markov càdlàg à valeurs réelles positives ou nulles et satisfaisant la

propriété de branchement, nous montrons d'abord que les deux dernières propriétés l'empêchent d'avoir des sauts négatifs. Sans hypothèses supplémentaires, il est ensuite possible de voir que pour tous  $x, t, \lambda \geq 0$ ,  $\mathbb{E}_x(\exp(-\lambda Z_t)) = \exp(-xu_t(\lambda))$ , mais surtout que la fonction  $t \mapsto u_t(\lambda)$  est dérivable sur  $[0, \infty)$ . Alors si  $F(\lambda)$  désigne la dérivée en 0 de cette fonction, pour tout  $\lambda \geq 0$ ,

$$\exp(-\lambda Z_t) + F(\lambda) \int_0^t Z_s \exp(-\lambda Z_s) ds$$

est une martingale. Changeant de temps, puis résolvant une équation différentielle, nous obtenons que

$$\mathbb{E}_x(\exp(-\lambda X_t)) = e^{-\lambda x - tF(\lambda)} - \mathbb{E}_x \left( (1 - e^{-(t-T_0)F(\lambda)}) \mathbf{1}_{\{T_0 \leq t\}} \right).$$

Quelques manipulations sur les trajectoires du processus  $X$  montrent qu'il s'agit d'un processus de Lévy d'exposant de Laplace  $-F$  arrêté en 0.

La réciproque s'obtient en montrant que l'on peut écrire  $Z$  (défini cette fois comme un processus de Lévy sans sauts négatifs *changé de temps*) comme solution de

$$\begin{aligned} Z_t = x + a \int_0^t Z_s ds + \sigma \int_0^t \sqrt{Z_s} dB_s \\ + \int_0^t \int_0^{Z_{s-}} \int_{[1, \infty]} r N(ds, dv, dr) + \int_0^t \int_0^{Z_{s-}} \int_{(0, 1)} r \tilde{N}(ds, dv, dr), \end{aligned} \quad (3.1)$$

où  $B$  est un mouvement brownien, et  $N$  une mesure de Poisson indépendante ( $\tilde{N}$  la mesure compensée associée) de mesure intensité  $ds dv \Lambda(dr)$  ( $\Lambda$  étant la mesure de Lévy du processus  $X$ ). Il est ensuite immédiat d'en tirer la propriété de branchement. La partie poissonnienne de l'équation intégrale (3.1) s'interprète comme suit : le rôle de la deuxième coordonnée de la mesure de Poisson  $N$  est de marquer les sauts de manière à les faire survenir dès que cette marque est « sous » la trajectoire de  $Z$ ; ainsi les sauts de taille comprise entre  $r$  et  $r + dr$  surviennent à un taux égal à  $Z_{t-} \Lambda(dr)$  (taux linéaire en la taille de la population, comme dans un processus de branchement discret). Des équations intégrales similaires apparaissent notamment dans [18] et [33].

# Chapitre 4

## Coalescence

### Introduction

Soit un échantillon de  $n$  individus étiquetés  $1, 2, \dots, n$ , où  $n \leq \infty$ , dont on connaît la généalogie supposée asexuée, et dont le graphe est donc un arbre. Le *coalescent* associé à cette généalogie est le processus à valeurs dans les *partitions* de  $\{1, 2, \dots, n\}$  dont la valeur à l'instant  $t$  est la partition induite par la relation d'équivalence  $\overset{t}{\leftrightarrow}$ , où  $i \overset{t}{\leftrightarrow} j$  si et seulement si l'ancêtre de  $i$  et l'ancêtre de  $j$ , il y a  $t$  unités de temps, sont *identiques*. La dynamique d'un coalescent suit donc le sens *rétrospectif* du temps (inverse du sens chronologique, dit aussi *prospectif*). L'état initial d'un coalescent est la collection de tous les singletons (la « poussière »), et les valeurs qu'il prend sont des partitions de moins en moins fines au cours du temps. De plus, le premier instant  $t$  où les entiers  $i$  et  $j$  sont dans le même bloc, est exactement le temps qui s'est écoulé depuis leur *plus récent ancêtre commun*. On dit que  $i$  et  $j$  (ou plutôt leurs classes d'équivalence) *coalescent* à l'instant  $t$ .

Il est facile de voir que le coalescent associé à la généalogie d'un échantillon de taille  $n$  tiré d'une population de taille fixée  $N$  sous le modèle de Wright–Fisher, est *markovien*. De plus, il est *consistant*, au sens où la restriction de ce coalescent à  $k$  entiers pris parmi ces  $n$ , a la même loi que le coalescent d'un échantillon de taille  $k$ . Lorsque  $N \rightarrow \infty$ , et que le temps est accéléré proportionnellement à  $N$ , le coalescent converge vers un processus limite qui est un coalescent *binaire* (seuls deux blocs peuvent coalescer simultanément) appelé *coalescent de Kingman* [84]. Il s'agit d'une chaîne de Markov à temps continu, dont le taux de transition de la configuration  $\xi$  vers la configuration  $\eta$  vaut  $c$  si on obtient  $\eta$  en fusionnant exactement deux blocs de  $\xi$ , et 0 sinon. On dit que chaque paire de blocs *coalesce à taux  $c$* . Ainsi, le nombre de blocs dans le coalescent de Kingman est un processus de mort pure qui passe de l'état  $k$  à l'état  $k - 1$  au taux  $ck(k - 1)/2$ .

Au début des années 1990, le coalescent de Kingman a fait irruption en génétique des populations appliquée [71], et est aujourd'hui le modèle le plus répandu pour l'inférence des historiques de populations récentes. En génétique des populations mathématique, l'étude plus générale de tous les coalescents markoviens est aujourd'hui un domaine de recherche à part entière : les événements de coalescence, ou *collisions*, peuvent faire intervenir plus de 2 blocs à la fois (collisions multiples [116]), et les instants de collisions peuvent d'ailleurs être denses ( $\Lambda$ -coalescents [110]); de façon encore plus générale, les collisions peuvent même être simultanées ( $\Xi$ -coalescents [118]). Il est d'ores et déjà possible de se référer à une monographie dans ce

domaine [14].

Les travaux qui sont mentionnés dans la suite de ce chapitre se situent à la marge de ce domaine de recherche, en particulier parce que les généalogies qui m'ont intéressé jusqu'ici sont plutôt celles qui sont associées aux processus de branchement (à ce propos, voir [23]). Dans la Section 4.1, nous étudions des suites décroissantes d'ensembles régénératifs emboîtés : leurs complémentaires sont des collections infinies d'intervalles qui fusionnent progressivement, induisant donc un processus de coalescence. Dans la Section 4.2, nous utilisons la généalogie des CB-processus définie dans [16] pour donner la loi des temps de coalescence d'un échantillon de plusieurs points choisis uniformément à la génération  $t$ . Pour estimer des taux de mutation dans une population contrôlée de blé, nous donnons dans la Section 4.3 divers moyens d'estimer la taille d'un arbre coalescent (de Kingman) arrêté à un temps fixe. Deux résultats supplémentaires extraits respectivement des papiers #5 et #13 sont exposés à la Section 4.4 : 1) descente de l'infini de certains processus de coalescence et fragmentation ; 2) généalogie des processus de Crump–Mode–Jagers donnée par un processus ponctuel dit... de coalescence.

## 4.1 Ensembles régénératifs emboîtés (#2)

« Ensemble régénératif » est un nom alternatif pour ensemble markovien. Un ensemble régénératif de la demie-droite positive, noté  $\mathcal{R}$ , est la (fermeture de la) trace d'un subordonneur (processus de Lévy croissant ; voir Annexe A et [11]). Pour tout réel  $t$  fixé, on désigne par  $(G(t), D(t))$  le plus grand intervalle ouvert ne rencontrant pas  $\mathcal{R}$  et contenant  $t$ . On appelle *âge* et *reste de vie* au temps  $t$  le couple  $(A(t), R(t)) = (t - G(t), D(t) - t)$ . La théorie du renouvellement culmine dans l'énoncé de deux théorèmes, le *théorème du renouvellement* [54] et le *théorème de Dynkin–Lamperti* [21]. Ces deux théorèmes donnent la distribution limite quand  $t \rightarrow \infty$ , respectivement du couple  $(A(t), R(t))$  lorsque  $\mathcal{R}$  est *récurrent-positif* (les subordonneurs associés ont des marginales intégrables), et du couple  $t^{-1}(A(t), R(t))$  lorsque  $\mathcal{R}$  est à *variation régulière* (dans le domaine d'attraction d'un régénératif stable).

L'étude des ensembles aléatoires emboîtés est liée à celle de la coalescence (voir [20], [110] et les références qui y sont mentionnées) : un ensemble régénératif induit une partition de  $\mathbb{R}_+$  qui représente autant de morceaux d'un objet fragmenté ; une suite *décroissante* d'ensembles régénératifs induit un processus de coalescence (le « recollement » des fragments).

Nous considérons à présent  $n$  ensembles régénératifs emboîtés  $\mathcal{R}_n \subseteq \dots \subseteq \mathcal{R}_1$ , ainsi que les âges et restes de vie qui leur sont associés  $A_n(t), R_n(t), \dots, A_1(t), R_1(t)$ . J. Bertoin a montré [12] que la distribution limite du  $n$ -uplet  $(A_1(t), \dots, A_n(t))$  ne dépend que des  $n$  lois individuelles de chacun des ensembles régénératifs. Nous montrons qu'il n'en est plus de même pour le  $2n$ -uplet  $(A_1(t), R_1(t), \dots, A_n(t), R_n(t))$ . À cette fin, nous nous intéressons, à la suite de [20], à deux constructions naturelles d'ensembles régénératifs emboîtés, l'une basée sur la *subordination de Bochner*, et l'autre sur l'*intersection* d'ensembles régénératifs indépendants.

Nous montrons que dans le cas récurrent-positif, le  $n$ -uplet des couples âge et reste de vie  $(A_1(t), R_1(t), \dots, A_n(t), R_n(t))$ , dans son état stationnaire, est une chaîne de Markov bidimensionnelle dont nous caractérisons la loi. De plus, dans le cas de la subordination de Bochner, cette chaîne de Markov a des accroissements indépendants.

Nous donnons un exemple élégant d'utilisation des recouvrements aléatoires de la droite [20, 59] pour caractériser la loi de  $(G_\alpha(1), D_\alpha(1), G_\gamma(1), D_\gamma(1))$  dans le cas d'ensembles stables  $\mathcal{R}_\gamma \subset \mathcal{R}_\alpha$  d'indices respectifs  $1 - \gamma$  et  $1 - \alpha$  ( $0 < \alpha < \gamma < 1$ ), quand  $\mathcal{R}_\gamma = \mathcal{R}_\alpha \cap \bar{\mathcal{R}}$  où  $\bar{\mathcal{R}}$  est

un régénératif stable d'indice  $\beta = \gamma - \alpha$  indépendant de  $\mathcal{R}_\alpha$  : conditionnellement à  $G_\alpha(1) = g$ ,  $D_\alpha(1) = d$ ,

$$\left(\frac{1}{G_\gamma(1)}, D_\gamma(1)\right) \stackrel{(d)}{=} \left(\frac{1}{g} + \left(\frac{1}{m} - \frac{1}{g}\right)\frac{1}{\Gamma}, d + (M - d)\Delta\right),$$

où  $\Gamma$  et  $\Delta$  sont deux v.a. indépendantes, indépendantes de  $(m, M)$ , de même loi que  $G_\gamma(1)$  et  $D_\gamma(1)$  respectivement, et

$$\mathbb{P}(m > u, M < v) = \left(\frac{(g-u)(v-d)}{g(v-u)}\right)^\beta \quad u \in (0, g), v \in (d, \infty).$$

Pour des résultats récents dans cette veine, voir [13]. Voir également [101] pour une étude de la fragmentation associée à l'intersection d'ensembles régénératifs stables indépendants.

## 4.2 Temps de coalescence pour le CB-processus (#4)

Même si de nombreux auteurs, à commencer par Kingman lui-même, ont montré que son modèle était robuste à la relaxation d'hypothèses telles que la constance de la taille de population [104] (voir également [76]), mon objectif était ici d'en savoir plus sur les temps de coalescence pour le modèle généalogique simple des arbres liés aux processus de branchement. La question est de caractériser les temps de coalescence de  $n$  « individus », ou *points*, issus d'un échantillonnage *uniforme* dans la génération  $t$  d'un CB-processus  $Z$  issu de  $x$  et de mesure de branchement  $\Lambda$  (mesure de Lévy). Leur loi est notée  $P_x^{(t)}$ . La généalogie des CB-processus que l'on utilise est celle qui a été mise en évidence dans [16] à l'aide des *flots de subordinateurs* (voir aussi la présentation qui en est faite dans l'introduction, en termes d'arbres de ramification).

La loi des temps de coalescence successifs  $T_1, T_2, \dots, T_n$  est donnée par l'équation suivante, où les processus  $Z^{(0)}, Z^{(1)}, \dots, Z^{(n)}$  sont des copies indépendantes de  $Z$ , et la notation  $Z_s(r)$  désigne la valeur au temps  $s$  du processus  $Z$  issu de  $r$ . Pour tous  $0 < s_1 < \dots < s_n < t$ ,

$$\begin{aligned} & P_x^{(t)}(Z_t \in dz, T_1 \in ds_1, \dots, T_n \in ds_n) / ds_1 \cdots ds_n \\ &= \frac{(n+1)!}{2} \int_0^\infty r_1 \Lambda(dr_1) \cdots \int_0^\infty r_n \Lambda(dr_n) \mathbb{E} \left( \frac{Z_t^{(0)}(x) \prod_{i=1}^n Z_{s_i}^{(i)}(r_i)}{z^{n+1}}, Z_t^{(0)}(x) + \sum_{i=1}^n Z_{s_i}^{(i)}(r_i) \in dz \right). \end{aligned}$$

Littéralement, la probabilité que les temps de coalescence successifs soient dans  $ds_1 \cdots ds_n$  et que la taille actuelle de la population soit dans  $dz$ , est égale à la probabilité que chacun de nos  $n$  points soit choisi (avec un biais par la taille) dans une parmi  $n$  sous-populations indépendantes, issues aux temps  $t - s_n, \dots, t - s_1$  d'immigrations i.i.d. selon  $r\Lambda(dr)$ , et que la somme des tailles au temps  $t$  de ces  $n$  sous-populations avec  $Z_t^{(0)}(x)$  soit dans  $dz$ . En particulier, seules deux lignées peuvent fusionner simultanément (pas de collisions multiples).

Dans le cas sous-critique,  $\mathbb{E}(Z_t) = e^{-\rho t}$ , et le processus s'éteint p.s. Mais lorsque  $Z$  a un moment d'ordre 2 (condition suffisante mais pas nécessaire), la taille  $Z_t$  de la population, conditionnée à n'être pas encore éteinte, converge en loi lorsque  $t \rightarrow \infty$ , vers une v.a. positive que nous notons  $\tilde{Z}$ , dite distribution quasi-stationnaire de Yaglom (voir chapitre 2, Section 2.2). Nous notons sa loi  $P^{qs}$ . Alors le temps de coalescence de deux individus, tirés au hasard dans une population prise dans son état quasi-stationnaire, vérifie

$$P^{qs}(\tilde{Z} \in dz, T \in ds) / ds \asymp_{s \rightarrow \infty} \exp(-\rho s) \mathbb{E} \left( \frac{\tilde{Z}_1 \tilde{Z}_2}{z^2}, \tilde{Z}_1 + \tilde{Z}_2 \in dz \right),$$

où  $\tilde{Z}_1$  et  $\tilde{Z}_2$  sont deux copies indépendantes de  $\tilde{Z}$ . En particulier, à l'instar du coalescent de Kingman, ces temps de coalescence ont une queue exponentielle.

Des calculs explicites sont possibles pour les diffusions de Feller (le mécanisme de branchement est un polynôme du second degré). Dans le cas brownien avec drift  $-a$ , les densités des temps de coalescence sont exponentielles de paramètre  $a$  en  $+\infty$  mais explosent en 0 comme  $2a \ln(1/as)$ . L'espérance de  $T$  vaut alors  $1/2a$ . Dans le cas brownien sans drift (cas critique), l'espérance de  $T$  est asymptotiquement proportionnelle à l'âge  $t$  du processus, et  $t^{-1}E^{(t)}(T)$  converge vers  $\pi^2/3 - 3 \sim 0,29$ . La v.a.  $T$  renormalisée par  $t$  a une densité qui explose en 0 comme  $2 \ln(1/s)$  et qui tend vers  $1/3$  en 1.

### 4.3 Coalescents tronqués en génétique des populations (#9)

Dans cette collaboration avec des généticiens des populations du plateau du Moulon (laboratoire de génétique végétale), j'ai été sollicité pour évaluer la taille moyenne (somme des longueurs de branches) d'un arbre coalescent *tronqué*, c'est-à-dire arrêté en un temps fixe. On étudie une population de blé expérimentale fondée il y a 20 ans. Les générations sont annuelles non-chevauchantes et la taille de la population est constante. La taille effective  $N_e$  de la population est la taille qu'aurait une population de type Wright–Fisher subissant la même dérive génétique (variations des fréquences alléliques des marqueurs neutres). Le taux de coalescence  $c$  est alors pris égal à  $1/4N_e$ . Le problème est le suivant : étant donné un certain nombre de loci (qui sont ici des marqueurs microsatellites) pris sur des chromosomes différents (et donc indépendants du point de vue du déséquilibre de liaison) dont on connaît le nombre d'allèles ayant émergé ou disparu au cours de ces vingt années, comment estimer le taux de mutation par locus et par an ? On utilise un modèle mutationnel classique (nuage poissonien de mutations ponctuelles sur l'arbre, modèle à une infinité de sites). Le taux de mutation peut alors être estimé par le quotient du nombre de mutations par la somme  $S$  des longueurs des branches de l'arbre généalogique courant sur  $t = 20$  ans.

Il est connu que la taille totale  $T$  d'un arbre coalescent issu de  $n$  individus (sans compter la branche singleton) vaut en espérance

$$\mathbb{E}(T) = \sum_{k=2}^n \frac{1}{ck(k-1)} = \frac{1}{c} \left(1 - \frac{1}{n}\right).$$

En revanche, le calcul de la taille d'un arbre coalescent arrêté à un temps fixe est plus délicat. En utilisant des techniques de transformées de Laplace, nous montrons que

$$\mathbb{E}_t(T) = \sum_{p=1}^n \left( \prod_{i=p+1}^n c_i \right) \sum_{k=p}^n e^{-tc_k} \left[ \prod_{i=p, i \neq k}^n (c_i - c_k) \right]^{-1} \left[ kt + \sum_{i=p, i \neq k}^n \frac{1}{c(i+k-1)} \right],$$

où  $c_k = ck(k-1)$ .

Du point de vue numérique, cette formule s'est révélée beaucoup moins performante que 1) des simulations répétées (Monte–Carlo) du coalescent discret de Wright–Fisher ; 2) une formule récursive qui approche le nombre  $X_k$  d'ancêtres présents  $k$  générations en arrière, par  $X_k = g_k(X_0)$ , où  $g_k$  est la composée  $k$  fois de la fonction  $g$  définie par

$$g(x) = 2N_e \left(1 - \left(1 - \frac{1}{2N_e}\right)^x\right).$$



Cette formule s'obtient en remplaçant le nombre de parents distincts (génération immédiatement précédente) d'un échantillon, par son espérance, qui est une fonction de la taille de l'échantillon, et en itérant cette approximation.

## 4.4 Bonus

Parce qu'ils sont en rapport direct avec la théorie de la coalescence, certains résultats des papiers #5 et #13 ont davantage leur place dans ce chapitre.

### 4.4.1 Coalescent de Kingman et fragmentation lente (#5)

Dans le cas discret, le processus de branchement logistique (voir Section 1.1), ou LB-processus, est une chaîne de Markov à temps continu dont les taux de transition sont donnés par :

$$\begin{cases} n \rightarrow n+k & \text{à taux } n\pi_k \\ n \rightarrow n-1 & \text{à taux } dn + cn(n-1), \end{cases}$$

où  $b := \sum_k \pi_k < \infty$  est appelé taux de naissance *per capita*,  $d$  est le taux de mort naturelle *per capita*, et  $c$  est le taux de compétition. Lorsque  $b = d = 0$ , le LB-processus est exactement le processus de mort pure associé au coalescent de Kingman, où le taux de coalescence par paire d'objets est constant égal à  $2c$ . Ainsi, de manière générale, le LB-processus peut être vu comme le nombre de blocs d'un processus de coalescence auquel on a superposé de la *fragmentation* (correspondant au branchement) : les composantes de la partition coalescent à taux  $2c$  par paire, se fragmentent indépendamment en un nombre  $k$  de sous-blocs à taux  $\pi_{k-1}$ , et peuvent également disparaître spontanément à taux  $d$  (érosion). Il s'agit donc d'un cas particulier des processus échangeables de coalescence et fragmentation étudiés dans [8], cas particulier qui y est mentionné comme processus à *coalescence rapide* (type Kingman) et *fragmentation lente* (les fragments arrivent toujours en nombre fini).

Il est bien connu que le processus de mort pure de Kingman descend de l'infini, ce qui est une conséquence du fait que les temps d'arrivée des événements de coalescence (coagulation de  $i$  objets en  $i-1$  objets) ont des espérances sommables, proportionnelles à  $(i(i-1))^{-1}$ . Grâce au Théorème 2.3 de #5, qui assure en particulier que le LB-processus admet une loi d'entrée en  $+\infty$ , nous savons désormais que ceci reste vrai même après avoir ajouté de la fragmentation, pourvu que  $\sum_k \pi_k \log(k)$  soit finie. Ce résultat est bien connu pour les processus de naissance et de mort (sauts de  $\pm 1$ ) dont le taux de naissance est au plus linéaire et le taux de mort est une fonction puissance d'indice  $\alpha > 1$  (voir par exemple #10).

Notre Théorème 2.3 permet donc de montrer [8] que les processus à coalescence rapide et fragmentation lente descendent de l'infini, au sens où le nombre de blocs de la partition aléatoire est p.s. fini à tout instant strictement positif, même si son état initial est la « poussière » (collection de tous les singletons). Il est intéressant de remarquer que néanmoins, les fragmentations arrivent infiniment souvent sur tout intervalle de temps  $(0, \varepsilon)$ .

### 4.4.2 Le processus ponctuel de coalescence (#13)

Un arbre de ramification (voir Section 3.2) est constitué d'individus vivant des durées de vie i.i.d. durant lesquelles ils donnent naissance à taux constant à des copies d'eux-mêmes. Cette définition peut s'étendre au cas où chaque individu peut donner naissance infiniment souvent

sur tout intervalle de temps non trivial, pourvu que la somme des durées de vie de ses enfants reste finie. On suppose que la population part d'un seul ancêtre né en 0 et mort en  $\chi$ .

Nous avons montré dans #13 que le processus de contour  $X$  d'un arbre de ramification tronqué à l'instant  $\tau$  est un processus de Lévy  $X$  sans sauts négatifs réfléchi sous  $\tau$  et tué lorsqu'il atteint 0. Ce résultat nous permet en fait de donner la loi de la généalogie de la population prise à un instant  $\tau$  à l'aide d'un *processus ponctuel de coalescence*. Ceci est une généralisation du travail de L. Popovic [111] fait uniquement dans le cas particulier où (le branchement est critique et) les durées de vie sont exponentielles. Ce type de caractérisation est totalement orthogonal au cadre traditionnel de la théorie de la coalescence.

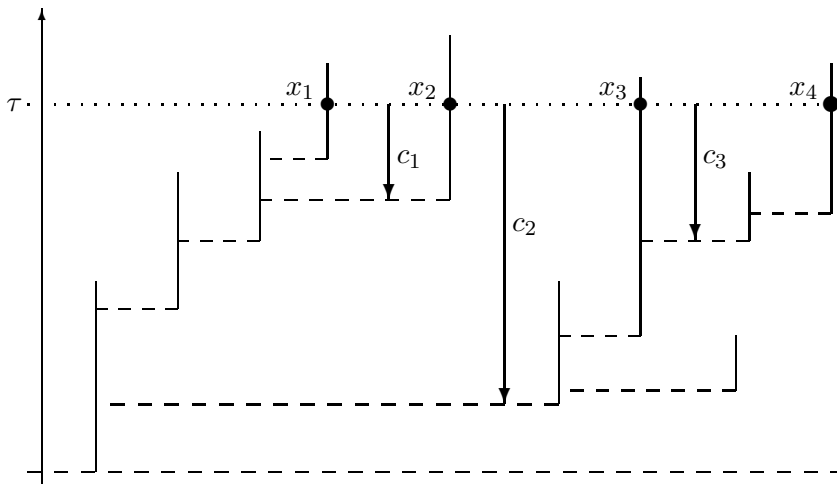


FIG. 4.1 – Un arbre de ramification et les temps de coalescence  $c_1, c_2, c_3$  entre les trois couples consécutifs  $(x_1, x_2), (x_2, x_3), (x_3, x_4)$  des  $\Xi_\tau = 4$  individus vivant au temps  $\tau$ .

Fixons un instant  $\tau$ . On désigne par  $\Xi_\tau$  le nombre d'individus vivant au temps  $\tau$ . Soient alors  $x_1, \dots, x_{\Xi_\tau}$  les individus de l'arbre discret associé vivant au temps  $\tau$ , dans l'ordre où ils sont visités par le processus de contour (ordre lexicographique associé à l'étiquetage de Ulam–Harris–Neveu où la priorité est donnée au plus *jeune*). On définit  $a_i$  comme la date où les lignées des individus  $x_i$  et  $x_{i+1}$  se sont séparées, et  $a_i := 0$  pour  $i \geq \Xi_\tau$ .

Un premier résultat est que la structure généalogique de cet échantillon dépend *uniquement* des  $(a_i)$  : pour tous  $j \leq k$ , la date de coalescence, date où les lignées des individus  $x_j$  et  $x_k$  se sont séparées, vaut

$$\min\{a_i : j \leq i < k\}.$$

Un deuxième résultat est que l'on peut caractériser élégamment la loi des  $(a_i)$ . En effet, les  $(a_i; i \geq 1)$  forment une *suite de v.a. i.i.d. arrêtée à son premier 0*. De plus, la distribution commune de ces v.a. est celle de  $A := \inf_t X_t$ , où  $X$  est le processus de contour (qui est un processus de Lévy) issu de  $\tau$  et tué à son premier temps de sortie de  $(0, \tau]$ . En particulier, on peut exprimer la loi du temps  $C$  de coalescence (c'est-à-dire le temps écoulé *depuis* la

coalescence) entre deux individus consécutifs par :

$$\mathbb{P}(C \leq s) = \mathbb{P}(A > \tau - s \mid A \neq 0) = \frac{1 - 1/W(s)}{1 - 1/W(\tau)} \quad 0 \leq s \leq \tau,$$

où  $W$  est la fonction d'échelle du processus de Lévy  $X$  (voir Annexe A, formule (A.1)). Lorsque l'arbre de ramification est à variation infinie, les temps de coalescence ne forment plus une suite de v.a. i.i.d., mais un processus ponctuel de Poisson de mesure intensité infinie (mais  $\sigma$ -finie), où l'infimum du processus de Lévy n'est plus pris sous  $\mathbb{P}_\tau$ , mais sous sa mesure d'excursion hors de  $\{\tau\}$ .

Dans un travail en cours [91], nous utilisons cette description de la généalogie d'un arbre de ramification pour étudier la composition allélique d'une population branchante, lorsque les mutations surviennent le long des branches suivant un nuage de Poisson homogène.

## Chapitre 5

# Écologie Théorique et Biologie de la Conservation

### 5.1 Fécondité des animaux à soin parental (#11)

Dans cette collaboration avec des biologistes de la conservation, nous avons voulu montrer que la plupart des analyses de survie des populations animales sous-estiment très largement le risque d'extinction des espèces chez qui le soin maternel peut s'étendre sur plusieurs années, années pendant lesquelles la mère *ne s'accouple pas*. En d'autres termes une femelle s'accouple, et donne alors naissance à  $n$  petits avec probabilité  $p_n$  ( $p_0$  étant par exemple de l'ordre de 0.2 chez les grizzlys), mais seulement si la portée précédente est entièrement décédée ou a atteint l'âge  $K$  ( $K = 3$  pour les grizzlys). On désigne par  $s$  la probabilité de survie annuelle d'un petit, et on calcule la loi jointe de la taille  $X$  d'une portée à la naissance et du temps  $T$  qui sépare deux tentatives de reproduction :  $\mathbb{P}(X = 0, T = 1) = p_0$  et

$$\mathbb{P}(X = n, T = i) = p_n \left( (1 - s^i)^n - (1 - s^{i-1})^n \right) \quad i < K,$$

$$\mathbb{P}(X = n, T = K) = p_n \left( 1 - (1 - s^{K-1})^n \right).$$

Dans la littérature, divers estimateurs sont utilisés pour évaluer le taux de maternité  $M$ , c'est-à-dire le nombre de naissances par femelle et par an. Généralement, les chercheurs *surestiment* ce taux de maternité en ne prenant pas en compte les échecs des tentatives de reproduction (pas de fécondation, mort à la naissance). Nous utilisons ici la théorie du renouvellement pour montrer que

$$\mathbb{E}(M) = \frac{\mathbb{E}(X)}{\mathbb{E}(T)},$$

et quantifier ensuite l'erreur commise par les biologistes.

### 5.2 Impact du braconnage chez les grands félins (#14)

Les analyses de viabilité de populations menacées sont en règle générale basées sur des systèmes dynamiques linéaires à temps discret, dits *modèles matriciels* [24]. Nous considérons ici trois espèces de grands félins menacés dont les systèmes sociaux sont similaires, le *cougar*, le *léopard* et le *tigre*. Ces populations sont structurées en trois classes d'âges, *juvéniles*  $J$ , *flottants*

$F$  (n'ayant pas encore fondé de meute), et *reproducteurs*  $R$ . Les survies annuelles des individus de chaque classe d'âge, soit  $s_j$ ,  $s_f$  et  $s_r$  respectivement, sont estimées sur le terrain ainsi que le nombre moyen  $f$  de chatons par portée. Un juvénile qui survit un an devient flottant, tandis qu'un individu flottant doit survivre au moins  $\alpha$  années avant de pouvoir se reproduire ( $\alpha = 2$  chez le cougar, 3 chez le léopard et 4 chez le tigre). Un modèle déterministe et un modèle probabiliste sont naturellement associés à ce cadre d'étude : le premier est un modèle matriciel, et le deuxième un *processus de branchement multitype* (nous faisons alors l'hypothèse que le nombre de petits par femelle suit une loi de Poisson de paramètre  $f$ ).

Dans le cas déterministe, le taux de croissance asymptotique  $\lambda$  de la population est la *valeur propre de Perron–Frobenius* de la matrice de transition. La région des paramètres pour lesquels  $\lambda > 1$  correspond au régime *surcritique* du processus de branchement multitype. On peut alors calculer la probabilité d'extinction d'une population partant de  $N$  reproducteurs. On parle de *persistance* ou de *viabilité* de la population lorsque sa probabilité d'extinction est inférieure à 0.05. Nous nous intéressons principalement aux valeurs *minimales* de deux variables d'ajustement, qui garantissent la persistance de la population : 1) le nombre initial de reproducteurs (que l'on peut ajuster par des stratégies de réintroduction) et 2) la survie annuelle des reproducteurs (qui peut être contrôlée par diminution du braconnage).

Pour une population standard dont  $s_r$  serait ajustée à 0.85, la taille minimale de viabilité est de 4 femelles cougar, 7 femelles léopard, mais s'élève à 83 femelles tigre. Pour une population standard partant de 20 femelles reproductrices, la survie annuelle  $s_r$  minimale des reproducteurs garantissant la persistance, est estimée à 0.72 chez le cougar, 0.81 chez le léopard, et 0.87 chez le tigre. Ces résultats confirment que le cougar peut supporter une pression de chasse élevée, mais suggèrent qu'aucune conclusion sur la situation du tigre ne peut être basée sur une comparaison naïve avec celle du cougar, comme il est fait habituellement. Notamment, il apparaît que le tigre est extrêmement sensible aux causes de mortalité induites par l'homme, et qu'il ne pourra survivre sur le long terme sans une diminution sévère de la pression de braconnage.

### 5.3 Invasion par un ingénieur écologique (#15)

Dans cette collaboration avec des écologues de McGill (Montréal), nous modélisons la compétition entre une espèce dite *résidente* et une espèce exotique *invasive*. On suppose que cette dernière espèce est inadaptée à l'habitat natif, mais qu'il s'agit d'un *ingénieur écologique*, c'est-à-dire transformant elle-même l'habitat natif en un habitat auquel elle est adaptée.

Nous donnons un certain nombre d'exemples d'ingénieurs invasifs : construction de structures coralliennes par certaines moules, eau rendue trouble par l'activité de chasse benthique de poissons rouges, concentration foliaire en huiles inflammables favorisant des incendies éliminant les compétiteurs et dispersant les graines. Nous considérons quatre variables décrivant la dynamique de ces populations : l'abondance  $R$  du résident, l'abondance  $I$  de l'ingénieur invasif, la quantité  $H_1$  d'habitat natif, et la quantité  $H_2$  d'habitat transformé par l'ingénieur. Un système simple d'équations différentielles inspiré de [63] gouverne cette dynamique :

$$\begin{cases} dR/dt &= r_1 R (1 - R/H_1) \\ dI/dt &= r_2 I (1 - I/H_2) \\ dH_1/dt &= \rho(T - H_1 - H_2) - f(I)H_1 \\ dH_2/dt &= f(I)H_1 - \delta H_2 \end{cases}$$

Ici la fonction  $f$  est une fonction croissante de l'abondance de l'ingénieur, représentant le taux de transformation par unité de temps et d'habitat natif. Nous considérons deux cas : dans le cas où le taux de transformation par individu ingénieur est constant,  $f$  est linéaire  $f(x) = bx$ , et dans le cas où les ingénieurs coopèrent pour transformer l'habitat,  $f$  est quadratique  $f(x) = cx^2$ . Nous montrons d'abord l'existence, dans chacun des deux modèles, d'une *bifurcation* : lorsque  $b$  ou  $c$  sont inférieurs à une valeur-seuil explicite, l'invasion est impossible, au sens où l'équilibre trivial « zéro invasif » est globalement asymptotiquement stable.

Dans le cas linéaire, la bifurcation fait apparaître continûment un équilibre non trivial stable, tandis que dans le cas non-linéaire, la bifurcation fait apparaître de façon discontinue deux équilibres, un équilibre instable où l'espèce invasive est en quantité résiduelle, et un équilibre stable correspondant à l'invasion. Dans ce cas, l'invasion n'a lieu que si l'abondance initiale d'invasifs dépasse un certain seuil de persistance dépendant de la quantité initiale d'habitat transformé  $H_2$ . Ce second effet de seuil est appelé *effet Allee* en écologie théorique, et est un effet de *densité-dépendance positive* (une augmentation de la densité de population peut faciliter la rencontre de partenaires sexuels, le signalement de prédateurs par les conspécifiques, etc.). La présence de cet effet Allee peut expliquer pourquoi dans les communautés naturelles, les espèces invasives sont généralement présentes à des densités résiduelles pouvant sporadiquement s'élever jusqu'à des valeurs mettant en danger l'équilibre des écosystèmes qu'elles envahissent. Si la colonisation des invasifs se fait par immigrations successives de petits groupes de propagules, mais que les tailles de ces groupes demeurent sous le seuil de persistance, la nouvelle colonie va à l'extinction jusqu'à la prochaine tentative d'invasion. Ainsi, la présence résiduelle de l'espèce invasive se voit comme le résultat d'un équilibre entre immigration et extinction. Enfin, le succès d'une invasion ultérieure peut alors s'expliquer soit par une soudaine immigration au-dessus du seuil de persistance, soit par un abaissement de ce seuil dû à la présence d'habitat transformé durant les précédentes tentatives de colonisation.

# Annexe A

## Processus de Lévy

Soit  $(X_t; t \geq 0)$  un *processus de Lévy*, c'est-à-dire un processus càdlàg à accroissements indépendants et homogènes. Dans tout ce qui suit, on suppose  $X$  *sans sauts négatifs* : on parle alors de processus de Lévy *spectralement positif*. On note  $P_x$  sa loi conditionnelle à  $X_0 = x$ .

L'*exposant de Laplace*  $\psi$  de  $X$  est la fonction convexe définie par :

$$E_0(\exp(-\lambda X_t)) = \exp(t\psi(\lambda)) \quad t, \lambda \geq 0,$$

qui est caractérisée par la *formule de Lévy–Khintchine* :

$$\psi(\lambda) = \alpha\lambda + \beta\lambda^2 + \int_0^\infty (e^{-\lambda r} - 1 + \lambda r \mathbf{1}_{r < 1}) \Lambda(dr) \quad \lambda \geq 0,$$

où  $\alpha \in \mathbb{R}$ ,  $\beta \geq 0$  est appelé *coefficient gaussien*, et  $\Lambda$  est une *mesure de Lévy* sur  $(0, \infty)$ , c'est-à-dire une mesure positive  $\sigma$ -finie telle que  $\int_0^\infty (r^2 \wedge 1) \Lambda(dr) < \infty$ .

Les trajectoires de  $X$  sont à *variation finie* p.s. ssi  $\beta = 0$  et  $\int_0^1 r \Lambda(dr) < \infty$ . Sinon, ces trajectoires sont à *variation infinie* p.s.

Quand les trajectoires de  $X$  sont p.s. *croissantes*, on dit que  $X$  est un *subordonateur*. Dans ce cas,  $\psi(\lambda) < 0$  pour tout  $\lambda$  strictement positif, et nous préférons définir son exposant de Laplace par  $-\psi$ . En effet, puisqu'un subordonateur est à variation finie, son exposant de Laplace peut s'écrire :

$$-\psi(\lambda) = d\lambda + \int_0^\infty (1 - e^{-\lambda r}) \Lambda(dr) \quad \lambda \geq 0,$$

où  $d \geq 0$  est appelé *coefficient de dérive*. On suppose désormais que  $X$  n'est pas un subordonateur. D'abord, puisque  $\psi$  est convexe,

$$\lim_{\lambda \rightarrow \infty} \psi(\lambda) = +\infty.$$

On désigne par  $\eta$  la plus grande racine de  $\psi$  :

$$\eta := \sup\{\lambda : \psi(\lambda) = 0\}.$$

Si  $\eta > 0$ ,  $\psi$  a exactement deux racines (0 et  $\eta$ ), sinon  $\psi$  a pour unique racine  $\eta = 0$ . Lorsque  $\eta > 0$ ,  $X_t$  tend p.s. vers  $+\infty$  lorsque  $t \rightarrow \infty$ , et son infimum suit la loi *exponentielle* de paramètre  $\eta$ . Lorsque  $\eta = 0$ , soit  $\psi'(0^+) > 0$ , et  $X_t$  tend p.s. vers  $-\infty$  lorsque  $t \rightarrow \infty$ , soit  $\psi'(0^+) = 0$ , et  $X$  oscille p.s.

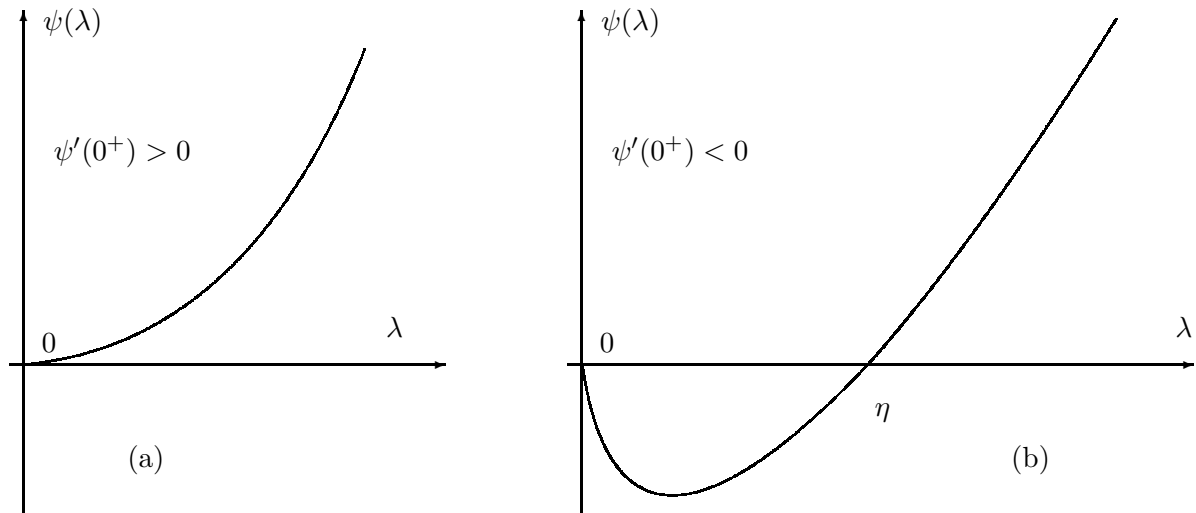


FIG. A.1 – Graphe de l'exposant de Laplace  $\psi$  d'un processus de Lévy sans sauts négatifs (a) dérivant vers  $-\infty$  (sous-critique) (b) dérivant vers  $+\infty$  (surcritique).

Soit  $T_A$  le premier temps d'entrée de  $X$  dans le borélien  $A$ . Il existe une unique fonction continue  $W : [0, +\infty) \rightarrow [0, +\infty)$ , dont la transformée de Laplace vaut

$$\int_0^\infty e^{-\lambda x} W(x) dx = \frac{1}{\psi(\lambda)} \quad \lambda > \eta,$$

telle que pour tous  $0 \leq x \leq a$ ,

$$P_x(T_0 < T_{(a, +\infty)}) = W(a - x)/W(a). \quad (\text{A.1})$$

La fonction  $W$  est strictement croissante et appelée *fonction d'échelle*.

Enfin, on peut définir la loi  $P_x^\uparrow$  du processus de Lévy  $X$  issu de  $x > 0$  et conditionné à rester positif. Quand  $X$  dérive vers  $+\infty$ , ce conditionnement est pris au sens usuel. Quand  $X$  oscille,  $P_x^\uparrow$  est obtenue à partir de  $P_x$  par transformée harmonique de Doob (voir début du Chapitre 2) via la martingale  $D$ , avec  $D_t = X_t \mathbf{1}_{\{t < T_0\}}$ .

De plus, les mesures de probabilité  $P_x^\uparrow$  convergent faiblement, lorsque  $x \rightarrow 0+$  vers une loi notée  $P_0^\uparrow$ . Pour plus de précisions, voir [28, 29, 30].



## Annexe B

# CB-Processus

Soit  $(Z_t; t \geq 0)$  un *processus de branchement à espace d'états continu*, en anglais « continuous-state branching process », ou *CSBP*, ou *CB-processus*. Un CB-processus est un processus de Markov à valeurs dans  $[0, \infty]$ , à trajectoires càdlàg, vérifiant la *propriété de branchement*

$$Z(x+y) \stackrel{\mathcal{L}}{=} Z(x) + \tilde{Z}(y),$$

où  $Z(x)$  signifie que  $Z_0 = x$ , et  $\tilde{Z}$  désigne une copie indépendante de  $Z$  (l'égalité est au sens des lois fini-dimensionnelles). On note  $\mathbb{P}_x$  la loi du processus  $Z(x)$ . Les CB-processus ont été définis dans les années 1960 [75]. Leurs propriétés fondamentales ont été mises en évidence dans [22, 62, 92]. On pourra consulter [42], [90, Chapitre 10], ou le Chapitre 2 de mon cours à Guanajuato (#10).

Dans le cas où le temps est discret, la propriété de branchement a pour conséquence immédiate que  $Z_t(x) = S_t \circ \dots \circ S_1(x)$ , où les  $(S_i)$  sont des subordinateurs indépendants et équidistribués. Le processus  $(Z_t; t = 0, 1, \dots)$  est alors appelé *processus de Jirina*. Nous écartons désormais ce cas et supposons le temps continu.

Il existe plusieurs transformations liant les CB-processus et les processus de Lévy sans sauts négatifs montrant que ces deux classes sont en *bijection*. La plus connue de ces transformations est la *transformation de Lamperti*, qui est expliquée et démontrée dans la Section 3.3. D'autres transformations ont été mises en évidence plus récemment par J.-F. Le Gall et ses coauteurs [42, 16, 96], et sont exposées dans les Sections 3.1 et 3.2. Ainsi un CB-processus est-il caractérisé par son *mécanisme de branchement*  $\psi$ , qui n'est autre que l'exposant de Laplace d'un processus de Lévy sans sauts négatifs.

Il est facile de voir que 0 et  $\infty$  sont des états absorbants pour  $Z$ . On parle d'*extinction* lorsque  $\lim_{t \rightarrow \infty} Z_t = 0$ , et d'*absorption* lorsqu'il y a un temps  $t$  pour lequel  $Z_t = 0$ . Le premier événement est noté  $\{\text{Ext}\}$  et le second  $\{\text{Abs}\}$ . On note

$$\rho := \psi'(0+) \in [-\infty, +\infty),$$

et on rappelle que  $\eta$  désigne la plus grande racine de la fonction  $\psi$ . Alors pour tout  $x \geq 0$ ,

$$\mathbb{E}_x(Z_t) = x \exp(-\rho t) \quad \text{et} \quad \mathbb{P}_x(\text{Ext}) = \exp(-x\eta).$$

On comprend dès lors pourquoi un CB-processus est dit *critique* (resp. *sous-critique*, *surcritique*) si  $\rho = 0$  (resp.  $\rho > 0$ ,  $\rho < 0$ ).

Les mécanismes de branchement entrent dans deux catégories disjointes, selon que  $\{\text{Abs}\}$  a une probabilité nulle ou strictement positive (auquel cas  $\{\text{Abs}\}$  et  $\{\text{Ext}\}$  coïncident p.s.). On donne le critère suivant : un  $\text{CB}(\psi)$  est *absorbé* avec probabilité strictement positive ssi

$$\int^{\infty} \frac{ds}{\psi(s)} < \infty.$$

D'autre part, un  $\text{CB}(\psi)$  *explose en temps fini* avec probabilité strictement positive ssi  $\rho = -\infty$  et

$$\int_0^{\infty} \frac{ds}{|\psi(s)|} < \infty.$$

Un *CB-processus avec immigration* est caractérisé par son mécanisme de branchement  $\psi$  et son mécanisme d'immigration  $\phi$ , et est noté  $\text{CBI}(\psi, \phi)$ . Comme dans le cas discret, la quantité cumulée de migrants arrivés dans l'intervalle de temps  $[0, t]$  est un processus croissant en  $t$  à accroissements indépendants et homogènes, autrement dit un *subordonateur*. Le mécanisme d'immigration  $\phi$  est l'exposant de Laplace de ce subordonateur. Voir [77, 107].

D'après la représentation de Lamperti, un *CB-processus à trajectoires continues* p.s. est le changé de temps d'un mouvement brownien avec dérive. Ainsi, son mécanisme de branchement est un polynôme du second degré (s'annulant en 0). Si  $Z$  est un  $\text{CB}(\psi)$  avec  $\psi(\lambda) = \sigma\lambda^2/2 - r\lambda$ , alors il est solution de l'équation différentielle stochastique (EDS) suivante :

$$dZ_t = rZ_t dt + \sqrt{\sigma Z_t} dB_t \quad t \geq 0, \quad (\text{B.1})$$

où  $B$  est le mouvement brownien standard. Une telle diffusion est appelée *diffusion de Feller* [53, 83] (dénomination qui est parfois réservée au cas  $r = 0$ ), et lorsque  $r = 0$  et  $\sigma = 4$ , *carré de Bessel de dimension 0* [114].

# Bibliographie

- [1] Aldous, D.J. (1991)  
The continuum random tree. I. *Ann. Probab.* **19** 1–28.
- [2] Aldous, D.J. (1999)  
Deterministic and stochastic models for coalescence (aggregation and coagulation) : a review of the mean–field theory for probabilists. *Bernoulli* **5**(1) 3–48.
- [3] Asmussen, S., Hering, H. (1983)  
*Branching processes*. Birkäuser, Boston.
- [4] Athreya, K.B., Ney P.E. (1972)  
*Branching processes*. Springer–Verlag, New York.
- [5] Avram, F., Kyprianou, A.E., Pistorius, M.R. (2004)  
Exit problems for spectrally negative Lévy processes and applications to (Canadized) Russian options. *Ann. Appl. Prob.* **14** 215–238.
- [6] Bansaye, V. (2007)  
Proliferating parasites in dividing cells : Kimmel’s branching model revisited. À paraître in *Ann. Appl. Prob.*
- [7] Berezin, F. A., Shubin., M. A. (1991)  
*The Schrödinger equation*. Kluwer Academic Pub., Dordrecht.
- [8] Berestycki, J. (2004)  
Exchangeable Fragmentation–Coalescence processes and their equilibrium measures. *Elec. J. Prob.* **9** 770–824.
- [9] Bertoin, J. (1996)  
*Lévy Processes*. Cambridge U. Press.
- [10] Bertoin, J. (1997)  
Exponential decay and ergodicity of completely asymmetric Lévy processes in a finite interval. *Ann. Appl. Prob.* **7** 156–169.
- [11] Bertoin, J. (1999)  
*Subordinators : Examples and Applications*. Cours de l’École d’été de Probabilités de St–Flour. Lect. Notes in Math. **1717**. Springer, Berlin.
- [12] Bertoin, J. (1999)  
Renewal theory for embedded regenerative sets. *Ann. Probab.* **27** 1523–1535.
- [13] Bertoin, J. (2004)  
Random covering of an interval and a variation of Kingman’s coalescent. *Random Structures Algorithms* **25** (3) 277–292.

- [14] Bertoin, J. (2006)  
*Random Fragmentation and Coagulation Processes*. Cambridge U. Press.
- [15] Bertoin, J., Fontbona, J., Martínez, S. (2007)  
On prolific individuals in a supercritical continuous-state branching process. Prépublication.
- [16] Bertoin, J., Le Gall, J.F. (2000)  
The Bolthausen–Sznitman coalescent and the genealogy of continuous-state branching processes. *Probab. Theory Relat. Fields* **117**(2) 249–266.
- [17] Bertoin, J., Le Gall, J.F. (2003)  
Stochastic flows associated to coalescent processes. *Probab. Theory Relat. Fields* **126**(2) 261–288.
- [18] Bertoin, J., Le Gall, J.F. (2005)  
Stochastic flows associated to coalescent processes II. Stochastic differential equations. *Ann. Inst. Henri Poincaré* **41** 307–333.
- [19] Bertoin, J., Le Gall, J.F. (2006)  
Stochastic flows associated to coalescent processes III. Limit theorems. *Illinois J. Math.* **50** 147–181.
- [20] Bertoin, J., Pitman, J. (2000)  
Two coalescents derived from the ranges of stable subordinators. *Elec. J. Probab.* **5**
- [21] Bingham, N., Goldie, C., Teugels, J.L. (1987)  
*Regular variation*. Cambridge U. Press.
- [22] Bingham, N.H. (1976)  
Continuous branching processes and spectral positivity. *Stoch. Proc. Appl.* **4** 217–242.
- [23] Birkner, M., Blath, J., Capaldo, M., Etheridge, A., Möhle, M., Schweinsberg, J., Wakolbinger, A. (2005)  
Alpha-stable branching and beta-coalescents. *Elec. J. Prob.* **10** (9) 303–325.
- [24] Caswell, H. (2001)  
*Matrix population models*. Sinauer Associates, Sunderland, Mass.
- [25] Champagnat, N. (2006)  
A microscopic interpretation for adaptive dynamics trait substitution sequence models. *Stoch. Proc. Appl.* **116** 1127–1160.
- [26] Champagnat, N., Ferrière, R., Ben Arous, G. (2001)  
The canonical equation of adaptive dynamics : A mathematical view. *Selection* **2** 71–81.
- [27] Champagnat, N., Ferrière, R., Méléard S. (2006)  
Unifying evolutionary dynamics : from individual stochastic processes to macroscopic models via timescale separation. *Theor. Popul. Biol.* **69** 297–321.
- [28] Chaumont, L. (1994)  
Sur certains processus de Lévy conditionnés à rester positifs. *Stochastics Stoch. Reports* **47** 1–20.
- [29] Chaumont, L. (1996)  
Conditionings and path decompositions for Lévy processes. *Stoch. Proc. Appl.* **64** 39–54.

- [30] Chaumont, L., Doney, R.A. (2005)  
On Lévy processes conditioned to stay positive. *Electron. J. Probab.* **10** 948–961.
- [31] Collet, P., Martínez, S., San Martín, J. (1995)  
Asymptotic laws for one dimensional diffusions conditioned to nonabsorption. *Ann. Probab.* **23** 1300–1314.
- [32] Crow, J.F., Kimura, M. (1970)  
*An Introduction to Population Genetics Theory*. Harper & Row, New York.
- [33] Dawson, D.A., Li, Z.H. (2006)  
Skew convolution semigroups and affine Markov processes. *Ann. Probab.* **34** 1103–1142.
- [34] Delmas, B. (2004)  
Pierre-François Verhulst et la loi logistique de la population. *Math. Sci. hum.* **167** 51–81.
- [35] Dieckmann, U., Ferrière, R. (2004)  
Adaptive dynamics and evolving biodiversity. In *Evolutionary Conservation Biology*. Ferrière, R., Dieckmann, U., Couvet, D. (eds.), pp. 188–224, Cambridge U. Press.
- [36] Dieckmann, U., Law, R. (1996)  
The dynamical theory of coevolution : A derivation from stochastic ecological processes. *J. Math. Biol.* **34** 579–612.
- [37] Dieckmann, O. (2003)  
*A beginners guide to adaptive dynamics*. *Banach Center Publ.* **63** 47–86. In A. Margheri, C. Rebelo and F. Zondin (eds.), Summer School on Mathematical Biology, CIM, Lisboa, Portugal.
- [38] Doney, R.A., Nakhi, Y.B. (2001)  
Perturbed and non-perturbed Brownian taboo processes. *Ann. Inst. H. Poincaré Probab. Statist.* **37** (6) 725–736.
- [39] van Doorn, E.A. (1991)  
Quasi-stationary distributions and convergence to quasi-stationarity of birth-death processes. *Adv. Appl. Prob.* **23** 683–700.
- [40] Duquesne, T. (2007)  
Continuum random trees and branching processes with immigration. *Stoch. Proc. Appl.*  
In press. Preprint arXiv :math/0509519
- [41] Duquesne, T. (2007)  
The coding of compact real trees by real valued functions. Preprint arXiv :math/0604106
- [42] Duquesne, T., Le Gall, J.F. (2002)  
*Random Trees, Lévy Processes and Spatial Branching Processes*. Astérisque 281.
- [43] Duquesne, T., Winkel, M. (2007)  
Growth of Lévy trees. *Probab. Theory Relat. Fields.* **139** 313–371.
- [44] Durrett, R. (2002)  
*Probability Models for DNA Sequence Evolution*. Springer-Verlag, Berlin.
- [45] Engländer, J., Kyprianou, A. (2004)  
Local extinction versus local exponential growth for spatial branching processes. *Ann. Probab.* **32** 78–99.

- [46] Etheridge, A.M. (2004)  
Survival and extinction in a locally regulated population. *Ann. Appl. Prob.* **14** 188–214.
- [47] Etheridge, A., Williams, D.R.E. (2003)  
A decomposition of the  $(1+\beta)$ -superprocess conditioned on survival. *Proc. Roy. Soc. Edinburgh A* **133** 829–847.
- [48] Ethier, S. N., Kurtz, T. G. (1993)  
Measure-valued diffusion processes in population genetics. *SIAM J. Control Optim.* **31** 345–386.
- [49] Evans, S.N. (1993)  
Two representations of a conditioned superprocess. *Proc. Roy. Soc. Edinburgh A* **123** 959–971.
- [50] Evans, S.N., Perkins, E. (1990)  
Measure-valued Markov branching processes conditioned on nonextinction. *Israel J. Math.* **71** 329–337.
- [51] Evans, S.N. (2005)  
*Probability and real trees*. Cours de l'École d'été de Probabilités de St-Flour.
- [52] Ewens, W.J. (2005)  
*Mathematical Population Genetics*. 2nd edition, Springer-Verlag, Berlin.
- [53] Feller, W.E. (1951)  
Diffusion processes in genetics. *Proc. Second Berkeley Symp. Math. Statist. Prob.* 227–246.
- [54] Feller, W.E. (1971)  
*An Introduction to Probability Theory and Its Applications* **2**, 2nd ed. Wiley, New York.
- [55] Ferrari, P.A., Kesten, H., Martínez, S., Picco, P. (1995)  
Existence of quasi-stationary distributions. A renewal dynamical approach. *Ann. Probab.* **23** 501–521.
- [56] Fisher, R.A. (1922)  
On the dominance ratio. *Proc. Roy. Soc. Edin.* **42** 321–341.
- [57] Fisher, R.A. (1930)  
The distribution of gene ratios for rare mutations. *Proc. Roy. Soc. Edin.* **50** 205–220.
- [58] Fisher, R.A. (1958)  
*The Genetical Theory of Natural Selection* (2nd revised ed.). Dover, New York.
- [59] Fitzsimmons, P.J., Fristedt, B.E., Shepp, L.A. (1985)  
The set of real numbers left uncovered by random covering intervals. *Z. Wahrscheinlichkeitstheorie verw. Gebiete* **70** 175–189.
- [60] Geiger, J., Kersting, G. (1997)  
Depth-first search of random trees, and Poisson point processes in *Classical and modern branching processes* (Minneapolis, 1994) IMA Math. Appl. Vol. 84. Springer-Verlag, New York.
- [61] Gillespie, J.H. (1977)  
Natural selection for variance in offspring number : a new evolutionary principle. *Amer. Natur.* **111** 1010–1014.

- [62] Grey, D.R. (1974)  
Asymptotic behaviour of continuous-time, continuous state-space branching processes. *J. Appl. Prob.* **11** 669–677.
- [63] Gurney, W.S.C., Lawton, J.H. (1996)  
The population dynamics of ecosystem engineers. *Oikos* **76** 273–283.
- [64] Haas, B. (2005)  
Equilibrium for fragmentation with immigration. *Ann. Appl. Prob.* **15** (3) 1958–1996.
- [65] Haccou, P., Jagers, P., Vatutin, V.A. (2005)  
*Branching Processes. Variation, Growth, and Extinction of Populations.* Series : Cambridge Studies in Adaptive Dynamics (No. 5). Cambridge U. Press.
- [66] Haldane, J.B.S. (1924)  
A mathematical theory of natural and artificial selection. Part I. *Trans. Camb. Phil. Soc.* **23** 19–41.
- [67] Haldane, J.B.S. (1927)  
A mathematical theory of natural and artificial selection. Part V : Selection and mutation. *Proc. Camb. Phil. Soc.* **23** 838–844.
- [68] Haldane, J.B.S. (1932)  
*The Causes of Evolution.* Harper and Brothers, New York.
- [69] Harris, T.E. (1963)  
*The theory of branching processes.* Springer-Verlag, Berlin.
- [70] Heyde, C.C., Seneta, E. (1972)  
The simple branching process, a turning point test and a fundamental inequality : a historical note on I.J. Bienaymé. *Biometrika* **59** 680–683.
- [71] Hudson, R.R. (1990)  
Gene genealogies and the coalescent process. In *Oxford Surveys in Evolutionary Biology.* No. 7 (ed. D. Futuyma and J. Antonovics), pp.1–44. Oxford U. Press.
- [72] Hutzenthaler, M., Wakolbinger, A. (2007)  
Ergodic behavior of locally regulated branching populations. *Ann. Appl. Prob.* **17** 474–501.
- [73] Itô, K. (1971)  
Poisson point processes attached to Markov processes. *Proc. Sixth Berkeley Symp.* vol.III 225–240. U. of California Press.
- [74] Jagers, P. (1975)  
*Branching processes with biological applications.* John Wiley & Sons, London New York Sydney.
- [75] Jirina, M. (1958)  
Stochastic branching processes with continuous state space. *Czech. Math. J.* **8** 292–312.
- [76] Kaj, I., Krone, S.M. (2003)  
The coalescent process in a population with stochastically varying size. *J. Appl. Probab.* **40** (1) 33–48.
- [77] Kawazu, K., Watanabe, S. (1971)  
Branching processes with immigration and related limit theorems. *Teor. Verojanost i Primenen* **16** 34–51.

- [78] Kendall, D.G. (1975)  
The genealogy of genealogy : branching processes before (and after) 1873. *Bull. London Math. Soc.* **7** part 3 (21) 225–253.
- [79] Kimmel, M. (1997)  
Quasistationarity in a branching model of division–within–division. In *Classical and modern branching processes* (Minneapolis, 1994) IMA Math. Appl. Vol. 84. Springer–Verlag, New York.
- [80] Kimmel, M., Axelrod, D.E. (2002)  
*Branching processes in biology*. Interdisciplinary Applied Mathematics, 19. Springer–Verlag, New York.
- [81] Kimura, M. (1957)  
Some problems of stochastic processes in genetics. *Ann. Math.* **28** 882–901.
- [82] Kimura, M. (1962)  
On the probability of fixation of mutant genes in a population. *Genetics* **47** 713–719.
- [83] Kimura, M. (1964)  
Diffusion models in population genetics. *J. Appl. Prob.* **1** 177–232.
- [84] Kingman, J.F.C. (1982)  
The coalescent. *Stochastic Process. Appl.* **13**(3) 235–248.
- [85] Klebaner, F. C. (1997)  
Population and density dependent branching processes in *Classical and modern branching processes* (Minneapolis, 1994) IMA Math. Appl. Vol. 84. Springer–Verlag, New York.
- [86] Knight, F.B. (1969)  
Brownian local times and taboo processes. *Trans. Amer. Math. Soc.* **143** 173–185.
- [87] Kolmogorov, A.N. (1938)  
Zur Lösung einer biologischen Aufgabe. *Comm. Math. Mech. Chebyshev Univ. Tomsk* **2** 1–6.
- [88] Kot, M. (2001)  
*Elements of Mathematical Ecology*. Cambridge U. Press.
- [89] Krell, N. (2007)  
Multifractal spectra and precise rates of decay in homogeneous fragmentation. Preprint arXiv :math/0602065v2.
- [90] Kyprianou, A.E. (2006)  
*Introductory lectures on fluctuations of Lévy processes with applications*. Springer–Verlag, Berlin Heidelberg.
- [91] Lambert, A. (2007)  
Spine decompositions and allelic partitions of splitting trees. In preparation.
- [92] Lamperti, J. (1967)  
Continuous–state branching processes. *Bull. Amer. Math. Soc.* **73** 382–386.
- [93] Lamperti, J., Ney, P. (1968)  
Conditioned branching processes and their limiting diffusions. *Theor. Probab. Appl.* **13** 128–139.



- [94] Le Gall, J.F. (1999)  
*Spatial branching processes, random snakes and partial differential equations*. Lectures in Mathematics, ETH Zürich, Birkhäuser.
- [95] Le Gall, J.F. (2005)  
Random trees and applications. *Probab. Surv.* **2** 245–311.
- [96] Le Gall, J.F., Le Jan, Y. (1998)  
Branching processes in Lévy processes : the exploration process. *Ann. Probab.* **26** 213–252.
- [97] Li, Z.H. (2000)  
Asymptotic behavior of continuous time and state branching processes. *J. Aus. Math. Soc. Series A* **68** 68–84.
- [98] Lyons, R., Pemantle, R., Peres, Y. (1995)  
Conceptual proofs of  $L \log L$  criteria for mean behavior of branching processes. *Ann. Probab.* **23** 1125–1138.
- [99] Malécot, G. (1948)  
*Les Mathématiques de l'Hérédité*. Masson et C<sup>ie</sup>, Paris.
- [100] Mandl, P. (1961)  
Spectral theory of semi-groups connected with diffusion processes and its applications. *Czech. Math. J.* **11** 558–569.
- [101] Marchal, P. (2004)  
Nested regenerative sets and their associated fragmentation process. *Mathematics and computer science III* 461–470, Trends Math., Birkhäuser, Basel.
- [102] Metz, J.A.J., Nisbet, R.M., Geritz, S.A.H. (1992)  
How should we define ‘fitness’ for general ecological scenarios? *Trends Ecol. Evol.* **7** 198–202.
- [103] Metz, J.A.J., Geritz, S.A.H., Meszéna, G., Jacobs, F.A.J., van Heerwaarden, J.S. (1996)  
Adaptive Dynamics, a geometrical study of the consequences of nearly faithful reproduction. In : van Strien, S.J., Verduyn Lunel, S.M. (Eds.), *Stochastic and Spatial Structures of Dynamical Systems*. North Holland, Amsterdam, pp. 183–231.
- [104] Möhle, M., Sagitov, S. (2001)  
A classification of coalescent processes for haploid exchangeable population models. *Ann. Probab.* **29** 1547–1562.
- [105] Overbeck, L. (1993)  
Conditioned super-Brownian motion. *Probab. Theory Relat. Fields* **96** 545–570.
- [106] Pakes, A.G. (1998)  
Conditional limit theorems for continuous time and state branching processes. Technical report. To appear in *Records and Branching Processes* (M. Ahsanullah and G. Yanev Eds) NOVA Science Publishers Inc.
- [107] Pinsky, M.A. (1972)  
Limit theorems for continuous state branching processes with immigration. *Bull. Amer. Math. Soc.* **78** 242–244.
- [108] Pistorius, M. R. (2003)  
On doubly reflected completely asymmetric Lévy processes. *Stoch. Proc. Appl.* **107**(1) 131–143.

- [109] Pistorius, M. R. (2004)  
On exit and ergodicity of the spectrally one-sided Lévy process reflected at its infimum. *J. Theoret. Probab.* **17**(1) 183–220.
- [110] Pitman, J. (1999)  
Coalescents with multiple collisions. *Ann. Probab.* **27** 1870–1902.
- [111] Popovic, L. (2004)  
Asymptotic genealogy of a critical branching process. *Ann. Appl. Prob.* **14** (4) 2120–2148.
- [112] Pollett, P.K.  
Quasi-stationary distributions : a bibliography.  
Disponible à <http://www.maths.uq.edu.au/~pkp/papers/qsds/qsds.pdf>
- [113] Renshaw, E. (1991)  
*Modelling biological populations in space and time*. Cambridge Studies in Mathematical Biology, 11. Cambridge U. Press.
- [114] Revuz, D., Yor, M. (1999)  
*Continuous Martingales and Brownian Motion*. (3rd revised ed.) Springer-Verlag, Berlin Heidelberg New York.
- [115] Roelly, S., Rouault, A. (1989)  
Processus de Dawson-Watanabe conditionné par le futur lointain. *C. R. Acad. Sci. Paris Ser. I* **309** 867–872.
- [116] Sagitov, S. (1999)  
The general coalescent with asynchronous mergers of ancestral lines. *J. Appl. Prob.* **36**(4) 1116–1125.
- [117] Sato, K.I. (1999)  
*Lévy processes and infinitely divisible distributions*. Cambridge studies in advanced mathematics Vol. 68. Cambridge U. Press.
- [118] Schweinsberg, J. (2000)  
Coalescents with simultaneous multiple collisions. *Electr. J. Prob.* 1–50.
- [119] Seneta, E., Vere-Jones, D. (1966)  
On quasi-stationary distributions in discrete-time Markov chains with a denumerable infinity of states. *J. Appl. Prob.* **3** 403–434.
- [120] Sevast'yanov, B.A. (1971)  
*Branching processes*. Nauka, Moscow.
- [121] Steinsaltz, D., Evans, S.N. (2007)  
Quasistationary distributions for one dimensional diffusions with killing. *Transactions AMS* **359**(3) : 1285–1324.
- [122] Tuominen, P., Tweedie, R.L. (1979)  
Exponential decay and ergodicity of general Markov processes and their discrete skeletons. *Adv. Appl. Probab.* **11**(4) 784–803.
- [123] Watson, H.W., Galton, F. (1874)  
On the probability of the extinction of families. *J. Anthropol. Inst. Great Britain and Ireland* **4** 138–144.

- [124] Williams, D. (1974)  
Path decomposition and continuity of local time for one dimensional diffusions. *Proc. London Math. Soc.* **28**(4) 738—768.
- [125] Wright, S. (1931)  
Evolution in Mendelian populations. *Genetics* **16** 97–159.
- [126] Wright, S. (1945)  
The differential equation of the distribution of gene frequencies. *Proc. Nat. Acad. Sci.* **31** 382–389.
- [127] Wright, S. (1968, 1969, 1977, 1978)  
*Evolution and the Genetics of Populations.* Vol. 1–4. U. of Chicago Press, Chicago.
- [128] Yaglom, A.M. (1947)  
Certain limit theorems of the theory of branching stochastic processes (in Russian). *Dokl. Akad. Nauk. SSSR* (n.s.) **56** 795–798.

## Liste des travaux

### Articles publiés dans des revues à comité de lecture

1. LAMBERT, A. (2000) Completely asymmetric Lévy processes confined in a finite interval. *Ann. Inst. H. Poincaré* **36**(2) 251–274.
2. LAMBERT, A. (2001) The joint law of ages and residual lifetimes for two schemes of regenerative sets. *Elec. J. Probab.* **6** 1–23.
3. LAMBERT, A. (2002) The genealogy of continuous-state branching processes with immigration. *Probab. Theory Relat. Fields* **122** 42–70.
4. LAMBERT, A. (2003) Coalescence times for the branching process. *Adv. Appl. Probab.* **35** 1071–1089.
5. LAMBERT, A. (2005) The branching process with logistic growth. *Ann. Appl. Probab.* **15** 1506–1535.
6. LAMBERT, A. (2006) Probability of fixation under weak selection : a branching process unifying approach. *Theor. Popul. Biol.* **69** 419–441.
7. CHAMPAGNAT, N., LAMBERT, A. (2007) Evolution of discrete populations and the canonical diffusion of adaptive dynamics. *Ann. Appl. Probab.* **17** 102–155.
8. LAMBERT, A. (2007) Quasi-stationary distributions and the continuous-state branching process conditioned to be never extinct. *Elec. J. Probab.* **12** 420–446.
9. RAQUIN, A.L., F. DEPAULIS, A. LAMBERT, N. GALIC, P. BRABANT AND I. GOLDRINGER (2007) Experimental estimation of mutation rates in a wheat population with coalescent-related methods. À paraître in *Genetics*.
10. LAMBERT, A. (2007) *Population Dynamics and Random Genealogies*. In *Ninth symposium on probability and stochastic processes held at Guanajuato, Mexico, nov 2006*. Edited by M.E. Caballero, V. Rivero, J. Ruiz de Chávez. À paraître in *Stochastic Models*.

### Prépublications

11. CHAPRON, G., WIELGUS, R., LAMBERT, A., CLOBERT, J. (2006) Overestimates of maternity and population growth rates in grizzly bears and other animals with extended parental care. Prépublication.
12. CATTIAUX, P., COLLET, P., LAMBERT, A., MARTINEZ, S., MÉLÉARD, S., SAN MARTIN, J. (2007) Quasi-stationary distributions and diffusion models in population dynamics. Prépublication arXiv :math/0703781v1
13. LAMBERT, A. (2007) The contour of splitting trees is a Lévy process. Prépublication arXiv :0704.3098v1
14. CHAPRON, G., MIQUELLE, D.G., LAMBERT, A., GOODRICH, J. M., LEGENDRE, S., CLOBERT, J. (2007) The impact of poaching on Amur Tigers and other large solitary Felids. Prépublication.
15. GONZALEZ, A., LAMBERT, A., RICCIARDI, A. (2007) When does ecosystem engineering facilitate invasion ? Accepté sous réserve in *Oikos*.
16. CABALLERO, M.E., LAMBERT, A., URIBE BRAVO, G. (2007) Proof(s) of the Lamperti representation of continuous-state branching processes. Prépublication.

**Thèse de doctorat et actes**

1. LAMBERT, A. (2001) *Arbres, excursions et processus de Lévy complètement asymétriques*. Thèse de doctorat de l'Université P. et M. Curie, Paris.
2. DEPAULIS, F., LAMBERT, A., RAQUIN, A.L., GALIC, N., BRABANT, P., GOLDRINGER, I. (2005) Coalescent related methods to assess mutation rates from unknown partial genealogy : an application on microsatellites of experimental wheat populations. *Ann. Human Genetics* **69** 767–767.
3. LAMBERT, A. (2005) Fixation under weak selection in a population with triple demographic trait  $(r, \sigma, c)$ . *Ann. Human Genetics* **69** 769–769.
4. CHAMPAGNAT, N., LAMBERT, A. (2007) Adaptive dynamics in logistic branching populations. À paraître in *Banach Center Publ.*



**Résumé.** Nous cherchons à construire une *génétique des populations branchantes*, basée notamment sur les processus de branchement à espace d'états continu, dits *CB-processus*.

Nous modifions d'abord les arbres branchants afin d'en obtenir des versions *stationnaires*, de deux façons : en introduisant des *interactions* de type compétitif entre les individus, de manière à réguler la taille de la population (« processus de branchement logistique ») ; en appliquant divers *conditionnements*, au sens des *h*-processus de Doob : conditionnement du processus de Lévy associé à rester dans un intervalle, conditionnement à la non-extinction des CB-processus (*Q*-processus), mais aussi des CB-processus avec interactions, sous leur forme diffusion.

Nous étudions la *probabilité de fixation* d'un mutant, question qui conditionne l'évolution de la diversité. En utilisant la théorie des diffusions, nous proposons un cadre unifié permettant de comparer deux modèles classiques et le modèle de branchement logistique. Puis nous munissons les individus d'un trait quantitatif soumis à des *mutations*, et nous suivons, par une approche micro-macro, l'évolution du trait résident (« diffusion canonique de la dynamique adaptative »).

Nous étudions la généalogie associée aux CB-processus avec *immigration*, dont un cas particulier est le *Q*-processus cité plus haut. Nous construisons des arbres branchants (dont la largeur n'est pas markovienne), dits *arbres de ramification*, sur lesquels se voient directement les deux types de généalogies associées aux CB-processus, qui ont été découvertes par J.-F. Le Gall et ses collaborateurs. Nous donnons également une démonstration de la *représentation de Lamperti* des CB-processus comme processus de Lévy changés de temps.

Nous décrivons de façon *rétrospective* la structure généalogique des CB-processus, puis celle des arbres de ramification, comme le fait une des approches phares de la génétique des populations moderne, dite théorie de la *coalescence*.

Des collaborations dans divers domaines de la biologie des populations sont également exposées : génétique des populations classique, écologie des invasions, biologie de la conservation.

**Summary.** We seek to construct the *genetics of branching populations*, based upon continuous-state branching processes, also called *CB-processes*.

We get stationary versions of branching trees, by modifying them in two fashions : introducing competition-type *interactions* between individuals, to regulate population size ('logistic branching process') ; applying various *conditionings*, in the sens of Doob's *h*-process : conditioning the associated Lévy process to remain in a finite interval, conditioning CB-processes to non-extinction (*Q*-process), but also CB-processes with interactions, in their diffusion form.

We study the *fixation probability* of a mutant. Using diffusion theory, we propose a unifying framework to compare two classical models and the logistic branching model. Then, we endow each individual with a quantitative trait subject to *mutations*, and by a micro-macro approach, we follow the evolution of the resident trait ('canonical diffusion of adaptive dynamics').

We study the genealogy of CB-processes with *immigration*, among which lies the aforementioned *Q*-process. We construct branching trees (whose width process is not Markovian), called *splitting trees*, on which can directly be seen both types of genealogies associated with CB-processes, that were discovered by J.-F. Le Gall and collaborators. We also provide a proof of the *Lamperti representation* of CB-processes as time-changed Lévy processes.

We give a *retrospective* description of the genealogical structure of CB-processes, and then of splitting trees, as does *coalescence* theory in modern population genetics.

Collaborations in various fields of population biology are also displayed : classical population genetics, ecology of invasions, conservation biology.